



# HOKKAIDO UNIVERSITY

|                  |                                                                                                                                                                                          |
|------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Title            | Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen : Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, Apis mellifera L., II (Mit 17 Textabbildungen) |
| Author(s)        | SAKAGAMI, Shōichi F.                                                                                                                                                                     |
| Citation         | 北海道大學理學部紀要, 11(3), 343-400                                                                                                                                                               |
| Issue Date       | 1953-12                                                                                                                                                                                  |
| Doc URL          | <a href="https://hdl.handle.net/2115/27127">https://hdl.handle.net/2115/27127</a>                                                                                                        |
| Type             | departmental bulletin paper                                                                                                                                                              |
| File Information | 11(3)_P343-400.pdf                                                                                                                                                                       |



# Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen

## Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L., II

Von

Shôichi F. Sakagami

(Zoologisches Institut und Laboratorium für Bienenzucht an der Naturwissenschaftlichen  
Fakultät der Hokkaido Universität)

(Mit 17 Textabbildungen)

### Inhaltsübersicht

|                                                                |     |                                                                                   |     |
|----------------------------------------------------------------|-----|-----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 1. Einleitung und Fragestellung ....                           | 343 | 4. Diskussion .....                                                               | 381 |
| 2. Methodisches .....                                          | 344 | 4. 1. Zur Beziehung zwischen<br>Lebensverlauf und Tätigkeits-<br>ausführung ..... | 382 |
| 3. Beobachtungsergebnisse .....                                | 345 | 4. 2. Zur individuellen Differenz<br>bei der Tätigkeitsausführung                 | 389 |
| 3. 1. Allgemeiner Ablauf der<br>Tätigkeitsausführung ....      | 345 | 4. 3. Zur Regulation im Volke..                                                   | 393 |
| 3. 2. Individuelle Differenz im<br>Verhalten der Arbeiterinnen | 349 | 5. Zusammenfassung .....                                                          | 396 |
| 3. 3. Brutpflege .....                                         | 359 | Literatur .....                                                                   | 398 |
| 3. 4. Orientierungsflug .....                                  | 366 |                                                                                   |     |
| 3. 5. Sammeltätigkeit.....                                     | 370 |                                                                                   |     |

### 1. Einleitung und Fragestellung

In meinem früheren Beitrag bestätigte ich den seit Versuchen von Rösch '25 wiederholt betonten Einfluß des Lebensalters auf die Tätigkeitsausführung der Arbeiterinnen innerhalb eines Bienenvolkes. Doch konnte ich dabei auch feststellen, daß diese Korrelation nur auf einer ziemlich großen Schwankungsbreite sich äußert. Natürlich bildet ein großes Regulierungsvermögen des Bienenvolkes eine der wichtigsten Seiten der Ergebnisse von Rösch selbst '27 & '30 und Milojevič '39. Wenigstens wird aber, bezüglich eines *normalen* Volkes in der günstigen Trachtzeit, eine verhältnismäßig eng mit Tagesalter verbundene Tätigkeitsausführung von manchen Autoren als eine allgemeine Tendenz bei der Honigbiene aufgefaßt, und ist dabei, neben einer gewissen Volksgröße und günstigen Brut- u. Vorratsmenge, eine adäquate tagesaltrige Differenz aller Volksgenossen

---

1) Contribution No. 300 from the Zoological Institute, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan.

*Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool., 11, 1953.*

von einander als eine der für das Volksleben wichtigsten Bedingungen vorausgesetzt. (Rösch '25-'27, Steiner '34, Emerson '49, Butler '49 und Pardi '50). Die Ergebnisse von Himmer '30 (nach Betts '30) und Armbruster '37, sowie meine an einem Zwergvolk gemachten Beobachtungen zeigten dagegen übereinstimmend eine große Schwankungsbreite der Tätigkeitsausführung in den *tagesaltrig normalen* Völkern. Bereits erwähnte ich im Beitrag I diese große individuelle Schwankung und deutete deren engen Zusammenhang mit der sogenannten Eigenregulierung des Bienenvolkes an. Deshalb ist es nicht undenkbar, daß bei Zuständen, die abnormer sind als die von Rösch u. a. berichteten, dank dieser großen Schwankungsbreite an der Tätigkeitsausführung, noch das Volksleben gewissermaßen aufrechterhalten werden mag. Um eine partielle Antwort über diese Möglichkeit zu erhalten, wurde die vorliegende Arbeit unter der folgenden Fragestellung ausgeführt: Wieweit vermag ein nur aus gleichaltrigen Genossen bestehendes, d. h. keine TA-Differenz (Tagesalterdifferenz) in sich tragendes Volk sein Volksleben zu behalten? Diese Frage ist bereits z. T. von Nelson '27 und Milojevič '39 beantwortet worden. Auch verwendete Haydak '33 '35 & '39 für seine ernährungsphysiologischen Untersuchungen Völker bestehend aus annähernd gleichaltrigen Arbeiterinnen. Meines Wissens aber wurden bis jetzt keine genaueren Dauerbeobachtungen durch die Markierungsmethode verrichtet.

Ein anderes Ziel dieses Versuches liegt darin, die individuelle Differenz des Verhaltens unter den verschiedenen Arbeiterinnen zu suchen. Bei anderen sozialen Insekten ist solche individuelle Differenz in dem Arbeitswechsel, dem Arbeitsfleiß, der Arbeitsstetigkeit, der Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten usw. von verschiedenen Autoren verhältnismäßig gut erforscht worden (Goetsch '30-'39, Steiner '32 & '34, Ehrhardt '31 und Pardi '50). Bei der Honigbiene dagegen, obgleich das Vorhandensein solcher Individualität sehr wahrscheinlich ist, sind bisher, abgesehen von dem *Drückeberger* von Armbruster '37 und der *Suchbiene* von zu Oettingen-Spielberg '49, keine genügenden Kenntnisse auf diesem Forschungsgebiete gewonnen. Dies beruht teils auf der Schwierigkeit der Beobachtung, aber teils vielleicht auf der Überschätzung der TA-Differenz bei der Honigbiene. In der vorliegenden Arbeit wurden diese zwei Schwierigkeiten je durch individuelle Markierung mittels Anklebens eines Farbpapierstückchens und durch Aufnahme der gleichtags ausgeschlüpften Jungbienen gewissermaßen überwunden und über die Individualität aller Arbeiterinnen einige, natürlich noch sehr unvollkommene, doch immerhin bedeutsame Tatsachen aufgefunden.

An dieser Stelle möchte ich meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Professor Dr. Tohru Uchida und Professor Dr. Masutaro Kuwabara für die Anregung zu dieser Untersuchung und ihr dauerndes Interesse an ihr herzlichen Dank aussprechen.

## 2. Methodisches

Am 14. VIII '50 wurden 236 an demselben Tag ausgeschlüpfte Jungbienen aus

einem Volk von Italienischer Rasse gesammelt, individuell markiert und mit einer befruchteten Königin in einem einwabigen Beobachtungskasten aufgenommen. Alle Arbeiterinnen, die im Verlauf des Versuches ausschlüpfen, wurden sofort nach der Entdeckung aus dem Kasten weggenommen. Abgesehen von der Verwendung einer einseitigen Wabe wegen der kleinen Individuenzahl, war die gebrauchte Methode im wesentlichen mit dem früheren Versuche ein und dieselbe. Demnach füge ich hier allein über die Protokollierungsweise einige Worte hinzu.

Im früheren Versuche konnten die Angaben jedes Beobachtungstages als eine TA-Verbreitung summiert und somit die tägliche Schwankung der Beobachtungsgenauigkeit gewissermaßen verringert werden. Da solche Datenverfügung beim gleichaltrigen Volk nicht verwendbar war, ordnete ich die Beobachtungsdaten jedes Tages als den Aktivitätsindex der verschiedenen Tätigkeiten pro täglicher Individuenzahl und Beobachtungsdauer und brachte diese Indices miteinander im Vergleich. Trotz dieser Korrektur konnte man in diesem Fall eine tägliche Schwankung der Beobachtungsgenauigkeit nicht völlig ausschließen. Aber dieser Versuch stellt, wie der frühere, nicht ein *Experiment* im genauen Sinne, vielmehr nur einen Ausgangspunkt für solche exakte Prüfung dar. Manche Unvollständigkeiten, die meiner Protokollierungsmethode notwendigerweise anhaften mußten, werden in den zukünftigen Versuchen überwunden und ergänzt werden können.

Ich legte in diesem Versuche auf die Beobachtung der Brutpflege und Sammeltätigkeit besonderen Nachdruck, da diese zwei Tätigkeiten für das Volksleben als die wichtigsten erschienen. Die Beobachtungszeit, die am 14. VIII, '50 begann und, abgesehen vom 13., 14., 21., 28. u. 35. TA-Tag, bis zum 21. IX, also 39. TA, dauerte, teilte ich in die folgenden Stadien: Stadium I (1.-7. TA), II (8.-12.), III (15.-20.), IV (22.-27.), V (29.-34.) und VI (35.-39.).

### 3. Beobachtungsergebnisse

#### 3. 1. Allgemeiner Ablauf der Tätigkeitsausführung

Bevor die einzelnen Aufgaben beschrieben werden, seien einige Darstellungen über den allgemeinen Ablauf des Volkszustandes während der Beobachtungszeit vorweggenommen. Ungefähr bis zum 3. TA kam dieses künstlich zusammengesetzte Volk noch nicht zur Ruhe. Ein aufgeregtes, noch unvollkommenes Brummen einiger Individuen, das sich bald auf sämtliche Genossen fortpflanzte, trat wiederholt auf. Außerdem bildete das Volk öfters einen Klumpen an den Kastenecken, ungeachtet die Kastentemperatur nicht ungewöhnlich niedrig war. Die Königin suchte mehrmal aus dem Kasten zu entfliehen und während dieser Tage wurden keine sozialen Tätigkeiten außer Zellenputzen beobachtet. Allmählich verminderte sich dieser Erregungszustand am 4.-5. TA. Am 6.-8. TA wurden der Massenorientierungsflug und am 8. TA Pseudosammeln, darüber später zu reden sein wird, ausgeführt. Am 9. TA finden einige Individuen das Nektar- u. Pollensammeln an, und an demselben Tag beschäftigte die Königin sich zum erstenmal mit der Eiablage.

Nach Ausbrütung der Jungbruten fing am 12. TA die erste Brutpflege an, und danach wurden bis zum 39. TA alle sozialen Tätigkeiten mehr oder minder

ununterbrochen ausgeübt. Aber bereits vom 29. TA an zeigte direkte Beobachtung durch Vermehrung der leistungslos ruhenden Individuen ein allgemeines Schwachwerden der Volksaktivität. Am 39. TA verfiel das Volk nach einer künstlichen Fütterung in einen Erregungszustand und versuchte danach eine Gesamtflucht. Glücklicherweise konnte ich sie diesmal durch Einsperren der Königin unterdrücken. Aber tags darauf, nämlich am 40. TA geriet das Volk wieder in eine Fluchtschwärmerei und entfloh aus dem Kasten.

Diese Abwechslung des Volkszustandes stellte ich in Abb. 1 mittels der Aktivitätsindices dar. Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, zeigten der

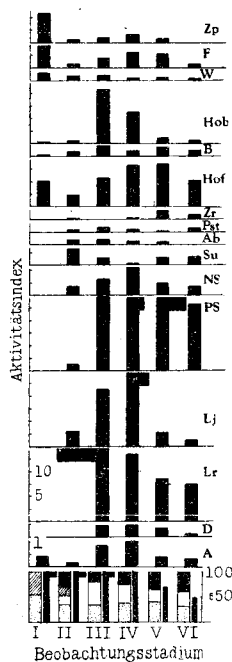


Abb. 1. Aktivitätsindex verschiedener Tätigkeiten in jedem Beobachtungsstadium, Zp (Zellenputzen), F(Fächeln), W(Wachen), Hob(Hobeln), B(Bauen), Hof (Beteiligung am Hofstaat), Zr(Zellenrandscheren), Pst (Pollenstampfen), Ab (Nektarabnehmen), Su (Pseudosammeln), NS(Nektarsammeln), PS(Pollensammeln), Lj (Jungbrutpflege), Lr(Reifbrutpflege), D(Zellendeckeln), A(Gesamtaktivitätsindex). Einheit: Zp bis A =  $10^3 a / (bc)$ , a: Gesamtbeobachtungszahl jeder Tätigkeit oder, bei A, aller Tätigkeiten während jedes Stadiums, c: Durchschnitt der Individuenzahl  $(p+q)/2$ , p, q: Individuenzahl am Anfang u. am Ende jedes Stadiums. Ein Grad beträgt bei A 0.5, bei allen anderen Indices 2.5). Unterste: Links, prozentuale Zusammensetzung von vier Tätigkeitsgruppen während jedes Stadiums (Schwarz: Sammeltätigkeit, PS+NS+Su, schief schraffiert: Orientierungsflug, punktiert: Brutpflege Lj+Lr, weiss: Andere Tätigkeiten; rechts, absolute Individuenzahl während jedes Stadiums 100 = 200 Indiv.

Gesamtaktivitätsindex und manche Indices einzelner Tätigkeiten, besonders derjenige von Brutpflege im Stadium III und St. IV, ihr Maximum. Dies entspricht teils dem oben erwähnten Beobachtungsausdruck, einer allmählichen Verminderung der Volksaktivität ungefähr vom St. V, nämlich 29. TA, und man kann mit Recht annehmen, daß dieses gleichaltrige Zwergvolk seine maximale Aktivität während St. III u. IV, d. h. 15.–27. TA, äußerte. Natürlich ist es noch verfrüht, eine richtige Erklärung über die Aktivitätsverminderung zu geben. Doch scheint es mir wahrscheinlich, daß diese auf Nachlassen sämtlicher Arbeiterinnen beruht, denn man kann aus Abb. 4 oben ersehen, daß der Prozentsatz gänzlich arbeitsloser Individuen im St. V & VI nicht so beträchtlich groß war. Die räumliche

Verbreitung der Individuen auf der Wabe ist in Abb. 2 gezeigt.

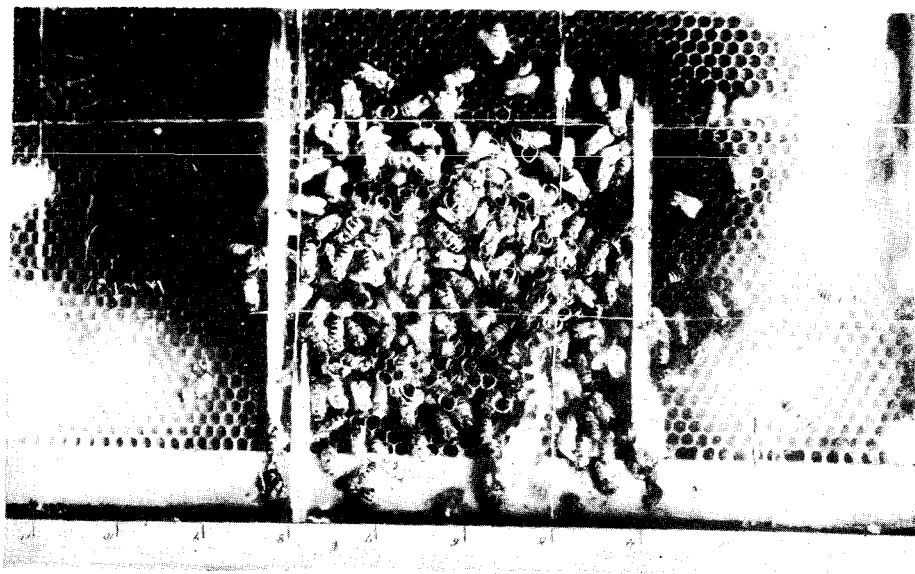


Abb. 2. Räumliche Verbreitung der Volksindividuen auf der Wabe (5. IX '50, 23. TA).

Wenn auch derartige quantitative Veränderung der Tätigkeitsmenge aus den Beobachtungen bestätigt wurde, so ist es doch bemerkenswert, daß das Volk beinahe alle Tätigkeiten ungefähr bis zum 40. TA zu führen vermochte. Besonders erstaunlich ist die Ausführung der Brutpflege bis zum 38. TA, weil diese Tätigkeit eine genügende Entwicklung der Pharyngealdrüsen voraussetzt und daher im Vergleich zu anderen Tätigkeiten stark physiologisch bedingt ist. Nach bisherigen Kenntnisse über das Lebensalter der Honigbiene beenden die Sommerarbeiterinnen am 40. TA ihr durchschnittliches Lebensalter. Tatsächlich verlor mein Volk an diesem TA die Hälfte seiner Genossen. Deshalb wurde meine erste Frage bereits teilweise beantwortet: Das Bienenvolk kann sogar bei einem aus rund 250 gleichaltrigen Arbeiterinnen bestehenden Zwergvolke bis zum 40. TA, nämlich bis zum durchschnittlichen Ende des Lebensalters bei den Sommerarbeiterinnen, alle für das Volksleben notwendigen Tätigkeiten ausführen. Wie sich dieses Ergebnis zu denjenigen von anderen Autoren verhält, besonders in bezug auf die *Regulation*, wird später erörtert werden. Hier möchte ich über das Lebensalter der Versuchstiere einiges hinzufügen.

