

**ÜBER DIE WIRKUNG VON POLLENEXTRAKTEN
UND DUFTSTOFFEN
AUF DAS SAMMEL- UND WERBEVERHALTEN
HÖSELNDER BIENEN
(*APIS MELLIFICA* L.) ^{(1) (2)}**

*Action d'extraits de pollen et de substances odorantes
sur le comportement de récolte et de recrutement des abeilles butineuses
(Apis mellifica L.)*

Herbert HOHMANN

Hessische Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht, Marburg/Lahn

SUMMARY

**EFFECT OF POLLEN EXTRACTS AND FRAGRANT MATTERS ON THE COLLECTING
AND RECRUITING ACTIVITIES OF HONEY-BEES (*APIS MELLIFICA* L.)**

1. With extracts of alder-pollen, hazel pollen, and a mixture of pollen it was possible to release vivid dancing among bees collecting powdered cellulose as a pollen surrogate. There was also a marked intensification in their collecting activity.

2. The effect of the alder-pollen extract depended on the concentration of the extract.

3. The scents of some etherical oils which — according to LINDAUER (1948) and KASCHEF (1957) — can release and also prolong dancing in bees collecting sugar-syrup had no, or — at the most — very little positive influence on the recruiting activities of cellulose collectors. The scents used for the experiments were: citronell oil, peppermint oil, anise oil, thyme oil, rose oil (synthet.), geraniol.

4. On the place where the scent was applied, the number of collectors usually increased, although there was no marked intensification of recruiting activities.

(1) Kurzfassung der Dissertation HOHMANN (1967).

(2) Unterstützt durch ein Stipendium der Stiftung Volkswagenwerk.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit Ätherextrakten aus Erlenpollen, Haselpollen und einem Pollengemisch konnten bei Bienen, die als Pollen-Surrogat Zellulosepulver sammelten, lebhafte Tänze ausgelöst werden. Auch der Sammeleifer verstärkte sich deutlich.

2. Die Wirkung von Erlenpollen-Extrakt ist von der Konzentration des Extrakts abhängig.

3. Die Duftstoffe einiger ätherischer Öle, die nach LINDAUER (1948) und KASCHEF (1957) bei Zuckerwassersammlern Tänze auslösen und die Tanzdauer steigern können, hatten keinen oder höchstens einen sehr geringen positiven Einfluß auf die Werbeaktivität von Zellosoesammlern. Geprüft wurden : Citronnellöl, Pfefferminzöl, Sternanisöl, Thymianöl, Rosenöl (synthet.), Geraniol.

4. Am bedufteten Platz vergrößerte sich regelmäßig die Zahl der Sammler, auch ohne erkennbar verstärkte Werbung.

A. - EINLEITUNG, FRAGESTELLUNG

Der Blütenduft wirkt neben der Farbe als Lockmittel auf die Honigbiene und dient ihr als Orientierungshilfe beim Sammeln. Darüber hinaus können Blütenduftstoffe und andere ätherische Öle die Sammlerinnen zu Werbetänzen stimulieren und ihre Tanzintensität steigern : für eine duftende Zuckerlösung wird stärker geworben als für eine duftlose (LINDAUER, 1948; KASCHEF, 1957). Mit Pollensammlern hat LINDAUER nur wenige Versuche gemacht und läßt die Frage offen, ob auch ihre Werbeintensität durch Duftstoffe gesteigert werden kann. V. FRISCH (1923) zeigte, daß auch die Pollensammler den Blütenduft beachten, und zwar spezifisch den Duft des Pollens. Allerdings ist unter besonderen Umständen der Pollenduft für die Auslösung des Sammelns nicht notwendig. Bei mangelnder Pollentracht höseln die Bienen eiweißhaltige Pollenersatzmittel oder auch ganz unphysiologische Substanzen wie Sägemehl, Ziegel- und Scheunenstaub, Ruß und ähnliches, wenn diese Stoffe nur eine staubartige Konsistenz besitzen (v. BUTTEL-REEPEN, 1900; v. FRISCH u. RÖSCH, 1926; LINDAUER, 1948; LOUVEAUX, 1958; WAHL, 1966). Pollen selbst ist aber stets attraktiver als solche Ersatzmittel. Wenn am Futterplatz Sojamehl und Haselpollen oder Sojamehl und ein Pollengemisch miteinander konkurrieren, sind Sammel- wie Werbeintensität und Zahl der Sammler am Pollenplatz größer als beim Sojamehl (WAHL, 1954, 1963, 1966).

Bienen zeigen einen starken Sammeleifer, wenn man sie Zellulosepulver oder ein anderes inertes Substrat höseln läßt, an das ein Extrakt aus Pollen gebunden ist (LOUVEAUX, 1958; HÜGEL, 1962; TABER, 1963; LEPAGE u. BOCH, 1968; HOPKINS, JEVANS u. BOCH, 1969). Die genannten Autoren schließen daraus, daß im Pollen Substanzen vorhanden sind, die auf Bienen attraktiv wirken. Über erste Befunde zur chemischen Natur dieser Stoffe wird in den betreffenden Arbeiten berichtet. Die Untersuchungen beziehen sich lediglich auf das Sammeln. Über das Werbeverhalten liegen, soviel ich sehe, keine Beobachtungen vor.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es festzustellen, ob Pollenextrakte über den Sammeleifer hinaus auch die Werbeaktivität der Zellosoesammler beeinflussen und ob sich die Werbeaktivität höselnder Bienen unter dem Einfluß von Duftstoffen steigert wie bei Zuckerwasser-Sammlern. Dahinter stand die

Frage, welche Faktoren überhaupt für die Auslösung des Sammelns und der Werbetänze bei den Pollensammlern verantwortlich sind.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1964-1967 durchgeführt. Dem Leiter der Hessischen Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht Marburg, Herrn Dr. WAHL, danke ich herzlich für die Themenstellung und für ständige Beratung und Hilfe.

B. - MATERIAL UND METHODEN

LINDAUER (1948) und KASCHEF (1957) konnten die Versuche mit Zuckerwasser-Sammlern im Freien durchführen, weil Zuckerwasser in ausreichender Konzentration auch ohne Duft für die Bienen noch genügend attraktiv ist. Um die Wirkung von Duftstoffen und Pollenextrakten auf das Verhalten höselnder Bienen zu untersuchen, mußte ich zunächst ein duftloses, staubfeines Pollen-Surrogat sammeln lassen und nachträglich das Agens hinzufügen.

Die Voraussetzung für die Annahme eines solchen Surrogats ist Pollenmangel im Stock. Das Versuchsvolk wurde deshalb durch Einsperren in einen geschlossenen Raum (die Winterhalle des Botanischen Gartens in Marburg : 9,20 m × 6,50 m × 7,40 m) von natürlichen Pollenquellen ferngehalten. Das Volk war in einem heizbaren 6-Waben-Beobachtungsstock (v. FRISCH, 1923, 1965; LINDAUER, 1952) untergebracht. Um ein kleines Brutnest aufrechtzuerhalten, wurde ein Honig-Sojamehl-Teig in den Stock gegeben. Außerdem konnten die Bienen an einem Futterplatz hinter dem Stock trockenes Sojamehl höseln. Die zugeführte Proteinnahrung war so bemessen, daß immer Eiweißmangel herrschte und das Brutnest sich nie zu normaler Größe entwickelte.

Als Pollensurrogat für die Versuche bewährte sich am besten Zellulosepulver, vor allem wegen seiner Absorptionseigenschaften für die Duftstoffe. Zellulosepulver verwendeten auch HÜGEL (1962), TABER (1963), LEPAGE u. BOCH (1968), HOPKINS et al. (1969). Ich benutzte das Fabrikat MN 300 Linters (säuregewaschen) von Macherey & Nagel. Das rohe Zellulosepulver hatte einen für die menschliche Nase schwach wahrnehmbaren Geruch. Dieser verschwand, wenn man die Zellulose mit Aktivkohle und CaCl₂ in einem Exsikkator bei Unterdruck aufbewahrte und vor der Verwendung mindestens für 24 Stunden auf 110 °C erhitze.

Pollenextrakte wurden aus handgesammelten Windblütlerpollen (*Alnus glutinosa* L., *Corylus avellana* L., *Pinus silvestris* L.) und aus einem von Bienen gesammelten und mit Pollenfallen (BÖRRCHER, 1941) geernteten Pollengemisch (Hauptkomponenten : *Taraxacum*, Cruciferen) hergestellt. Der Pollen wurde im Rückfluß-Heißextraktor mit Diäthyläther in der Regel 5 Tage lang extrahiert. Die mit Pollenfallen gewonnenen Pollenhöschchen wurden vor der Extraktion getrocknet und zerkleinert. Die Ausbeute an Rohextrakt lag bei allen verwendeten Pollenarten in der Größenordnung von 3 % des ursprünglichen Pollengewichts.

Sollte der Extrakt an Zellulose gebunden werden, so wurde diese in die Lösung gegeben und das Lösungsmittel abgedampft. In der Regel wurde ein Rohextrakt aus einer bestimmten Gewichtsmenge Pollen an die halbe Menge Zellulosepulver gebunden (« Extraktkonzentration 2 : 1 »), für einen Versuch (S. 163) auch an eine geringere Zellulosemenge.

Als Duftstoffe dienten einige ätherische Öle, die nach LINDAUER (1948) und KASCHEF (1957) bei Zuckerwasser-Sammlern Tänze auslösen und die Tanzintensität steigern können :

Citronellöl, Pfefferminzöl, Sternanisöl, Thymianöl, Lavendelöl.

