

**DER EINFLUß SUBLETALER DOSEN
VON PARATHION (E 605)
AUF DAS ZEITGEDÄCHTNIS DER HONIGBIENE**

*L'influence de doses sublétales de parathion (E 605)
sur la mémoire du temps de l'abeille*

Burkhard SCHRICKER *

*Institut für Allgemeine Zoologie
und Experimentelle Morphologie der Freien Universität Berlin*

SUMMARY

**THE EFFECT OF SUBLETHAL DOSES OF PARATHION
ON THE TIME - SENSE IN HONEYBEES**

After treatment with a sublethal dose of Parathion (< 0.03 Gamma) time-trained Honeybees visit the feeding site on the following day during two periods of time : *a.* about one hour before the beginning of the training time, and *b.* during the training time.

A comparison of two time-trained groups from one colony proves that 1. the early maximum of visits is caused by the poisoning, 2. a foraging group per se does not act as a « social clock ». The « social clock » is represented by the entire colony. The problem is discussed whether the visits of poisoned bees during the training time are initiated by a « social clock » or whether they are the consequence of a mere dissociation of the « internal clock ». The early visits of poisoned time-trained bees are brought in connection with altered dance angles of foragers poisoned equally.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einer subletalen Vergiftung mit Parathion (0.03 Gamma) fliegen zeitdressierte Sammlerinnen am darauffolgenden Tag die Futterquelle maximal zu zwei verschiedenen Besuchszeiten an : *a.* etwa eine Stunde vor Beginn der Dressurzeit und *b.* während der Dressur-

* Privatdozent Dr. B. Schricker, Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie der Freien Universität, 1 Berlin 33, Königin-Luise-Str. 1-3.

zeit. Der Vergleich zweier zeitdressierter Sammelscharen aus einem Volk zeigt, daß 1. das verfrühte Besuchsmaximum durch die Vergiftung verursacht wird, 2. eine Sammelschar nicht als « sozialer Zeitgeber » wirkt. Der « soziale Zeitgeber » ist das gesamte Volk. Es wird diskutiert, ob die Besuche während der Dressurzeit von einem « sozialen Zeitgeber » angeregt werden oder, ob es sich um eine Dissoziation der « inneren Uhr » des Einzelwesens handelt. Die verfrühten Besuche vergifteter zeitdressierter Bienen werden im Zusammenhang mit veränderten schwerkraftorientierten Tanzwinkeln vergifteter Tänzerinnen diskutiert.

DER EINFLUSS SUBLETALER DOSEN VON PARATHION AUF DAS ZEITGEDÄCHTNIS DER HONIGBIENE

1. — *Einleitung und Problemstellung*

Nach eigenen Beobachtungen sprach FOREL (1910) der Honigbiene ein Zeitgedächtnis zu. BELING (1929) konnte durch Dressurversuche dafür experimentell den Nachweis erbringen. Die Frage, ob *a.* der für ein Zeitgedächtnis notwendige Zeitmesser eine äußere oder eine innere Uhr ist und *b.*, ob der Zeitmesser etwa durch exogene oder endogene Zeitgeber einzustellen bzw. zu verstellen ist, wurde in zahlreichen Untersuchungen gestellt (Zusammenfassung : RENNER 1958, 1961). Trotz Verändern oder Ausschaltens verschiedener tagesperiodischer Aussenfaktoren (BELING 1929; WAHL 1932, 1933) erschienen die Bienen immer pünktlich zur Dressurstunde. Andererseits blieben jedoch Dressuren auf einen 19 — oder 48 — Stundenrhythmus erfolglos (BELING 1929; WAHL 1932), selbst wenn Bienen von Geburt an einem solchen Rhythmus unterworfen sind (PASCHKE 1956). Diese Ergebnisse lassen auf einen endogenen Zeitmesser schließen, der nach BEIER (1968) im 23.4 Stundenrhythmus schwingt, im Dressurversuch jedoch aufgrund der Einwirkung exogener Zeitgeber Abweichungen von etwa ± 3 Stunden toleriert und entsprechend folgt (PASCHKE 1956; BEIER 1968). Entsprechend liegt die zur Unterscheidung zweier Dressurzeiten (an einem Dressurort) notwendige Zeitdifferenz. KOLTERMANN (1971) konnte kürzere Intervalle (bis zu 45 Minuten Abstand) nachweisen, indem er während einer Dauerfütterung Zeitzeichen in Form von zusätzlichen Duftgaben setzte. Den endgültigen Nachweis einer inneren Uhr erbrachten Versetzungsversuche mit zeitdressierten Bienen von Europa nach Nordamerika (und zurück) unter identischen Versuchsbedingungen (RENNER, 1955, 1957, 1959, 1960, 1961).

Eine zweite Frage, ob das Zeitgedächtnis der Bienen über eine Veränderung von Körperfunktionen (Stoffwechsel-, nervöse Prozesse) zu beeinflussen sei, beschäftigte ebenfalls zahlreiche Forscher. Die Verfütterung stoffwechsellemmender und stoffwechselfördernder Pharmaka führte zu unterschiedlichen Ergebnissen (GRABENSBERGER 1934; KALMUS 1934; WERNER 1954; RENNER 1957, 1958); sie haben aber offensichtlich keinen Einfluß auf die biologische Uhr. Werden zeitdressierte Bienen durch mehrstündige Abkühlung (bei 4-5 Grad Celsius) in eine Kältestarre versetzt (KALMUS 1934, RENNER 1957), so

erscheinen sie am darauffolgenden Tag verspätet am Dressurort. Hierbei kann es sich sowohl um einen Eingriff in das Stoffwechselgeschehen als auch in nervöse Prozesse handeln. Eine Kurzzeitnarkose zeigt bei zeitdressierten Bienen keine Wirkung (KALMUS 1934) — im Gegensatz zu einer Langzeitnarkose (MEDUGORAC 1967, MEDUGORAC und LINDAUER 1967): Derartig behandelte Tiere besuchen den Dressurort einmal zur Dressurzeit und ein zweites Mal verspätet. Der Zeitmeßmechanismus kann demnach in mindestens zwei Komponenten zerlegt werden, wovon nur eine beeinflussbar ist (durch Verletzung im Freien über mehrere Längengrade: RENNER 1959, 1961; möglicherweise durch Abkühlung: RENNER 1957; durch Langzeitnarkose: MEDUGORAC 1967, MEDUGORAC und LINDAUER 1967; durch Phasenverschiebung der Licht / Dunkel-Perioden: BEIER 1968, BEIER und LINDAUER 1970).