Hinsichtlich des Lebensalters der Honigbiene faßte ich im früheren Beitrag

die bisherigen Kenntnisse zusammen und wies dabei auf das durchschnittliche Lebensalter der Sommerarbeiterinnen von ca 1 Monat hin. Da die Bestimmung des Lebensalters jeder Arbeiterin in diesem jetzigen Versuche für die Rechnung der Aktivitätsindices notwendig war, möchte ich hierbei kurz dieses Problem berühren.

Freilich ist es praktisch unmöglich, den aktuellen Todestag jeder Arbeiterin genau zu bestimmen. Somit sammelte ich aus den Individuumsrekorden den zuletzt beobachteten Tag jeder Biene, nahm ihn als den Todestag an, subtrahierte sukzessiv diese *vermeintlich abgestorbenen Individuen* aus der Gesamtindividuenzahl, die anfangs 236 betragen hatte, und gewann die in Abb. 3 oben dargestellte Populationskurve. Es ist selbstverständlich, daß die letzte Beobachtung nicht immer den Tod des betreffenden Individuums bedeutet. Wie weit der gezeigte Kurvenverlauf vom tatsächlichen abweicht, ist deshalb schwer zu beantworten. Aber am 38. TA war die Differenz zwischen der aktuell aufgezählten und der auf die oben erwähnte Weise berechneten Individuenzahl nur 11 (95-84), und in den mehr aktiven Stadien mag, wie zu erwarten, diese Differenz noch kleiner sein. Demnach nahm ich diese berechnete Individuenzahl als den vermutlichen Wert der Volkspopulation an jedem Tag an und gebrauchte ihn in der Rechnung der Aktivitätsindices. Immerhin ist es sicher, daß die aktuelle Populationskurve oberhalb der berechneten läuft.

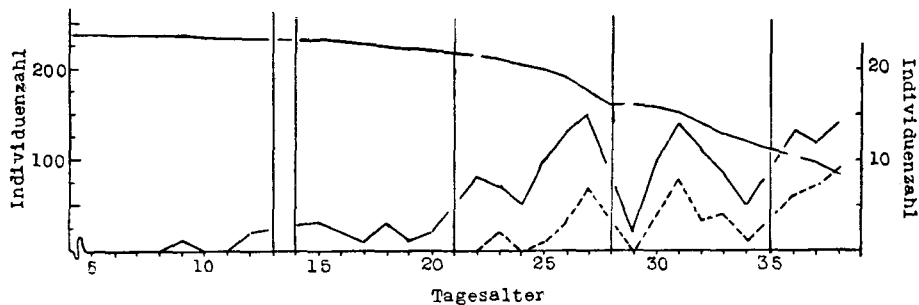


Abb. 3. Verminderungsvorgang der Individuenzahl. Unten-rechts: Der zuletzt beobachtete Tag sämtlicher Individuen (ausgezogen) u. der Arbeiterinnen von LS-Typ (s. lat) (gestrichelt), Oben-links: Vermeintliche Populationskurve.

Aus dem Kurventyp kann man sofort erkennen, daß die Gesamtindividuenzahl bis ungefähr zum 20. TA sehr langsam, danach schneller abnahm und am 34. TA die *Halbwertszeit* von Nickel '37 erreichte. Dieses Ergebnis entspricht im allgemeinen den bisherigen Angaben mancher Autoren. Weil das Volk am 40. TA aus dem Kasten entfloß, muß ich leider über den später zu erwartenden Verschwindensvorgang des Volkes mich nur mit einer Vermutung begnügen. Wenn das Volk mit der in Abb. 3 gezeigten Verminderungsrate weiter abgenommen hätte, so hätte es bereits vor dem 50. TA alle seine Genossen verloren. Doch halte ich für wahrscheinlicher, daß die Kurve, wenn man sie hätte fortsetzen können, einen anderen Verlauf gezeigt hätte. Denn das Vorkommen von außer-

gewöhnlich langlebigen Arbeiterinnen ist, wie schon im Beitrag I gezeigt, öfters von manchen Autoren berichtet, und auch ich bestätigte, in meinen noch unveröffentlichten Daten, eine Anzahl von Arbeiterinnen, die sehr lang, nicht selten bis zum 80. TA am Leben geblieben sind. Daraus darf vielleicht angenommen werden, daß die einmal steil werdende Kurvenabsteigung später wieder sanft werden und eine an manchen Lebensvorgängen wohl bekannte Sigmoid-Kurve darstellen mag.

### 3. 2. Individuelle Differenz im Verhalten der Individuen

Das oben Gesagte, nämlich, daß in einem Zwergvolk, zwar mit quantitativer Abwechselung, beinahe alle sozialen Tätigkeiten bis zum 40. TA ununterbrochen gefunden wurden, führt uns auf die nächste Frage: Welcher Weise sind diese Tätigkeiten unter den einzelnen Arbeiterinnen verteilt? Bei einem mit Altersverlauf zwangsartig verbundenen und in allen Individuen beinahe gleichartig laufenden Arbeitswechsel allein, ist es keineswegs möglich, das Volk so lang am *Leben* zu erhalten. Für die Tätigkeitsausführung muß deshalb wenigstens eine der folgenden zwei Möglichkeiten unentbehrlich sein. 1: Nie zeigen alle Individuen einen zwangsartig dem Altersverlauf entsprechend *nacheinander* kettenartig verlaufenden Arbeitswechsel, sondern sie vermögen mit einer gewissen Elastizität manche Tätigkeiten *gleichzeitig und nebeneinander* zu verrichten. 2: Bezüglich des Ausführungsmodus der Tätigkeiten, z. B. des Arbeitswechsels, des Arbeitsfließes usw., gibt es unter Volksgenossen bemerkbare Unterschiede, d. h. eine funktionelle Differenzierung in bezug auf die Tätigkeitsausführung. Nun möchte ich hinsichtlich dieser zwei Möglichkeiten das Beobachtungsergebnis meines Versuchsvolkes prüfen.

#### 3. 2. 1. Gleichzeitige Ausführung verschiedener Tätigkeiten durch ein u. dasselbe Individuum

Daß die Tätigkeiten der Honigbiene im Vergleich zu anderen sozialen Insekten relativ stärker mit dem Lebensverlauf verbunden sind, ist durch den engen Zusammenhang zwischen Tätigkeitsausführung und physiologischem Zustand, insbesondere dem gut entwickelten Drüsensystem zweifellos (Steiner '34, Sakagami '53). Aber bereits zeigte ich im Beitrag I manche Beispiele des gleichzeitigen Zusammentreffens verschiedener Tätigkeiten, sogar der zwei wichtigsten, Brutpflege u. Sammeltätigkeit. Auch in der vorliegenden Untersuchung wurde derartige Zusammentreffen sehr häufig und beinahe mit allen möglichen Kombinationen beobachtet. Daraus möchte ich nur einige extreme Fälle, d. h. gleichzeitige Ausführung von mehr als vier Tätigkeiten durch ein u. dasselbe Individuum wie folgend zitieren.

Abkürzung: L: Brutpflege (Lr + Lj), S: Sammeltätigkeit (PS | NS), andere siehe Abb. 1, Erklärung.

Zp-Hof-L-Hob, Hof-D-L-Hob, Hof-L-Hof-S(2), Zp-Hof-L-Zr,  
 F-Hof-Hob-B, F-Hof-L-Su, Hof-D-L-B, Hof-D-L-S, Hof-L-Hob-B,  
 Hof-D-L-S, Hof-L-Hob-B, Hof-L-Hob-Pst, Hof-L-Pst-W, Hof-L-  
 Ab-S, Hof-L-Hob-F, L-Hob-D-B, L-Hob-Pst-B, L-Hob-Pst-B, L-  
 Hob-Su-B, L-Hob-Ab-S, L-Hob-Pst-S, L-Ab-Pst-S, B-Ab-Hob-Hob-S  
 (Hof-L-Hob-S wurde zweimal, andere wurden nur einmal beobachtet).

Um diese gleichtagige Ausführung weiter zu analysieren, wurde Abb. 4 dargestellt. In der Abbildung oben, ist der tägliche prozentuale Anteil der tätigen Individuen, nämlich der Individuen, an denen die Ausführung irgendeiner sozialen Tätigkeit beobachtet wurde (schwarz), für die tägliche Gesamtindividuenzahl gezeigt. Obgleich dies nur ein Beobachtungsergebnis während begrenzter Zeitdauer ist und nicht immer als ein geeigneter Indikator des wirklichen Geschäftsfleisses dient, entspricht es doch wohl der bisher von manchen Autoren gefundenen Tatsache, daß bei den sozialen Insekten nur ein kleiner Teil der Arbeiterinnen sich mit den sozialen Tätigkeiten beschäftigt (z. B. Buckingham

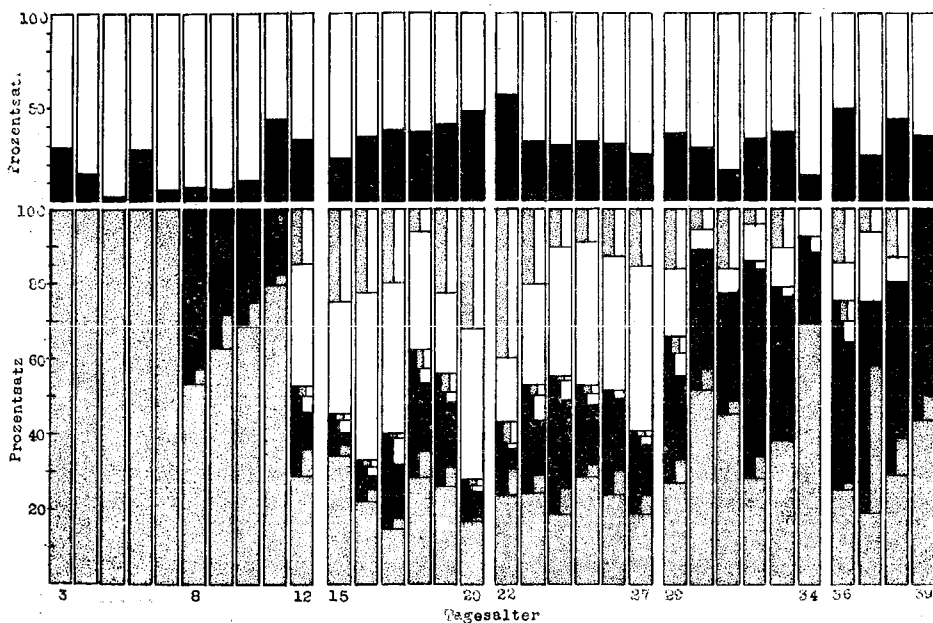


Abb. 4.  $\frac{1}{2}$  Gleichtagige Ausführung verschiedener Tätigkeitsgruppen durch ein u. dasselbe Individuum. Oben: Prozentualer Anteil der *tätigen* Arbeiterinnen (schwarz) für die tägliche Gesamtindividuenzahl. Unten: Prozentuale Zusammensetzung der tätigen Arbeiterinnen gemäß ihrem Ausführungszustand; schwarz, weiß u. punktiert: Individuen, an denen je S, L od. A allein beobachtet und schwarz + weiß usw.: Individuen, an denen eine betreffende Ausführungskombination beobachtet wurde.

'11). In der Abbildung überschreitet der prozentuale Anteil der tätigen Individuen nur an dem maximal aktiven Tag (22. TA) 50 % der Gesamtindividuen. Der Durchschnitt des prozentualen Anteiles der tätigen Arbeiterinnen beträgt in jedem Stadium wie folgt: St. I (16.4 %), St. II (20.1), St. III (35.4), St. IV (34.4), St. V (27.7), St. VI (38.1).

Welcherweise übernahmen dann diese tätigen Arbeiterinnen täglich verschiedene Tätigkeiten? Gemäß den drei Tätigkeitsgruppen, S (Sammeltätigkeit: NS+PS+Su), L (Brutpflege: Lj+Lr) und A (Alle andere Tätigkeiten) teilte ich die tätigen Arbeiterinnen entsprechend ihrer Tätigkeitsausführung in Individuengruppen, an denen täglich je S, L od. A allein, oder gleichtags je S+L, S+A, A+L und S+A+L beobachtet wurden, und stellte ihre prozentuale Zusammensetzung für die tägliche Gesamtanzahl der tätigen Individuen in Abb. 4 unten dar. Es ist selbstverständlich, daß das gleichtagige Zusammentreffen von mehr als zwei Tätigkeitsgruppen nicht selten geschehen kann und sein prozentualer Anteil öfters eine ziemliche Höhe erreicht. Ferner wurde das Zusammentreffen verschiedener Kombinationen in jedem Beobachtungsstadium ihrer prozentualen Größe gemäß geordnet und in Tabelle 1 dargestellt. Außer

Tabelle 1. Vergleichung der Größe verschiedener gleichtagiger Ausführungskombinationen, Täglicher Durchschnitt der *tätigen* Arbeiterinnen (a) und Größenreihe verschiedener Kombinationen (b) in jedem Beobachtungsstadium (St), L: Brutpflege, S: Sammeltätigkeit, A: Andere Tätigkeiten G: Sämtliche Tätigkeiten.

| St  | G (a) | G (b)        | L (a) | L (b)  | S (a) | S (b)  | A (a) | A (b)  |
|-----|-------|--------------|-------|--------|-------|--------|-------|--------|
| III | 133   | LA>LS>SA>LSA | 71    | A>S>AS | 24    | L>A>LA | 62    | L>S>LS |
| IV  | 112   | LA>SA>LS>LSA | 60    | A>S>AS | 29    | A>L>LA | 58    | L>S>LS |
| V   | 65    | LA>SA>LS>LSA | 11    | A>S>AS | 18    | A>L>LA | 25    | L>S>LS |
| VI  | 44    | SA>LA>LS=LSA | 11    | A>S=AS | 25    | A>L=LA | 25    | S>L>LS |

der zu erwartenden Tatsache, daß die gleichtagige Ausführung aller drei Tätigkeitsgruppen durch ein u. dasselbe Individuum prozentual das Niedrigste war, darf man im allgemeinen sagen, daß die Sammeltätigkeit nicht häufig mit anderen, besonders mit Brutpflege, gleichtags ausgeführt wurde. Dies Ergebnis erklärt sich daraus, daß, wie schon im Beitrag I besprochen, die starke Erregung der Sammeltätigkeit die Biene für andere Tätigkeiten relativ indifferent macht. Immerhin wurde wieder festgestellt, daß die gleichtagige Ausführung verschiedener Tätigkeiten durch ein u. dasselbe Individuum nicht selten, sondern ziemlich häufig aufzutreten vermag.

### 3. 2. 2. Verschiedene Typen des Arbeitswechsels

Als nächste Aufgabe kommt die Prüfung der zweiten Möglichkeit: Das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein irgendwelcher Differenzierung in bezug auf Tätigkeitsausführung unter den Volksgenossen. Zunächst die Analyse des

Arbeitswechsels. Wie schon wiederholt gesagt wurde, behauptete Rösch über den Lebensvorgang einzelner Arbeiterinnen die folgende Regel, d. h. abgekürzt: Erst beschäftigt jede Arbeiterin sich mit dem Innendienst und danach geht sie zum Außendienst über. Wenn auch in diesem Arbeitswechsel wegen des oben besprochenen gleichtagigen Zusammentreffens die wechselnden Perioden nicht scharf voneinander begrenzt sind, so ist es doch nicht undenkbar, daß die obige Regel an den meisten Arbeiterinnen als eine allgemeine Tendenz gefunden wird. Mit anderen Worten, bezeichnet man die Brutpflege (L) und Sammeltätigkeit (S) je als die Indikatoritätigkeit des Innen- und Außendienstes, so stellt sich folgende Frage: Ob alle Arbeiterinnen unter allen Situationen den LS-Typ von Rösch als charakteristischen Zug des Arbeitswechsels, oder genau gesagt, des Wechsels der Tendenz in der Tätigkeitsausführung besitzen, oder ob unter Umständen noch andere Typen hervorgehen können?

