

Physiography influences honeybee queen's choice of mating place (*Apis mellifera carnica* Pollmann)

H Pechhacker

Abt Bienenzüchtung, der Höheren Bundeslehr- und Versuchsanstalt für Wein- und Obstbau mit Institut für Bienenkunde, A-3293 Lunz am See, Austria

Summary — Experiments were carried out in a steep mountain valley between Mariazell and Wildalpen in Austria. In the centre of the area Cordovan (*cd*) drones were kept, while black drones were flying in the periphery. The virgin queens (homozygous *cd/cd*) were placed in four directions at different distances (0, 2, 4, 6, 8 km) from the centre and permitted to freely perform mating flights. All 15 queens in the North had only black (*cd/+*) worker offspring. In the west, east and south the proportion of queens with *cd/cd* progeny in and near the centre (up to 2 km) was larger than that of the queens further away (4 and 6 km). The results of queens placed in the east compared to western queens indicated a preference for mating flight directions down the valley, towards the highest light intensity. So the physiography seems to have a major influence on the queens' choice of mating place. In regard to practical honeybee breeding the close similarity between the orientation of queens demonstrated in these experiments and the orientation of drones underline the validity of the general rules for mating yards as established previously by F and H Ruttner.

***Apis mellifera* / queen / mating / orientation / physiography**

INTRODUCTION

Knowledge of the natural mating place of queens and drones and their mating distance is important for breeding programs using open mating. The thorough experimental work on drone congregation areas (DCAs) by F and H Ruttner between 1963 to 1976 revealed detailed knowledge on drone behaviour. The physiography has an important influence on the orientation and the choice of drones among several DCAs. For example, depressions in the horizon are

known to influence the orientation the drones (Ruttner and Ruttner, 1966, 1972; Ruttner, 1976). But the question of whether the direction and range of the queen's flight also are influenced by physiographic factors is not yet known.

According to Peer (1957) queens mated successfully with drones of colonies which were kept 12 km away. These results demonstrate the maximal mating distance under experimental conditions (no nearer drone colonies were available). But even when many drones are flying nearby,

queens tend to mate at some distance. An average mating distance of 2 km was calculated, while about 34% of queens flew between 5 and 7 km to their mating place (Ruttner and Ruttner, 1972). For the direction and the orientation of the queen to the place of mating, however, no experimental evidence is yet available.

Mating of closely related queens and drones can result in lethal brood (diploid drones; Woyke, 1963). To avoid such failures the chance for inbreeding is minimized by mating behaviour (Ruttner, 1985). The drone congregation areas (DCA) where drones of many colonies and locations assemble guarantee a mate choice on a genetically broad level. Still there is the open question of whether queens and drones might orientate differently and when starting from the same colony will choose different mating places. Such differences in orientation behaviour would further reduce the chances of brother-sister matings.

For the experiments an area with pronounced and asymmetric physical structures was chosen. In the centre genetically marked drones were kept. Virgin queens (with the same genetic marker) were placed in four directions at different distances from the centre and were allowed to fly out for mating. The evaluation of the queen's progeny made evident which of them had mated in the centre. Differences in the proportion of queens among equidistant locations should occur, if the physical asymmetry influenced the queens' mating flights.

MATERIALS AND METHODS

Locations of drones

The colonies with *cd* drones were placed in the centre of the experimental area. The location (650

m above sea level) was used before as 'mating yard' of the Institute für Bienenkunde Lunz situated in a steep valley between Mariazell and Wildalpen in Austria. The valley stretches in east-west direction. In the north the 'Hochtürnach' (> 1700 m) and in the south the 'Hochschwab' (> 2000 m) form steep physical borders (figs 1, 2). Previously the only DCA visited by the drones of this mating yard was found near to the colonies in the centre of the valley (Koeniger *et al.*, 1989; Berg, 1992).

The positions of the apiaries with dark 'wild type' drones are marked in figure 2. There were 10 colonies in the west at a distance of 7.3 km and 14 colonies in the east at a distance of 6 km. In the north another 12 drone colonies were placed. Southwards no drones were kept in a distance of 20 km.