Citronellöl und Sternanisöl bezog ich wie KASCHEF von der Firma Schmöller & Bompard, Grasse (Südfrankreich), die übrigen von Marburger Apotheken (Herstellerefirma Dragoco, Holzminden). Darüber hinaus verwendete ich synthet. Rosenöl (Dragoco) und Geraniol (Schmöller & Bompard), das nach BOCH und SHEARER (1962 ff.) eine Komponente des Sterzeldufts ist (vgl. dazu FREE, 1962; WEAVER et al., 1964). Die ätherischen Duftstoffe ließen sich folgendermaßen an Zellulosepulver binden (vgl. WAHL, 1963, S. 265) : Auf Rundfilterpapier wurden fünf Tropfen des unverdünnten ätherischen Öls mit einem Glasstab aufgebracht. Wenn diese ganz verlaufen waren, schichtete ich die präparierten Papiere und Lagen von je 10 g Zellulosepulver abwechselnd in ein Schraubglas. Vorsichtiges Schütteln (anfangs mehrmals täglich) sorgte für eine möglichst gleichmäßige Verteilung des Duftstoffes im Zellulosepulver. Die Absorptionsleistung und die Geruchsstärke des bedufteten Zellulosepulvers bestimmte ich mit einer subjektiven Methode. Jeweils 10 g des mindestens drei Tage lang bedufteten Zellulosepulvers wurden in Petrischalen offen in einen Raum ohne merkliche Luftbewegung bei 22 °C und etwa 40 % r.F. aufgestellt. Mehrere Versuchspersonen sollten angeben,

bei welcher Entfernung sie den Duft deutlich wahrnehmen. Die Duftqualitäten waren den Versuchspersonen bekannt. Die Daten dieser Riechtests ergaben einen anfangs rapiden, später aber geringen Abfall der Geruchsstärke in der Zeit. In den ersten 30 Minuten nach dem Aufstellen der Schalen sank die Wahrnehmungsentfernung von etwa 1 m auf 4 bis 7 cm ab. Nach 90 Minuten waren die Proben noch aus 3 bis 6 cm wahrzunehmen. Diese Duftkonzentration unmittelbar über den Proben blieb über mehrere Tage nahezu konstant. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Duftstoffen waren dabei sehr gering. — Vor den Bienenversuchen mußten die Zelluloseproben zwei Stunden lang abdunsten. Für uns lag die Wahrnehmungsentfernung dann zwischen 3 und 5 cm. Da die Bienen für die meisten geprüften Duftstoffe angenähert die gleiche Schwellenempfindlichkeit besitzen wie wir (v. FRISCH, 1919, SCHWARZ, 1955; FISCHER, 1957), ist zu erwarten, daß auch für sie die Geruchsintensität des bedufteten Zellulosepulvers in der angegebenen Größenordnung liegt. Vorversuche zeigten, daß Bienen, welche die Duftstoffe noch nicht kannten, von höheren Geruchsintensitäten leicht abgeschreckt wurden. Eine Geruchsstärke, die wir auf 1 bis 5 cm wahrnehmen, schien für die Bienen optimal zu sein.

Die Hauptschwierigkeit der Versuche war es, die Bienen auf duftloses Zellulosepulver zu dressieren. Ich lockte zunächst eine große Zahl von Bienen (etwa 100) mit sternanisbeduftetem 2-mol-Zuckerwasser an farbig markierte Futtergefäße (1-l Bechergläser mit schwimmendem Einsatz), tauschte diese dann gegen gleichaussehende Gefäße aus, die aber jetzt Zellulosepulver mit dem gleichen Duft enthielten. In günstigen Fällen stellten sich einige Zuckerwassersammler darauf um, Zellulose zu höseln. Wenn diese Sammler fest auf den Platz eingeflogen waren und möglichst noch Neulinge angeworben hatten, wurde die beduftete Zellulose schrittweise durch schwächer duftende und schließlich durch unbeduftete ersetzt. Dabei und bei der Markierung der Bienen stellten die meisten das Höseln ein, und es gelang nur selten, mehr als fünf zuverlässige Sammler an der unbedufteten Zellulose zu halten.

Die Versuchsanordnung gleicht im wesentlichen der von LINDAUER (1948). An zwei Futterplätzen, die 6 m vom Flugloch entfernt waren und einen gegenseitigen Abstand von ebenfalls 6 m hatten, sammelten in günstigen Fällen je 5 (meist nur 2-3) Bienen unbeduftetes Zellulosepulver. Für die Registrierung des Werbeverhaltens wurden nur solche markierten Sammler geführt, die mindestens 1 h lang vor der eigentlichen Protokollierung gehöseln hatten. Dann wurde 1 h lang (Vorphase *a*) das Verhalten der Sammler registriert, die von beiden Futterplätzen in den Stock zurückkamen. Danach wurde an einem der Plätze das unbeduftete Zellulosepulver gegen beduftetes (bzw. mit Pollenextrakt versetztes) ausgetauscht. Die Bienen des anderen Platzes sammelten als Kontrollgruppe weiter unbeduftetes Zellulosepulver. — Über weitere 1 ½ bis 2 Stunden wurde das Verhalten beider Gruppen beobachtet. Die erste halbe Stunde nach dem Eingriff nenne ich « Phase *b* », den Rest der Versuchszeit « Phase *c* ».

Nach jedem Sammelflug wurde für das anschließende Verhalten der Biene im Stock eine Bewertung festgesetzt. Ich unterschied folgende Verhaltensweisen :

(*w*)

- 0 Zittertanz.
- 0 Rückkehr ohne Höschen.
- 1 Langsames Durchlaufen (< 2 Zelldurchmesser/sec.)¹.
- 2 Einfaches Durchlaufen (2-5 Zelldurchmesser/sec.)¹.
- 3 Hastiges Durchlaufen (> 5 Zelldurchmesser/sec.)^{1 2}.
- 4 Tanzansatz³.
- 5 Unregelmäßiger Rundtanz³.
- 6 Rundtanz < 30 sec.
- 7 Rundtanz 30- 60 sec.
- 8 Rundtanz 60- 90 sec.
- 9 Rundtanz 90-120 sec.
- 10 etc.

1. Auf geraden Laufstrecken gemessen. Genauere Definitionen der einzelnen Verhaltensweisen s. HOHMANN 1967.

2. vgl. « Durchwinden » (WITTEKINDT, 1960), « Rumpellauf » (SCHMID, 1964).

3. vgl. LINDAUER 1948, WITTEKINDT 1960.

w

- 0 Danse tremblée.
- 0 Retour sans pelote.
- 1 Traversée lente (< 2 diamètres de cellule/sec.)¹.
- 2 Traversée simple (2-5 diamètres de cellule/sec.)¹.
- 3 Traversée hâtive (> 5 diamètres de cellule/sec.)^{1, 2}.
- 4 Ébauche de danse.³
- 5 Danse en rond irrégulière³.
- 6 Danse en rond < 30 sec.
- 7 Danse en rond 30- 60 sec.
- 8 Danse en rond 60- 90 sec.
- 9 Danse en rond 90-120 sec.
- 10 etc.

Die Befunde anderer Autoren (v. FRISCH, 1923, S. 30 f.; LINDAUER 1948; KASCHEF, 1957; WITTEKINDT, 1960) und eigene Beobachtungen bei Versuchen mit unterschiedlichen Zuckerwasser-Konzentrationen und abgestuften Pollen-Zellulose-Gemischen lassen annehmen, daß die genannten Verhaltensweisen Stufen einer ansteigenden Intensitätsreihe der Werbeaktivität sind.

Ordnet man den Aktivitätsstufen einfache ganze Zahlen zu, so ergeben die Häufigkeiten des Vorkommens in allen Versuchen mit an Zellulosepulver gebundenen ätherischen Ölen nahezu eine Normalverteilung (Prüfmethode: LIENERT, 1961, S. 118-120). Für die statistische Auswertung wurden diese Zahlen (*w*) als Intensitätswerte der Werbeaktivität benutzt. Die Einordnung des Zittertanzes in diese Reihe ist problematisch. Da er keinerlei alarmierende Wirkung zu haben scheint (v. FRISCH, zuletzt 1965; LINDAUER, 1948, eigene Beobachtungen), wurde er zusammen mit der Verhaltensweise « Rückkehr ohne Höschchen » (O) auf die unterste Stufe der Werbeaktivität gestellt.

Bei der Auswertung einer Serie aus mehreren Versuchen mit dem gleichen Duftstoff oder Pollenextrakt wurden — nach Versuchs- und Kontrollgruppen getrennt — alle registrierten Verhaltensweisen (d.h. die Indexwerte *w*), die in eine der drei Phasen des Versuchsplans fielen, zusammengefaßt und zu « mittleren Werbeintensitäten » \bar{w} verrechnet. Eine Versuchsserie ergab somit 6 verschiedene Mittelwerte: jeweils Versuchs- und Kontrollwerte für die zeitlichen Phasen *a*, *b* und *c* (s. Abb. 1, 5, 6, 7). Die Vertrauensintervalle dieser Mittelwerte wurden nach WEBER (1956, S. 158) berechnet. In die Zusammenfassung gehen in der Regel die Daten mehrerer Bienen aus mehreren gleichartigen Versuchen ein.

Um den zeitlichen Verlauf der Werbeaktivität genauer zu untersuchen, teilte ich die Protokolle neben der groben Einteilung in 3 Phasen auch in 10-Minuten-Abschnitte auf. Die mittleren Werbeintensitäten aus diesen feineren Intervallen wurden ebenso berechnet wie bei den Phasen *a*, *b* und *c*.