Der Gedanke, den möglichen Einfluß subletaler Dosen von Parathion (E 605) auf das Zeitgedächtnis zu untersuchen, drängte sich anlässlich einer Beobachtung bei früheren Untersuchungen zur Richtungsweisung auf (SCHRICKER und STEPHEN 1970): Dabei wurden die Tanzwinkel vergifteter und unvergifteter Sammlerinnen für Futterplätze in unterschiedlicher Entfernung und Richtung zum Stock gemessen und miteinander verglichen. Dazu mußte die Lage des Futterplatzes oftmals verändert werden, was wir nach Möglichkeit in einer Umdressur (also mit Hilfe der alten Dressurschar) zur neuen Stelle vornahmen und nicht in einer zeitraubenden Neudressur. Vorbereitende Arbeiten wie beispielsweise Positionsbestimmungen und auch die erwähnten Dressuren wurden immer vor Versuchsbeginn (er war auf 8 Uhr morgens festgelegt) erledigt. Zu Beginn solch einer Umdressur — morgens vor 7 Uhr — fiel uns einmal auf, daß ein Teil der Dressurschar am Futterplatz bereits wartete. Das Erstaunliche daran war, daß es sich bei den bereits erschienenen Sammlerinnen durchwegs um Bienen handelte, die am Vortage subletal mit Parathion vergiftet worden waren. Einmal darauf aufmerksam gemacht, überprüften wir dieses Phänomen noch mehrmals mit demselben Ergebnis.

2. — *Material und Methode*

Untersucht wurden Bienen der Kärntner Rasse (*Apis mellifica carnica*). Die peroral verabfolgte, subletale Dosis Parathion betrug weniger als 0.03 Gamma (Zur Bestimmung der Subletaldosis: SCHRICKER und STEPHEN 1970).

Zur Methode: Eine individuell markierte Bienenschar (je nach Versuch: 16-18 Bienen) wird zu einem Futterplatz in 185 Meter bzw. 265 Meter Entfernung dressiert und dort fünf Tage lang für jeweils eine Stunde täglich gefüttert (11-12 Uhr, 11.30-12.30 Uhr bzw. 13-14 Uhr je nach Versuch). Neuankömmlinge am Futterplatz werden abgefangen und in Alkohol getötet. Am 6. Tag findet der Kontrollversuch statt: Futter wird nicht geboten. Der Futterplatz wird von 7 Uhr bis 16.30 Uhr ununterbrochen beobachtet. Sobald eine der Dressurbienen sich am leeren Futtergefäß niederläßt, wird ihre Ankunftszeit registriert. Mehrmaliges Niedersetzen innerhalb von drei Minuten wird nur einmal gewertet. Am darauffolgenden (7.) Tag wird die gesamte Schar zur Dressurstunde gefüttert. Allerdings erhält sie zu Beginn der Fütterung eine Subletaldosis Parathion. Für den Rest der Dressurstunde wird eine unvergiftete Zuckerlösung geboten. Am nächsten (8.) Tag findet der zweite, kritische Versuch in der Art des Kontrollversuches statt.

Sämtliche beschriebenen Experimente wurden mehrfach wiederholt.

3. — Ergebnisse

In *Abbildung 1a* ist das Ergebnis des Kontrollversuches nach einer 5-tägigen Zeitdressur für die Dressurstunde 11-12 Uhr wiedergegeben : Das Besuchsmaximum liegt innerhalb der Dressurstunde. Zur übrigen Zeit des Tages sind die Sammlerinnen kaum an der Futterquelle interessiert, d. h. die Schar ist zeitdressiert. Einen Tag nach der Vergiftung (*Abbildung 1b*) — im kritischen Versuch — werden jedoch zwei Besuchsmaxima registriert : Das erste (größere) liegt etwa 1.5 Stunden vor der Dressurzeit, ein zweites (kleineres) tritt innerhalb der Dressurstunde auf.

Das erste Maximum stimmt mit den eingangs erwähnten Beobachtungen überein : subletal vergiftete, zeitdressierte Sammlerinnen erscheinen zu früh am Futterplatz. Als Ursache für das zweite Maximum kommen mindestens zwei Möglichkeiten in Frage : *a.* eine Komponente der inneren Uhr bzw. eine der inneren Uhren (MEDUGORAC und LINDAUER diskutieren die Möglichkeit von mehreren vorhandenen inneren Uhren) wurde durch die Vergiftung nicht verändernd beeinflußt oder, *b.* der Beginn der Dressurstunde wurde den vergifteten Sammlerinnen von ihren Stockgenossinnen mitgeteilt, was einem sozialen Zeitgeber entspräche (MEDUGORAC und LINDAUER 1967).

Bisher ist nicht bekannt, ob dieser soziale Zeitgeber unspezifisch ist (d. h. bei Herannahen des Zeitpunktes für eine Sammelaktion wird die Aktivität im Stock allgemein etwas erhöht) oder, ob er lediglich die direkt Betroffenen unter den Sammlerinnen aktiviert. Ist er unspezifisch, so könnte allerdings das erste (verfrühte) Besuchsmaximum durch eine andere natürliche, und zu diesen Zeitpunkt ertragreiche Futterquelle ausgelöst worden sein. Um hierüber mehr Klarheit zu finden, stellten wir den folgenden Versuch an :

Zur Methode : Dieses Mal werden zwei individuell markierte Scharen aus *einem* Volk zu zwei Futterplätzen dressiert, die in der selben Richtung zum Stock, jedoch unterschiedlich (185 Meter und 265 Meter) entfernt liegen (*Abbildung 2*). Die Dressurzeiten werden unterschiedlich festgelegt : 10.30-11.30 Uhr für den Futterplatz *A* und 13-14 Uhr für Futterplatz *B*.

Das Ergebnis nach 5-tägiger Dressurzeit ist in der *Abbildung 3* dargestellt : Jede Schar erscheint :

1. zur eigenen Dressurzeit und,
2. stark vermindert in der Anzahl zur Dressurzeit der anderen Schar.

Dieses zweite Besuchsmaximum kann durch die Aktivität der Schwesternschar bzw. des Restvolkes — also durch einen sozialen Zeitgeber — ausgelöst worden sein.

Anders sieht das Ergebnis am übernächsten Tag aus, nachdem am Vortage die Versuchsschar am Futterplatz *A* vergiftet worden ist (*Abbildung 4*) :