Position of queens

In the centre, near to the *cd* drones, there were 22 *cd/cd* queens. At each other location at least 6 nucleus colonies with queens were placed at the distance of 2, 4, 6 and 8 km away from the centre. Further the locations of the hives were arranged in the four directions (fig 2). During the test period the age of the queens was between 6 and 16 days and there were 5 days with good weather conditions for successful matings. After the start of oviposition we waited until the brood was sealed. Then the brood was put into the incubator and at least 200 daughters of each queen were examined and classified as dark (*+cd*) or brown (*cd/cd*).

RESULTS

All 22 queens which were kept in the centre near the *cd* drones colonies had *cd/cd* progeny (table 1). The comparison among the progeny of queens (fig 2) which were placed in the four directions (2–6 km) showed significant differences (contingency test; $\chi^2 = 16.3$; $DF = 3$; $P < 0.001$). So the direction of the queen's location from the centre had an influence on the place of

mating. Further, the queens near the centre (within 2 km) were compared to the queens further away (4–6 km). In three directions, east, south and west, the progeny was different (2 x 2 contingency tests; $P < 0.001$). The proportion of queens with *cd/cd* progeny was smaller further away from the centre.

A comparison between queens east of the centre and queens in western direction revealed further differences. The proportion of the queens in the east (2–6 km) with *cd/cd* progeny was significantly larger than in the western queens (2 x 2 contingency test; Chi = 4.87; $P < 0.05$). So a relatively larger number of queens from the east flew down the valley to mate with the *cd* drones, while the proportion of queens flying up the valley from the west was smaller.

DISCUSSION

All queens in the centre near *cd* drone colonies had *cd/cd* worker progeny. So drones and queens starting from close (300 m distance) locations mated and no differences in orientation became evident. The physical structure of the location and the large number of mature drones might not be favourable conditions to detect differences between the drone's and the queen's orientation at this distance.

The comparison of the mated queen's progeny was different depending on the direction of their nucleus colony locations. None of the 15 queens placed north of the centre mated with a *cd* drone. Between both places the mountain range of the 'Hochtürnach' with an altitude of 1770 m had prevented the queen's flight. The function of mountain ranges as mating barriers for drones has been demonstrated several times (Ruttner, 1976).

In the course of the valley, in a west–east direction, the proportion of queens with *cd/cd* offspring decreased with the distance to the centre. Obviously the steep valley influenced the flight direction and up to the distance of 4 km, in both case there was a high proportion of matings with *cd* drones. The queens east (of the centre) which had to fly westwards and down the valley to meet *cd* drones had relatively more matings with *cd* drones than the queens west of the centre which flew up the valley. Even the small number of queens in this experiment was sufficient to prove a significant preference for the downward direction. According to F and H Ruttner (1966) drones orientate similarly: On their way to DCAs they turn towards the deepest depression of the horizon.

Southwards all four queens placed in a nearby valley had *cd/cd* progeny. This is in accordance with the other results – the flight direction follows the downward extension of the valley. The place further south (4 km) was 2000 m high on the 'Hochschwab'. Out of 16 queens only one was mated and successfully produced worker progeny, none of which was *cd/cd*. The probable reasons for the poor mating success are the harsh climatic conditions at the altitude of 2000 m.

The results clearly indicate differences in the proportion queens had *cd* matings at the same distances from the centre. Thus the physiography has an influence on the choice of the mating place by queens. This experimental area has extreme physical differences (steep valley and high mountains) which might have clouded some more details of the queen's orientation. So a repetition of a similar experiment in an area with a more balanced physical structure may lead to a quantitative relation between physiography and direction of mating flights. Possibly then — in contrast to the results presented here

— differences between drone's and queen's orientation will become apparent.

For bee breeders these results demonstrate that mountain ranges are mating barriers for queens. Further similarities in the orientation of queens and drones and the choice of mating places confirm the value of the criteria for mating yards, which were developed according to the experiments of the brothers F and H Ruttner. Nevertheless, there are many open questions concerning the orientation of the queen which may have some practical implications.