Um dies ins Klare zu setzen, muß man die mehr oder weniger dauernd protokollierten Lebensgeschichten einzelner Arbeiterinnen berücksichtigen. Demgemäß wählte ich aus den Individuenrekorden, begründet auf die folgenden zwei Kriterien, 127 relativ gut verfolgte Arbeiterinnen aus: Individuen, an denen wenigstens bis zum 20. TA irgendwelche Beobachtungen notiert waren, und unter diesen auch solche, an denen vom 8. TA bis zum zuletzt beobachteten Tag wenigstens an mehr als der Hälfte dieser Tageszahl irgendwelche *soziale Tätigkeiten* beobachtet waren. Da eine quantitative Datenverfügung in diesem Fall schwierig war, teilte ich nach ihrem Ausführungszustand der Brutpflege und Sammeltätigkeit diese ausgewählten Individuen in die folgenden verschiedenen Typen. Einige Beispiele dieser Typen sind in Abb. 5, und ihr zahlenmäßiges Verhältnis in Tabelle 2 dargestellt.

#### Verschiedene Typen des Arbeitswechsels

1. L (S. lat.): Individuen, an denen hauptsächlich nur Brutpflege beobachtet wurde.
  - 1a. L (S. str.): Ausschließlich nur Brutpflege, nie Sammeltätigkeit beobachtet.
  - 1b. Ls: Hauptsächlich Brutpflege, aber gelegentlich vereinzelt Sammeltätigkeit beobachtet.
2. LS (s. lat.): Individuen, an denen als allgemeine Tendenz anfangs Brutpflege, später Sammeltätigkeit beobachtet wurden.
  - 2a. LS (s. str.): Obige Tendenz verhältnismäßig gut beobachtet. Übereinanderliegen dieser zwei Tätigkeiten am Uebergang zwischen *Pflege-* u. *Sammelperiode* bis zu drei Tagen ausgedehnt. Entspricht dem von Rösch behaupteten Wechseltyp.
  - 2b. LsS: Im allgemeinen wie 2a, aber gelegentliche Ausführung der Sammeltätigkeit in der früheren, d.h. Pflegeperiode beobachtet.
  - 2c. LSL: Im allgemeinen wie 2a, aber im Gegensatz zu 2b, gelegentliche Ausführung der Brutpflege in der späteren, d.h. Sammelperiode beobachtet.
  - 2d. LLSs: Sowohl in *Pflege-* als auch in *Sammelperiode*, gelegentliche Ausführung der entgegengesetzten Tätigkeiten beobachtet.
  - 2e. LS-ir: Gehört im allgemeinen Zuge zu LS (s. lat.), aber mit einem unregelmäßigen Wechselverlauf wie LSL, LSLs usw.
3. S (s. lat.): Individuen, an denen hauptsächlich nur Sammeltätigkeit beobachtet

wurde.

- 3a. S (s. str.): Ausschließlich nur Sammeltätigkeit, nie aber Brutpflege beobachtet.
- 3b. SL: Hauptsächlich Sammeltätigkeit, aber gelegentlich vereinzelt Brutpflege beobachtet.
4. SL: Individuen, an denen, wenn auch nicht deutlich, als allgemeine Tendenz anfangs Sammeltätigkeit, später Brutpflege beobachtet wurde.
5. sl: Individuen, an denen sowohl Brutpflege als auch Sammeltätigkeit mehr oder weniger gleichzeitig beobachtet wurden.

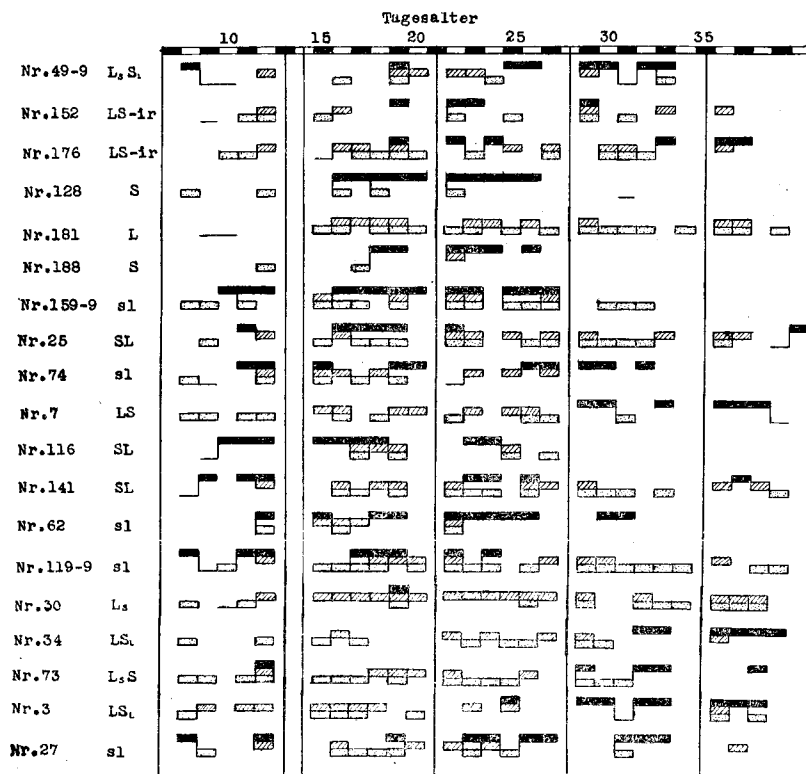


Abb. 5. Einige Beispiele verschiedener Typen des Arbeitswechsels mit Individuumsrekord. Links: Individuumsnummer und Wechseltyp. Näheres siehe im Text.

Trotz der Unvollständigkeit, die notwendigerweise solcher Einteilung anhaften muß, sind doch die folgende zwei Tatsachen von grundlegender Bedeutung: 1. Wenigstens in meinem Zwergvolk war der Arbeitswechsel jeder Arbeiterin außerordentlich mannigfaltig. Zwar ist es wahrscheinlich, daß dieses Beobachtungsergebnis im gewissen Grade vom wirklich Geschehenen abweicht und

Tabelle 2. Häufigkeit verschiedener Wechseltypen unter den ausgewählten Arbeiterinnen, näheres siehe im Text.

| Majortyp  | Indiv. zahl |       | Minortyp | Indiv. zahl |
|-----------|-------------|-------|----------|-------------|
| L         | 35          | 27.3% | L        | 19          |
| LS        | 75          | 58.5  | Ls       | 16          |
|           |             |       | LS       | 34          |
|           |             |       | LsS      | 26          |
|           |             |       | LSL      | 9           |
|           |             |       | LsSL     | 3           |
| S         | 7           | 6.4   | LS-sl    | 3           |
|           |             |       | S        | 1           |
|           |             |       | SL       | 6           |
| SL        | 5           | 3.9   | SL       | 5           |
| sl        | 5           | 3.9   | sl       | 5           |
| Insgesamt | 127         |       |          | 127         |

das tatsächliche Vorhandensein einiger dargestellten Typen, z. B. S (s. str.) sehr zweifelhaft ist. Es besteht jedoch kein Zweifel, daß außer dem LS-Typ von Rösch noch manche andere Wechseltypen unter Umständen eintreten vermögen. 2. Trotz dieser starken Variabilität, ist es auch zweifelsohne deutlich, daß der Wechseltyp von Rösch zahlenmäßig alle anderen Typen übertroffen hat. Wie aus Tab. 2 ersichtlich ist, beträgt Typ LS (s. lat.) mehr als 50 % der sämtlichen ausgewählten Bienen und bildet zusammen mit Typ L (s. lat.) die Majorität aller ausgewählten Individuen. Deshalb darf man den LS-Typ von Rösch als den, wenn auch nicht einzigen, doch am häufigsten auftretenden Wechseltyp bei der Honigbiene annehmen.

Bemerkenswert ist die Ausführung der Sammeltätigkeit vor der Brutpflege an einigen Individuen. Daraus kann man folgern, daß gewisse Bienenarbeiterinnen vor der Beteiligung an Brutpflege unter Umständen den Sammelflug anfangen. Ob dies bei meinem Volk vielleicht auf dem abnormen Volkszustand, besonders auf der verspäteten Eiablage beruhen könne, wird später bei der Beschreibung der Sammeltätigkeit berührt werden.

Die Tagesalterverbreitung des Sammel- u. Pflegeanfangs sowie des Pflegeendes erstreckten sich in meinen früheren Versuche über einen ausgedehnten TA-Bereich. Dabei schwankte ebenso die Pflegedauer mit einer erheblich großen Breite. Solche Schwankungen, die aus schon Gesagten auch in diesem Versuchsvolk zu erwarten waren, stellte ich in Abb. 6 dar.

Die Bestimmung des Pflegeendes war an den Individuen, die relativ unregelmäßig sich mit Brutpflege beschäftigten, etwas schwer ausführbar. In solchen Fällen, nahm ich nicht den absoluten zuletzt beobachteten Pflgetag, sondern den letzten Tag der bestimmt erkannten Pflegedauer als das Pflegeende auf. Nämlich, wenn eine Arbeiterin von Tag *a* bis zum Tag *b* relativ lebhaft und ununterbrochen mit Brutpflege sich beschäftigte und mehr als drei Tage später vereinzelt am Tag *c* diese Tätigkeit wieder aufnahm, nahm ich

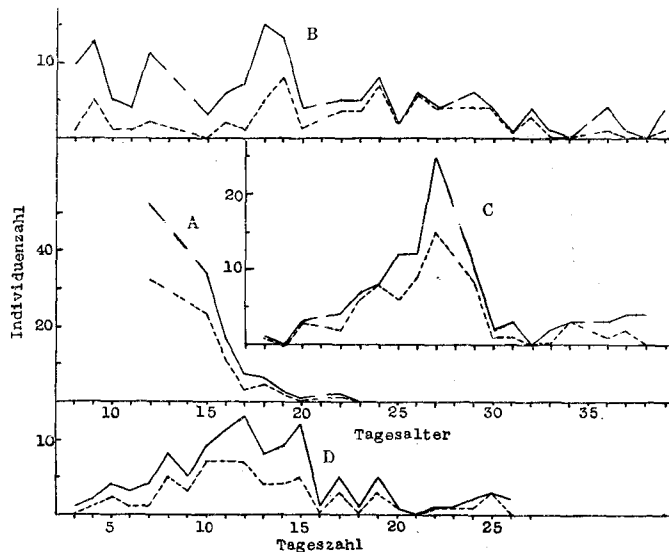


Abb. 6. Tagesalterverbreitung des Pflege- (A) u. Sammelanfanges (B), des Pflegeendes (C) sowie die Schwankungsbreite der Pflegedauer (D). Ausgezogen: Verbreitung der sämtlichen für die Typenbestimmung ausgewählten Individuen, gestrichelt: V. d. Individuen vom LS-Typ (s. lat.). Beim Sammelanfang allein wurden, außer den ausgewählten, auch alle anderen Individuen, an denen der Sammelflug beobachtet war, gebraucht.

*b* als das Pflegeende an. Der Kurvenverlauf zeigte aber, selbst wenn obiges *c* als Pflegeende angenommen wurde, keine beträchtliche Abweichung von der Abbildung. Beim Pflege- und Sammelanfang wurde bloß der tatsächlich zuerst beobachtete Tag aufgenommen.

Die Verbreitung des Pflegeanfanges konzentriert sich auf einen relativ begrenzten TA-Bereich. Vielleicht beruht dies, auf der verspätet ausgeführten Eiablage und der dadurch entstandenen Anhäufung der pflegefähigen Arbeiterinnen. Drei andere Verbreitungen, besonders diejenige des Sammelanfanges, zeigten dagegen eine ziemlich große Schwankungsbreite. Die beiläufig hinzugefügten Schwankungsbreite bei den Arbeiterinnen von LS (s. lat.) Typen lehren ferner, daß auch in ein u. demselben Wechseltyp die Schwankungsbreite des Beschäftigungszustandes beträchtlich groß ist. Daß diese große Schwankung neben den verschiedenen Wechseltypen für die funktionelle Differenzierung des Volkes und damit auch für die Unterstützung des zeitlich ausgedehnten Volkslebens eine wichtige Rolle spielen muß, scheint mir sehr naheliegend zu sein.

### 3. 2. 3. Ueber die quantitative und qualitative Differenz am Geschäftszustand der Volksgenossen

Die verschiedenen Typen des Arbeitswechsels wurden oben dargelegt. Jedoch haben manche bisherige Forscher der sozialen Insekten unter dem Namen der individuellen Differenz od. Individualität folgende zwei Erscheinungen eifrig verfolgt: den *Arbeitsfleiß* als quantitative Differenz und die *funktionelle Spezialisierung* od. *Bildung von Spezialisten für bestimmte Tätigkeiten* als qualitative Differenz. Das Vorkommen solcher individuellen Differenzen war zwar auch bei der Honigbiene sehr wahrscheinlich, aber wegen der technischen Schwierigkeiten wurden bis jetzt keine genügenden Kenntnisse darüber veröffentlicht. Ebenso wenig scheinen mir die Beobachtungsergebnisse vorliegender Arbeit für eine Analyse der betreffenden Erscheinungen geeignet zu sein. Jedenfalls ist wünschenswert, meine Ergebnisse möglichst im Zusammenhang mit den bisherigen Hauptforschungen zu überblicken. Somit möchte ich aus meinen freilich noch fragmentarischen Daten für die obigen Probleme etwaige Faktoren entnehmen.

Unter der Voraussetzung, daß die Beobachtungszahl gewissermaßen als ein Indikator der wirklichen Tätigkeitsausführung dienen muß, behandelte ich die gewonnenen Daten folgenderweise. Aus den mehr als 9. TA lebenden 235 Individuen, entnahm ich 210, an denen irgendwelche sozialen Tätigkeiten beobachtet waren. An diesen Individuen wurden ihre Gesamtbeobachtungszahl sämtlicher sozialer Tätigkeiten, die der Brutpflege, der Sammeltätigkeit und der anderen sozialen Tätigkeiten, je durch die Tageszahl von 9. TA bis zum zuletzt beobachteten Tag dividiert und ferner mit 100 multipliziert.

Erstens wurden diese Tätigkeitsindices einzelner Individuen, nämlich Index d. Gesamttätigkeiten (Ig), der Brutpflege (Il), der Sammeltätigkeit (Is) und der anderen Tätigkeiten (Ia), ihrer Größe nach in folgenden Klassen geteilt und die Individuenfrequenz jeder Klasse in Abb. 7 oben dargestellt

| Klasse  | 0   | I    | II    | III   | IV    | V      | VI     | VII    | VIII   | IX     | X     |
|---------|-----|------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|
| Ig      | 0~  | 1.0~ | 20.1~ | 60.1~ | 90.1~ | 120.1  | 150.1  | 180.1  | 210.1  | 240.1  | 270.1 |
|         | 0.9 | 30.0 | 60.0  | 90.0  | 120.0 | ~150.0 | ~180.0 | ~210.0 | ~240.0 | ~270.0 | ~     |
| Il, Is, | 0~  | 1.0~ | 10.1~ | 20.1~ | 30.1~ | 40.1~  | 50.1~  | 60.1~  | 70.1~  | 80.1~  | 90.1  |
| Ia      | 0.9 | 10.0 | 20.0  | 30.0  | 40.0  | 50.0   | 50.0   | 60.0   | 80.0   | 90.0   | ~     |

Der Kurvenverlauf von If ähnelt demjenigen der Normalverbreitung, zeigt aber gleichzeitig eine bemerkenswerte Ausdehnung in der rechten, d. h. aktiven Richtung. Dies veranschaulicht ohne weiteres den ausgesprochenen *Fleiß* bei einem Teil der Arbeiterinnen im Vergleich zu der übrigen Majorität. In gewissem Grade wird eine derartige Tendenz ebenso am Kurvenverlauf von Il und Ia gefunden. Demgegenüber zeigt die Kurve von Is eine starke Abweichung in der Sammeltätigkeit von der obigen Form. Die Majorität der Arbeiterinnen beteiligte sich nämlich nur spärlich am Sammeln und ohne großen Eifer; ein kleiner Teil dagegen mit beträchtlichem Fleiß. Infolgedessen darf man vermuten, daß unter den Volksgenossen zwar verschiedenerlei aktive Individuen gefunden wurden, aber ein Teil der Individuen mit auffallend starkem Fleiß arbeitete und daß diese

letztere Tendenz bei der Sammeltätigkeit beinahe bis zur Bildung einer besonders sammeltreuen Truppe ging.

Zweitens soll der Beschäftigungszustand verschiedener Klassen behandelt werden. Es ist aus dem Kurvenverlauf von Is zu erwarten, daß die aktivsten Individuen mehr am Sammelflug als an den anderen Tätigkeiten sich beteiligen.