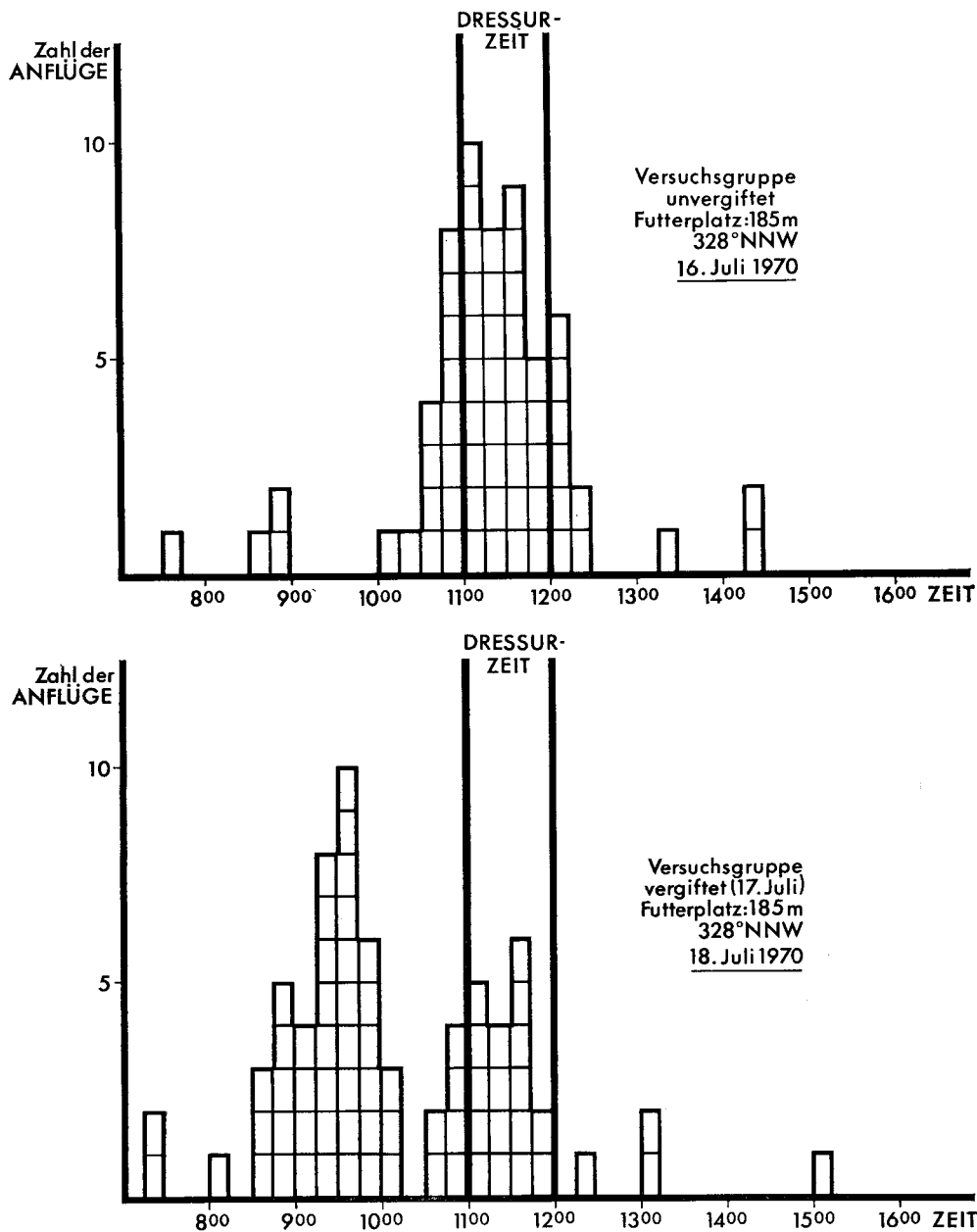


ABB. 1. — a. (obere Darstellung) Zeitdressur einer unvergifteten Schar an einem Futterplatz in 185 Meter Entfernung (328 Grad NNW). Kontrollversuch. Von 18 dressierten Bienen erschienen 15. b. Dasselbe Dressurschar einen Tag nach ihrer Vergiftung. Von den am Kontrollversuch (a.) beteiligten 15 Bienen erscheinen 14, und zwar alle zum verfrühten Besuchmaximum und 10 Bienen noch einmal zur Dressurzeit.

FIG. 1. — a. (en haut). Dressage temporel d'une équipe non intoxiquée sur une place de nourrissage située à 185 mètres de distance (328 °NNW). Expérience témoin. Sur 18 abeilles dressées 15 sont venues (16 juillet 1970). b. La même équipe d'abeilles dressées, un jour après l'intoxication. Sur les 15 abeilles ayant participé à l'expérience témoin (a), 14 sont venues : toutes au maximum qui est en avance et 10 encore une fois au temps du dressage (18 juillet 1970). Zahl der Anflüge = nombre des arrivées, Dressurzeit = temps du dressage, Zeit = heure.

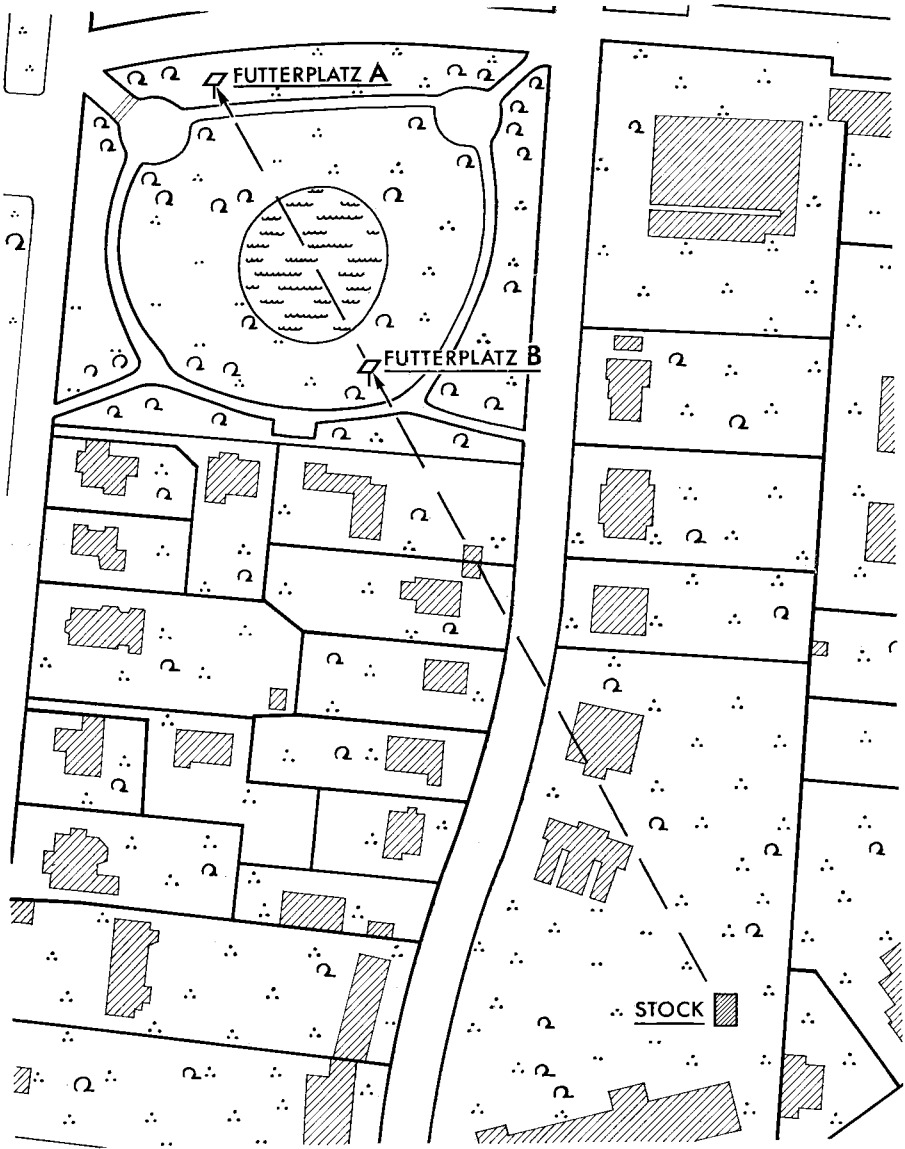


ABB. 2. — Dressurgelände und Lage der Futterplätze. Futterplatz A : in 265 Meter Entfernung (328 Grad NNW). Siehe Abb. 3 und 4. Futterplatz B : in 185 Meter Entfernung (328 Grad NNW). Siehe Abb. 1, 3 und 4.