Neben der Registrierung des Werbeverhaltens habe ich während der Versuche in 10 Minuten-Abständen auch die Anzahl der höselnden Bienen an beiden Futterplätzen festgestellt. Nur solche Sammler wurden gezählt, die sich innerhalb des Futtergefäßes befanden oder höselnd unmittelbar über dem Glas flogen. Die Häufigkeit der Sammler an den Plätzen diene als ein Maß für die Sammelintensität (vgl. WAHL 1963, S. 265). LEVIN und BOHART (1955), HÜGEL (1962), DOULL (1966), WAHL (1966), LEPAGE u. BOCH (1968), HOPKINS et al. (1969) messen daran die Attraktivität der zu höselnden Substanzen. Indirekt berücksichtigt auch LOUVEAUX (1958) die Anzahl der höselnden Bienen, wenn er den Verbrauch des Substrats mißt. — Aus allen Versuchen mit demselben Agens wurden aus analogen 10-Minuten-Stichproben mittlere Häufigkeitsziffern berechnet und die zeitliche Abfolge der Mittelwerte betrachtet. Eine statistische Abgrenzung dieser Mittelwerte ist wegen der starken gegenseitigen Abhängigkeit problematisch.

1. Mesuré sur des parcours droits. Pour une définition plus précise des différents comportements voir HOHMANN 1967).
2. « Durchwinden » (WITTEKINDT, 1960), « Rumpellauf » (SCHMID, 1964).
3. LINDAUER 1948, WITTEKINDT 1960.

C. - ERGEBNISSE

I. — Wirkung von Pollenextrakten

a. — Erlenpollenextrakt.

Vor der Zugabe von Erlenpollenextrakt höselten die Sammlerinnen mit geringem Eifer reines Zellulosepulver. Sie flogen dieses meist zögernd an und umkreisten längere Zeit das Futtergefäß, ehe sie landeten. In der Regel berührten die Bienen das Zellulosepulver nur flüchtig. Beim Landen oder bei kurzen Läufen durch das Futtergefäß stäubten sie sich ein. Auffällig intensive Scharrbewegungen der Vorderbeine, wie beim Sammeln von Pollen, waren dabei nicht zu beobachten.

Erhielten die Bienen darauf Zellulose mit Pollenextrakt (Konzentration 2 : 1), dann änderte sich ihr Verhalten nach einer kurzen Übergangszeit von in der Regel nur wenigen Minuten auffällig. Statt flüchtig und wie « zufällig » durch das Futtergefäß zu laufen, verharnten die Tiere oft an einer Stelle, wobei sie bei leicht eingekrümmtem Körper vor allem die Vorderbeine sehr hastig und « energisch » bewegten, « gezielt » im Substrat wühlten, sich an der Unterseite einstäubten und mit großer Ausdauer und Intensität höselten. Wenn die Extraktzellulose nicht durchgeseibt war und Klümpchen enthielt, bearbeiteten die Sammler diese Klümpchen mit Mandibeln und Vorderbeinen und balgten sich ausdauernd mit größeren Stücken herum. Auffällig war das lebhaftes Spiel der Antennen. Mehrere Sammler brachten auch den Saugrüssel mit den Zelluloseklümpchen in Kontakt.

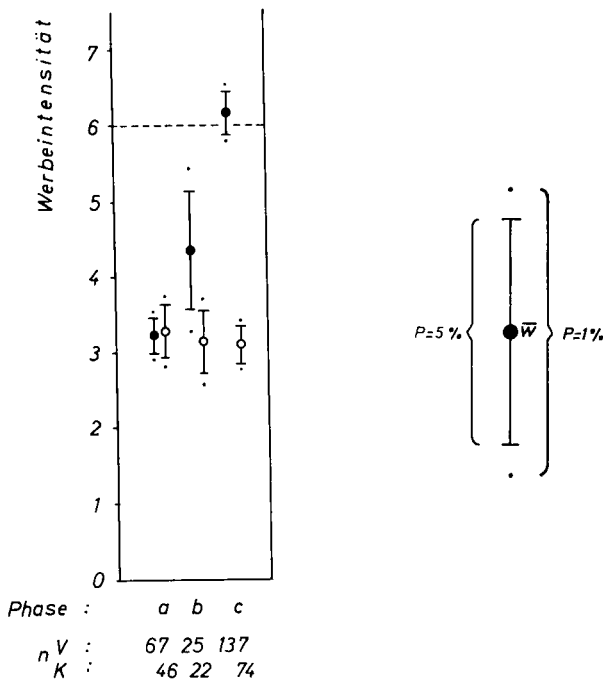


ABB. 1. — Wirkung von Erlenpollen-Extrakt auf die Werbeintensität
Mittlere Werbeintensitäten von Versuchs- (●) und Kontrollbienen (○). Gewertet sind Sammelflüge 1 Std. lang vor (a), in der ersten halben Stunde nach (b) der Zugabe der Extraktzellulose und während der restlichen Versuchszeit (c).

n_1 und n_k geben die Zahl der Sammelflüge von Versuchs- und Kontrollbienen an.

FIG. 1. — Action d'un extrait de pollen d'aulne sur l'intensité de recrutement.
Intensités moyennes de recrutement des abeilles expérimentales (●) et des témoins (○).
Estimation des vols de butinage : 1 heure avant (a) l'addition d'extrait de cellulose, dans la première demi-heure après (b) et pendant le reste de l'expérience (c).

n_1 et n_k donnent le nombre des vols pour les abeilles expérimentales et les témoins.

Werbeintensität = intensité de recrutement.

Während der Vorphase *a*, in der Versuchs- und Kontrollbienen reines Zellulosepulver höselten, lag die Werbeaktivität in beiden Gruppen auf dem gleichen Niveau, im Durchschnitt wenig über der Intensitätsstufe 3 : « hastiges Durchlaufen » (Abb. 1). — In den ersten 10 Minuten nach dem Aufstellen der Zellulose mit Erlenpollenextrakt sank bei den Versuchsgruppen die mittlere Werbeintensität zunächst unter das Niveau der Kontrollgruppen. Doch bereits zwischen 10 und 20 Minuten nach der Extraktzugabe erhöhten die Versuchsbienen ihre Werbeaktivität im Mittel um mehr als eine Intensitätsstufe über die der Kontrolltiere, steigerten sich dann bis zu regulären Rundtänzen (Stufe 6) und hielten dieses Niveau bis zum Schluß der Versuchszeit (Abb. 3).

Der Anstieg der mittleren Werbeintensität bei den Versuchsbienen in der Phase *b* ist gegenüber dem Wert der eigenen Phase *a* und dem Kontrollwert der Phase *b* knapp gesichert ($p < 5\%$), wie die Vertrauensintervalle der Mittelwerte in der stärker zusammenfassenden Darstellung (Abb. 1) zeigen. In der Phase *c* steigerten die Extraktssammler ihre Aktivität gegenüber dem eigenen Niveau der Vorphase *a* und allen Kontrollwerten hoch signifikant ($p < 1\%$). Auch das weitere Ansteigen in der Phase *c* gegenüber *b* ist statistisch gesichert ($p < 1\%$).

Im Durchschnitt wurden unter dem Einfluß von Erlenpollenextrakt (Konz. 2 : 1) Rundtänze von weniger als 30 Sekunden Dauer ausgelöst. Häufig reagierten die einzelnen Sammler aber mit länger anhaltenden Tänzen. Bienen, die vorher nicht getanzt hatten, führten nach Sammelflügen zu Extrakt-Zellulose Tänze von 2 Minuten und längerer Dauer auf. Tänze von 90 Sekunden Dauer waren nach der Extraktzugabe die häufigste Verhaltensweise.

Die Anzahl der anfliegenden Bienen änderte sich an der reinen Zellulose nicht wesentlich (Abb. 2, bis 1 h). Versuchs- und Kontrolltiere waren ungefähr gleich häufig. Bei den Kontrollbienen blieb die Zahl der Sammler auch bis zum Ende der Versuchszeit gleich hoch. Am Versuchsplatz sank unmittelbar nach dem Austausch des unbehandelten Pulvers gegen Extraktzellulose die mittlere Häufigkeit der Sammler zunächst unter das Kontrollniveau, stieg dann aber stetig bis zum Versuchsende an. Zwei Stunden nach der Zugabe des Extrakts sammelten im Durchschnitt mehr als 20 Bienen die behandelte Zellulose, während es vorher bei reiner Zellulose nur etwa 5 Tiere waren. Das Ergebnis bestätigt die Beobachtungen von LOUVEAUX (1958), HÜGEL (1962), TABER (1963), LEPAGE u. BOCH (1968), HOPKINS et al. (1969).

Um zu prüfen, welchen Einfluß die Konzentration des Erlenpollenextrakts in der Zellulose auf das Werbeverhalten hat, gab ich den Versuchsbienen im Anschluß an den dritten Versuch mit Pollenextrakt 2:1 Zellulose mit der doppelten Extraktkonzentration (4:1).

Während die Sammler bei der Konzentration 2:1 im Durchschnitt Rundtänze bis zu 30 sec. Dauer (Stufe 6) ausführten, tanzten sie bei der höheren Extraktkonzentration im Mittel länger als 120 sec. (Stufe 9; Abb. 4). Der Anstieg der Tanzdauer ist statistisch gesichert ($P < 1\%$).

ABB. 2 und 3 : *Zeitverlauf der mittleren Sammler-Häufigkeiten und Werbeintensitäten vor und nach der Zugabe von Erlenpollenextrakt; alle Kurvenpunkte sind Mittel von Meßwerten aus drei Versuchen;*

■ u. ● Versuchsgruppen, □ u. ○ Kontrollgruppen;

Abszissen : Stunden nach Versuchsbeginn,

Extraktzugabe nach 1 h;

Ordinaten : mittlere Zahl der Besucher am Futterplatz (Stichproben in 10-Minuten-Abständen) :

Abb. 2 bezw. mittlere Werbeintensität : Abb. 3.

FIG. 2 et 3. — *Durée des fréquences moyennes de butinage et intensités de recrutement avant et après l'addition d'extrait de pollen d'aulne; tous les points de la courbe représentent des moyennes de mesures faites à partir de 3 expériences :*

■ et ● groupes expérimentaux;

□ et ○ groupes témoins.