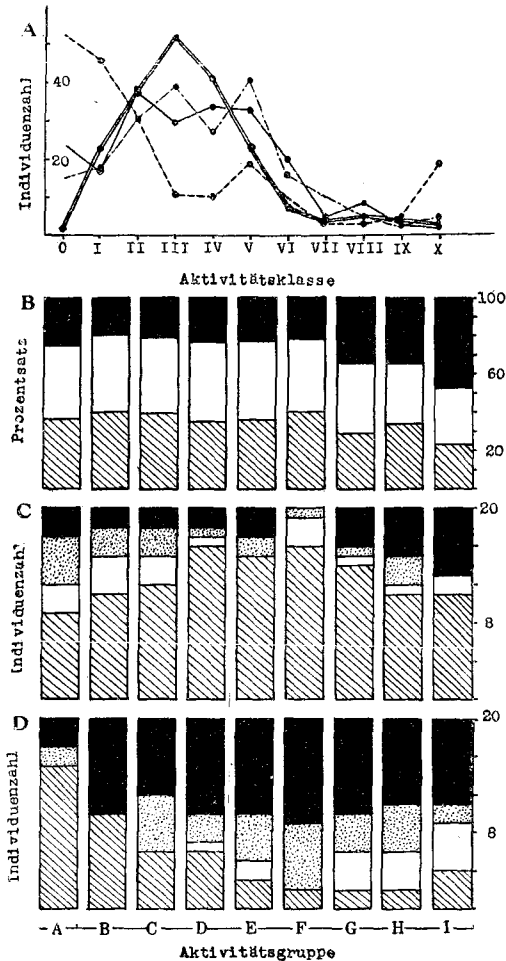


Abb. 7. Individuelle Differenz in Tätigkeitsausführung unter Volksgenossen. A: Individuenfrequenz in verschiedenen Klassen von vier Tätigkeitsindizes: G (Doppellinie), L (Kettenlinie), A (Gezogene), S (Gestrichelte), B: Prozentsatz dreier Tätigkeitsgruppen in verschiedenen Aktivitätsgruppen: Sammeltätigkeit (schwarz), Brutpflege (schief schraffiert; u. andere Tätigkeiten (weiss), C: Zusammensetzung von Spezialisten und Nichtspezialisten in verschiedenen Aktivitätsgruppen: Spezialisten von Sammeltätigkeit (schwarz), S. von Brutpflege (punktiert), S. von anderen Tätigkeiten (weiß), Nichtspezialisten (schraffiert), D: Zusammensetzung der Wechsellertypen in verschiedenen Aktivitätsgruppen, LS-Typ (s. lat.) (schwarz), L (s. lat.) (punktiert), andere Typen (weiß), als Typen nicht Bestimmbare (schraffiert). Genauere Erklärung siehe im Text.

Aus obigen 210 Individuen ließ ich 30 Individuen unberücksichtigt, deren Index Ig kleiner als derjenige anderer Individuen war. Die übrigen 180 gut protokollierten Individuen teilte ich nach der Höhe des Ig-Wertes in 9 Gruppen (A-I), die aus je 20 Individuen bestanden. Die Durchschnitte des prozentualen Anteiles dreier Tätigkeitsgruppen d. h. Sammeltätigkeit, Brutpflege und anderer Tätigkeiten in jeder Gruppe

wurden berechnet und in Abb. 7 B dargestellt.

Aus der Abbildung ist es sofort deutlich, daß der prozentuale Anteil der Sammeltätigkeit in den aktivsten Gruppen (G-I) im Vergleich zu den anderen Gruppen beträchtlich groß ist. Dieser Befund läßt die folgende Annahme zu.: Die ausgesprochen aktive Ausführung der Sammeltätigkeit gewisser Individuen verursacht die Entstehung der aktivsten Gruppen. Andererseits weichen die Brutpflegemenge aller Gruppen nicht erheblich von einander ab.

Drittens kommt die Beziehung von *Spezialisten* zu *Nichtspezialisten* in Betracht. Hierbei handelt es sich natürlich um solche Fälle, wie die in einigen Ameisenarten, z. B. *Pheidole*, *Colobopsis* u. *Myrmecocystus* gefundenen extremen Spezialisierungen (Goetsch '34 usw), sondern um eine bisher nur an Ameisen u. Feldwespen beobachtete gewisse Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten im Sinne von Steiner '32, u. '34.

Die Bestimmung des Spezialisten wurde folgenderweise durchgeführt. Die Individuen, an denen eine der obigen drei Tätigkeitsgruppen mehr als 60 % der Gesamtbeobachtungszahl einnahm, wurden je als Spezialisten von Sammeltätigkeit, Brutpflege oder aller anderen Tätigkeiten, und alle anderen Individuen als Nichtspezialisten betrachtet. Die zahlenmäßige Zusammensetzung der Spezialisten und Nichtspezialisten wurde je in den obige 9 Gruppen ausgerechnet und in Abb. 7 C gezeigt.

Eine interessante Tatsache fällt sofort in die Augen. Die Rate des Spezialisten nimmt sowohl in den niederaktiven als auch in den aktivsten Gruppen zu, dagegen in den Gruppen vom mittlerer Aktivität ab, und diejenige des Nichtspezialisten variiert in der umgekehrten Richtung. Die Zunahme des Spezialisten in den niederaktiven Gruppen beruht vielleicht z. T. auf ihrer kleinen Beobachtungszahl, die in den aktivsten Gruppen dagegen gründet sich zweifelsohne auf tatsächliche Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten, beinahe meistens auf die lebhafteste Ausführung der Sammeltätigkeit in dieser Gruppen. Es ist allerdings merkwürdig, daß die mittelaktiven Individuen verhältnismäßig unwählerisch mit verschiedenen Tätigkeiten sich zu beschäftigen schienen.

Viertens wird endlich über den Zusammenhang zwischen diesem Fleiß und den schon besprochenen Wechseltypen eine kurze Darstellung hinzugefügt. Wie aus Abb. 7 D ersichtlich ist, fanden sich die Individuen, die bei der Bestimmung des Wechseltyps ausgeschlossen wurden, am häufigsten in den nicht aktiven Gruppen, in geringerem Grad aber auch in der aktivsten Gruppe (Gr. I). Die erstere Tendenz kann aus der gebrauchten Datenbearbeitung leicht erklärt werden; die letztere scheint mir im Zusammenhang mit anderen Ergebnissen für die Eigentümlichkeit der aktivsten Gruppe interessant zu sein. Die Typen Ls und L traten in den mittleren Gruppen, die anderen Typen dagegen in den aktivsten Gruppen (G-I) am häufigsten auf. Diese anderen Typen wurden hauptsächlich durch ihre Abweichung vom LS-Typ im Hinblick auf die Ausführung

der Sammeltätigkeit bestimmt. Also enthielten die aktivsten Gruppen diejenigen Individuen, die insbesondere in bezug auf die Sammeltätigkeit von anderen Individuen auch qualitativ abwichen. Mit anderen Worten darf Folgendes angenommen werden: Eine Anzahl von Individuen unterschied sich beträchtlich hinsichtlich der Sammeltätigkeit sowohl quantitativ als auch qualitativ von anderen Individuen.

Zusammenfassend kann man folgern, daß derartige qualitative und quantitative Differenzen zusammen mit den verschiedenen Wechsellagen und dem gleichzeitigen Zusammentreffen verschiedener Tätigkeiten dem Volke eine Art von funktioneller Differenzierung gaben und dadurch für das Geschäft des Volkslebens eine wichtige Bedeutung besaßen. Eine genauere Erörterung dieser Erscheinung wird später im Vergleich zu den Ergebnissen anderer Autoren gegeben werden.

### 3. 4. Brutpflege

Die wichtigsten Ergebnisse in diesem Versuche wurden schon oben beschrieben. Anstatt in die genauere Betrachtung einzelner Tätigkeiten einzudringen, möchte ich nur einige wichtige Tätigkeiten, besonders Brutpflege und Sammeltätigkeit eingehend berühren. Den Geschäftszustand der Brutpflege in diesem Zwergvolk zu schildern ist daher meine nächste Aufgabe.

#### 3. 4. 1. Zellenputzen und Eiablage

Die Brutpflege setzt die Eiablage voraus und ist daher königinbedingt. Die Eiablage benötigt jedoch, nach bisherigen Kenntnissen, das Zellenputzen als Vorbedingung und ist damit arbeiterinbedingt. Bevor der Pflegezustand des Volkes zu überschauen ist, muß ich deshalb zunächst jene zwei Tätigkeiten betrachten. Nach Rösch '25 u. '30 führt jede Arbeiterin das Zellenputzen relativ *gesellschaftsunbedingt* im anfänglichen Stadium ihres Lebens aus. Auch ich konnte dieselbe Tendenz im Beitrag I annähernd feststellen. Gleichzeitig wurde aber erkannt, daß diese Tätigkeit nicht immer ausschließlich während einer bestimmt begrenzten Zeitperiode ausgeführt wurde. Allerdings ist es selbstverständlich, daß, falls das Zellenputzen nur im jüngsten Lebensstadium der Arbeiterinnen gemacht würde und überdies die Königin nur in die bereits geputzten Zellen ablegte, die Brutpflege im späteren Stadium meines Versuchsvolkes ganz unmöglich sein würde. Das Beobachtungsergebnis bewies durch tatsächliches Zustandekommen sowohl der Brutpflege als auch des Zellenputzens im späteren Stadium, daß solche Stereotypie nicht verwirklicht wurde. Das Zellenputzen wurde, wie aus Abb. 1 oben erkannt, zwar in den anfänglichen Beobachtungsstadien am häufigsten, aber auch in den späteren Stadien außer den letzten, d. h. St. VI, mit Sicherheit beobachtet. Eine immerhin gefundene graduelle Verminderung dieser Tätigkeit im Ablauf der Beobachtungsperiode scheint mir auf der Brutpflege

sicher einen beträchtlichen, aber nicht immer ausschlaggebenden Einfluss auszuüben. Denn diese Tätigkeit wurde von manchen Individuen wiederholt in ein u. derselben Zelle ausgeführt. Deshalb darf man vermuten, daß die Ausführung des Zellenputzens nicht immer der Individuenzahl der Zellenputzerinnen genau entsprechend ab- und zunimmt und infolgedessen die Verminderung der Zellenputzerinnen nicht sofort eine Abnahme dieser Tätigkeit zu bedeuten braucht.

Beiläufig möchte ich zwei Beobachtungsergebnisse hinzufügen. Erstens war Zellenputzen beinahe die einzige soziale Tätigkeit, die in diesem Versuche beim anfänglichen unruhigen Volkszustand beobachtet wurde. Diese Tätigkeit wurde also relativ unabhängig vom Volkszustand ausgeführt.

Zweitens scheint mir die Königin ihre Eier nicht immer nur in geputzte Zellen abzulegen. Obgleich dies den bisherigen Kenntnissen widerspricht, so wird es durch folgende Beobachtungen unterstützt; Bisweilen fand ich die abgelegten Eier in Zellen, die einen noch ungescherten Zellrand oder eine mit den übriggebliebenen Partikelchen behaftete Innenwand besaßen. Natürlich bedeutet das Zellenputzen vielleicht nicht nur ein bloßes mechanisches Reinigen, sondern auch eine chemische Bearbeitung. Philipp '28 (nach Butler '49) behauptet z. B. das Bestreichen der Zellinnenwand mit einer aus Polleninhalte umgebildeten speziellen Kittmasse. Obwohl dies von Butler selbst etwas bezweifelt wurde, wird doch ein Bestreichen mit irgendeiner Substanz, z.B. einem Sekretprodukt, von manchen Autoren behauptet. Aber das Vorhandensein übriggebliebener Partikelchen scheint mir wenigstens ein ungenügend ausgeführtes Putzen anzuzeigen. Die Eiablage der Königin in die noch nicht vollkommen geputzten Zellen ist somit, wenigstens in extremen Notfall, nicht schwer denkbar. Natürlich aber wird diese Erscheinung nur selten beobachtet, und verliert die Bedeutung des Zellenputzens als einer Vorbedingung der Eiablage keineswegs ihre Allgemeingültigkeit.

Als die nächste Aufgabe beschäftigt uns die Eiablage. Die Königin fand anfangs im Volke keine Beruhigung. Wiederholt entfloh sie aus dem Gedränge der Arbeiterinnen und kroch auf der bienenfreien Wabenfläche herum oder versuchte bisweilen via Glasrohr ins Freie zu gelangen. Nach graduellem Verschwinden dieses aufgeregten Verhaltens wurden jedoch an der Königin Hineinstecken des Kopfes in die Zellen bis zum 5. TA und tatsächliche Eiablage wie schon beschrieben, bis zum 9. TA nicht beobachtet. Die danach erfolgende Eiablage untersuchte ich ungefähr alle drei Tage und stellte die gefundene Eiermenge in Abb. 8 und 9 (oberst) dar. Eine sofort in die Augen fallende Tatsache war die, daß der Eierbezirk sich nicht über das zu erwartende Areal hinaus ausdehnte. Bedenkt man die große Ablagerate der Königin, die nicht selten 1.000 pro Tag überschreitet, so wird es deutlich, daß auf diesem beschränkten Areal das Ergebnis weit kleiner als die durchschnittliche Ablagerate war. Ebenso kann man aus den folgenden zwei Tatbeweisen schließen, daß das aufgenommene Ergebnis nicht dem wirklichen Ablagepotential der gebrauchten, höchstens 3 Monate alten Königin entsprach. 1: Nicht selten wurden 2-eierige Zellen beobachtet, z. B. am 26. TA waren rund 30 % aller Eierzellen 2-eierig und am 36. TA einige sogar 5-6eierig. 2: Häufig beobachtete ich die Königin, wie

sie auf der Wabe herumkriechend ihre Eier umherwarf. Sicher beruhte dies meistens auf der Enge des abgegrenzten Areals geputzter Zellen. Doch konnte ich öfters vereinzelte Arbeiterinnen weit entfernt von der Schar beobachten, wie sie Zellen putzten; aber solche weiter entfernten geputzten Zellen wurden keineswegs von der Königin belegt. Bei dieser Sachlage kommt meines Erachtens außer dem Zellenputzen noch eine genügend dichte Decke gedrängter Bienen auf der Wabe als eine Vorbedingung für die Eiablage in Betracht. Wie in Abb. 2 dargestellt ist, verbreiteten sämtliche Arbeiterinnen sich nicht über die ganze verfügbare Wabenfläche, sondern nur über das abgegrenzte Areal, und daneben wurde ein interindividueller Abstand von einer bestimmten Größe innegehalten. Derartige Aggregation erfolgt zwar meistens auf dem bereits gebildeten Brutbezirk. Aber wenigstens ist bei meinem Versuchsvolk diese homogene Verbreitung nicht nach, sondern bereits vor der Eiablage geschehen. Sie war demnach nicht ein Erfolg, sondern eine Ursache des Brutbezirkes. Also scheint mir eine bestimmte Arbeiterinnendichte auf der Wabe, im externen Fall, was das Verhältnis von Bienenzahl zum verfügbaren Raum betrifft, wie in diesem Volk, als Vorbedingung für die Eiablage eine wichtige Bedeutung zu haben.

Eine andere interessante Tatsache in diesem Versuche ist die Verminderung des Eiablegens der Königin in den späteren Beobachtungsstadien. Diese Beziehung kann man besonders durch den Vergleich der Daten vom 32. u. 36. TA in Abb. 8 u. 9 deutlich erkennen. Die tatsächliche Abnahme des Ablagepotentials steht durch die obigen Tatbeweise außer Frage. Deshalb ist es zweifelsohne deutlich, daß das Nachlassen der Ausführung des Zellenputzens hierbei eine wichtigste Rolle spielte. In der Tat konnte ich beim letzten Stadium (St. VI) keine Ausführung von Zellenputzen protokollieren.

### 3. 4. 2. Geschäftszustand der Brutpflege

Mit quantitativer Abwechslung dauerte die Brutpflege, wie aus Abb. 8 u. 9 ersichtlich ist, bis zum 38. TA. Dies läßt vermuten, daß irgendeine Abweichung des Pflegezustandes von demjenigen eines *normalen* d. h. nicht *gleichaltrigen* Volk vorhanden war.