FIG. 2. — Plan des lieux de l'expérience de nourrissage. Place de nourrissage A : à 265 mètres de distance de la ruche (328 °NNW) (Voir fig. 3 et 4). Place de nourrissage B : à 185 mètres de distance de la ruche (328 °NNW) (Voir fig. 1, 3 et 4).

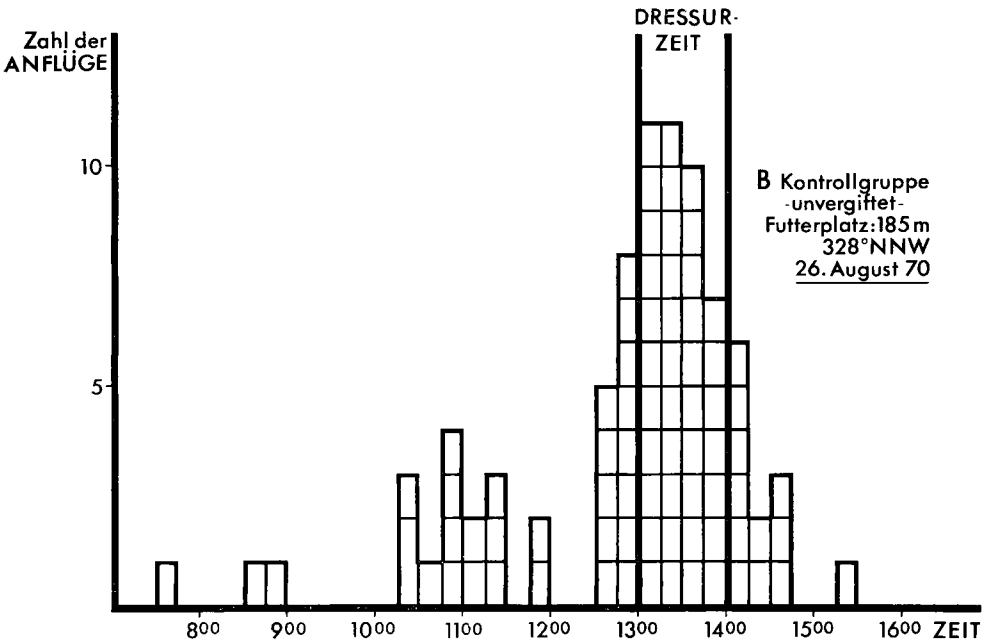
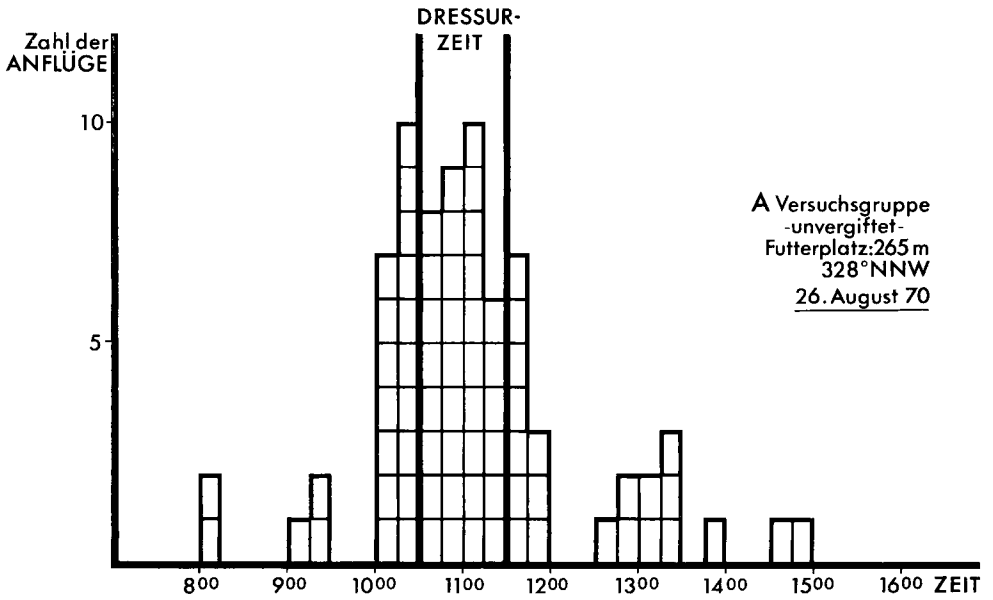


ABB. 3. — Kontrollversuch mit zwei Scharen aus einem Volk an zwei Futterplätzen (Siehe Abbildung 2)
 Von jeweils 16 dressierten Bienen erscheinen am :
 Futterplatz A : 15 Bienen zur eigenen Dressurzeit
 6 Bienen zur Dressurzeit der Schar B.
 Futterplatz B : 13 Bienen zur eigenen Dressurzeit
 8 Bienen zur Dressurzeit der Schar A.

FIG. 3. — Expérience témoin avec deux équipes d'abeilles d'une même ruche à deux places de nourrissage différentes (Voir fig. 2). Pour, à chaque fois, 16 abeilles dressées :
 — Place A : 15 abeilles sont venues au temps propre de dressage
 : 6 abeilles sont venues au temps de dressage de l'équipe B
 — Place B : 13 abeilles sont venues au temps propre de dressage
 : 8 abeilles sont venues au temps de dressage de l'équipe A

