

## Auslösende Faktoren beim Duftmarkieren von Sammelbienen

Nektarsammlerinnen kennzeichnen gute Futterquellen durch Duft aus dem Duftorgan<sup>1,2</sup>. Dieses Verhalten tritt nicht nur an künstlichen Futterquellen auf, sondern auch beim Blütenbesuch: v. FRISCH und RÖSCH<sup>3</sup> lösten es aus, indem sie im Gewächshaus gehaltenen Bienen reichlich Nektar führende *Robinia viscosa* boten; FREE und RACEY<sup>4</sup> beobachteten es ebenfalls im Gewächshaus bei einer Nektarsammlerin an *Freesia refracta*; FREE<sup>5</sup> rief es dadurch hervor, dass er hochkonzentriertes Zuckerwasser in Rosen beziehungsweise Sonnenblumen bot.

Duftmarkierende Honigbienen beim Besuch unbeeinflussster Blüten im Freien hat bisher offenbar niemand beobachtet; bei der sehr nahe verwandten *Apis indica* konnte es BUTLER<sup>6</sup> dagegen häufig feststellen. FREE<sup>5</sup> gelangt daher zu der Ansicht, dieses Verhalten trete bei *Apis mellifica* nur unter aussergewöhnlichen Bedingungen auf, WENNER et al.<sup>7</sup> nehmen an, der Duft des Nektars sei für fehlendes Markieren verantwortlich zu machen.

In den Versuchen von v. FRISCH und RÖSCH<sup>3</sup> an der (duftenden<sup>8</sup>) *Robinia viscosa* stülpten die Bienen das Duftorgan nicht mehr aus, sobald der anstehende Nektar eingetragen war, es herrschte dann «spärliche Tracht»<sup>3</sup>. Aber auch bei reichlich fliessendem, jedoch niedrig konzentriertem Zuckerwasser bleibt das Duftmarkieren aus<sup>2,9</sup>. Lassen sich diese beiden Befunde auf einen «gemeinsamen Nenner» bringen? Mit Hilfe der im folgenden geschilderten Versuchsergebnisse wird versucht, diese Frage zu beantworten und Aussagen darüber zu machen, unter welchen Bedingungen Duftmarkieren beim Blütenbesuch erwartet werden kann.

Sowohl beim Verringern der Zuflussgeschwindigkeit des Zuckerwassers als auch beim Herabsetzen der Konzentration nimmt dasselbe ab: die Zuckermenge, welche die Biene pro Zeiteinheit gewinnt. Spielt diese bei der «Beurteilung» der Futterquelle eine Rolle, muss das Duftmarkieren bei einem bestimmten Fluss an Zucker pro Zeiteinheit aufhören.

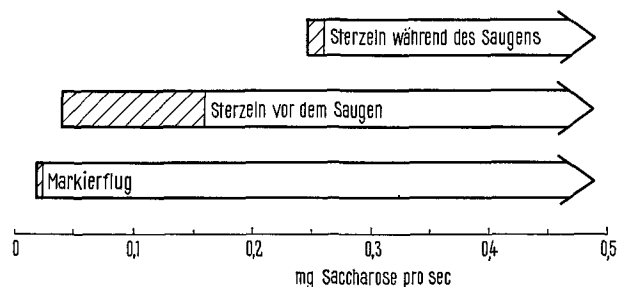
Die Versuche<sup>10</sup> wurden in Zeiten schlechter Trachtverhältnisse durchgeführt. Es wurde geprüft, bei welcher Konzentration beziehungsweise Zuflussgeschwindigkeit Markierflug beziehungsweise Sterzeln stattfanden, nicht auftraten oder nur bei einem Teil der Besuche zu beobachten waren («Schwellenbereich» in Figur schraffiert).