Abscisses : nombre d'heures après le début de l'expérience, addition de l'extrait au bout d'une heure.

Ordonnées : nombre moyen de visiteurs à la source de nourriture (échantillons pris toutes les 10 minutes) : fig. 2.

Intensité moyenne de recrutement : fig. 3.

Sammler-Häufigkeit = nombre de butineuses.

Erlenpollen Extrakt = extrait de pollen d'aulne.

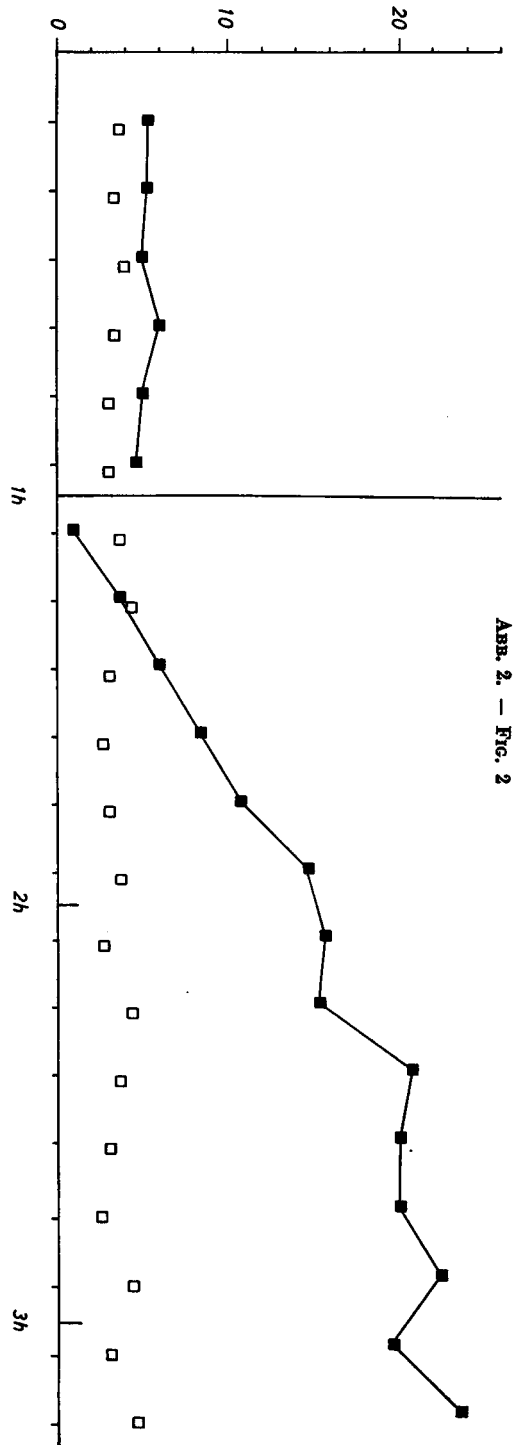


Abb. 2. — Fig. 2

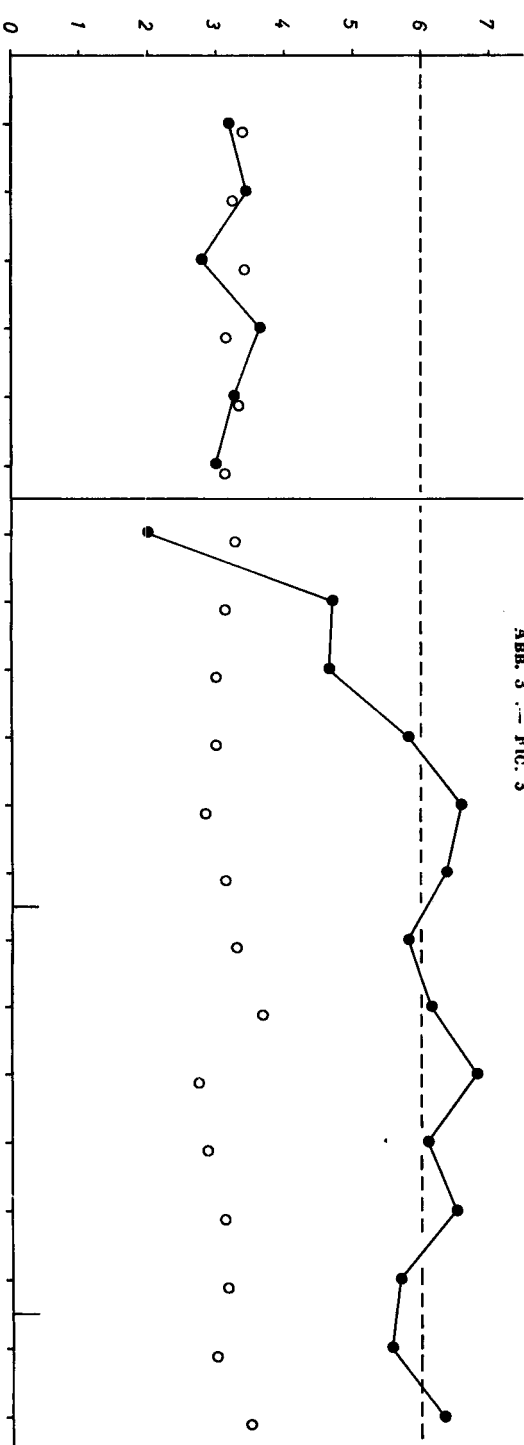


Abb. 3. — Fig. 3

Erlenpollen-Extrakt

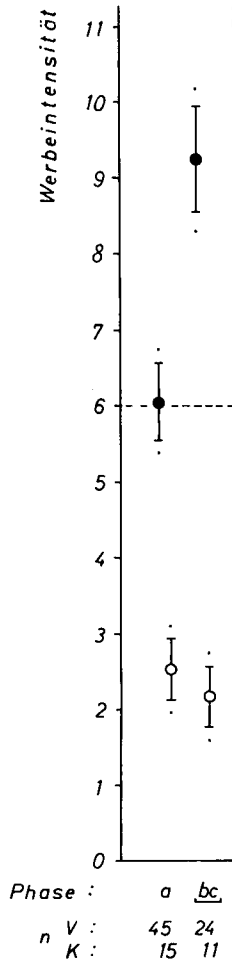


ABB. 4. — Wirkung erhöhter Erlenpollenextraktkonzentration auf die Werbeintensität (Konz. 2 : 1 → 4 : 1)

Phase a : vor der Konzentrationserhöhung am Versuchsplatz.

Phase bc : nach der Konzentrationserhöhung am Versuchsplatz.

Legende im übrigen entspr. Abb. 1

FIG. 4. — Action d'une concentration élevée de pollen d'aulne sur l'intensité de recrutement (concentr. 2 : 1 → 4 : 1)

Phase a : avant l'élévation de la concentration.

Phase bc : après l'élévation de la concentration.

Par ailleurs, même légende que pour la figure 1.

Bei den Kontrollbienen, die während der ganzen Zeit reines Zellulosepulver sammelten, sank währenddessen die mittlere Werbeaktivität um etwa eine halbe Stufe ab. Der Vergleich zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe ist dadurch erschwert, daß sie bereits in der Phase a verschiedenes Material sammelten und dadurch auf verschiedenem Niveau der Werbeintensität standen. Eine echte Kontrollgruppe hätte während des ganzen Versuchs Erlenpollenextrakt 2:1 erhalten

müssen. Das war aber nicht möglich, weil der geringe Vorrat an Extrakt für andere Versuche gebraucht wurde. Bei der « Kontrollgruppe » kann allenfalls die Tendenz berücksichtigt werden.

Die Ergebnisse stehen im Einklang mit der Beobachtung von LOUVEAUX (1958), daß der Sammeleifer von der Konzentration einer attraktiven Fraktion im Pollenextrakt abhängt.

b. — *Versuche mit anderen Pollenarten.*

Mit Haselpollenextrakt wurden keine systematischen Versuchsserien nach dem geschilderten Schema durchgeführt, weil der Extrakt nicht in ausreichender Menge zu Verfügung stand. Bei kurzen qualitativen Tests nahmen die Bienen Zellulosepulver, das einen Haselpollen-Ätherextrakt in der Konzentration 2:1 enthielt, in der Regel leicht an und höselten und tanzten ähnlich intensiv wie bei Zellulose mit Erlenpollenextrakt. Standen die Extrakte von Erlenpollen und Haselpollen an Zellulose am Futterplatz nebeneinander, so wurden sie von Bienen, die an einer der beiden Sorten gesammelt hatten, in etwa gleicher Häufigkeit angenommen.

Im Gegensatz zu LOUVEAUX, HÜGEL und TABER gelang es mir nicht, den Pollen durch Extraktion ganz unattraktiv zu machen. Selbst nach einer Extraktion von 30 Tagen Dauer wurde ein Rückstand von Haselpollen noch gut angenommen und löste vereinzelte Tänze aus.

Mischpollen. Das Ergebnis eines Versuchs mit Mischpollenextrakt (Hauptkomponenten : Taraxacum, Cruciferen) ist in Abb. 5 (links) dargestellt. Die Werbeaktivität der Versuchsbienen liegt bei reiner Zellulose (Phase a) unterhalb der Stufe 3. Mit extrakthaltiger Zellulose steigt die Werbeaktivität stark an. Das Vertrauensintervall des Mittelwerts in der Phase c ist gegen das Ausgangsniveau a und alle Kontrollwerte statistisch gesichert ($P < 1\%$) und schließt die Stufe 6 « Regulärer Rundtanz bis zu 30 sec. Dauer » ein. Auch unter dem Einfluß des Mischpollenextrakts stieg also die Werbeintensität an, und Tänze wurden ausgelöst. Die Kontrollbienen verharteten währenddessen ungefähr auf dem Ausgangsniveau. Die Werbeintensität sank im Mittel leicht, wenn auch nicht signifikant, ab.