ACKNOWLEDGMENTS

This publication is dedicated to Friedrich Ruttner on occasion of his 80th birthday. As a young student 1965 at the institute in Lunz am See, my first project was to assist the large scale drone experiments under the guidance of Friedrich und Hans Ruttner. Since those days the enthusiasm for research on mating behaviour and honeybee breeding has had an important impact on my professional activities. I thank Gudrun and Niko Koeniger for help and discussions during this work. Many thanks to Steve Sheppard for correcting the English translation.

Deutsche Version

Nachweis einer topographisch bestimmten Wahl des Paarungsortes von Bienenköniginnen (*Apis mellifera carnica* Pollmann)

Zusammenfassung — Für die Untersuchung wurde ein Gebirgstal zwischen Mariazell und Wildalpen in der Steiermark (Österreich) gewählt. Nur im Zentrum des Geländes waren Cordovan(*cd*)-Drohnen vorhanden, während in der Peripherie nur dunkle Drohnen flogen. Die unbegatteten Versuchsköniginnen (homozygot für cordovan, *cd/cd*) wurden in den 4 Himmelsrichtungen jeweils in unterschiedlichen Entfernungen vom Zentrum aufgestellt. Sie flogen ungehindert zur Begattung aus. Alle im Zentrum aufgestellten Königinnen erzeugten *cd/cd*-Arbeiterinnen. Der Anteil der Königinnen mit *cd/cd*-Nachkommen außerhalb des Zentrums erwies sich im Vergleich zwischen den Richtungen der Aufstellungsorte als unterschiedlich. Alle 15 Königinnen im Norden vom Zentrum hatten ausschließlich dunkle *+cd*-Nachkommen. Im Westen, Süden und Osten waren die Paarungsergebnisse zwischen den Königinnen, die zentral (Zentrum bis einschließlich 2 km) aufgestellt waren, von den entfernteren Königinnen (4 bis 6 km) verschieden. Letztere hatten anteilig weniger *cd/cd*-Töchter. Der Vergleich zwischen den Königinnen im Westen und im Osten ließ auf eine Vorzugsrichtung der Paarungsflüge 'talabwärts' schließen. Demnach wird die Wahl des Paarungsplatzes durch die Königin von der Topographie beeinflusst. Für die Praxis bedeuten die gefundenen Ähnlichkeiten in der Orientierung und in der Wahl des Drohnensammelplatzes von Königin und Drohn eine Bestätigung der gültigen Kriterien für Belegstellen, die auf den Arbeiten der Brüder F und H Ruttner beruhen. Insgesamt ist über die für die Zuchtpraxis wichtige Frage nach der Orientierung des Hochzeitfluges der Königin noch viel zu wenig bekannt.

A mellifera / Honigbiene / Paarung / Orientierung / Topographie

EINLEITUNG

Die Kenntnis vom natürlichen Paarungsort von Königin und Drohnen hat unter dem Gesichtspunkt der Kontrolle der Zuchtwahl eine große praktische Bedeutung. Die breit angelegten experimentellen Untersuchungen über die Drohnensammelplätze der Brüder F und H Ruttner in den Jahren 1963 bis 1976 haben zu zuverlässigen, detaillierten Kenntnissen über die Drohnensammelplätze geführt. Neben der Entfernung spielen vor allem topographische Geländeformationen eine wesentliche Rolle dabei, wie sich die Drohnen orientieren und welche Drohnensammelplätze von ihnen aufgesucht werden (Ruttner und Ruttner, 1965, 1966). Horizontalschnitte bestimmen offenbar die Verteilung der Drohnen eines Bienenstandes auf die umliegenden Drohnensammelplätze. Auch H Ruttner (1976) weist auf einen topographischen Einfluß auf die Wahl von Drohnen zwischen verschiedenen Sammelplätzen hin. Die Frage allerdings, ob auch Flugdistanzen und Richtungen der Königinnen durch Geländeformationen beeinflusst werden ist bisher ungeklärt.