Wie die Figur zeigt, wird Markierflug durch wesentlich geringere Saccharosemengen pro Zeiteinheit hervorgerufen als Sterzeln während des Saugens (zu den verschiedenen Verhaltensweisen vgl.<sup>1,9</sup>). Die grössere Breite des dazwischen liegenden Schwellenbereichs für Sterzeln vor dem Saugen mag mit dem Bekanntheitsgrad der Futterquelle zusammenhängen<sup>11</sup>. Das Ausstülpen des Duftorgans während des Saugens ist in der Figur nicht dargestellt, da es mit dem Markierflug eng gekoppelt ist. In sehr seltenen Fällen wird nach kurz dauerndem Markierflug das Duftorgan unmittelbar nach Saugbeginn eingestülpt, Ausstülpen der beim Landen eingezogenen Duftfalte während des Saugens wurde nur ein einziges Mal beobachtet. Für den Markierflug und das Ausstülpen des Duftorgans während des Saugens darf man daher etwa gleiche Schwellen annehmen.

In den Versuchen von v. FRISCH und RÖSCH<sup>3</sup> setzte Duftmarkieren schon bei der ersten Rückkehr zur neu entdeckten Futterquelle ein, bei FREE<sup>5</sup> dagegen meist erst nach mehreren Besuchen (Erhöhung der Konzentration an derselben Futterquelle). Ich dressierte Bienen von einer Futterquelle vor dem Fenster (6 bis 10%ige Zuckerlösung; kein Duftmarkieren) an eine im Zimmer aufgestellte (25 oder 50%). Von 8 registrierten Samm-

lerinnen zeigten 2 beim 2., 5 beim 3. und 1 beim 4. Besuch Markierflug (1. Besuch = erstmaliges selbständiges Aufsuchen der Zimmerfutterquelle). An der Zimmerfutterquelle war nach Erhöhen der Zuflussgeschwindigkeit Markierflug und Sterzeln vor dem Saugen meist beim 2. oder 3. Besuch, Sterzeln während des Saugens dagegen häufig schon beim 1. Besuch zu beobachten.

Die in der Figur dargestellten Ergebnisse prüfte ich im August 1967 an einer Wachsblume (*Hoya carnosa*), an deren duftenden Blütenständen so grosse Nektartropfen hingen, dass wenige genühten, um den Honigmagen einer Biene zu füllen. Der durch Verdunstung stark eingedickte Nektar war sezerniert worden, während die Pflanze im Zimmer stand. Messungen mit einem Refraktometer (geeicht auf Saccharose) ergaben 60–70%, beim frisch ausgeschiedenen 30% (g pro 100 g Lösung). Da fast 90% der Trockensubstanz dieses Nektars aus Rohrzucker bestehen<sup>12</sup>, bieten diese Angaben einen recht guten Hinweis. Die Pflanze wurde ins Freie gestellt (Lufttemperatur 28°C) in die Nähe einer künstlichen Futterquelle, an der Bienen 14%iges Zuckerwasser sammelten. Als die Futterquelle abgedeckt wurde, befliegen sie die Wachsblume und hatten sie nach 2½ Stunden abgeerntet. Während der ersten 45 min wurde mehrere Male Markierflug beobachtet (in einem Fall dauerte er 45 sec). An den beiden folgenden Tagen (25°C und 19°C) trugen sie den über Nacht sezernierten Nektar ein, Duftmarkieren trat dabei nicht auf. Das mag am 3. Versuchstag auf die tiefe Temperatur zurückgeführt werden<sup>9</sup>; am 2. bleibt als Erklärungsmöglichkeit nur die gegenüber dem ersten geringere



«Schwellenbereiche» von Verhaltensweisen des Duftmarkierens in Abhängigkeit von der pro Zeiteinheit fliessenden Zuckermenge. Frühjahr und Herbst 1965/66. 8 Bienen. Konzentrationen: 12, 15, 25, 35 und 50%. Zuflussgeschwindigkeiten: Von  $v_z = 0,03$  bis  $v_z = 1,0$  (zu  $v_z$  siehe <sup>9</sup>). Temperaturen: 21 bis 24°C. Gleichbleibende Breite der Pfeile bedeutet nicht gleichbleibende Stärke der Handlung.

<sup>1</sup> K. v. FRISCH, Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 40, 1 (1923).

<sup>2</sup> K. v. FRISCH, Z. vergl. Physiol. 27, 1 (1935).

<sup>3</sup> K. v. FRISCH und G. A. RÖSCH, Z. vergl. Physiol. 4, 1 (1926).

<sup>4</sup> Zitiert nach <sup>5</sup>.