Die hohe Sterblichkeit der Bruten. Die Königin von stark differenzierten sozialen Insekten erreicht meistens eine außerordentlich hohe Eiablagerrate. Die wichtigste Tatsache liegt aber nicht darin, sondern in der merkwürdig niederen Sterblichkeit bei den sozialen Insekten. Eine gut entwickelte Organisation ermöglicht in diesen Insektengruppen, wenigstens unter normalen Umständen, die Entwicklung der Mehrzahl abgelegter Eier bis zum Imaginalstadium. Diese Eigentümlichkeit der sozialen Insekten schien mir bei meinem Versuchsvolk erheblich gestört zu sein. In Abb. 9 wurden die Eierzahl aller drei Tage und die tägliche Jung- u. Reifbrutenzahl angeführt. Rechnet man für das Ei- Jungbrut- und Reifbrutstadium der Honigbiene je ungefähr drei Tage, so konnte folgende

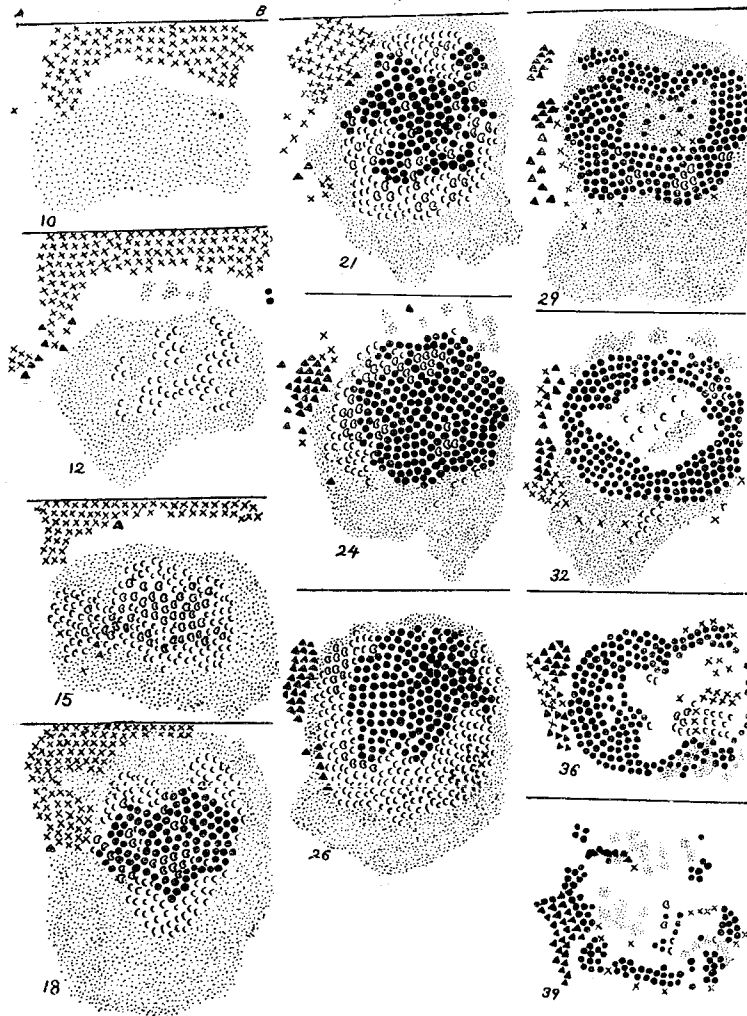


Abb. 8. Schematische Darstellung der Abwechselung des Volkszustandes während Beobachtungsperiode. Hinzugefügte Ziffer: Tagesalter, Punktiert: Eierbezirk, Kreuz: Honigsvorrat, Dreieck: Pollenzellen, halbmond- & nierenförmige Zeichen: Jung- u. Reifbrut, Kreis: Gedeckelte Brut.

Annahme zustandkommen: Wird die Sterblichkeit während der Entwicklungsstadien als 0 vorausgesetzt, so muß die Individuenzahl der an einem beliebigen Tag vorkommenden Eier und Jungbruten je derjenigen der nach drei Tagen sich

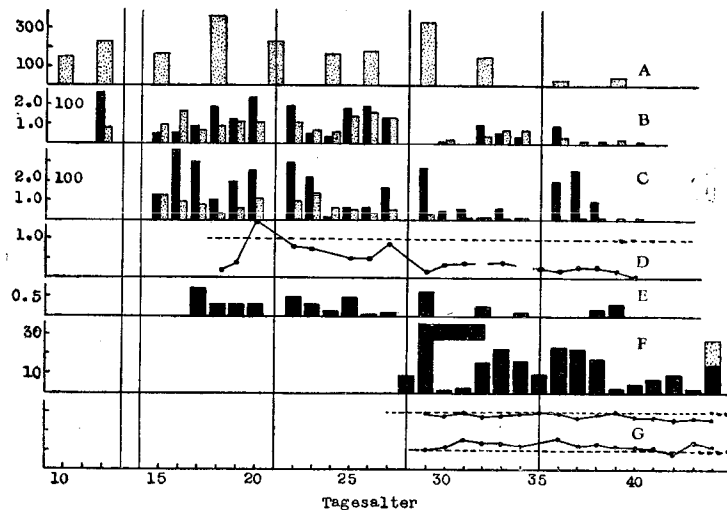


Abb. 9. Geschäftszustand der Brutpflege im Versuchsvolk. A: Eierzahl (Gezählt ca alle drei Tage), B u. C: Rechts punktiert: Jung- bzw. Reifbrutenzahl, links schwarz: Aktivitätsindex d. Jung- u. Reifbrutpflege,  $10^3a/(bc)$ , a: tägliche Beob.-Zahl, b: tägl. Beob.-Dauer, c: tägl. Indiv.-Zahl, D: Ratio von der theoretischen zur beobachteten Reifbrutenzahl, E: Aktivitätsindex des Zellendeckels, F: Individuenzahl d. Ausgeschlüpften (Punktierte obere Hälfte am 44. TA zeigt die Zahl der noch unentwickelt gebliebenen), G: Prozentuale Ab- u. Zunahme der Kopfbreite (oben) u. Flügelänge der täglich ausgeschlüpften Arbeiterinnen im Vergleich zu denjenigen der erst am 28. ausgeschlüpften. Ein Grad beträgt je 5 %.

vorfindenden Jung- u. Reifbruten entsprechen (cf. Bodenheimer '37). Deshalb muß der Vergleich dieser hypothetischen Individuenzahl mit der tatsächlich beobachteten irgendwie als Maßstab der abnehmenden Pflegeaktivität dienen. Aber die dargestellten Daten über die Eierzahl repräsentieren leider nicht so genau die tatsächlich vorhandenen Eier. Denn, abgesehen von Beobachtungsfehlern, war es nicht immer leicht, die lebenden Eier von den abgestorbenen, jedoch von den Arbeiterinnen nicht beseitigten Eiern klar zu trennen. Daher enthält die dargestellte Eierzahl immer gewissermaßen die zuletzt beachteten. Trotz dieser Unvollständigkeiten zeigt die Vergleichen zwischen Abb. 9 A u. B (links schwarz) sofort eine große Sterblichkeit im Eistadium bei meinem Volk. Die Individuenzahl von Jung- u. Reifbruten wurde unter den gleichen Bedingungen beobachtet, und das Verhältnis von beobachteter Reifbrutenzahl zu der theoretischen ist in Abb. 9 D geschildert. Auch diesmal enthält das Ergebnis leider gewisse Fehlerquellen. Die Unterscheidung zwischen Jung- und Reifbruten wurde nicht durch eine genaue Methode, sondern bloß durch die Körpergröße gemacht. Ein in der graphischen

Darstellung befundener Widerspruch, daß am 20. TA das Verhältnis seine theoretische Obergrenze übertraf, mag vielleicht teils auf derartiger Fehlerquelle beruhen. Doch kann man immerhin aus dem Kurvenverlauf eine allmählich zunehmende Sterblichkeit der Jungbruten, besonders in den späteren Beobachtungsstadien klar feststellen.

Trotz dieser ungenügenden Pflegeaktivität vollendeten manche Bruten ihre Entwicklung. Die Ausführung des Zellendeckels begann vom 17. TA an mit einem Verlauf, der sich mit demjenigen der Reifbrutpflege ähnlich wellte. Im früheren Versuche wurde das Deckeln meistens durch die verhältnismäßig jüngeren Arbeiterinnen vom ca. 2.-8. TA ausgeführt. Ferner berichteten Waltraud und Werner '52 die Ausübung dieser Tätigkeit durch Individuen von 3.-9. TA. Wenn die Beteiligung der jüngeren Arbeiterinnen an dieser Tätigkeit im *tagesaltrig normalen* Fall auch eine allgemeine Tendenz ist, so wurde solche Beziehung keineswegs in meinem Volk gefunden, sondern eine dem Pflegezustand gut entsprechende Ab- u. Zunahme. Allerdings kann diese Tatsache auch als eine Seite des Regulierungsvermögens des Bienenvolkes betrachtet werden.

Die erste Ausschlüpfung der Arbeiterinnen kam am 28. TA zustande, und das Volk ließ bis zum 43. TA 228 Arbeiterinnen sich entwickeln. Natürlich nahm ich diese Ausgeschlüpften, wegen des Versuchszieles, sofort aus dem Kasten weg und maß nach einem Tage ihre Körpergröße. Fernerhin zog ich am 44. TA alle noch unausgeschlüpften Individuen aus gedeckelt gebliebenen Zellen heraus und fand das folgende Resultat: 15 Imagines beinahe kurz vor Ausschlüpfung, 4 Reifpuppen mit gefärbtem Vorderkörper, 6 Puppen und 3 Reifbruten. Von einer allmählich abnehmenden Pflegeaktivität ist es nicht unmöglich, irgendeine Verminderung der Körpergröße infolge Nahrungsmangels im Verlauf der Beobachtungsperiode zu vermuten. Aus den Messungsergebnissen der Kopfbreite und Vorderflügelänge (Abb. 9 G) war jedoch solche Tendenz kaum erkennbar. Ebenso maß ich die Kopfbreite (K), Breite d. H.-Metatarsus (M) und Länge des Vorderflügels (F) von zuerst und zuletzt ausgeschlüpften je 10 Individuen. Die Durchschnitte u. ihre Differenzen betrugen: F,  $8.83 \sim 8.73 = 0.10$  mm, M,  $1.14 \sim 1.17 = 0.03$  mm, K,  $3.74 \sim 3.76 = 0.02$  mm. Ebensowenig zeigen diese zahlenmäßigen Angaben die erhebliche Abnahme der Körpergröße infolge abnehmender Pflegeaktivität. Diese Resultate dienen vielleicht als Beweis für eine Eigenart der Honigbiene im Vergleich zu anderen, besonders primitiven sozialen Insekten, nämlich für ihren relativ vom Nahrungszustand unabhängigen Monomorphismus.

### 3. 4. 3. Beziehung zwischen Jung- und Reifbrutpflege

Diese Frage wurde im früheren Versuche als Ausgangspunkt des Studiums gestellt, aber nicht genügend beantwortet. Weil das Hauptziel vorliegender Arbeit nicht darin liegt, diese Frage zu lösen, muß die Ursache der Differenz zwischen Jung- und Reifbrutennahrung noch als eine offene Frage ungelöst

bleiben. Jedenfalls möchte ich bezüglich des betreffenden Problems die gewonnenen Ergebnisse in meinem Versuche beschreiben. Aus Abb. 9 B und C kann man folgende Tatsachen ersehen; 1. Die Aktivität der Reif- und Jungbrutpflege geht ungefähr je mit der Individuenzahl der Reif- und Jungbrut parallel; 2. Sich wellend nehmen sowohl Jung- als auch Reifbrutpflege allmählich ab. 3. Der Aktivitätsverlauf der Reifbrutpflege geht, besonders in den späteren Beobachtungsstadien, sich gegenüber demjenigen der Jungbrutpflege etwas verspätend, mit ähnlicher Ab- und Zunahme fort. Betrachtet man die prozentuale Zusammensetzung verschiedener Pflgetypen, so ist die eben erwähnte alternative Tendenz besonders deutlich (Abb. 10). Die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung bleibt noch eine offene Frage. Aber die schon erwähnte Begrenzung des Brutbezirkes durch das Volk selbst spielte vermutlich teilweise eine Rolle. Immerhin ist es selbstverständlich, daß ein derartiger Pflegezustand unter Voraussetzung des von Rösch behaupteten Pflegewechsels zwischen Jung- und Reifbrut keineswegs eintreten kann, und muß daher das Auftreten anderer Wechseltypen angenommen werden.

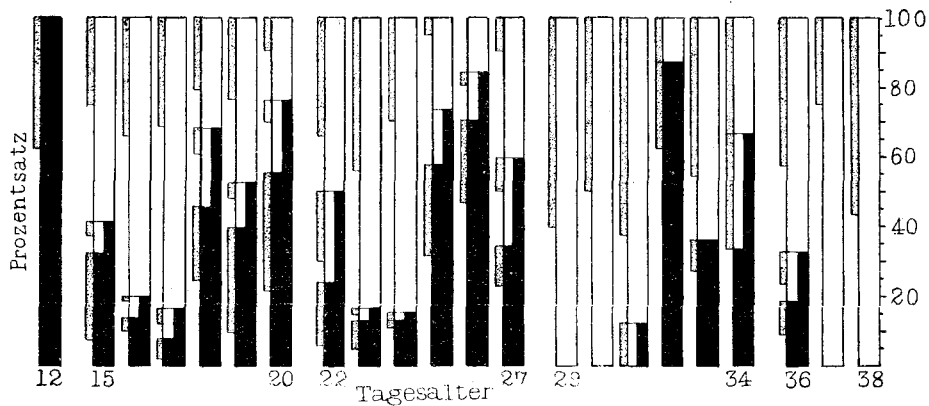


Abb. 10. Prozentuale Zusammensetzung verschiedener Pflegeweisen. Schwarz: Lj, weiß: Lr, schwarz + weiß: Lj+Lr, seitlich punktierte Teile zeigen die Rate der Individuen, an denen außer der Brutpflege noch andere Tätigkeiten beobachtet wurden.

Um dieses Verhältnis ins Klare zu setzen, machte ich Abb. 10 ähnlich wie Abb. 4. Die Pflegerinnen wurden in drei Gruppen, d. h. Lj, Lr (Arbeiterinnen, an denen allein Jung- oder Reifbrutpflege beobachtet) und Lj+Lr (Individuen, an denen beide, Jung- und Reifbrutpflege, gleichtags beobachtet) eingeteilt und täglich die prozentuale Zusammensetzung festgestellt. Die Abbildung weist auf häufiges Auftreten der gleichtagigen Jung- und Reifbrutpflege hin und zeigt ferner, daß dies nicht selten eine ziemlich grosse Rate erreicht (z. B. beim 22., 27. u. 34. TA

ungefähr bis zur Hälfte der Jungbrutpflegerinnen). Diese Tatsache kann man ebenso aus den folgende Daten bestätigen: An den 122 Pflegerinnen wurde die gleichtagige Pflege der Jung- und Reifbrut wie folgt beobachtet: 51 (n=0), 49 (n=1), 20 (2), 2 (3) (n: Anzahl der Tage, an denen gleichtags beide, Jung- und Reifbrutpflege, beobachtet). Im Beitrag I führte ich manche Wechseltypen außer dem RJ Typ Röschs an. Das obige Ergebnis leitet uns zu der Vermutung, daß auch in diesem Versuche die Wechseltypen erheblich variabel seien, und diese Vermutung wurde tatsächlich durch Tabelle 3 genug bestätigt. Ein nur einmaliges

Tabelle 3. Verschiedene Wechseltypen der Jung- (J) und Reifbrutpflege (R), M: Gleichtagige Ausführung von J u. R.

| Typ   | Indiv. zahl | Typ        | Indiv. zahl |
|-------|-------------|------------|-------------|
| R     | 7           | JRJRJ      | 8           |
| J     | 6           | JRMRJR     | 5           |
| JR    | 5           | JRMRMR     | 1           |
| RJR   | 16          | RJRJRJR    | 1           |
| RMR   | 13          | JRJRJRJR   | 1           |
| JRJ   | 13          | JRJMRJR    | 1           |
| JMJ   | 1           | JRMRJRJR   | 1           |
| RJRJR | 6           | RMRMRMR    | 1           |
| RMRJR | 2           | RJRJRMR    | 1           |
| JRJR  | 20          | JRMRJRJR   | 1           |
| JMJR  | 2           | JRJMRMR    | 1           |
| JRMR  | 2           | JRJRJRJR   | 1           |
| RJRJR | 6           | RJRJMJRJR  | 1           |
| RMRJR | 3           | JRMRJRMRJR | 1           |

Auftreten der Jung- oder Reifbrutpflege während des Lebensverlaufes war hierbei eine seltene Tatsache. Wenigstens betreffs des vorliegenden Volkes scheint das Verhältnis der Reif- und Jungbrutpflege größtenteils durch die Rate von Reif zu Jungbrut bzw. R/J folgenderweise bestimmt zu sein: Falls das R/J stark vom bestimmten Wertbereich abweichend ab- oder zunimmt, vermehrt sich dementsprechend vielleicht auch die Zahl der Lj- und Lr-Pflegerinnen; falls dagegen das R/J innerhalb eines bestimmten Bereiches stehen bleibt, wird der Lr/Lj nicht beträchtlich groß oder klein, und daneben befinden sich relativ zahlreiche Lr+Lj Individuen. Freilich ist zu berücksichtigen, daß auch an der Brutpflege die früher beschriebene individuelle Differenz in beträchtlichem Masse vorhanden sein muß.