Nach Peer (1957) können getrennt aufgestellte Königinnen und Drohnen im Paarungsflug eine Distanz von 12 km überwinden. Allerdings scheinen diese Angaben eher der maximal möglichen Paarungsdistanz in einem sonst von Drohnen freien und flachen Gelände zu entsprechen. Auch F Ruttner und H Ruttner (1972) weisen eine Tendenz der Königinnen nach — bei Anwesenheit von vielen Drohnen in der nahen Umgebung — zur Paarung größere Strecken von ihrem Aufstellungsort wegzufiegen. Als durchschnittliche Entfernung zum Paarungsplatz geben sie 2 km an, wobei ca 34% der Königinnen zwischen 5 und 7 km bis zum Ort der Paarung zurückgelegt haben (Ruttner und Ruttner, 1972). Aber eine Vorzugsrichtung bei der Wahl des Paarungsplatzes der Königinnen läßt sich aus diesen Versuchen nicht ableiten.

Eine Paarung zwischen nahverwandten Königinnen und Drohnen führt häufig zur Entstehung von letalen Nachkommen (diploiden Drohnen) (Woyke, 1963). Vor diesem Hintergrund wird in der Inzuchtvermeidung ein bestimmendes Element der Paarungsbiologie der Honigbiene gesehen (Ruttner, 1985). Zwar bietet der Drohnensammelplatz als Paarungsort die Gewähr für eine Gattenwahl auf einer breiten genetischen Basis. Dennoch stellt sich in diesem Zusammenhang die Frage nach bisher nicht bekannten Unterschieden zwischen Königin und Drohn bei der Wahl des Paarungsortes, die ein Zusammentreffen von Geschlechtstieren eines Volkes (Bruder und Schwester) verhindern könnten.

Für die Untersuchung der Frage nach der topographischen Beeinflussung des Paarungsortes von Bienenköniginnen wurde ein Versuchsgebiet mit einer stark strukturierten, asymmetrischen Geländeformation gewählt. Nur im Zentrum des Geländes waren genetisch markierte Drohnen vorhanden. Die gleichfalls genetisch markierten, unbegatteten Versuchsköniginnen wurden in den 4 Himmelsrichtungen jeweils in unterschiedlichen Entfernungen vom Zentrum angeordnet und flogen ungehindert zur Begattung aus. Die Überprüfung der Töchter dieser Königinnen zeigte, welche Königinnen sich im Zentrum mit den markierten Drohnen gepaart hatten. Im Vergleich der Nachkommen der Versuchsköniginnen sollten sich deutliche richtungsabhängige Unterschiede zeigen, sofern die topographische Asymmetrie den Begattungsflug der Königinnen beeinflusst.

MATERIAL UND METHODEN

Anordnung der Drohnen

Auf einer Belegstelle (650 m über NN) des Instituts im Gebirgstal zwischen Mariazell und Wildal-

pen waren Bienenvölker mit Cordovan (*cd*)-Drohnen aufgestellt. Das Tall verläuft in ost-westlicher Richtung. Im Süden wird es vom Hochschwab (> 2000 m) und im Norden vom Hochtürnach (> 1700 m) eingeschlossen (Abb 1, 2). Der einzige von diesen Drohnen besuchte Sammelplatz lag ca 300 m weit vom zentralen Aufstellungsort der Königinnen entfernt (Koeniger *et al*, 1989; Berg, 1992).

Die Bienenstände mit dunklen Drohnen sind in der Abbildung 2 eingetragen. Im Westen befanden sich 10 Völker in 7,3 km Entfernung. Richtung Ost befanden sich 14 Völker 6 km entfernt. Im Norden waren in einer Distanz von 6,8 km hinter zwei Höhenzügen mit 1700 und 1450 m 12 Drohnenvölker vorhanden. Im Süden dagegen standen innerhalb der hier in Betracht kommenden Entfernungen keine Bienenvölker mit Drohnen. Die gesamte Region wird seit vielen Jahren bienenkundlich intensiv vom Lunzer Institut genutzt, so daß ein Vorhandensein uns nicht bekannter Bienenvölker im Versuchsareal ausgeschlossen werden kann.