<sup>5</sup> J. B. FREE, J. apic. Res. 7, 139 (1968).

<sup>6</sup> C. G. BUTLER, Die Honigbiene (Eugen Diederichs, Düsseldorf und Köln 1957).

<sup>7</sup> A. M. WENNER, P. H. WELLS und D. L. JOHNSON, Science 164, 84 (1969).

<sup>8</sup> K. v. FRISCH, briefliche Mitteilung.

<sup>9</sup> W. PFLUMM, Z. vergl. Physiol. 64, 1 (1969).

<sup>10</sup> Beschreibung der Futterquelle und Methodik in <sup>9</sup>.

<sup>11</sup> M. RENNER, Z. vergl. Physiol. 43, 411 (1960).

<sup>12</sup> A. v. PLANTA, zitiert nach <sup>14</sup>.

Konzentration und Menge des Nektars (die Trachtverhältnisse dürften sich zwischen 1. und 2. Tag nicht entscheidend verändert haben). Diese Beobachtungen bestätigen die Befunde von v. FRISCH und RÖSCH<sup>3</sup>.

Nach der Figur und den registrierten Besuchsdauern hätten einige Bienen an *Hoya* beim Sammeln des hochkonzentrierten Nektars ausser dem Markierflug Sterzeln vor dem Saugen zeigen müssen. Da sie jedoch an den hängenden Blüten infolge deren Oberflächenbeschaffenheit (*Wachsblume*) sehr schlecht Halt fanden, saugten sie häufig im Flug. Unter diesen Bedingungen ist Sterzeln vor dem Saugen – das an der künstlichen Futterquelle auftritt, wenn die Biene vor dem Zuckerwasser steht oder vom Rand des Futtertischchens dahin läuft – nicht zu erwarten.

Nach den in der Figur dargestellten Befunden kann im Freiland an Blüten, die vorher nicht vor Insektenbesuch geschützt waren, Ausstülpfen des Duftorgans nur in Ausnahmefällen erwartet werden. Obwohl in «Immenblumen» meist hohe Zuckerkonzentrationen vorliegen<sup>13</sup>, reicht doch die abgeschiedene Zuckermenge bei weitem nicht aus, um – bei fortwährendem Beflug – Duftmarkieren auszulösen. Für den Markierflug müsste bei 50%igem Nektar das Sammelareal einer Biene 117 µl Nektar pro Stunde ausscheiden. Das ist bei keiner der untersuchten Pflanzen gegeben<sup>14</sup>. Selbst ein Blütenstand (40–50 Blüten) der ergiebigsten von BEUTLER<sup>14</sup> untersuchten Nektarpflanze (*Asclepias cornuti*; enthaltener Zucker fast ausschliesslich Saccharose<sup>14</sup>) spendet nur 1/20 der nach der Figur für das Auslösen von Markierflug erforderlichen Zuckermenge. In Zeiten guter Trachtverhältnisse dürften die Schwellenwerte noch um einiges höher liegen als die in der Figur dargestellten, wie sich aus dem Zusammenhang zwischen Duftmarkieren und Tanzen (siehe Tabelle 30 in <sup>2</sup> oder Figur 7 in <sup>9</sup>) und nach LINDAUER<sup>15</sup> ergibt.

Mit Hilfe der Trachtverhältnisse lässt sich auch ein Befund von FREE<sup>5</sup> deuten, welcher gleich stark konzentriertes Zuckerwasser aus Rosen (im Juni) beziehungsweise aus Sonnenblumen (im September) sammeln liess. An den Rosen markierten weniger Bienen als an den Sonnenblumen, was FREE auf den Rosenduft zurückführt. Da die Versuche an den Rosen jedoch zur Zeit der «Haupttracht»<sup>15</sup>, die an den Sonnenblumen dagegen bei schlechter Trachtlage<sup>15</sup> durchgeführt wurden, sind die Unterschiede vermutlich auf die verschiedenen Tracht-

verhältnisse zurückzuführen: Die «Grenzkonzentration» für das Auslösen von Tanzen ist im Juni um das 4–10fache höher als im September<sup>16</sup>.