Kiefernpollen (*Pinus silvestris*) wird von frei ausfliegenden Bienen gesammelt; die Menge der eingetragenen Höschen entspricht jedoch nicht dem überreichen Angebot während der Kiefernblüte (LOUVEAUX, 1958, u. WAHL, mdl. Mitt.). Im Versuchsraum abgesperrte und auf Zellulose dressierte Bienen nahmen handgesammelten Kiefernpollen zögernd an, ließen ihn aber regelmäßig im Stich, wenn er über mehrere Stunden mit einem Mischpollen (vorwiegend Löwenzahn und Cruciferen) konkurrierte. Von 130 registrierten Sammelflügen an reinem Kiefernpollen waren nur 18 = 13,8 % von Rundtänzen begleitet. Bei Haselpollen, Erlenpollen und Mischpollen tanzten unter vergleichbaren Bedingungen nahezu alle Sammler.

Ein Ätherextrakt aus Kiefernpollen beeinflusste die Werbeaktivität der Sammler nicht merklich (Abb. 5, rechts).

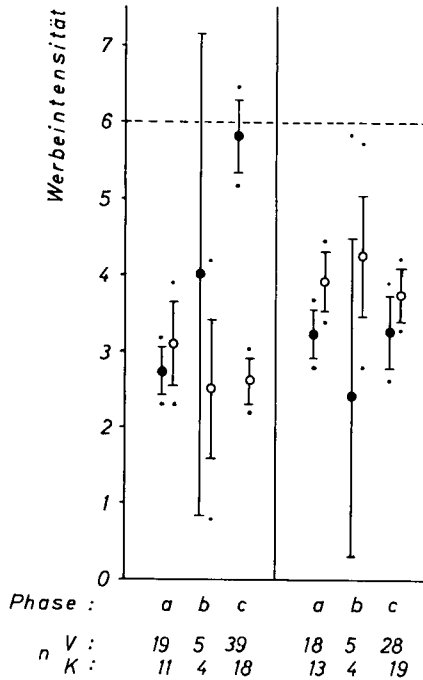


ABB. 5. — Wirkung eines Mischpollen- (links) und eines Kiefernpollen-Extrakts (rechts) auf die Werbeintensität
Legende wie in Abb. 1.

FIG. 5. — Action d'un pollen mélangé (à gauche) et d'un extrait de pollen de pin (à droite) sur l'intensité de recrutement
Même légende que pour la fig. 1.

II. — Versuche mit ätherischen Ölen

a. — Wirkung ätherischer Öle auf das Werbeverhalten.

Nur beim ersten Versuch einer Serie mit einem bestimmten Duftstoff war der Duft den Bienen unbekannt (Abb. 6). Für alle folgenden Versuche galt der angebotene Duft dann als « bekannt » (Abb. 7). Zu den Tieren, die einen Duftstoff kannten, zählte ich auch die, welche schon bei der Dressur mit ihm in Berührung gekommen waren.

Nach der Duftzugabe nahmen die Bienen die veränderte Zellulose zunächst nur zögernd an. Sie brauchten mehr Zeit für die Sammelflüge, blieben zwischen- durch lange im Stock und zeigten gehäuft Verhaltensweisen wie Zittertänze, « Rückkehr ohne Höschen » und « Langsames Durchlaufen ».

Bei allen Duftstoffen außer bei Thymianöl lag die mittlere Werbeintensität der Versuchsbienen in der ersten halben Stunde nach der Duftzugabe (Phase *b*) niedriger als der Mittelwert für unbeduftetes Zellulosepulver (Vorphase *a*). Bei

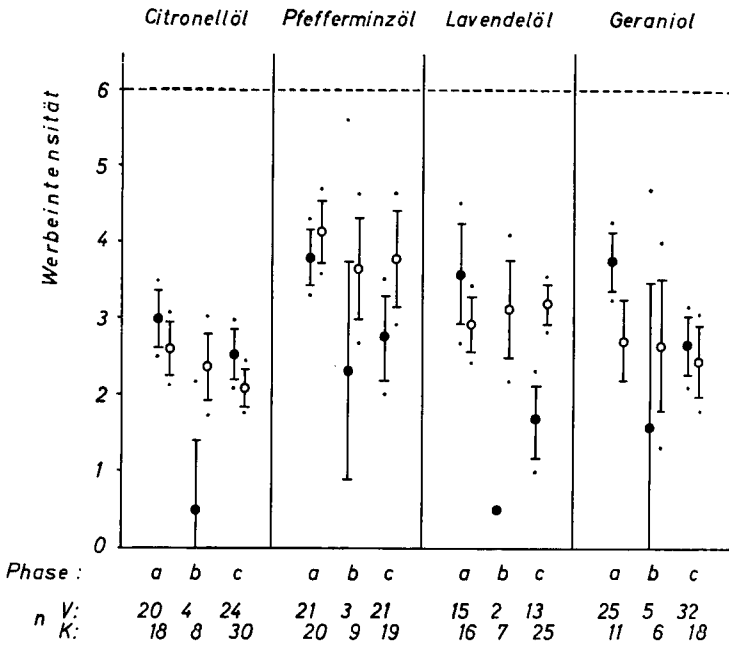


ABB. 6. — FIG. 6

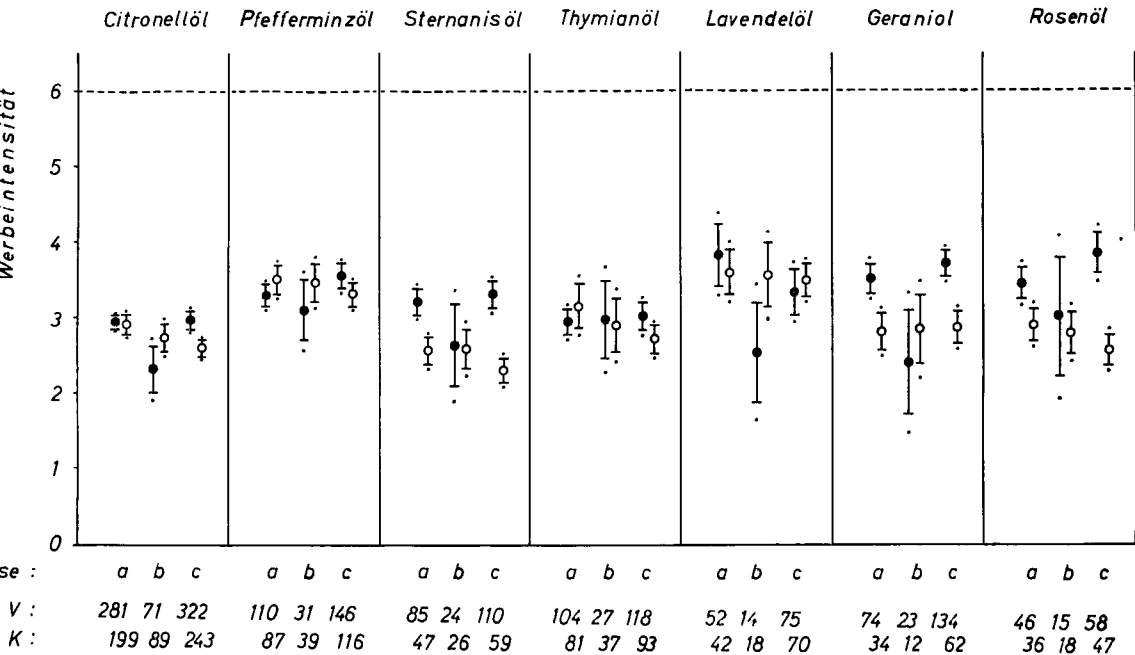


ABB. 7. — FIG. 7

ABB. 6 u. 7. — Mittlere Werbeintensitäten (Ordinaten) höselnder Versuchs- (●) und Kontrollbienen (○) nach Angebot von unbekanntem (Abb. 6) und bekanntem (Abb. 7) ätherischen Duftstoffen. Legende wie bei Abb. 1.

FIG. 6 et 7. — Intensités moyennes de recrutement (ordonnées) des butineuses expérimentales (●) et des témoins (○) après l'adjonction de substances orodantes éthérées inconnues (fig. 6) et connues (fig. 7). Même légende que pour la fig. 1.

« bekanntem » Citronellöl, Lavendelöl und Geraniol ist dieses Absinken statistisch gesichert ($P < 5\%$). Der Abfall bei den « unbekanntem » Duftstoffen (Abb. 6) ist, ausgenommen bei Citronellöl mit $P < 1\%$, trotz des deutlich größeren numerischen Wertes nicht signifikant. Das erklärt sich wohl aus der geringen Anzahl registrierter Sammelflüge bei nur je einem Versuch.

Bei den Kontrollbienen blieb die mittlere Werbeintensität in der Phase *b* im wesentlichen auf dem Ausgangsniveau. Der geringe Abwärtstrend, den die Kontrollbienen in den meisten Versuchen zeigten, ist nirgends statistisch gesichert.

Nach der « Abschreckungs- » oder « Gewöhnungs- » Phase *b* stieg bei allen Duftstoffen die Werbeintensität der Versuchsbienen im Mittel wieder an. Allerdings steigerte sie sich bei keinem der ätherischen Duftöle signifikant über die Höhe während der Vorphase *a*. Zwar zeigten die Bienen bei den meisten « bekannten » Duftstoffen (bei allen außer Lavendelöl) im Durchschnitt eine geringe Steigerungstendenz gegenüber ihrem Ausgangsniveau, in keinem Fall aber stieg die mittlere Werbeaktivität um den Betrag einer ganzen Intensitätsstufe an. In der Vorphase *a* lag die mittlere Werbeintensität bei den meisten Versuchsreihen mit « bekannten » ätherischen Ölen (Pfefferminzöl, Sternanisöl, Lavendelöl, Geraniol, Rosenöl) im Durchschnitt zwischen den Stufen 3 (« hastiges Durchlaufen ») und 4 (« Tanzansatz »), bei einigen (Citronellöl, Thymianöl) wenig unterhalb der Stufe 3. Für alle geprüften ätherischen Duftstoffe gilt: in der Phase *c* der Versuchsgruppen wird nicht einmal die Intensitätsstufe 4 (« Tanzansatz ») in das Vertrauensintervall des Mittelwerts eingeschlossen, erst recht nicht die Stufe 6 (« regulärer Rundtanz »).