Anordnung der Königinnen

In den vier Himmelsrichtungen wurden am 28 Juli bis 8 km in Abständen von jeweils 2 km (Abb 2) jeweils mindestens 6 Dreiwaben-Begattungskästchen mit paarungsreifen *cd/cd*-Königinnen aufgestellt. Im Zentrum (Belegstelle) befanden sich 22 Königinnen. Alle Versuchsköniginnen standen zwischen ihrem 6. und 16. Lebenstag auf ihren Standorten. Während dieser Zeit herrschten an 5 Tagen gute Wetterbedingungen für Paarungsflüge. Nach Beginn der Eilage wurde bis zum Verdeckeln der Brut gewartet und dann mindestens 200 Bienen (Schlupf im Brutschrank) pro Königin untersucht und als dunkel (*+cd*) bzw. braun (*cd/cd*) klassifiziert.

ERGEBNISSE

Die 22 im Zentrum des Versuchsgeländes, in der Talsohle bei den *cd*-Drohnen aufgestellten Königinnen hatten ohne Ausnahme *cd/cd*-Nachkommen (Tabelle I). Der Vergleich der Nachkommen zwischen den in unterschiedlichen Himmelsrichtungen aufgestellten Königinnen (2 bis 6 km) zeigte

im Kontingenztest signifikante Unterschiede ($\text{Chi}^2 = 16,3$; $\text{DF} = 3$; $P > 0,001$). Demnach hatten die Königinnen je nach Richtung ihres Aufstellungsplatzes eine unterschiedliche Wahl des Paarungsortes getroffen. Statistische Vergleiche (Vierfeldertests) ergaben, daß in den 3 Richtungen Westen, Osten und Norden die Paarungsergebnisse zwischen den Königinnen, die bis 2 km Entfernung (einschließlich des Zentrums) aufgestellt waren, und den Königinnen in 4 km bis 6 km Entfernung hoch signifikante unterschieden waren ($\text{Chi}^2 > 16$; $P < 0,001$). Der Anteil der Königinnen mit *cd*-Nachkommen war geringer bei den Tieren, die weiter als 2 km vom Drohnensammelplatz entfernt aufgestellt waren. Auch der Vergleich zwischen den westlichen und östlichen Königinnen ergab nach der Vierfeldertafel Unterschiede: Von den östlichen Königinnen (2 bis 6 km) hatte ein signifikant höherer Anteil ($\text{Chi}^2 = 4,87$; $P < 0,05$) *cd/cd*-Nachkommen. Von den Königinnen im Osten war ein größerer Anteil talabwärts zum Drohnensammelplatz geflogen als von den Königinnen im Westen, deren Flugrichtung zum Sammelplatz talaufwärts durch eine enge gewundene Schlucht führte.

DISKUSSION

Alle bei den Drohnenvölkern im Zentrum aufgestellten Königinnen hatten *cd/cd*-Nachkommen. Damit konnten keine Unterschiede in der Orientierung zum Paarungsplatz zwischen Königinnen und Drohnen gefunden werden. Allerdings bot die Aufstellung dieser Königinnen auf der Belegstelle mit dem Drohnensammelplatz in unmittelbarer Nähe und die große Zahl von paarungsbereiten *cd*-Drohnen wohl keine günstigen Voraussetzungen für die oa Fragestellung.

Der Vergleich der Nachkommenverhältnisse bei den begatteten Königinnen außerhalb des Zentrums zeigte eine ausgeprägte

Richtungsabhängigkeit bei der Wahl des Paarungsplatzes. Offensichtlich hat keine der im Norden plazierten 15 Königinnen mit einem *cd*-Drohn kopuliert. Zwischen dem Aufstellungsort dieser Königinnen und dem Drohnensammelplatz liegt der Berg 'Hochtürmach' mit 1700 m Seehöhe, der wohl die südliche Flugrichtung der Königinnen beim Paarungsflug blockierte. Auf die Funktion von Bergrücken als Barriere für Drohnen wurde bereits mehrfach hingewiesen (Ruttner, 1976).

Im Verlauf des Tales, also in westlicher und östlicher Richtung, nehmen die Anteile der Königinnen mit *cd/cd*-Nachkommen mit der Entfernung von den *cd*-Drohn ab. Offensichtlich hat das steile Tal deutlich die Richtung der Paarungsflüge bestimmt. Die von F Ruttner und H Ruttner (1966) für Drohnen nachgewiesene Fernorientierung nach Horizonteinschnitten könnte gleichfalls für die Paarungsergebnisse dieser Königinnen eine Erklärung bieten.