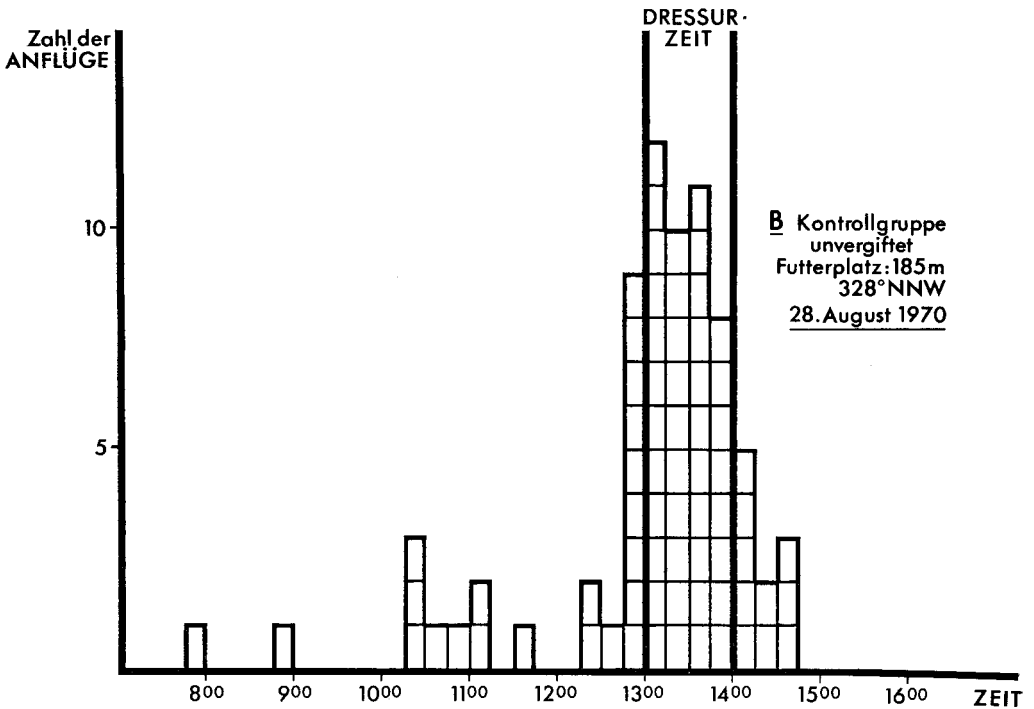
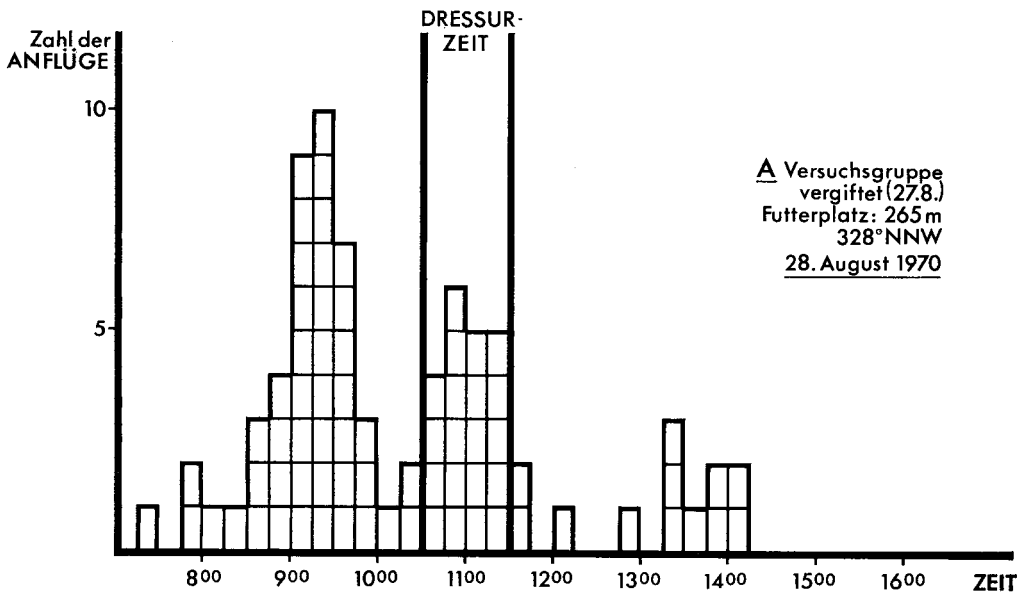


ABB. 4. — Derselbe Versuch wie Abbildung 3. Die Versuchsgruppe A ist am Vortag vergiftet worden
Von den am Kontrollversuch (Abb. 3) beteiligten Dressurbienen erscheinen :
Futterplatz A : 14 Bienen während des verfrühten Besuchsmaximums,
(vergiftete Schar) 11 Bienen zur eigenen Dressurzeit,
4 Bienen zur Dressurzeit der Schar B (13-14 Uhr).
Futterplatz B : 12 Bienen zur eigenen Dressurzeit,
(unvergiftete Kontrollschar) 4 Bienen zur Dressurzeit der Schar A (10.30-11.30 Uhr).

FIG. 4. — Mème expérience que fig. 3. Le groupe expérimental A a été intoxiqué le jour précédent. Parmi les abeilles dressées ayant participé à l'expérience témoin (fig. 3) :
Place A : (abeilles intoxicées) 14 abeilles sont venues pendant le maximum en avance,
11 abeilles sont venues au temps propre de dressage,
4 abeilles sont venues au temps de dressage de l'équipe B (13-14 heures),
Place B : (abeilles non intoxicées) 12 abeilles sont venues au temps propre de dressage,
4 abeilles sont venues au temps de dressage de l'équipe A (10 h 30-11 h 30)

Betrachten wir zunächst die im Verlaufe des Tages registrierten Anflüge der vergifteten Schar am Futterplatz *A*. Dabei sind nun drei Besuchsmaxima zu verzeichnen :

1. das stärkste mit einem Gipfel etwa eine Stunde vor Beginn der Dressurzeit,
2. ein schwächeres während der Dressurzeit und,
3. wiederum vermindert in Bezug auf die Anzahl der Anflüge, ein Besuch zur Dressurzeit der Sammelschar am Futterplatz *B*.

Bei Futterplatz *B*. (*Abbildung 4b*) hat sich an dem Verteilungsbild der Anflüge gegenüber demjenigen des Kontrollversuches (*Abbildung 3b*) nichts verändert. Wir registrieren :

1. ein Hauptmaximum während der Dressurzeit und,
2. ein Nebenmaximum zur Dressurzeit der Schar *A*.

Wichtig ist aber, daß der Dressurplatz *B* nicht während des 1. (verfrühten) Besuchsmaximums der vergifteten Schar *A* von den Sammlerinnen der Kontrollschar *B* angefliegen wird. Daraus kann man zweierlei schließen :

— Das verfrühte 1. Besuchsmaximum der vergifteten Schar ist eine Folge der Vergiftung. Der Zeitpunkt für dieses Maximum ist ausschließlich der vergifteten Schar « bekannt » und nicht dem übrigen Volk.

— Die vorher erwähnte Annahme, daß auch eine andere Sammelschar (und nicht nur das Gesamtvolk) als sozialer Zeitgeber fungieren kann, scheint nicht zuzutreffen. Sonst hätte die vergiftete Schar ihre in Bezug auf die Dressurzeit verfrühte Sammelaktivität auch der Kontrollschar *B* aufprägen müssen.

Kehren wir zu der eingangs gestellten Frage zurück : Wird auf Grund der Vergiftung die gesamte innere Uhr (bzw. die inneren Uhren) beschleunigend verstellt oder findet hier lediglich eine Dissoziation statt, wobei eine Komponente (bzw. Uhr) von Parathion unbeeinflusst weiterläuft ? Darüber gibt dieser Zwei-Scharen-Versuch keine vollständige Antwort, aber wohl doch einen deutlichen Hinweis (erhärtet durch gleichartige Ergebnisse von Wiederholungsversuchen) : Vergleicht man nämlich in *Abbildung 4a* und *4b* die Anzahl der Dressurbienen, welche an den einzelnen Besuchsmaxima beteiligt sind, so fällt auf, daß :

- a.* praktisch die gesamte Kontrollschar *B* zur eigenen Dressurstunde am Futterplatz *B* erscheint,
- b.* nur ein geringer Anteil dieser Schar zur Dressurstunde der Versuchsschar *A* (wohl auf Grund des sozialen Zeitgebers) zum Aufsuchen ihres Futterplatzes angeregt wurde. Der Grund dafür, daß nicht alle Sammlerinnen einer Schar zum Ausflug gestimmt werden, liegt wohl darin, daß sich Sammel-

bienen außerhalb ihrer Sammelzeit in entlegene Stellen des Stockes zurückziehen (KÖRNER 1939) und somit schwer « erreichbar » sind.