Im Gegensatz zu LINDAUERS (1948) und KASCHEFS (1957) Befunden an Zuckerwassersammlern ließ sich also die Werbeintensität der Zellulose-Sammler durch die ätherischen Duftstoffe nicht deutlich steigern; diese lösten jedenfalls bei meiner Versuchsdurchführung keine regulären Werbetänze aus.

Bei solchen Versuchsbienen, die mit den Test-Duftstoffen vorher nicht in Berührung gekommen waren (Abb. 6), stieg die mittlere Werbeintensität nach der Gewöhnungsphase *b* zwar wieder an, blieb aber stets um eine bis zwei Stufen unterhalb des Standes vor der Duftzugabe. Bei Lavendelöl und Geraniol ist dieser Unterschied mit $P < 1\%$, bei Pfefferminzöl mit $P < 5\%$ statistisch gesichert. Der genaue zeitliche Verlauf der Werbeaktivität ist aus Abb. 4 zu ersehen.

b. — *Wirkung ätherischer Duftstoffe auf die Sammelintensität; Vergleich der zeitlichen Veränderung von Werbeintensität und Sammler-Häufigkeit.*

Obwohl sich die Tanzbereitschaft und die Werbeintensität der Zellulose-Sammler durch den Duft der ätherischen Öle nicht wesentlich steigern ließ, kamen nach der Duftzugabe doch regelmäßig und deutlich mehr Bienen zur bedufteten als zur unbedufteten Zellulose. Als Beispiel für einen solchen Anstieg der mittleren Sammlerhäufigkeit ist das zusammengefaßte Ergebnis aus 13 Versuchen mit Citronellöl in Abb. 8 dargestellt.

Bei den Kontrollbienen, die nur unbeduftetes Zellulosepulver sammelten, blieb die mittlere Stichproben-Häufigkeit der Sammler über die ganze Versuchszeit angenähert konstant. Bei den Versuchsgruppen veränderte sich während der

Phase *a*, während der die Bienen ebenfalls duftloses Zellulosepulver sammelten, die mittlere Häufigkeit nicht wesentlich und lag auf etwa derselben Höhe wie die Kontrollwerte. Nach der Duftzugabe sank die Zahl der Sammler zunächst ab, erhöhte sich dann aber stetig, überstieg im Mittel bei der 4. Stichprobe nach der Duftzugabe den Kontrollwert und erhöhte sich weiter bis gegen Ende der Versuchszeit.

Abb. 9 zeigt zum Vergleich die zugehörige Kurve der Werbeintensität aus denselben 13 Citronellöl-Versuchen. (Das bereits in Abb. 7 dargestellte Ergebnis für Citronellöl ist hier zeitlich feiner aufgeschlüsselt.)

Bei den anderen Duftstoffen gab es im wesentlichen das gleiche Ergebnis. Auch hier kamen, anscheinend ohne deutlich stärkere Werbeaktionen der bisherigen Sammler, nach der Duftzugabe zeitweise mehr Bienen zum Futterplatz als vorher. Bei Citronellöl und Rosenöl stieg dabei die Zahl der Sammler im Mittel bis zum Ende der Versuchszeit weiter an. Bei den übrigen Duftstoffen blieb die Besucherzahl nach einer Anstiegsphase etwa auf der erreichten Höhe oder fiel am Ende wieder ab. Wahrscheinlich kommen diese Unterschiede zwischen den Duftstoff-Serien so zustande, daß bei den Citronellöl- und Rosenöl-Versuchen mehr ehemalige Sammler als bei den anderen Duftstoffen die Futterplätze kannten und nun nach und nach bis zum Ende der Versuchszeit mobilisiert wurden, während sonst das « Reservoir » dieser potentiellen Sammler im Stock bald erschöpft war. Vielleicht sind aber auch Neulinge angeworben oder angelockt worden, besonders bei den Citronellöl- und Rosenöl-Versuchen. Welcher Fall zutrifft und welche Faktoren außer dem Duft beteiligt sind, ist noch nicht endgültig geklärt.

Im ganzen bestätigen die Ergebnisse der Duftstoff-Versuche die Beobachtung v. FRISCHS (1923, vgl. auch JOHNSON u. WENNER, 1966; JOHNSON, 1967), daß eine Biene, auch ohne zu tanzen, schon durch bloßes Mitbringen des Dufts in den Stock andere Bienen zum Ausfliegen und Sammeln veranlassen kann. Es war im Stock häufig zu sehen, wie bisher ruhig sitzende Bienen auf eine Sammlerin zu- und ihr nacheilten, wenn diese in 1 bis 2 cm, seltener auch über 3 cm Entfernung mit bedufteter Zellulose vorbeilief und dabei kein auffälliges Verhalten wie Zittern, Schütteln, Tanzansätze zeigte und auch nicht tanzte. Allerdings war bei der gegebenen Versuchsanordnung keine Gelegenheit, die Nachläuferinnen systematisch weiterzuverfolgen.

DISKUSSION

Die Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß für die Auslösung von Tänzen bei höselnden Bienen spezifische Pollenkomponenten notwendig oder zumindest förderlich sind. Duftstoffe, die nicht aus Pollen stammen, werden beim Höseln zwar auch beachtet, sie dienen den Sammlern aber nicht als Signal für eine lohnende Pollenquelle. Ob diese Duftstoffe nur « passiv » als neutrale Orientierungshilfe wirken oder mehr « aktiv » als (unspezifisches) Sammel-Signal, ist noch nicht entschieden.

Das Höseln selbst kann ebenfalls durch extrahierbare Pollensubstanzen ausgelöst und gefördert werden. Wie bei den Nektar- und Zuckerwassersammlern liegt allerdings auch bei den Pollensammlern die Annahmeschwelle niedriger

ABB. 8 und 9.

*Veränderung der mittleren Sammler-Häufigkeiten (Abb. 8) und Werbeintensitäten (Abb. 9)
in der Zeit;*

Mittelwerte aus 13 Versuchen mit Citronellöl

Bedeutung der Zeichen wie in Abb. 2 u. 3.

FIG. 8 et 9.

*Variation des fréquences moyennes de butineuses (fig. 8) et des intensités de recrutement (fig. 9)
dans le temps.*

Valeurs moyennes pour 13 expériences avec l'essence de citronnelle

Voir les fig. 2 et 3 pour la compréhension des signes.

Abb. 8 — Fig. 8

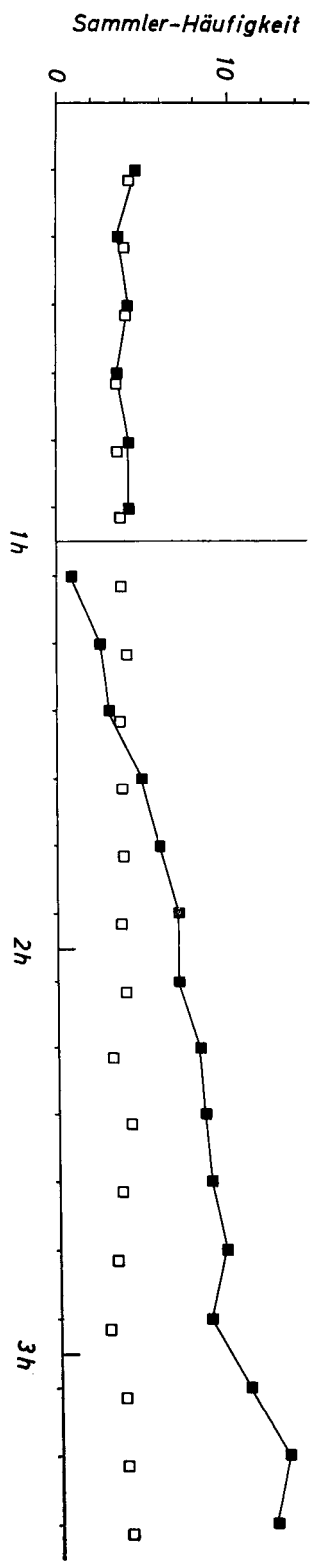
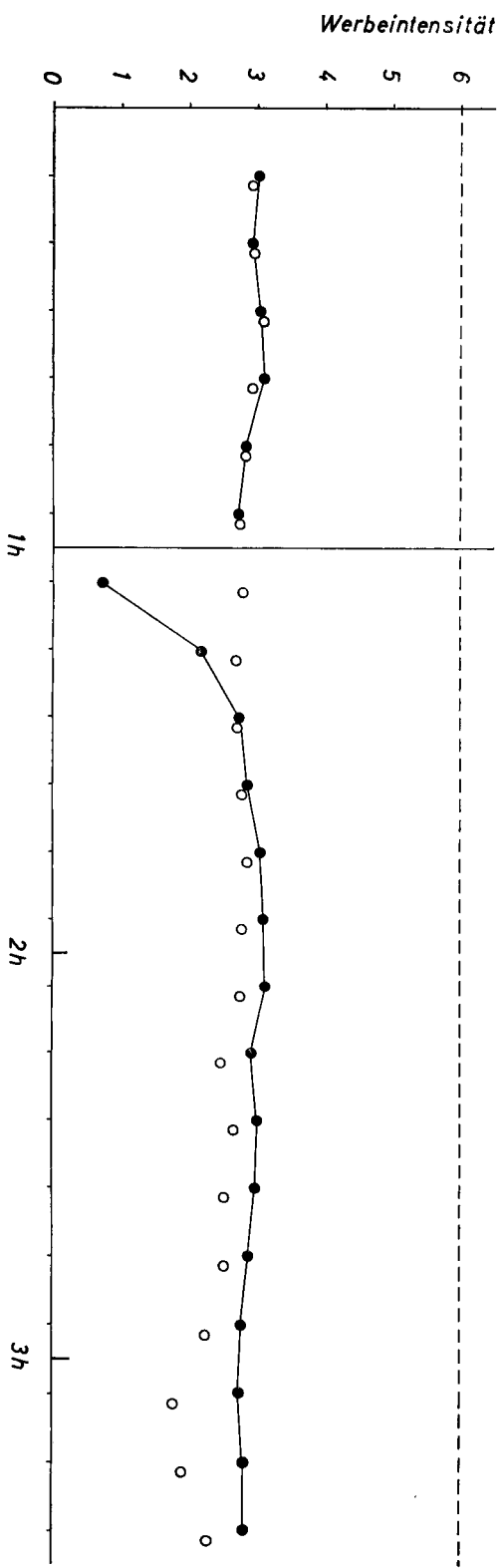