Der statistische Vergleich zwischen den östlichen und westlichen Königinnen zeigt, daß selbst bei der kleinen experimentellen Basis dieser Versuche gesicherte Aussagen über eine Vorzugsrichtung 'talabwärts' und 'dem stärksten Lichteinfall entgegen' nachgewiesen werden konnte.

Richtung Süden hatten alle 4 in 2 km Entfernung in einem kleinen, blind-endenden Seitental aufgestellten Königinnen *cd/cd*-Nachkommen, was mit der bereits oben angeführten Wahl der Flugrichtung talabwärts übereinstimmt. Der in 4 km Entfernung im Süden getestete Standort lag in 2000 m Seehöhe. Von insgesamt 16 Versuchsköniginnen wurde nur eine einzige begattet (keine *cd/cd*-Nachkommen). Die Ursache für das mangelnde Paarungsergebnis dürfte hauptsächlich klimatischen Ursprungs gewesen sein.

Wie die Ergebnisse zeigen, gibt es eindeutige Unterschiede bei gleicher Entfernung in der Häufigkeit der Anpaarung mit den im Zentrum aufgestellten *cd*-Drohn in Abhängigkeit von der Topographie. Dies

bedeutet, daß für die Wahl des Paarungsplatzes durch die Königin die Geländesituation von Bedeutung ist. Da das Gelände in diesem Versuch extrem stark gegliedert war (bezüglich Seehöhen, Höhenzüge), wäre es für die Klärung von quantitativen Zusammenhängen zwischen Topographie und Paarungsrichtung wichtig, daß der Versuch in einem weniger 'steilen' Gelände wiederholt wird. Man könnte dann erkennen, welche Rolle die Höhen oder die Horizontmarken — wie bei den Drohn (Ruttner und Ruttner, 1966, 1972; Ruttner, 1976) — bei der Wahl des Paarungsplatzes durch die Königin tatsächlich spielen. Vielleicht treten dabei dann auch, anders als in den jetzigen Ergebnissen, Unterschiede zwischen Königin und Drohn bei der Wahl des Paarungsortes zu Tage.

Für die Praxis bedeuten diese Ergebnisse, daß im Gebirge Bergrücken als eine Paarungsbarriere auch für Königinnen wirken können. Weiter bedeuten die hier gefundenen Ähnlichkeiten in der Orientierung und in der Wahl des Drohnensammelplatzes von Königin und Drohn eine Bestätigung der gültigen Kriterien für Belegstellen, die auf den Arbeiten der Brüder F und H Ruttner beruhen. Insgesamt aber bleibt festzuhalten, daß über die für die Zuchtpraxis wichtige Frage nach der Orientierung des Hochzeitsfluges der Königin noch viel zu wenig bekannt ist.

DANKSAGUNG

Diese Arbeit ist Friedrich Ruttner zu seinem 80. Geburtstag gewidmet. Meine allererste Arbeit als junger Mensch am Institut in Lunz am See war 1965 die Teilnahme an den ersten umfangreichen Drohnversuchen unter der Leitung von Friedrich und Hans Ruttner. Ich wurde für ein Arbeitsgebiet begeistert, das mich mein ganzes Berufsleben nicht mehr losläßt. Ich möchte Gudrun und Niko Koeniger für Hilfe und Diskussionen während dieser Arbeit danken. Vielen Dank auch an Steve Sheppard für die Korrektur der englischen Fassung.

Résumé — Choix du lieu d'accouplement chez l'abeille (*Apis mellifera carnica* Pollmann) en fonction de la topographie.