### 3. 4. Orientierungsflug

In normalen Völkern fliegt jede Arbeiterin meistens am 5.-6. TA zum erstenmal aus dem Stock hinaus und verrichtet danach während einiger Tage, sich mit anderen Bienen zusammendrängend, ihre Orientierungsflüge. Daß der erste Flug und die Dauer der Beteiligung am Massenorienierungsflug individuell

sehr variabel sein können, berichtete ich schon im Beitrag I. Wie verhält es sich nun mit dieser Erscheinung beim gleichaltrigen Volke? Wird auch hier der Massensorientierungsflug während des ziemlich breiten TA-Bereiches dauernd ausgeführt? Gegenüber dieser Vermutung geschah der tatsächliche Massensorientierungsflug, wie schon erwähnt, nur während einer relativ kurzen Tagesdauer. Das Hinauskriechen in das Ausgangsglasrohr wurde am 2. TA (15. VIII, Nr. 44 u. Nr. 153) und 5. TA (18. VIII, Nr. 82 11). beobachtet. In beiden Fällen kehrten jedoch die Arbeiterinnen ohne tatsächlichen Ausflug in den Stock zurück, und, abgesehen davon, verließen, obwohl schönes Wetter war, keine Bienen ihren Stock bis zum 6. TA. Den Massensorientierungsflug leistete das Volk vom 6.–8. TA, und danach konnte ich auch einen schwarmartigen Massenflug am 17. u. 21. TA beobachten. Vorläufig bestimmte ich die Massenflüge am 6.–8. TA u. 17. TA. als Massensorientierungsflüge, wofür ich auf verschiedene protokollierte Angaben in Tab. 4 u. 5 hinweise.

Tabelle 4. Beteiligung am Massensorientierungsflug, Individuenzahl und deren prozentuales Verhältnis zur Gesamtindividuenzahl

| beteiligt       |        |               |        |                    |        |
|-----------------|--------|---------------|--------|--------------------|--------|
| nur am 6.–8. TA |        | nur am 17. TA |        | an 6.–8. u. 17. TA |        |
| 66              | 28,1 % | 34            | 14,4 % | 59                 | 24,9 % |

|                         | Beteiligung an Sammeltätigkeit beobachtet |      |             |       |            |       | Insgesamt |       |
|-------------------------|-------------------------------------------|------|-------------|-------|------------|-------|-----------|-------|
|                         | vor 17. TA                                |      | nach 17. TA |       | keineswegs |       |           |       |
| Beteiligte am. Or. fl.  | 21                                        | 8.9% | 95          | 40.3% | 43         | 18.2% | 159       | 67.4% |
| Unbeteiligte am Or. fl. | ..                                        | .... | 53          | 22.5  | 24         | 10.2  | 77        | 32.6% |
| Insgesamt               | 21                                        | 8.9  | 148         | 62.8  | 67         | 28.4  | 236       | 100.0 |

Tabelle 5: Beobachtungsangaben über den Massensorientierungsflug

| TA | Datum    | Wetter       | Zeit                                                                                                                  | Zahl d. Beteiligten Ind. |
|----|----------|--------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|
| 6  | 19. VIII | gut          | 15 <sup>16</sup> –(15 <sup>17</sup> –37)–15 <sup>45</sup>                                                             | 14 6.25%                 |
| 7  | 20. VIII | "            | 13 <sup>00</sup> –(13 <sup>45</sup> –14 <sup>45</sup> )–(15 <sup>50</sup> –16 <sup>50</sup> )–                        | 89 40.5                  |
| 8  | 21. VIII | "            | 11 <sup>50</sup> –12 <sup>00</sup> –14 <sup>15</sup> –20,<br>15 <sup>00</sup> –(15 <sup>15</sup> –16 <sup>20</sup> )– | 62 28.7                  |
| 17 | 30. VIII | etwas wolkig | –(14 <sup>15</sup> –40)–                                                                                              | 94 52.1                  |

An der Orientierungszeit wurden Anfang und Ende des Erregungszustandes und des tatsächlichen Massenfluges (in Klammer) angeführt.

| TA | Protokollierte Tätigkeiten am Massenflug beteiligten (B) und unbeteiligten (U) Individuen |         |        |        |        |        |        |         |          |        |        |        |        |
|----|-------------------------------------------------------------------------------------------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|----------|--------|--------|--------|--------|
|    |                                                                                           | Zp      | B      | Hob    | F      | W      | Hof    | Su      | L        | D      | PS     | NS     | Pst    |
| 6  | (B<br>U                                                                                   | 3<br>33 | 1<br>1 | 1<br>1 | 0<br>1 | 0<br>3 |        |         |          |        |        |        |        |
| 7  | (B<br>U                                                                                   | 10<br>8 |        |        |        | 0<br>2 | 6<br>5 |         |          |        |        |        |        |
| 8  | B<br>U                                                                                    |         |        | 0<br>2 |        | 6<br>6 | 0<br>1 | 4<br>10 |          |        |        |        |        |
| 17 | (B<br>U                                                                                   |         | 4<br>3 | 8<br>5 | 2<br>3 | 0<br>1 |        | 0<br>1  | 27<br>26 | 5<br>4 | 9<br>6 | 1<br>2 | 0<br>1 |

Bezüglich der Abkürzung der Tätigkeit siehe Abb. 1.

In allen Fällen wurde der Massenflug nachmittags ausgeführt und herrschte vor und nach dem Flug ein Erregungszustand. Diese Erregung, plötzliches aufgeregtes Herumkriechen einiger Individuen auf der dem Flugloch benachbarten Wabenfläche und seine schnelle Transmission auf andere Individuen, ergriff zwar auch am 9. (13<sup>10-45</sup>), 12. (14<sup>30-35</sup>) u. 15. (12<sup>10-15</sup>) TA das Volk, steigerte sich aber dabei nicht bis zu genügender Stärke um den Massenflug zu verwirklichen.

Aus den in Tab. 4 gezeigten Verhältnissen der am Massenflug beteiligten Individuen zu der täglichen Gesamtindividuenzahl ist zu beachten, daß immer ein Teil der Genossen sich nicht am Flug beteiligend im Stock blieb. Hinsichtlich des Tätigkeitszustandes dieser zwei Teile des Volkes scheint mir aber, wie in Tab. 5 dargestellt, außer früherem Zellenputzen kein wesentlicher Unterschied vorhanden zu sein.

Auch gibt es eine individuelle Differenz hinsichtlich der Beteiligung am Massenflug. Gewisse Arbeiterinnen beteiligten sich sowohl am 6.-8. TA als auch am 17. TA, andere dagegen nur am 6.-8. oder am 17. TA (Tab. 4). Die Flugzahl der sich beteiligenden Bienen war ziemlich variabel. Manche beteiligten sich daran täglich nur einmal, andere dagegen 2 bis 5 und maximal 7 mal pro Tag am täglichen Massenflug (Nr. 23, 7. TA). Der Durchschnitt der täglichen Beteiligungszahl war, wenn man nur 6.-8. TA betrachtet, bei Individuen, die nur an einem Tag sich beteiligten, 1.56 mal pro Tag und bei Individuen, die an 2-3 Tagen sich beteiligten, 1.72 mal pro Tag. Doch ist die Differenz zweier Durchschnitte nie von statistischer Bedeutung.

Hinsichtlich der Beziehung zwischen Massensorientierungs- und Sammelflug lehren die Beobachtungsdaten drei Tatsachen: 1) Rund 1/3 der Gesamtgenossen beteiligten sich nicht am Massensorientierungsflug, 2) Sowohl unter den beteiligten als auch den nicht beteiligten Individuen, gab es manche, an denen während ihrer ganzen Lebensdauer keine Sammelflüge beobachtet wurden. 3). Gewisse Arbeiterinnen schloßen, obwohl sie schon den Sammelflug angefangen hatten,

sich wieder dem Massenorientierungsflug am 17. TA an.

Wenn einige Arbeiterinnen auch schon vor 6.–17. TA aus dem Volk verloren waren, ist es zweifelsohne deutlich, daß manche Arbeiterinnen nicht am Massenflug teilnahmen. Im Beitrag I zeigte ich die Tatsache, daß manche Arbeiterinnen nur einmal am Massenflug sich beteiligten, und vermutete somit eine Erweiterung ihres Erinnerungsbildes durch vereinzelt weiter ausgeführte Orientierungsflüge. Wahrscheinlich ist, daß auch im vorliegenden Versuchsvolk die sich nicht am Massenorientierungsflug beteiligenden Arbeiterinnen teilweise durch derartigen Alleinflug ihr Erinnerungsbild ergänzten. Denn eine Arbeiterin muß wenigstens einmal zur Kotentlastung aus ihrem Heimatstock hinausfliegen. Unabhängig von der wirklichen Ausübungsweise des ersten Verlassens des Stockes, entweder zusammengedrängt oder vereinzelt, bedeutete es eine Erweiterung des Erinnerungsbildes betreffender Arbeiterin. Andererseits besteht auch die Möglichkeit, daß gewisse Arbeiterinnen nach einem einmaligen Orientierungsflug sofort sich mit Sammeltätigkeit zu beschäftigen vermögen. Dies wurde tatsächlich in diesem Versuchsvolk bestätigt. In solchen Fällen begannen die Arbeiterinnen mit einem noch unvollkommenen Erinnerungsbild bereits ihre Sammeltätigkeit und wurde das Bild ihrer Heimatumgebung vielleicht mit der Erweiterung des Sammelgebietes parallelgehend ergänzt. Die zweite Tatsache, das Vorhandensein gewisser Arbeiterinnen, an denen während ihrer ganzen Lebensdauer keine Sammelflüge beobachtet wurden, beruhte natürlich teils auf der zeitlich beschränkten Beobachtung. Was besonders die sich am Massenflug nicht beteiligenden Individuen anbetrifft, ist es in Hinblick auf die oben erwähnte Kotentlastung schwer denkbar, daß diese Bienen bis zum Ende der Beobachtung keinen Ausflug gemacht haben sollten. Wahrscheinlich geschah auch diesmal der vereinzelt ausgeführte Orientierungsflug, oder, richtiger gesagt, das Verlassen des Stockes wenigstens einmal. Jedenfalls soll betont werden, daß gewisse Arbeiterinnen, wie die im Abschnitt der individuellen Differenz besprochenen Individuen von L-Typ, ihre ganze Lebensdauer hindurch nur selten aus dem Stock herausflogen.

Die dritte und letzte Tatsache, Beteiligung der schon sammelfähigen Arbeiterinnen am Massenorientierungsflug, beruht sicher auf starker Wirkung der Alarmierung. Die Alarmierbarkeit stellt, wie von Weyrauch '39 betont, eine der wichtigsten Prinzipien für das Zusammenarbeiten bei den sozialen Insekten dar. Auch ist die von manchen Autoren beschriebene *Sprache* der sozialen Insekten endlich nichts anderes als eine Seite dieser Wirkung. Im Beitrag I ließ ich die bereits den Sammelflug beginnenden Individuen aus den Daten des Massenorientierungsfluges weg. Da aber das Aufgeregtwerden durch Alarmierung beim Massensorientierungsflug besonders stark erscheint, ist es nicht undenkbar, daß durch graduell zunehmende Erregung schließlich unter Umständen sogar sammelfähige Arbeiterinnen in den Massenflug verwickelt werden. Natürlich wird die Sammeltätigkeit mit einer starken Stereotypie relativ von anderen Tätigkeiten unabhängig durchgeführt. Aber aus den Ergebnissen, die in diesem Versuchsvolk

aufgenommen wurden, kann man annehmen, daß die bereits mit dieser Tätigkeit sich beschäftigten Individuen sie nicht immer mit gleichmäßigem Eifer verrichten. Deshalb ist zu erwarten, daß die sammelfähigen, aber gegenwärtig nicht von starkem Eifer beseelten Individuen infolge einer ausgesprochen stark einwirkenden Alarmierung sich am Massenorientierungsflug beteiligen.

Beiläufig möchte ich hier auf den Namen *Massenorientierungsflug* eingehen. Er ist zwar geeignet, da durch solchen Flug tatsächlich die Jungbienen ihr Erinnerungsbild graduell vollenden. Aber er ist gleichzeitig mit einer Gefahr verbunden, die uns öfters in teleologische Meinung verleitet. Die Ursachen dieses Fluges müssen also, unabhängig von dem dadurch entstehenden Vorteil, kausalanalytisch gesucht werden. Teils beruht möglicherweise dies Ausfliegen, wie im Beitrag I gesagt, auf der Kotentlastung, teils auf noch unbekannten Gründen, teils aber auf der oben betonten starken Alarmierung. Ferner scheint mir diese Alarmierung in zwar nicht ganz identischer, doch ähnlicher Weise, auf verschiedene Massenflüge, z. B. Orientierungsflüge, Gesamtflucht oder Schwarm, einzuwirken. Der am 17. TA beobachtete Massenflug bot sicher für manche Individuen die erste Gelegenheit, den Stock zu verlassen. Trotzdem war es mir unmöglich, diesen genau beobachteten Flug von dem danach am 21. TA ausgeführten Massenflug und von der am Versuchsende geschehenen Gesamtflucht zu unterscheiden. Die Rolle der Alarmierung für das Zusammenleben der sozialen Insekten ist also als ein wichtiges Problem noch weiter zu analysieren.

### 3. 5. Sammeltätigkeit

#### 3. 5. 1. Ausführung des Sammelfluges vor der Brutpflege

Daß gewisse Arbeiterinnen schon vor der Eiablage ihre Sammelflüge anfangen und infolgedessen teilweise das Zustandekommen verschiedener Wechseltypen des SL-Typs verursachten, berichtete ich in 3. 1. u. 3. 2. 2. Diese Erfahrung lehrt, daß die Sammeltätigkeit nicht immer die Brutpflege als Vorbedingung benötigt. Die Bienen vermögen also am bestimmten Zeitpunkte nach Ausschlüpfung unabhängig von vorausgeschickter Ausführung der Brutpflege, ihren Sammelflug anzufangen. Oder der Lebensablauf einer Arbeiterin stellt nicht eine aus unlösbarer Tätigkeitenreihe bestehende Instinktenkette dar. Aber die Entstehung des SL-Typs in meinem Volk scheint mir hauptsächlich auf dem spezifisch abnormen Brutenzustand zu beruhen. Denn unter 41 Individuen, von denen der Sammelflug der Brutpflege vorausgeschickt wurde, führten nur 2 Individuen erst nach dem 12. TA, nämlich nach dem Anfang der Ausbrütung der ersten Larven, ihre Sammeltätigkeit vor der Brutpflege aus. Deshalb stellen meines Erachtens die Wechseltypen, die mit L anfangen, unterm normalen Brutenzustande einen, wenn auch nicht einzigen, doch herrschenden Typ dar.

#### 3. 5. 2. Beziehung zwischen Sammeltätigkeit und Klimabedingungen

Der Beschäftigungszustand der Sammeltätigkeit ist zusammen mit dies-

bezüglichen Tatsachen in Abb. 11 dargestellt. Was die Beziehung zwischen Sammelaktivität und klimatischen Bedingungen anbetrifft, wird keine merkwürdige Korrelation gefunden, sogar betreffs der wichtigsten Bedingung-Lufttemperatur.

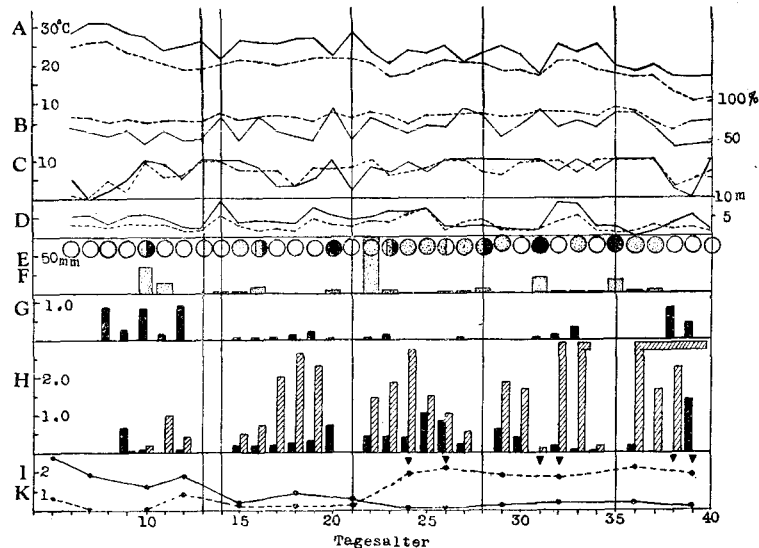


Abb. 11. Beschäftigungszustand der Sammelstätigkeit, A: Lufttemperatur (Gezogene; Mittagstemp., gestrichelte: täglicher Durchschnitt), B: Relative Feuchtigkeit (wie oben), C: Wolkenmenge, D: Windstärke, E: Wetter (Weiß: sonnig, punktiert: wolkig, schwarz: regnerisch), F: Regenmenge, G: Aktivitätsindex von Pseudosammeln ( $10^3a/(bc)$ , siehe Abb. 8, Erklärung), H: Ak. I. von Nektar- (schwarz) u. Pollensammeln (schraffiert), I: Vorratsmenge von Nektar (gezogen, Einheit 1=100 Zellen) und Pollen (gestrichelt, 1=10 Zellen), Dreieck bedeutet künstliche Fütterung.