Abb. 9. — Fig. 9



als die Tanzschwelle, so daß die Sammelbewegungen unter besonderen Bedingungen auch ohne die spezifischen Attraktivkomponenten des Pollens ausgelöst werden können.

Daß ätherische Duftstoffe auf Zuckerwassersammler tanzfördernd wirken, auf Zellulosepulversammler nach den vorliegenden Befunden aber nicht, kann mehrere Gründe haben. Einmal können Verschiedenheiten des Bienenmaterials, des Versuchsraums, der Versuchsdurchführung etc., für die Unterschiede verantwortlich sein, so z.B. der Umstand, daß ich von einem — durch das Zellulosepulver vorgegebenen — niedrigeren Niveau der Werbeintensität ausgehen mußte als LINDAUER und KASCHEF. Es wäre aber auch denkbar, daß die Sammler einen Duftstoff beim Höseln tatsächlich anders bewerten als beim Nektar- oder Zuckerwassersammeln, entsprechend der unterschiedlichen Bewertung von ätherischen Duftstoffen und auch von Entfernungen beim Zuckerwassersammeln und bei der Wohnungssuche (LINDAUER, 1955; BOCH, 1956). Auch bei anderen Insekten sind solche Bewertungsunterschiede in verschiedenen Funktionskreisen bekannt (TINBERGEN *et al.*, 1942).

Die Ergebnisse der Duftstoffversuche mit Zellulosesammlern zeigen, daß sich die Zahl der Sammler vergrößern kann, auch wenn die Einzelbienen ihre sichtbare Aktivität nicht steigern und keine Anzeichen dafür erkennen lassen, daß die Futterquelle für sie attraktiver wird. Es ist daher problematisch, aus der Zahl der Sammler am Futterplatz oder an einer bestimmten Pflanzenart ohne weiteres auf die Attraktivität der betreffenden Futterquelle zu schließen. Auf die Zahl der Sammler oder die eingetragene Pollenmenge wirkt sich neben den Eigenschaften der Futterquelle eine Reihe von Faktoren in komplexem Gefüge aus, z.B. Außenbedingungen, die Verhältnisse im Stock, Zufälligkeiten in der Reihenfolge der Entdeckung der Futterquellen und im Gefolge die Wirkungen des Sammel- und Werbegeschehens. Für Aussagen über die Attraktivität einer Futterquelle sollte man das Verhalten der einzelnen Sammler und ihre Bewertungsmaßstäbe, die sich in den Tänzen zeigen, mitberücksichtigen. Allerdings geht auch in das individuelle Verhalten ein Teil des genannten Faktorengefüges ein. Dazu kommen individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Bienen.

Bei der Auslösung des Sammelns und der Tänze spielen neben den extrahierbaren Pollenkomponenten sicherlich noch andere Faktoren eine Rolle. LOUVEAUX (1958) und FREE (1965, 1967) fanden, daß von vor allem die Anwesenheit junger Brut sehr entscheidend für die Menge des eingetragenen Pollens ist (vgl. auch FILMER, 1932; FUKUDA, 1960). Allerdings kann auch ein brutloses Volk noch über lange Zeit geringe Mengen Pollen eintragen (LOUVEAUX 1954, 1955, 1958, eigene Beobachtungen). Die Anwesenheit der Königin hat nach FREE (1967) einen geringen, nach LOUVEAUX über die Brut einen indirekten Einfluß auf das Pollensammeln. Der Geruch der Brut wirkt leicht stimulierend, stärker noch die Kontaktmöglichkeit der Sammler mit solchen Bienen, die ihrerseits mit der Brut Kontakt hatten (FREE, 1967). FREE denkt an die Übertragung eines « Brutpheromons » als eine von verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten. Die stärkste positive Wirkung hatte eine direkte Kontaktmöglichkeit der Sammler mit der Brut. Pollenentnahme (VEPRIKOV, 1936) oder Verminderung der Polleneinnahme, z.B. mit Hilfe von Pollenfallen (LINDAUER, 1952; MORIYA, 1966) löste verstärktes Pollensammeln aus. FREE (1967) diskutiert die Bedeutung von vorbereiteten und

freien Pollenzellen als regelndes Moment für den Sammeleifer der Kolonie. Mir fiel auf, daß Pollensammler, die auf die oberen Waben des Beobachtungsstocks liefen, um ihre Höschen abzustreifen, nach dem langen Weg nur noch selten tanzten. BOCH (1959) hält den Eifer, mit dem die heimkehrende Sammlerin von den Stockgenossinnen inspiziert wird, für einen möglichen Ansporn zum weiteren Sammeln. Vielleicht wird auch die Auslösung der Werbeaktionen durch diesen Faktor mitbestimmt, ähnlich der « sozialen Steuerung des Alarmwerts der Bientänze » bei Zuckerwassersammlern (STECHE, 1957, vgl. auch LINDAUER, 1948).

Zur Frage, ob die Pollenattraktivität rein chemisch oder auch durch optische und mechanische Faktoren wirkt, wurden verschiedene Versuche durchgeführt (HOHMANN, 1967), ohne daß bisher eine eindeutige Klärung erreicht werden konnte. Wahrscheinlich geschieht die Stimulierung im wesentlichen durch chemische Faktoren. Möglicherweise hat aber auch die Farbe des Pollens oder des Extrakts eine anlockende und stimulierende Wirkung (vgl. LEPAGE u. BOCH, 1968). Auch an die mechanische Konsistenz des Höselmaterials werden sicher bestimmte Anforderungen gestellt, damit das Sammeln überhaupt möglich wird, doch sprechen einige Beobachtungen gegen eine primäre Bedeutung dieses Faktors. So suchten z.B. die Bienen eingetrocknete und zum Höseln ganz ungeeignete Extraktropfen sehr ausdauernd ab und bearbeiteten sie mit Mandibeln, Rüssel und Vorderbeinen. Auch an trockenen und harten, mit Pollenfallen geernteten Pollenhöschchen nagten sie so lange herum, bis der abgeschrotene Pollenstaub zum Höseln ausreichte.

*Reçu pour publication en décembre 1969.
Eingegangen im Dezember 1969.*

RÉSUMÉ

On sait qu'il est possible de favoriser la collecte de succédanés de pollen en y ajoutant des extraits de pollen (LOUVEAUX, 1958; HÜGEL, 1963; TABER, 1963; LEPAGE & BOCH, 1968; HOPKINS, JEVANS & BOCH, 1969). Il reste à savoir si les extraits de pollen agissent également sur l'activité de recrutement. Lors de la récolte d'eau sucrée, on peut également, en ajoutant à l'eau des essences éthérées, déclencher les danses ou en augmenter l'intensité (LINDAUER, 1948; KASCHEF, 1957). Le présent travail a pour second objectif de rechercher si les essences éthérées ont aussi une quelconque influence sur l'activité de recrutement des butineuses de pollen.

Il s'agit de rechercher quels sont les facteurs principaux qui déclenchent la collecte et les danses de recrutement chez les butineuses de pollen.

Étant donné que les abeilles n'acceptent de succédanés qu'en cas de pénurie de pollen, on a installé la colonie expérimentale dans une enceinte fermée (Galerie d'hiver du jardin botanique de Marburg : 9,20 m × 6,50 m × 7,40 m) afin de lui interdire la récolte naturelle. La colonie a été placée dans une ruche d'observation chauffée. On a dressé quelques abeilles marquées à récolter de la poudre de cellulose à deux sources différentes. Le comportement de recrutement a tout d'abord été étudié pour la récolte de cellulose pure. Ensuite on a remplacé, en un des endroits, la poudre de cellulose brute par un mélange de poudre de cellulose et de substances odorantes ou d'extraits de pollen : on a observé dans ce cas le comportement de recrutement des butineuses. Les abeilles fréquentant l'autre source continuaient à récolter, comme témoins, la poudre de cellulose brute.

Après chaque vol on observait dans la ruche le comportement de recrutement des butineuses marquées. Les particularités de comportement ont été classifiées et coordonnées selon une série graduelle d'intensité de recrutement (p. 161) et évaluées en intensités moyennes de recrutement.