L'étude a été faite dans une vallée de montagne entre Mariazell et Wildalpen dans le Steiermark, Autriche (fig 1). Des mâles cordovan (*cd*) étaient présents au centre du terrain, alors qu'à la périphérie volaient des mâles foncés. Les reines vierges (homozygotes pour le gène cordovan *cd/cd*) ont été placées aux 4 points cardinaux à diverses distances du centre (fig 2). Elles se sont envolées librement pour s'accoupler. Les 22 reines placées au centre ont donné des ouvrières *cd/cd* (tableau I). Hors du centre, le pourcentage de reines avec une descendance *cd/cd* était différent selon la direction où elles avaient été placées (fig 2). La descendance des 15 reines situées au nord a été uniquement *+cd*. Dans les directions ouest, sud et est, les résultats ont varié selon que la position des reines était centrale (moins de 2 km du centre) ou éloignée (de 4 à 6 km). Ces dernières ont eu proportionnellement moins de filles *cd/cd*. Les reines situées à l'est (2 à 6 km) ont eu une proportion significativement plus grande ($\chi^2 = 4,87, p < 0,05$) de filles *cd/cd* et ont volé en aval du lieu de rassemblement de mâles (LRM) en plus grand nombre que celles situées à l'ouest, dont la direction de vol conduisait en amont du LRM. Le pourcentage de descendance *cd/cd* des reines

s'étant accouplées hors du centre montre une relation nette avec la direction. Visiblement aucun des 15 reines situées au nord ne s'est accouplée avec un mâle *cd*. Entre le lieu de départ des reines et le LRM se trouvait le mont «Hochtürnach» (1770 m) qui barrait vers le sud la direction de vol des reines partant pour leur vol de fécondation. Le rôle de barrière joué par les croupes montagneuses a déjà été plus d'une fois mentionné (Ruttner, 1976). Au sud le lieu testé était distant de 4 km et situé à 2 000 m d'altitude. Sur les 16 reines étudiées une seule s'est accouplée (aucune descendance *cd/cd*). Cette absence d'accouplement est probablement due aux conditions climatiques d'altitude. Comme le montrent les résultats, il existe, pour un même éloignement, une différence nette liée à la topographie dans la fréquence des accouplements avec des mâles *cd* placés au centre. Cela signifie que la situation du terrain est importante pour le choix par la reine du lieu d'accouplement. Sur un plan pratique, les similitudes dans l'orientation et le choix du LRM par les reines et les mâles confirment les critères retenus pour les stations de fécondation, critères basés sur les travaux réalisés par les frères Ruttner entre 1963 et 1976.

A mellifera / reine / accouplement / orientation / topographie

Table I. Mating results in the four directions and in different distances from the *cd* drones in the centre. *n+* = number of queens with *cd/cd* progeny; *n-* = number of queens without *cd/cd* progeny.

Table I. Paarungsergebnisse in den vier Richtungen und in verschiedenen Entfernungen von den im Zentrum befindlichen *cd*-Drohnen. *n+* = Anzahl von Königinnen mit *cd/cd*-Nachkommen; *n-* = Anzahl von Königinnen ohne *cd/cd*-Nachkommen.

Distance	0 km (centre)	2 km	4 km	6 km	8 km
West	22+/0-	1+/2-	1+/4-	0+/6-	0+/5-
South	22+/0-	4+/0-	0+/1-		
East	22+/0-	5+/0-	9+/8-	2+/9-	0+/4-
North	22+/0-	0+/5-	0+/1-	0+/6-	0+/3-

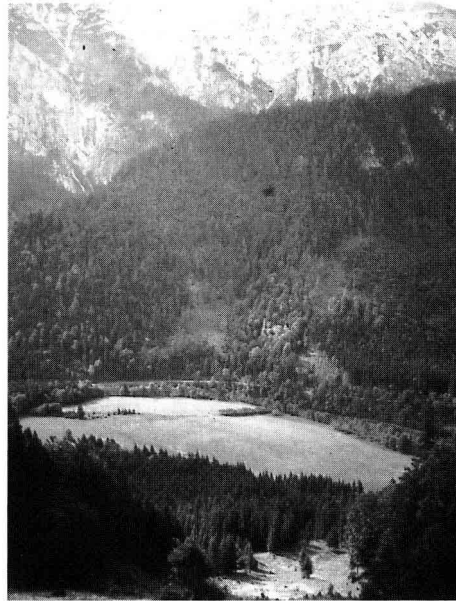


Fig 1. View of the location of the *cd* drone colonies in the centre of experimental area. At further part of meadow a DCA was found.

Abb 1. Sicht auf die Belegstelle (Zentrum) aus der Vogelperspektive. In der hinteren Hälfte der Wiese befindet sich ein Drohnensammelplatz.