Führen wir diesen Vergleich weiter für die vergiftete Versuchsschar *A*, so ist festzustellen, daß :

c. praktisch die gesamte Schaar verfrüht während des 1. Besuchsmaximums an ihrem Futterplatz *A* erscheint,

d. bis auf wenige (3 von 14) alle Bienen wiederum zur Dressurstunde den Futterplatz aufsuchen,

e. nur wenige Sammlerinnen während der sie nicht betreffenden Dressurstunde der Kontrollschär *B* zu einem Besuch ihres Futterplatzes angeregt werden (entsprechend : *b*.)

Es muß daher angenommen werden, daß das unter *d*. aufgeführte Besuchsmaximum nicht allein auf Grund eines sozialen Zeitgebers bewirkt wird. Die Sammlerinnen sind trotz ihrer Vergiftung noch über den Zeitpunkt der Dressurstunde informiert; ihre innere Uhr ist lediglich dissoziiert worden. Angenommen, die vergifteten Sammlerinnen hätten ihre Dressurstunde vergessen und seien durch Stockgenossinnen daran « erinnert » worden, so wäre eine geringere, und den Maxima *b*. und *e*. entsprechende Anzahl Bienen am Futterplatz *A* zu erwarten gewesen. Vor allem hätten beide Scharen — durch den sozialen Zeitgeber angeregt — gleich stark am jeweiligen Futterplatz erscheinen müssen.

4. — Zeitpunkt der Dissoziation der inneren Uhr

Eingang wurde bereits geschildert, wie Beobachtungen anlässlich früherer Untersuchungen die Grundlage für diese Arbeit bildeten. Bei jenen Ergebnissen finden wir ebenfalls einen Anhaltspunkt dafür, was den Zeitpunkt des Verstellens der biologischen Uhr anbetrifft. *Abbildung 5* soll die dazu notwendige Information geben. Zunächst sei jedoch kurz der Versuchsverlauf erklärt :

Untersucht werden soll der Einfluß von Parathion auf den richtungsweisenden Schwänzeltanz. Dazu wird eine Schär von 22 individuell markierten Bienen zu einem Futterplatz in 455 Meter Entfernung vom Stock dressiert (Richtung : 355° NNW) und dort gefüttert. Im Beobachtungsstock werden darauf die in den Schwänzeltänzen auf der vertikalen Wabe angezeigten Tanzwinkel gemessen (*Abbildung 5* gibt die Tanzwinkel nur von vier Bienen aus der Gesamtschär wieder). Die Tanzwinkel ändern sich auf Grund der Wanderung der Sonne — sie stellt bekanntlich einen Bezugspunkt dar — kontinuierlich im Verlaufe der Zeit. Die Tanzwinkel der vier ausgewählten Bienen liegen vor der Vergiftung dicht beieinander. Zu dem Zeitpunkt, da die Dressurbienen die Richtung zum Futterplatz mit einem Tanzwinkel von 205 Grad (= schräg nach links unten) angäben, wird ein Teil der Bienen am Futterplatz subletal vergiftet (8 Bienen, von denen zwei in der *Abbildung 5* erfaßt sind), während der Rest der Schär als Kontrolle unvergiftet bleibt (14 Bienen, von denen wiederum zwei in der *Abbildung 5* erfaßt sind). Die vergifteten Bienen tanzen nach ihrer Rückkehr in den Stock zunächst durchwegs in zu großen Winkeln, in diesem Fall mit einer Abweichung bis zu 24 Grad gegenüber den Tanzwinkeln der unvergifteten Kontrollbienen : Sie tanzen anfangs in Winkeln, welche etwa eine Stunde vorher korrekt waren (Siehe : graupunktierte Linie in *Abbildung 5* für den jeweils ersten, nach der Vergiftung gemessenen Winkel).

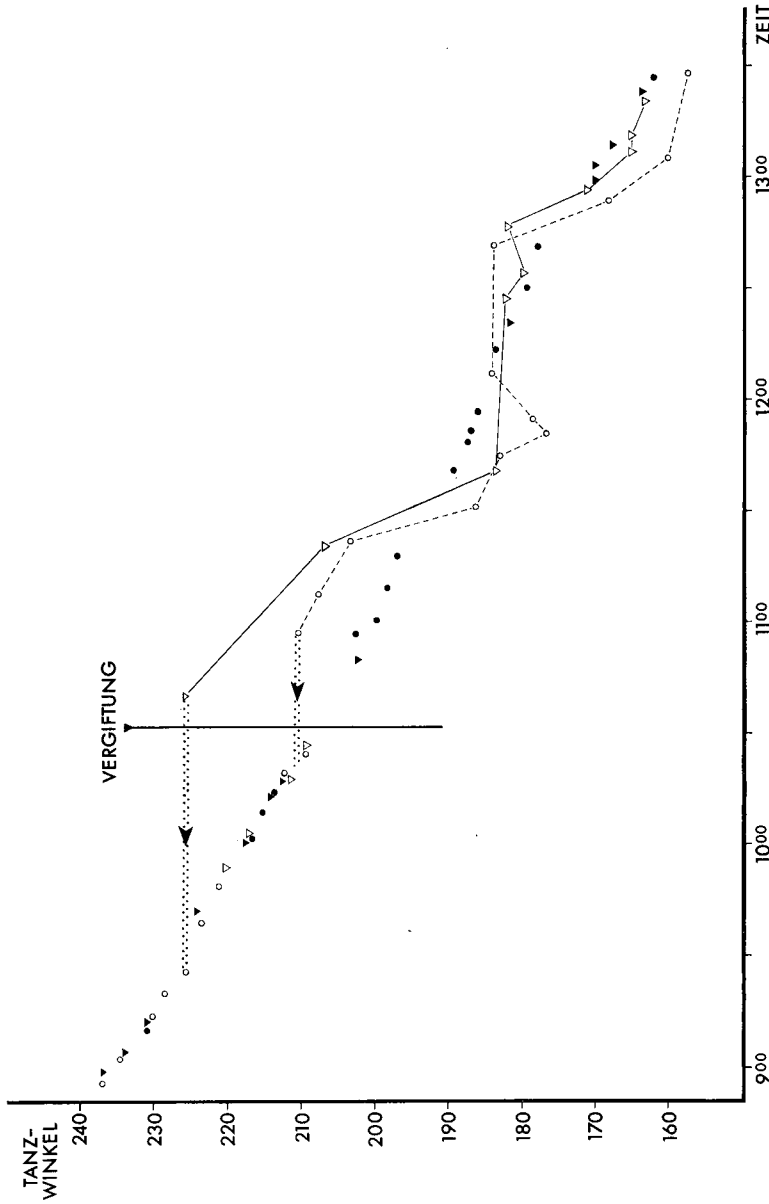


ABB. 5. — Vergleich der Tanzwinkel von vier Bienen auf vertikaler Wabe. Futterplatz in 455 Meter Entfernung vom Stock (Richtung 355 Grad NNW).

Vor der Vergiftung : ∇ \circ Tanzwinkel einer zu vergiftenden Biene.
 \blacktriangledown \bullet Tanzwinkel einer Kontrollbiene.