Dieser Befund erklärt sich vielleicht dadurch, daß in diesem Versuche das klimatische Verhältnis im allgemeinen über der unteren Grenze des für den Sammelflug optimalen Bereiches lag, und demnach auf die Tätigkeitsausführung keinen erheblichen Einfluß ausübte. Es ist selbstverständlich und entspricht den gewonnenen Beobachtungsergebnissen, daß heftiger Regen die Sammlerinnen an ihrer Tätigkeitsausführung hinderte. Doch muß man beachten, wie im Beitrag I beschrieben, daß auch an regnerischen Tagen der Sammelflug nicht gänzlich aufhörte. Hierfür als Beispiel ein Protokollauszug:

Am 5. IX (23. TA) goß es während 10<sup>20-50</sup>. Unter diesem Umstand beschäftigten Nr. 63, 65 u. 116 sich ohne Naßwerden mit Pollensammeln.

### 3. 5. 3. Pseudosammeln

Hierbei muß ich eine merkwürdige Handlung, die vorläufig als das

*Pseudosammeln* bezeichnet wurde, kurz berühren.

Nach Heimkehr macht die betreffende Arbeiterin wie die gewöhnlichen Nektarsammlerinnen Toilette. Daran schließt sich ein aufgeregtes Herumkriechen und ein Werbetanz. (Nur die Individuen, bei denen sich der Werbetanz beobachten ließ, wurden protokolliert). Aber das danach normal zu erwartende Nektarabgeben an andere Genossen wird keineswegs beobachtet. Keine der Arbeiterinnen nimmt von so einer Pseudosammlerin durch den ausgestülpten Rüssel Nektar ab. Demgegenüber sucht die Pseudosammlerin von anderen Genossen Honigtropfen zu gewinnen und fliegt danach wieder ins Freie hinaus. Also der Vorgang ist, wie folgt, kurz zusammenzufassen: *Heimkehr - aufgeregtes Herumkriechen mit Werbetanz und Gefüttertwerden - Ausflug.*

Hierfür fügte ich einen Protokollauszug in Abb. 12 hinzu. An den mit weissem Kreise bezeichneten Stellen suchte diese Pseudosammlerin Futter von den Genossen zu bekommen, und dies wurde ihr auch, wie einer normalen Sammlerin, bisweilen gegeben. An der mit Doppelkreis bezeichneten Stelle stieß sie mit der Königin zusammen, aber, wie im Beitrag I beschrieben, schenkte Ihrer Majestät keine Aufmerksamkeit. An den mit schwarzem Kreise bezeichneten Stellen, ergriff sie andere Genossen und machte die im Beitrag I beschriebene Schüttelbewegung.

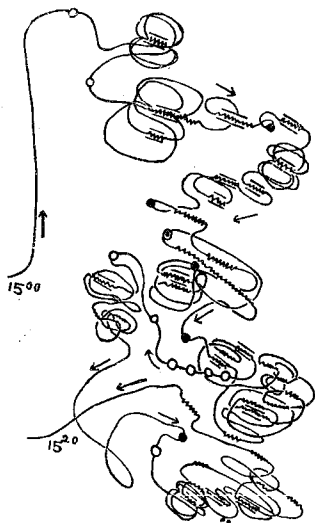


Abb. 12. Ein Individuumsrekorde über Pseudosammeln, Nr. 123 (8. TA, 21. VIII '50, 15<sup>00</sup>). Wellende Zeichnung: Schwänzeltanz u. gleichzeitige Körperhaltung, Zahl des 8-artigen Umlaufens beim Tanz wurde meistens abgekürzt notiert und im solchem Fall sind an der Wellenzeichnung der Tanzbewegungen obere u. untere Striche beigefügt. Andere Bezeichnungen siehe im Text.

Eine merkwürdige Tatsache ist das Zustandkommen der Schüttelbewegung während dieses Erregungsvorgangs. Im Beitrag I (3. 7. 1. c) ließ ich es dahingestellt, die Bedeutung dieses Verhaltens festzustellen. Ebenso wenig ist es diesmal möglich, darüber eine entscheidende Erklärung zu geben. Aus der Tatsache, daß die Schüttelbewegung auch in der Tanzerregung stattfindet, geht aber wohl hervor, daß dieses Verhalten nicht eine *beschreibende Sprache*, sondern eine bloße Erregungsäußerung darstellt. Ferner wurde die Schüttelbewegung auch beim Erregungsvorgang der eigentlichen Sammeltätigkeit beobachtet.

Alle Pseudosammlerinnen verhielten im wesentlichen sich dem Geschilderten ähnlich. Nämlich *Ein- u. Ausflug mit Tanz doch ohne Nektarabgeben*. In Abb. 12 sind nur die etwas unregelmäßigen Schwänzeltänze geschildert. Aber ich beobachtete an anderen Pseudosammlerinnen sowohl den regelmäßigen Schwänzel-

tanz als auch den Rundtanz. Welche Bedeutung besitzt dieses ganz *unzweckmäßig erscheinende* Verhalten? Eine klare Antwort muß dahingestellt bleiben. Ob die Pseudosammlerinnen tatsächlich Nektar aus gewissen Blumen sammelten, doch durch irgendeine Ursache, z. B. wegen allzu geringer Nektarmenge ihren Ertrag nicht an andere Genossen abgaben, oder ob, zwar ganz unwahrscheinlich, diese Arbeiterinnen sich nur als Kundschafterinnen verhielten, und ferner ob der Tanz in diesem Fall, wie beim Schwarm (Lindauer '51 b), irgendein anderes Zielobjekt als eine Trachtquelle anzeigte, kann ich gegenwärtig nicht bestimmen.

Nicht bedeutet das Vorkommen dieses Verhaltens die Differenzierung einer spezifischen Pseudosammlerinnentruppe innerhalb des Volkes. Wie später angeführt, wurde diese Tätigkeit öfters gleichtags mit Nektar- und Pollensammeln zusammentreffend durch ein und dasselbe Individuum verrichtet. Während der Versuchsperiode trat sie in Stadien II u. VI, nämlich am Beobachtungsanfang und am Ende, am häufigsten auf. Das erstere Auftreten beruhte meistens auf besonders lebhafter Ausübung des Pseudosammelns einiger Individuen (z. B. Nr. 26, 122 u. 123). Diese bemerkenswerte Tätigkeit wurde auch an anderen Versuchsvölkern beobachtet. Ich hoffe, darauf in zukünftigen Arbeiten zurückzukommen.

#### 3. 5. 4. *Beschäftigungszustand des Nektar- und Pollensammelns*

Berücksichtigt man aus Abb. 11 die Aktivitätsverwandlung des Nektarsammelns, so wird die klare Tendenz gefunden, diese Tätigkeit während der Stadien III u. IV am aktivsten und danach allmählich abnehmend zu verrichten. Nicht zu übersehen ist natürlich der hohe Aktivitätsindex am 9. und 39. TA, nämlich an den anfänglichen u. letzten Beobachtungstagen. Aber der erstere Höhepunkt war meistens die Folge besonders aktiven Verhaltens zweier Individuen (Nr. 122 u. 123), und der letztere beruhte auf dem zufälligen Auffinden eines zur künstlichen Fütterung bei einem anderen normalen Volk in der Nähe des Beobachtungskastens angebrachten Honigtroges durch gewisse Flugbienen und einer dadurch verursachten aufgeregten Sammlung. Allerdings ist es sicher, daß diese schwache Sammelaktivität für das Volksleben keineswegs genügend war. Denn die Zahl der Vorratzzellen nahm graduell ab, und deshalb benötigte das Volk mehrmalige künstliche Zuckerwasserfütterung (Abb. 11, I). Andererseits, zeigte das Pollensammeln im Gegensatz zum Nektarsammeln keine beträchtliche Aktivitätsabnahme. Es war beinahe die einzige Tätigkeit, die in den späteren Beobachtungsstadien ihre Aktivität sich relativ konstant erhielt. Auch steht der diesbezügliche A. I. meistens über demjenigen des Nektarsammelns, und dementsprechend nimmt die Zahl der Pollenvorratzzellen in den späteren Beobachtungsstadien zu, obwohl der geschilderte Ablauf der Pollenzellenzunahme nicht genau dem der Aktivitätsverwandlung entspricht. Beim St. III erreichte der A. I. einen hohen Grad, jedoch zeigte die Vorratzzellenzahl keine dementsprechende Vermehrung. Dies beruht meines Erachtens, abgesehen von Beobachtungsfehlern, auf dem gierigen Pollenfressen der Arbeiterinnen zwecks Vervollkommnung der Pharyngealdrüsen.

Bei dieser Sachlage muß beachtet werden, daß die Mehrzahl der Arbeiterinnen in diesem Stadium ihre Brutpflege anfang. Jedenfalls haben während der Beobachtungsperiode durchschnittlich nur 15-20, maximal höchstens 30 Individuen täglich sich mit Sammeltätigkeit beschäftigt.

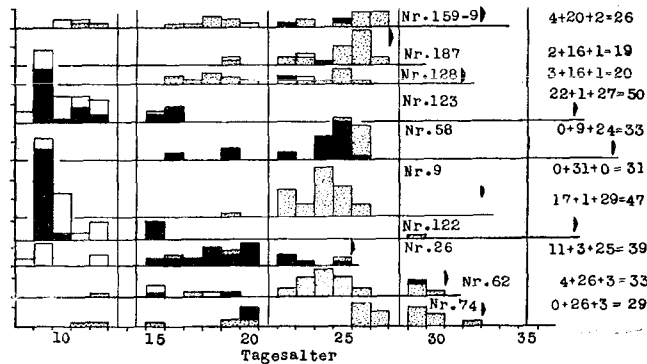
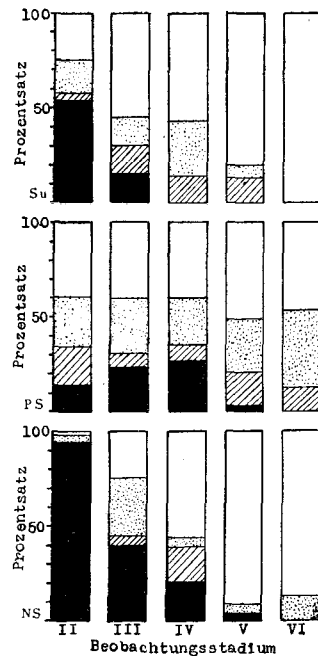


Abb. 13. Individuumsrekorde der Sammeltätigkeit einiger sammelfleißigen Arbeiterinnen, Ordinate: Ein Grad beträgt je 5 Beob.-Angaben, schwarz (Nektarsammeln), weiß (Pseudosammeln), punktiert (Pollensammeln). Dreieck: Der zuletzt beobachtete Tag jeder Arbeiterin. Ferner wurden Individuumsnummer und ihre Beobachtungszahl d. PS, NS u. Su beigefügt.

In 3. 2. 3. sah man eine merkwürdige Verteilung der Sammeltätigkeit unter Volksgenossen. Gewisse Arbeiterinnen betrieben mit auffallendem *Fleiß* ihre Sammeltätigkeit, die meisten anderen dagegen beschäftigten sich nur spärlich oder kaum mit dieser Tätigkeit. Unter den aktiven Sammlerinnen wählte ich einige Individuen aus und stellte deren Individuumsrekorde in Abb. 13 dar. Daraus kann man einige interessante Tatsachen entnehmen. Erstens ist zu berücksichtigen, daß bei allen diesen ausgewählten Individuen die Sammeltätigkeit spätestens im Stadium V endigte. Dagegen wurde diese Tätigkeit, wie wiederholt beschrieben, in diesem Zwergvolk bis zum 39. TA ununterbrochen gefunden. Welche Beziehung liegt zwischen diesen zwei Resultaten, d.h. der Sammeltätigkeit nur bis zum Stadium V durch besonders aktive Individuen und durch das ganze Volk bis zum 39. TA? Um diese Frage weiterhin ins Klare zu bringen, teilte ich alle Sammlerinnen, d.h. Individuen, an denen die Sammeltätigkeit beobachtet wurde, in folgende vier Gruppen: Gruppe I: Sammlerinnen mit mehr als 31 Beobachtungszahlen der Sammeltätigkeit, Gruppe II: S. mit 30-21 B. d. S., Gr. III: S. mit 20-11 B. d. S. und Gr. IV: S. mit unter 10 B. d. S. Jedes Beobachtungsstadium getrennt, berechnete ich jeden prozentualen Anteil der Beobachtungszahlen der Sammeltätigkeit dieser vier Gruppen im Verhältnis zu den Gesamtbeobachtungszahlen dieser Tätigkeit (Abb. 14). Bei Nektarsammeln und

Pseudosammeln konnte man als deutliche Tendenz bestätigen, daß das Verhältnis der fleißigen Individuen zu den Gesamtangaben anfangs sehr groß war und im Versuchsablauf graduell abnahm. Beim Pollensammeln wurde dagegen solche Tendenz nicht festgestellt, vielmehr Beteiligung der aktiveren Individuen in den mittleren Beobachtungsstadien, d. h. St. III-IV am häufigsten beobachtet. Dies entspricht wohl der oben festgestellten Differenz der Aktivitätsverwandlung zwischen Nektar- und Pollensammeln. Demnach ist anzunehmen, daß die Aktivitätsabnahme des Nektarsammelns im späteren Beobachtungsstadium größtenteils auf einer verminderten Aktivität der fleißigen Sammlerinnen beruht.

Eine andere aus Abb. 13 entnommene Tatsache ist nämlich die, daß die Sammeltätigkeit oder deren aktivste Phase sich innerhalb einer relativ abgegrenzten Zeitperiode konzentriert, oder mit anderen Worten, daß die meisten Sammlerinnen ihre Tätigkeit nicht während langer Dauer mit ein und demselben Fleiß ausüben. Ich wählte ferner Individuen, von denen mehr als 5 Sammelflüge (PS, NS u. Su) protokolliert waren, und zeigte ihre Sammeltageszahl, d. h. Tageszahl, an denen die Sammeltätigkeit beobachtet wurde, in Tab. 6. Ein sofort in die Augen fallender Tatbestand ist die relativ kleine Sammeltageszahl jedes Individuums in diesem Zwergvolk. Die meisten Tiere beschäftigten sich nur 2-8 Tage, oder wenn man allein die Individuen berücksichtigt, von denen mehr als 11 Beobachtungsangaben aufgenommen wurden, nur 4-8 Tage mit dieser Tätigkeit. Ferner wurde diese Sammeltageszahl jeder Sammlerin durch ihr *kompensiertes Lebensalter*, d. h. Lebensalter minus 12 Tage (an 1-7. TA wurde keine Sammeltätigkeit ausgeübt, und danach wurde an 5 Tagen keine Beobachtungsangabe aufgenommen), und ihr prozentualer Anteil am kompensierten Lebensalter in Tab. 7 dargestellt. Bei den meisten Individuen beträgt dieser Anteil nur 20-30 %, d. h. nur eine kleine Portion im ganzen Lebensverlauf. Welcherweise verteilen sich dann diese



bb. 14. Prozentuales Verhältnis der Beobachtungszahl an verschiedenen Gruppen mit protokollierter Sammeltätigkeit zu der betreffenden Gesamtbeobachtungszahl in jedem Beobachtungsstadium. Von oben Pseudo-, Pollen- u. Nektarsammeln; Gruppe I (schwarz), II (schraffiert), III (punktiert), IV (weiß).