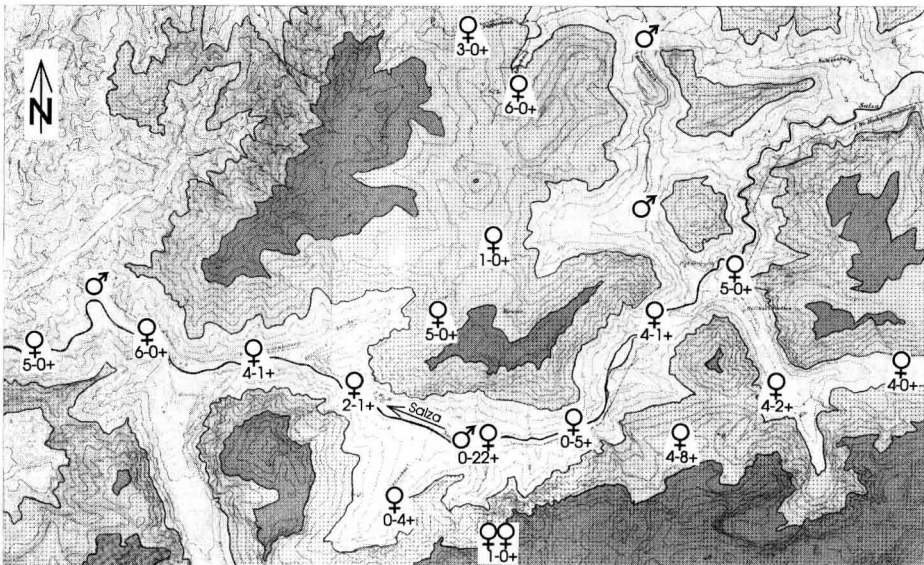


Fig 2. Experimental area: ♂ = location of *cd*-drone colonies (center) or neighbour apiaries with dark drones. ♀ = locations of *cd*-queens. ♀₈ = location of queens, 4 queens without and 8 queens mated with *cd*-drones. [stippled] = < 1000 m NN; [cross-hatched] = 1000 – 1500 m NN; [solid grey] = > 1500 m NN; [wavy line] = river Salza.

Abb 2. Das Versuchsgebiet: ♂ = Standort der *cd*- und Carnica-Drohnenvölker (Zentrum) bzw. Völkern mit dunklen Drohnen von Nachbarständen, ♀ = Standorte der *cd*-Königinnen. ♀₈ = Königinnenstandort mit 4 Königinnen ohne und 8 Königinnen mit *cd*-Anpaarung. [stippled] = < 1000m NN; [cross-hatched] = 1000 – 1500 m NN; [solid grey] = > 1500m NN; [wavy line] = Salza Fluß.

REFERENCES

- Berg S (1992) Reproduktionserfolg von Drohnen (*Apis mellifera* L) unterschiedlicher Größe. Dissertation, Universität Frankfurt
- Koeniger G, Koeniger N, Pechhacker H, Ruttner F, Berg S (1989) Assortative mating in a mixed population of European honeybees, *Apis mellifera ligustica* and *Apis mellifera carnica*. *Insectes Soc* 36, 129-138
- Peer DF (1957) Further studies on the mating range of the honeybee, *Apis mellifera*. *Can Entomol* 89, 108-110
- Ruttner F (1985) Reproductive behaviour in honeybees. *Fortschr Zool* 31, 225-236
- Ruttner F, Ruttner H (1963) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. *Bienenvater* 84, 297-301
- Ruttner F, Ruttner H (1965) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 2. Beobachtungen auf Drohnensammelplätzen. *Z Bienenforsch* 8, 1-8
- Ruttner F, Ruttner H (1966) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 3. Flugweite und Flugrichtung der Drohnen. *Z Bienenforsch* 8, 332-354
- Ruttner H, Ruttner F (1972) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 5. Drohnensammelplätze und Paarungsdistanz. *Apidologie* 3, 203-232
- Ruttner H (1976) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 6. Flug auf und über Höhenrücken. *Apidologie* 7, 331-341
- Woyke J (1963) Drone larvae from fertilized eggs of the honeybee. *J Apic Res* 2, 19-24