FREE<sup>5</sup> und WENNER et al.<sup>7</sup>, die weniger Duftmarkieren beobachteten, wenn sie ihren Lösungen grosse Mengen Duftstoff (Geraniol, Nelkenöl) zusetzten, übertragen ihre Befunde auf die Verhältnisse beim Blütenbesuch: Fehlendes Markierverhalten sei auf den Blütenbeziehungsweise Nektarduft zurückzuführen. Gegen diese Aussage spricht folgendes: Zu grosse Mengen Duftstoff im Zuckerwasser vergällen dieses und hemmen das Tanzen, geringe steigern dagegen die Tanzlust<sup>16</sup>. Vergleichbares ist zu beobachten, wenn die Duftstoffe nicht gleichzeitig die Geschmacksorgane beeinflussen: Citral in niedriger Konzentration hat von den im Sekret des Duftorgans vorkommenden Substanzen die am stärksten anziehende Wirkung<sup>17</sup>, in hoher wirkt es abtossend<sup>18</sup>. Neben den Befunden an *Robinia*<sup>3</sup> und *Hoya* sprechen Beobachtungen KRAMERS<sup>19</sup> gegen die Annahme einer hemmenden Wirkung von «blumenhaften»<sup>16</sup> Düften auf das Duftmarkieren: Bei der Dressur auf Duftstoffe (Geranylacetat, Anisöl) bleibt die Biene, wenn sie im Duftfeld an der Futterstelle angekommen ist, kurz davor stehen und sterzelt.

*Summary.* Scent marking behaviour (exposure of the Nasonov gland) of foraging honeybees (*Apis mellifica*) depends on the flux of sugar per unit-time in the food source.

W. PFLUMM

Zoologisches Institut der Universität Freiburg i. Br. (Deutschland), c/o Zoologisches Institut der Universität D-69 Heidelberg (Deutschland), 16. Juli 1969.

<sup>13</sup> Zusammenstellung bei <sup>2</sup>. Vergleiche auch RUTH BEUTLER und ADELE SCHÖNTAG, Z. vergl. Physiol. 28, 254 (1940).

<sup>14</sup> RUTH BEUTLER, Z. vergl. Physiol. 12, 72 (1930).

<sup>15</sup> M. LINDAUER, Z. vergl. Physiol. 31, 348 (1948).

<sup>16</sup> K. v. FRISCH, *Tanzsprache und Orientierung der Bienen* (Springer, Berlin, Heidelberg, New York 1965).

<sup>17</sup> C. G. BUTLER und D. H. CALAM, J. Insect Physiol. 15, 237 (1969).

<sup>18</sup> D. A. SHEARER und R. BOCH, J. Insect Physiol. 12, 1513 (1966).

<sup>19</sup> E. KRAMER, mündliche Mitteilung.

## Shock Effects on the Growth of Radish Seedlings: the Effect of the Pressure Duration

There is a rapidly growing interest among biologists in the impact of environmental factors on growth and development of organisms. The present study stems from an interest in the possible use of bio-indicators in shock studies resulting from seismic disturbances (BULLARD<sup>1</sup>; NEWCOMBE<sup>2</sup>). Attendant with the shock pressure developed is the duration of the pressure, which may vary for different seismic disturbances (CLEMENDSON<sup>3,4</sup>). This report also explores the relationship between the shock pressure and its duration as measured by hypocotyl length in radish seedlings.

*Materials and methods.* An air loader was used for developing air blasts. The air loader is a closed shock tube consisting of 2 cylindrical chambers (diameter

10.16 cm, and length 10.16 cm) separated by an acetate diaphragm. A pressure wave was generated by bursting the diaphragm between the 2 chambers. Diaphragm rupture was effected by a solenoid-activated mechanical

<sup>1</sup> E. BULLARD SR, Sci. Am. 215, 19 (1966).

<sup>2</sup> C. L. NEWCOMBE, A literature study of biological effects from shock waves and of organisms that may serve as biological indicators of underground nuclear detonations. United States Naval Radiological Defense Laboratory, San Francisco, California USNRDL-TR-774 (1964).

<sup>3</sup> C. J. CLEMENDSON, Acta physiol. scand. 78, Suppl. 61 (1949).

<sup>4</sup> C. J. CLEMENDSON, The Br. Interplanetary Society 17, 279 (1959).