Nach der Vergiftung : ∇ \circ Tanzwinkel einer vergifteten Biene.
 \blacktriangledown \bullet Tanzwinkel einer Kontrollbiene.

Die Tanzwinkelwerte der vergifteten Bienen sind nur aus Gründen einer besseren Übersicht miteinander verbunden.

FIG. 5. — Comparaison de l'angle de la danse de 4 abeilles sur rayon vertical. Place de nourrissage à 455 mètres de distance de la ruche (Direction : 355 ° NNW).

Avant l'intoxication : ∇ \circ Angle de la danse d'une abeille destinée à être intoxiquée.

Après l'intoxication : \blacktriangledown \bullet Angle de la danse d'une abeille témoin.
 ∇ \circ Angle de la danse d'une abeille intoxiquée.
 \blacktriangledown \bullet Angle de la danse d'une abeille témoin.

Les valeurs des angles pour les abeilles intoxiquées sont reliées entre elles par un trait continu ou discontinu dans le but de rendre la figure plus claire. Le trait vertical marqué « Vergiftung » indique le moment auquel on a procédé à l'intoxication. Le gros trait horizontal fléché met en évidence le décalage horaire provoqué par l'intoxication. Verticalement : les angles de la danse; horizontalement : l'heure.

Unter mehreren Hundert gemessener Tanzwinkel von Sammlerinnen unmittelbar nach ihrer Vergiftung registrierten wir nur einen einzigen Tanz, in dem die betroffene Biene anstelle des « verzögerten Winkels » einen zu kleinen Winkel angab (SCHRICKER und STEPHEN 1970). Es wäre denkbar, daß diese « verzögerten Winkel » ebenso eine Folge der durch das Gift geschädigten, die Schwerkraft perzipierenden Sinnesorgane sind, wie wir es für die im weiteren Verlauf des Versuches auftretenden Überkompensationen nachweisen konnten (Siehe auch dazu Abbildung 5). Das ist offenbar nicht der Fall. Die « verzögerten Winkel » sind stets zu groß, ganz gleichgültig, ob die Biene auf der vertikalen Wabe in die Richtung nach oben oder nach unten tanzt. Es ist somit denkbar, daß die innere Uhr unmittelbar nach der Vergiftung « verstellt » wird, wenn man diese « verzögerten Tanzwinkel » mit dem verfrühten Erscheinen in Beziehung bringt. Damit käme dem Zentralnervensystem die Funktion eines Zeitmessers zu und nicht etwa Stoffwechselprozessen. Das wurde bereits mehrfach belegt (WERNER 1954, RENNER 1957, 1958). Unter diesem Gesichtspunkt wäre auch die Wirkung einer mehrstündigen Unterkühlung (RENNER 1957) und der Langzeitnarkose (MEDUGORAC 1967) auf das Zeitgedächtnis der Honigbiene zu betrachten: Gestörte Erregungsprozesse wie die Leitung der Erregung und deren zentrale Verarbeitung verändern das Zeitgedächtnis — nicht etwa Stoffwechselvorgänge, obwohl auch sie gleichzeitig diesen Einflüssen ausgesetzt sind.

Der Wirkungsmechanismus von Parathion in subletalen Dosen wurde an anderer Stelle bereits diskutiert (SCHRICKER und STEPHEN 1970; STEPHEN und SCHRICKER 1970; SCHRICKER 1974).

Abschließend soll noch erwähnt sein, daß bislang noch keine eindeutigen Angaben über das Abklingen der Giftwirkung bei Zeitdressuren gemacht werden können. Bisherige Beobachtungen über mehrere Tage nach der Vergiftung ergaben ein Verrücken des verfrühten Besuchsmaximums in die Nähe desjenigen zur Dressurzeit. Schließlich gehen beide ineinander über. Als ein Grund hierfür kommen allerdings Vergessensvorgänge in Frage — vergleichbar mit einer Abdressur, da die vergifteten Bienen ja niemals in dem Zeitraum des verfrühten Besuchsmaximums mit Futter belohnt worden sind. Ein zeitliches Abrücken des verfrühten Maximums im Verlaufe mehrerer Tage nach der Vergiftung von dem Besuchsmaximum zur Dressurstunde wurde jedenfalls nicht beobachtet. Das wäre denkbar, wenn die vom Parathion beeinflussbare Komponente der inneren Uhr mit weniger als 23,4 Stunden schwingen würde. Weiterhin bleibt zu untersuchen, wie sich Bienen — auf mehrere (zwei) Tageszeiten dressiert — nach einer Vergiftung verhalten. Hierbei könnten wir einen Einblick in mögliche Koppelungen innerhalb des Zeitgedächtnisses erhalten.

Reçu pour publication en juin 1974.

Eingegangen im Juni 1974.

DANKSAGUNG

Ich danke herzlich Frau A. Großkopf-Friauf für ihre Mitarbeit und Frau C. St. Friedemann für die Anfertigung der Zeichnungen.

RÉSUMÉ

Les recherches sur l'indication de la direction par des abeilles butineuses intoxiquées par des doses sublétales (SCHRICKER et STEPHEN, 1970, STEPHEN et SCHRICKER, 1970) ont montré que les butineuses dressées présentent après l'intoxication, des modifications de leur comportement en ce qui concerne la transposition sur le rayon vertical de la direction de la source de nourriture en un angle de la danse avec la direction de la pesanteur. La cause de ces modifications des angles (Fig. 5, ligne discontinue : aussitôt après leur intoxication les butineuses dansent selon des angles qui étaient corrects une heure plus tôt, environ) n'est pas à rechercher uniquement dans une altération des organes sensoriels de la pesanteur mais aussi dans le système nerveux central lui-même. Il en résulte qu'on peut se demander dans quelle mesure la mémoire du temps est influencée, elle aussi. Pour le savoir, on dresse une équipe de butineuses sur une place de nourrissage artificielle où on l'alimente à heure fixe pendant plusieurs jours. Elle est conditionnée dès qu'elle visite de préférence la source de nourriture à l'heure du dressage (Fig. 1, a).

La comparaison des visites opérées par l'équipe d'abeilles dressées *avant* (Fig. 1, a) et *après* (Fig. 1, b) leur intoxication, montre que les abeilles, après l'intoxication, apparaissent sur la place de nourrissage non seulement à l'heure habituelle du dressage mais également avant cette heure.

Pour trouver la cause de ces deux maximums de visites, on dresse de façon temporelle deux équipes de butineuses *de la même colonie* sur deux places de nourrissage qui sont dans la même direction mais à des distances différentes de la ruche (Fig. 2). Les heures de dressage sont différentes pour les deux places (Fig. 3 A et 3 B).

La comparaison de deux groupes non intoxiqués dans l'expérience témoin (Fig. 3 A et 3 B) montre que quelques abeilles de chaque groupe visitent leur place de nourrissage également à l'heure de dressage de l'autre groupe. Ce phénomène est conditionné par un « indicateur de temps social ».