Avec des extraits éthérés obtenus à partir de pollens d'aulne ou de noisetier récoltés à la main ou d'un mélange provenant de trappes à pollen, on peut déclencher chez les butineuses de cellulose des danses animées (d'une durée de plus de 2 minutes chez certaines abeilles). En moyenne, l'activité de recrutement s'élève progressivement jusqu'aux danses en rond régulières (fig. 1, 3, 5). L'ardeur au butinage de certaines abeilles s'élève même manifestement. Le nombre des butineuses à la source de nourriture, après adjonction de pollen d'aulne passe, en moyenne, de 5 à plus de 20. Si l'on élève la concentration de l'extrait de pollen d'aulne dans la poudre de cellulose, l'intensité moyenne de recrutement double entre le degré 6 (danse en rond < 30 sec) et le degré 9 (danse en rond 90-120 sec., fig. 4). L'action de l'extrait de pollen d'aulne dépend donc de sa concentration.

Contrairement à l'action des extraits de pollen et au comportement des butineuses d'eau sucrée, les essences éthérées ne provoquent pas une augmentation notable de l'activité de recrutement chez les collectrices de pollen. (fig. 6, 7, 9). Les danses ne se déclenchent en général pas. Néanmoins le nombre des butineuses croît régulièrement sur la cellulose parfumée (fig. 8). Les essences suivantes ont été testées : citronnelle, menthe, badiane, thym, lavande, rose (synthétique), géranioïl.

Les résultats montrent que, pour déclencher les danses chez les collectrices de pollen, des composants spécifiques du pollen sont nécessaires ou du moins recommandés.

La différence de comportement vis-à-vis des substances odorantes éthérées, entre les butineuses d'eau sucrée et de pollen, peut être attribuée à des variantes dans les conditions expérimentales et dans le matériel animal. Cependant une discrimination appréciative des abeilles au cours de leurs diverses activités serait pensable, puisqu'elle a été reconnue dans plusieurs domaines fonctionnels (LINDAUER, 1955; BOCH 1956; TINBERGEN *et al.*, 1942). Pour se prononcer sur l'attractivité d'une source de nourriture, il faudrait tenir compte du comportement individuel de butinage et de recrutement, car le chiffre brut des butineuses peut être source d'erreur. On n'a pu encore expliquer clairement si l'attractivité du pollen est purement chimique ou si elle est due également à des facteurs optiques ou mécaniques. A côté des caractéristiques de la source de nourriture, plusieurs autres facteurs jouent certainement un rôle dans le déclenchement des danses des collectrices de pollen, comme, par exemple, la présence de couvain et, par suite, les besoins en pollen.

LITERATUR

- BOCH R., 1956. Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen, *Z. vgl. Physiol.* 38, 136-167.
- BOCH R., 1959. Food handling by honey bees within the hive, Symposium on food gathering behavior of Hymenoptera, 7 th *Ann. Mtg. Entomol. Soc. Amer.*, 12-16.
- BOCH R., SHEARER D. A., 1962. Identification of Geraniol as the active component in the Nassanoff Pheromone of the honeybee. *Nature (Lond.)*, 194, 704-706.
- BOCH R., SHEARER D. A., 1963. Production of geraniol by honey bees of various ages. *J. Ins. Physiol.*, 9 (4), 431-434.
- BOCH R., SHEARER D. A., 1965. Attracting honeybees to crops which require pollination. *Amer. Bee J.*, 105 (5), 166-167.
- BÖTTCHER F. K., 1941, 1/3 Zentner Pollen geerntet ! Mein neues Pollenerntegerät. *Leipz. Bienenztg.*, 56, 22.

- BUTTEL-REEPEN H.v., 1900. *Sind die Bienen Reflexmaschinen?* Leipzig.
- DOULL, K. M., 1966. The relative attractiveness to pollen-collecting honeybees of some different pollens, *J. apic. Res.*, 5 (1), 9-14.
- FILMER R. S., 1932. Brood area and colony size as factors in activity of pollination units, *J. econ. Entomol.*, 25, 336-343.
- FISCHER W., 1957. Untersuchungen über die Riechscharfe der Honigbiene, *Z. vgl. Physiol.*, 39, 634-659.
- FREE J. B., 1962. The attractiveness of Geraniol to foraging honeybees, *J. apic. Res.*, 1, 52-54.
- FREE J. B., 1965. The allocation of duties among worker honeybees, *Symp. Zool. Soc. Lond.*, n° 14, 39-59.
- FREE J. B., 1967. Factors determining the collection of pollen by honeybee foragers, *Anim. Behav.*, 15, 134-144.
- FRIßCH K. v., 1919. Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jb. (Physiol.)*, 37, 1-238.
- FRIßCH K. v., 1923. Über die « Sprache » der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung. *Zool. Jb. (Physiol.)*, 40, 1-186.
- FRIßCH K. v., 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Berlin, Heidelberg, New York.
- FRIßCH K. v., RÖSCH G. A., 1926. Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollen-duft für die Verständigung im Bienenvolk, *Z. vgl. Physiol.*, 4, 1-21.
- FUKUDA H., 1960. Some observations on the pollen foraging activities of the honeybee, *Apis mellifera* L. (Preliminary Report). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool.*, 14 (3), 381-386.
- HOHMANN H., 1967. Über die Wirkung von Duftstoffen und Pollenextrakten auf das Sammel- und Werbeverhalten höselnder Bienen (*Apis mellifera* L.). *Diss. Naturw. Fak. Univ. Marburg*.
- HOPKINS, C. Y., JEVANS A. W., BOCH R., 1969. Occurrence of octadeca-trans-2, cis-9, cis-12-trienoic acid in pollen attractive to the honey bee. *Can. J. Biochem.*, 47 (4), 433-436.
- HÜGEL Marie-France, 1962. Étude de quelques constituants du pollen, *Ann. Abeille* 5 (2), 97-133.
- HÜGEL Marie-France, 1965. Composition et propriétés du pollen : revue des travaux récents. *Ann. Abeille*, 8 (4), 299-307.
- JOHNSON D. L., 1967. Communication among honey bees with field experience. *Anim. Behav.* 15, 487-492.
- JOHNSON D. L., WENNER A. M. 1966. A relationship between conditioning and communication in honey bees, *Anim. Behav.*, 14, 261-265.
- KASCHEF A. H., 1957. Über die Einwirkung von Duftstoffen auf die Bientänze. *Z. vgl. Physiol.* 39, 562-576.
- LEPAGE M., BOCH R., 1968. Pollen lipids attractive to honeybees. *Lipids*, 3 (6), 530-534.
- LEVIN M. D., BOHART G. E., 1955. Selection of pollens by honeybees, *Amer. Bee J.*, 95, 392-393, 402.
- LIENERT G. A., 1961. Testaufbau und Testanalyse, Weinheim (J. Beltz).
- LINDAUER M., 1948. Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen, *Z. vgl. Physiol.*, 31, 348-412.
- LINDAUER M., 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vgl. Physiol.*, 34, 299-345.
- LINDAUER M., 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Z. vgl. Physiol.*, 37, 263-324.

- LOUVEAUX J., 1954. Études sur la récolte du pollen par les abeilles. *L'Apiculteur (Sec. Sci.)* 98 (12), 43-50.
- LOUVEAUX J., 1955. Introduction à l'étude de la récolte du pollen par les abeilles. *Physiol. comp. Oecol.* 4, 1-54.
- LOUVEAUX J., 1958. Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifica* L.), Thèse, Paris.
- MORIYA K., 1966. Effects of pollen trap on numbers of pollen foragers in honeybee colony. *Jap. J. Ecol.*, 16 (3), 105-109.
- SCHMID J., 1964. Zur Frage der Störung des Bienengedächtnisses durch Narkosemittel, zugleich ein Beitrag zur Störung der sozialen Bindung durch Narkose, *Z. vgl. Physiol.*, 47, 559-595.
- SCHWARZ R., 1955. Über die Riechschärfe der Honigbiene, *Z. vgl. Physiol.*, 37, 180-210.
- STECHE W., 1957. Soziale Steuerung des Alarmwertes der Bienentänze, *Naturwiss.*, 44, 597-598.
- TABER S., 1963. zit. nach : Vollständige Texte der Vorträge beim XIX. Apimocdia-Kongress in Prag 1963, II. Teil, Hrsg. vom Ministerium für Land-, Forst- u. Wasserwirtschaft in Prag 1964.
- TINBERGEN N., MEEUSE B. J. D., BOEREMA L. K., VAROSSIEAU W. W., 1942. Die Balz des Samtfalters, *Eumenis (Satyrus) semele*, *Z. Tierpsychol.* 5, 182-226.
- VEPRIKOV P. N., 1936. *Die Bestäubung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen*. Moskau (Sel'skogas).
- WAHL O. 1954. Untersuchungen über den Nährwert von Pollenersatzmitteln für die Honigbiene, *Insectes sociaux* 1 (3), 285-292.
- WAHL O., 1963. Vergleichende Untersuchungen über den Nährwert von Pollen, Hefe, Sojamehl und Trockenmilch für die Honigbiene (*Apis mellifica*), *Z. Bienenforsch.* 6, 209-280.
- WAHL O., 1966. Besitzen höselnde Bienen einen Spürsinn für den Nährwert des Sammelgutes? *Z. Bienenforsch.* 8, 229-235 (Maurizio-Festschrift).
- WEAVER N., WEAVER E. C., LAW J. H., 1964. The attractiveness of citral to foraging honeybees, *Progr. Rep. Texas agric. Exper. Sta.*, N° 2324 (7 pages).
- WEBER Erna, 1956². *Grundriß der biologischen Statistik*, Jena, Gustav Fischer.
- WITTEKINDT W., 1960 a. Vergleichende Untersuchungen der Tanzformen und rhythmischen Bewegungsweisen nicht geflogener und ausgeflogener Sammelbienen bei deren Nahrungserwerb im geschlossenen Stock, *Diss. Landw. Fak. Bonn, Forsch. u. Berat.* A 9, 91-94.
- WITTEKINDT W., 1960 b. Schwänzelbewegungen als Ausdruck gesteigerter Erregung innerhalb des Tanzverhaltens der Honigbiene, *Naturwiss.*, 47, 335-336.