Lorsque le groupe expérimental A (Fig. 4 A) est intoxiqué, la place de nourrissage est visitée à trois moments différents :

- 1, en avance (par toutes les abeilles)
- 2, au temps propre de dressage (par presque toutes les abeilles)
- 3, au temps de dressage du groupe témoin (par quelques abeilles)

Le groupe témoin (Fig. 4 B) visite sa place de nourrissage seulement à son temps de dressage propre et au temps de dressage du groupe expérimental. En conséquence :

a) le maximum de visites en avance provient de l'intoxication et non de l'indicateur de temps social,

b) le maximum de visites de l'équipe expérimentale intoxiquée qui se produit au temps propre de dressage ne repose pas uniquement sur un indicateur de temps social mais, au contraire, sur une dissociation de l'horloge interne de chacune des abeilles intoxiquées.

LITERATURVERZEICHNIS

- BEIER W., 1968, Beeinflußung der inneren Uhr durch Phasenverschiebung des Licht-Dunkel-Zeitgebers. *Z. Bienenforsch.*, **9**, 356-378.
- BEIER W., LINDAUER M., 1970, Der Sonnenstand als Zeitgeber für die Biene. *Apidologie*, **1**, 5-28.
- BELING I., 1929, Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, **9**, 259-338.
- FOREL A., 1910, *Das Sinnesleben der Insekten*. Verlag Reinhardt, München.
- FRISCH K. v., Die Tänze und das Zeitgedächtnis der Bienen im Widerspruch. *Naturwissensch.* **28**, 65-69 (1940).
- FRISCH K. v., 1965, *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- GRABENSBERGER W., 1934, Experimentelle Untersuchungen über das Zeitgedächtnis von Bienen und Wespen nach Verfütterung von Euchinin und Jodthyreoglobulin. *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 338-342.
- KALMUS H., 1934, Über die Natur des Zeitgedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 405-419.
- KOLTERMANN R., 1971, 24-Std-Periodik in der Langzeiterinnerung an Duft- und Farbsignale bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.*, **75**, 49-68.
- KÖRNER I., 1939, Zeitgedächtnis und Alarmierung bei den Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, **27**, 445-459.
- MEDUCORAC I., 1967, Die Orientierung der Bienen in Raum und Zeit nach CO₂-Narkose. *Z. Bienenforsch.*, **9**, 105-119.
- MEDUCORAC I., LINDAUER M., 1967, Das Zeitgedächtnis der Bienen unter dem Einfluß von Narkose und von sozialen Zeitgebern. *Z. vergl. Physiol.*, **55**, 450-474.
- PASCHKE I., *Über das Zeitgedächtnis der Bienen*. Lehramtsarbeit München, zitiert bei RENNER (1958) u. v. FRISCH (1965).
- RENNER M., 1955, Ein Transozeanversuch zum Zeitsinn der Honigbienen. *Naturwissensch.*, **42**, 540.
- RENNER M., 1957, Neue Versuche über den Zeitsinn der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, **40**, 85-118.
- RENNER M., Der Zeitsinn der Arthropoden. *Ergebn. Biol.*, **20**, 127-158.
- RENNER M., 1959, Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenkompaßorientierung der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.*, **42**, 449-483.
- RENNER M., 1960, The contribution of the Honeybee to the study of time-sense and astronomical orientation. *Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol.*, **25**, 361-367.
- RENNER M., 1961, Zeitsinn und astronomische Orientierung der Honigbiene. *Naturw. Rundschau*, **14**, 296-305.
- SCHRICKER B., 1974, Der Einfluß sublethaler Dosen von Parathion (E 605) auf die Entfernungsweisung bei der Honigbiene. *Apidologie* **5**, 149-175.
- SCHRICKER B., STEPHEN W.-P., 1970, The Effect of Sublethal Doses of Parathion on Honeybee Behaviour. I. Oral Administration and the Communication Dance. *J. Apic. Res.*, **9**, 141-153.
- STEPHEN W.-P., SCHRICKER B., 1970, The Effect of Sublethal Doses of Parathion. II. Site of Parathion Activity, and Signal Integration. *J. Apic. Res.*, **9**, 155-164.
- WAHL O., 1932, Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, **16**, 529-589.
- WAHL O., 1933, Beitrag zur Frage der biologischen Bedeutung des Zeitgedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, **18**, 707-717.
- WERNER G., 1954, Tänze und Zeitempfinden der Honigbiene in Abhängigkeit vom Stoffwechsel. *Z. vergl. Physiol.*, **36**, 464-487.

BÜCHER BESPRECHUNG

ERSTE AUSGABEN DER « WORLD POLLEN AND SPORE FLORA »

Während der 1. Internationalen Konferenz über Palynologie in Tucson, Arizona, machte G. Erdtman den Vorschlag, Monographien mit detaillierten Angaben über die Morphologie von Pollen und Sporen herauszugeben. Sie sollten gemeinsam von Palynologen und Systematikern in der ganzen Welt erarbeitet werden. Der Plan fand die Unterstützung der Kongreß-Teilnehmer. 1970 wurde mit der Herausgabe der World Pollen Flora unter der Leitung von Prof. Erdtman begonnen. Das Collegium Palynologicum Scandinavicum unternahm es, das Projekt zu fördern und die Publikationen durch den Verlag Almqvist und Wiksell zusammen mit der Zeitschrift Grana Palynologica sicherzustellen. Die 3. Internationale Palynologen-Konferenz in Novosibirsk erteilte dazu ihre Zustimmung.

Der Herausgeber ist Dr. Siwert Nilsson vom Palynologiska Laboratoriet Stockholm. Er wird unterstützt von einem Beirat von 21 Fachleuten aus aller Welt. Inzwischen sind die beiden ersten Lieferungen erschienen :

Henrickson, J., Fouquieriaceae DC.

World Pollen and Spore Flora 1, 1-12, 1973

und

Nilsson, S., Menyanthaceae Dum., Taxonomy by R. Ornduff

World Pollen and Spore Flora 2, 1-20, 1973.

In der ersten Monographie werden nur eine Gattung mit 11 Arten beschrieben und 5 Gattungen mit 37 Arten in der zweiten Lieferung. Dafür ist aber die Behandlung des Stoffes außerordentlich gründlich und kritisch. Die taxonomische Stellung der jeweiligen Pflanzengruppe wird eingehend behandelt und die Pollen derselben detailliert beschrieben. Das Bildmaterial ist ausgezeichnet und auch für den Melissopalynologen mit Gewinn zu benutzen. Neben Photographien von acetolysierten und gefärbten Pollen im Lichtmikroskop finden sich elektronenoptische Aufnahmen von Pollen-Schnitten und Pollen-Oberflächen (Scanning Mikroskop). Die beiden ersten Ausgaben der World Pollen and Spore Flora setzen einen hohen Standard. Man kann dem ehrgeizigen Projekt nur Glück wünschen und hoffen, daß viele Lieferungen gedeihen mögen. Das Pensum, das bewältigt werden muß, verlangt immensen Fleiß, Organisationstalent und Durchhaltevermögen.

Die World Pollen and Spore Flora erscheint bei The Almqvist and Wiksell Periodical Company, P. O. Box 62, S 101 20 Stockholm 1, Sweden. Der Subskriptionspreis beträgt 50. Skr. pro Jahr (inklusive Versand). Die Bezieher der Zeitschrift Grana palynologica erhalten die Lieferungen ohne zusätzliche Kosten.

G. VORWOHL