Tabelle 6. Individuen, von denen verschiedene *Sammeltageszahlen* protokolliert sind. Näheres siehe im Text.

| Gruppe                    | Beob. Zahl d. Sammeltätigkeit | Sammeltageszahl |   |    |    |   |    |   |   |   |    |    |    |    |
|---------------------------|-------------------------------|-----------------|---|----|----|---|----|---|---|---|----|----|----|----|
|                           |                               | 1               | 2 | 3  | 4  | 5 | 6  | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
| a                         | 5-10                          |                 | 6 | 10 | 9  | 4 | 4  | 2 |   |   |    |    |    |    |
| b                         | 11-15                         |                 |   |    | 1  | 2 | 5  |   | 4 |   | 1  |    |    |    |
| c                         | 16-20                         |                 |   |    |    | 1 | 1  | 1 | 1 | 1 |    |    |    |    |
| d                         | 21-25                         |                 |   |    |    |   | 1  | 1 | 1 |   |    |    |    |    |
| e                         | 26-30                         |                 |   |    |    |   |    |   | 1 | 1 |    |    |    | 1  |
| f                         | 31-35                         |                 |   |    |    |   |    | 3 |   |   |    |    | 1  |    |
| g                         | 36                            |                 |   |    |    |   |    | 1 | 1 |   |    |    | 1  |    |
| Insgesamt (ausschl. Gr.a) |                               | 0               | 0 | 0  | 1  | 3 | 7  | 6 | 8 | 2 | 1  | 0  | 2  | 1  |
| Insgesamt                 |                               | 0               | 6 | 10 | 10 | 7 | 11 | 8 | 8 | 2 | 1  | 0  | 2  | 1  |

Tabelle 7. Prozentuales Verhältnis von Sammel-tageszahl zu Tageszahl des kompensierten Lebensalters, siehe im Text.

| Sam. Tag/komp. Alter | Indiv. zahl |
|----------------------|-------------|
| 0.00-0.20            | 22          |
| 0.21-0.30            | 25          |
| 0.31-0.40            | 8           |
| 0.41-0.50            | 4           |
| 0.51-0.60            | 2           |
| 0.61-0.70            | 2           |
| 0.71-0.80            | 1           |
| 0.81-0.90            | 1           |
| 0.91-1.00            | 1           |

Tabelle 8. Verbreitung verschiedener Typen der Konzentrierung des Sammel-tages im Lebensverlauf.

| Typ  | Ind. zahl |
|------|-----------|
| XXY  | 3         |
| Y    | 14        |
| XY   | 7         |
| YXY  | 1         |
| YX   | 8         |
| YXYX | 1         |
| YXX  | 1         |
| YY   | 1         |
| X    | 1         |
| XYX  | 1         |

Sammeltage über den Lebensverlauf; bzw. sind sie relativ auf eine bestimmte Periode beschränkt oder nicht? Diese Beziehung wurde von mir folgendermaßen gesucht. Bei Individuen, die mehr als 10 Beobachtungsangaben besaßen, bezeichnete ich die Ausführung der 1-2 Tage oder mehr als 3 Tage dauernden Sammeltätigkeit je als X und Y, und zeigte die Verbreitung verschiedener Ausführungstypen unter 38 Sammlerinnen in Tab 8. Wenn zwischen zwei Beobachtungstagen ein Tag ohne Beobachtungsangabe der Sammeltätigkeit lag, wurden jene zwei Tage zwecks Datendarstellung als eine ununterbrochene Sammelausführung betrachtet. Die Überlegenheit von Y, XY und YX Typen ist ohne weiteres deutlich. Also ist die Sammeltätigkeit der meisten Arbeiterinnen in diesem Zwergvolk verhältnismäßig auf eine bestimmt beschränkte Periode konzentriert.

Aus diesen Ergebnissen ist zu folgern: Wenigstens betreffs dieses Zwergvolkes ist die intensive Tätigkeit jeder Sammlerin auf eine relativ kurze Periode konzentriert und wird vor und nach diesem Termin nur schwach ausgeübt.

Deshalb, wenn dieser Termin im Lebensverlauf relativ früh und sogar mit intensiver Aktivität auftritt, zeigt die betreffende Arbeiterin danach in bezug auf die Sammeltätigkeit ein Nachlassen des Fleißes. Diese Tatsache läßt es als möglich erscheinen, daß jede Arbeiterin in ihrem Lebensverlauf eine bestimmte Menge von Sammeltätigkeit leistet. Dies bezieht sich, wie später zu besprechen ist, eng auf das Problem der Sammelperiode.

### 3. 5. 5. Beziehung zwischen Nektar- und Pollensammeln durch ein und dieselbe Arbeiterin.

Im Beitrag I zeigte ich einige Tatbeweise für Vorhandensein des Ladungswechsels bei den Sammlerinnen und sogar für gleichtagige Ausführung des Nektar- und Pollensammelns durch ein und dasselbe Individuum. Solch gleichtagiges Zusammentreffen gab es auch häufig in diesem Zwergvolk, und es erreichte an zwei Tagen (15. u. 22. TA) eine ziemliche Höhe. (Abb. 15. Hier kann

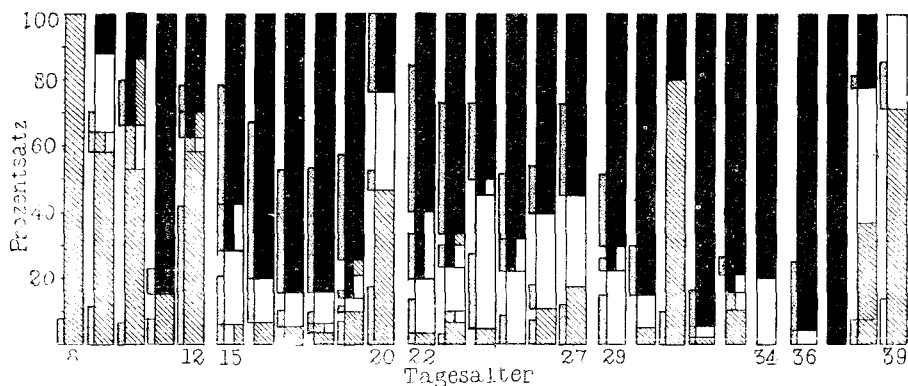


Abb. 15. Prozentuale Zusammensetzung verschiedener Sammlungsweisen. Schwarz ; Pollensammlerin, weiß : Nektarsammlerin, schraffiert : Pseudosammlerin, schwarz + weiß : Pollen- u. Nektarsammlerin usw. Seitlich punktierte Teile zeigen die Rate der Individuen, an denen außer der Sammeltätigkeit noch andere Tätigkeiten beobachtet wurden.

man fernerhin einige Tatbeweise für die oben beschriebenen Beziehungen auffinden. Z. B. die Überlegenheit d. Pollensammelns, die graduelle Abnahme des Nektarsammelns usw.). Auch berichtete Butler '49 das Vorkommen von Individuen, die hauptsächlich mit Nektar- od. Pollensammeln sich beschäftigen, aber gelegentlich auch eine entgegengesetzte Ladungsart hineintransportierten. In bezug auf diese Frage, zitiere ich zwei Portokollauszüge :

1. Nr. 27 (33. TA, 15. IX, 17°°) : Nach Heimkehr mit Pollenhöschchen führte sie Toilettmachen u. aufgeregtes Herumkriechen auf der Wabe aus. Danach suchte sie den Nektar an andere Genossen abzugeben und gab ihn auch tatsächlich während rund

1' an Nr. 43 ab. Fortgesetzt wurde Herumrennen und Deponieren der Pollenklümpchen ausgeübt, worauf sie wieder zur nächsten Trachtreise ins Freie hinausflog.

2. Nr. 151 (38. TA, 20. IX, 10<sup>45</sup>): Bei Heimkehr mit Pollenhöschchen fand sie zufällig ein im Flugkorridor befindliches Zuckerwasserschälchen und füllte daraus ihren Magen. Ihr Verhalten im Stock war im allgemeinen ein u. dasselbe wie das des obigen Beispiels. (Das Zuckerwasser wurde an Nr. 129-9 und eine andere abgegeben).

Durch diese Protokolle wurde es sichergestellt, daß die Sammlerinnen nicht nur gleichtagig, sondern unter Umständen auch gleichzeitig Pollen- und Nektarsammeln auszuführen vermögen.

Das nächste Problem ist der Wechselzustand zwischen Nektar- u. Pollensammeln im Lebensablauf einer Arbeiterin. Schon berichtete ich im Beitrag I, daß einige Arbeiterinnen ihre Ladungsart während ihres Lebensverlaufes in verschiedenen Reihenfolgen wechselten. Butler '49 zeigte nach dem Versuche von Ribbands '47 über den Einfluß von CO<sub>2</sub> Gas auf das Verhalten der Arbeiterinnen die Möglichkeit eines Wechseltyps von Pollen-Nektar als eine allgemeine Tendenz. Es ist ja nicht undenkbar, daß unter Umständen ein derartiger Wechseltyp überwiegend auftritt. Aber in meinem sowohl früheren als auch vorliegenden Versuchsvolke wurde solche Tendenz keineswegs gefunden. In diesem Versuche

Tabelle 9. Verschiedene Wechseltypen des Pollen- (P) u. Nektarsammelns (N), M: Gleichtagige Ausführung von PS u. NS.

| Typ       | Ind. Zahl |
|-----------|-----------|
| P         | 24        |
| N         | 1         |
| PN        | 11        |
| NP        | 6         |
| PNP       | 4         |
| NPN       | 1         |
| PMP       | 5         |
| PNPN      | 1         |
| NPMP      | 1         |
| NPNPN     | 1         |
| NMNM      | 1         |
| NMPNMP    | 1         |
| Insgesamt | 57        |

Tabelle 10. Prozentuales Verhältnis der Beobachtungsangaben von Pollensammelflug zu denjenigen von beiden, Pollen- u. Nektarsammelflug, zusammen.

| Prozent. Anteil | Indiv. Zahl |
|-----------------|-------------|
| 100%            | 32          |
| 99-90           | 5           |
| 89-80           | 13          |
| 79-70           | 4           |
| 69-60           | 2           |
| 59-50           | 0           |
| 49-40           | 0           |
| 39-30           | 1           |
| 29-20           | 2           |
| 19-10           | 2           |
| 9-1             | 2           |
| 0               | 3           |
| Insgesamt       | 66          |

waren die Wechseltypen, wie in Tab. 9 dargestellt, ziemlich variabel. Außerdem finden wir hier die Tatsache, daß unter 57 Sammlerinnen, die Individuen, die während ihres Lebensablaufes irgendeinen Ladungswechsel machten, die anderen, die ausschließlich einer einzigen Ladungsart die Treue hielten, zahlenmäßig etwas übertrafen. Betrachtet man aber an den 66 bei Herstellung der Tab. 5 gebrauchten Individuen das Verhältnis der Pollensammelflüge zur Gesamtbeobachtungsangabe

von Pollen- u. Nektarsammeln jedes Individuums, so wird, wie Tab. 10 zeigt, die merkwürdige Tendenz bestätigt, daß manche Sammlerinnen nur Pollen allein, die Majorität der übrigen Individuen entweder Pollen oder Nektar bevorzugend, nur drei von ihnen Nektar allein und keine der Arbeiterinnen die beiden Ladungsarten gleichmäßig sammelten. Daraus folgt, sicher eine gewisse Bevorzugung einer der beiden Ladungsarten mit zahlenmäßiger Überlegenheit des Pollensammelns in diesem Völkchen.

Beiläufig möchte ich hier einige interessante Protokolle betreffs Pollensammelns zitieren: A: Nr. 17, 10.TA, 23. VIII, 10<sup>20</sup>; B: Nr. 149, 12.TA, 25. VIII, 11<sup>33</sup>; C: Nr. 26, 19. TA, 1. IX, 14<sup>45</sup>; D: Nr. 80, 30. TA, 12. IX, 12<sup>30</sup>; E: Nr. 3, 38.TA, 2. IX, 14<sup>20</sup>.

Beim Fall von A stampfte die Arbeiterin selbst ihre eigenen Pollenhöschchen gegen den Zellgrund, wie schon im Beitrag I ausgeführt wurde. Bei allen anderen Fällen kehrten die Arbeiterinnen mit winzigen Höschenteilen (B, C) zurück oder beinahe nur mit Stäubchensparten (D, E), die sicher die Reste von durch irgendeine Ursache abgestreiften Höschchen waren. Diese Pollensammlerinnen krochen aufgeregt herum, tanzten und *deponierten* ihre nicht mehr vorhandenen Höschchen wie beim normalen Fall, als ob diese tatsächlich noch wären. Kalmus '38 behauptet, daß die Heimkehr der Sammlerinnen durch den Füllungszustand des Magens stark bedingt sei, nach Uchida '51 kehren dagegen die Pollensammlerinnen im Gegensatz zu den Nektarsammlerinnen, ganz indifferent gegen der Verlust ihrer Höschchen in den Stock heim. Die obigen Beobachtungen bestätigen diese Behauptung und setzt ferner den Ablauf der betreffenden Handlung ins Klare.

### 3. 5. 6. Künstliche Fütterung und dadurch verursachte Erregung

Wegen der schwachen Sammelaktivität verfiel das Volk mehrmal in Futternot und benötigte infolgedessen wiederholt künstliche Fütterung mit Zuckerwasser. Weil der dadurch hervorgerufene Erregungszustand im Zusammenhang mit der schon beim Orientierungsflug erwähnten Alarmierung einige interessante Angaben lieferte, muß ich ihn hier berühren. Dafür erstens einige Protokolle:

1: 6. IX (24. TA), Popul: 204, 14<sup>30</sup> (Wolkenreich u. starker Wind): Das Zuckerwasser wurde durch das obere Ventilationsgitter in den Kasten eingetropft. Nr. 49, 80, 114, 142 u. 148 fanden und saugten es ein. Rund 1' danach hörte Nr. 148 mit dem Saugen auf, kehrte in die Bienenschar zurück und fing dort ein aufgeregtes Herumrennen an. Ferner machte sie während dieses Rennens bisweilen den Schwänzeltanz, obwohl der dabei von ihr innegehaltene Körperwinkel sehr variabel war. Sofort trat ein starker Erregungszustand unter den Volksgenossen ein, und gewisse Arbeiterinnen begannen auf der Wabe und dem Glasdeckel ein aufgeregtes Herumrennen, das dem beim Orientierungsflug gefundenen ganz identisch war. 14<sup>33</sup>: Nun beteiligten auch andere Saugerinnen sich an dieser Alarmierung und beschleunigten den Zusammendrang. Trotz dem starken Wind gingen ungefähr 50 Individuen durch das Glasrohr ins Freie hinaus, und die relativ indifferent gebliebenen Individuen betrugen nur 50. 14<sup>40</sup>: Das Zuckerwasser war verzehrt, und die Erregung nahm allmählich ab. Unter den Individuen, die an der Erregung sich beteiligt hatten und von denen überdies irgendwelche soziale Tätigkeiten

protokolliert worden waren, hatten 11 Arbeiterinnen sich mit Brutpflege, 9 mit Pollensammeln vor der Fütterung beschäftigt.

2: 8. IX (26. TA), Popul.: 190, 13<sup>40</sup> (Sonnig, beinahe windstill): Das Zuckerwasser wurde wie oben gegeben. Nr. 25, 57, 60, 75, 114 u. 121 kamen zu Futterplatz und fingen den Saugakt an. Nach 30'' kehrten 114 und auch 60, 121 in die Schar zurück, rannten aufgeregt umher und vollführten bisweilen die Schüttelbewegung gegen andere Genossen. Die dadurch erzeugte Gesamterregung geschah im wesentlichen wie beim obigen Fall. Die Erregung war aber viel sanfter, und demgemäß wurden nicht so viele Individuen alarmiert. Unter den alarmierten Individuen, hatten sich 7 mit Brutpflege, 4 mit Pollensammeln vor der Fütterung beschäftigt.

3: 13. IX (31. TA) Popul.: 150, 15<sup>00</sup> (Sofort nach Aufhören d. Regens, 21 C, keine Sammelflüge): Das Zuckerwasserschälchen wurde außen vor das Flugloch gestellt. Nach einigen Minuten saugten Nr. 119-9, 81 u. 106. Nach Heimkehr machte Nr. 81 den Rundtanz und verursachte dadurch denselben Erregungszustand. Die vorherige Tätigkeitsausführung gewisser an der Erregung beteiligter Individuen war folgende: 2 Brutpflege + Fächeln, 3 Wachen, 7 Pseudosammeln, 2 Hofstaat, 1 Zellenputzen + Brutpflege, 1 Reinhaften + Pseudosammeln, 2 Fächeln und 1 Hobeln.

4: 17. IX (35. TA), Popul.: 111, 11<sup>00</sup> (Regen, 20°C): Das Zuckerwasser wurde durch Ventilationsgitter gegeben. Nach Heimkehr machten die Kundschafterinnen aufgeregtes Herumrennen und Schüttelbewegung. Durch diese Alarmierung und ihre weitere Transmission wurden sämtliche Genossen ausnahmslos in Erregung versetzt. Vor der Fütterung hatten sich nur geringe Vorratzzellen im Stock befunden.

Diese Protokollenauszüge liefern einige wichtige Andeutungen über das Zusammenarbeiten innerhalb des Bienenvolkes. In allen Fällen verursachte die Fütterung *innerhalb des Kastens* eine starke Erregung des Volkes. Die dabei gefundene Alarmierung bekundete sich meistens durch unregelmäßiges Herumrennen; doch traten öfters auch Rundtanz, Schwänzeln, und Schüttelbewegung auf. Das Auftreten des Rundtanzes ist nicht ungewöhnlich, da diese Tanzart, nach neueren Untersuchungen von v. Frisch (siehe Z. B. '50), das Vorhandensein eines Futterplatzes irgendwo in der Nähe des Stockes, anzuzeigen pflegt. Die Schüttelbewegung geschieht sowohl bei den Hausbienen als auch bei den Sammlerbienen unter verschiedenen Umständen und stellt daher meines Erachtens, wie schon in 3. 5. 3. besprochen, eine bloße Äußerung des Erregungszustandes dar. Das Auftreten Schwänzels scheint mir dagegen etwas auffallend zu sein, da dieser Tanz, nach v. Frisch, als ein *beschreibendes* Kommunikationsmittel für die Benachrichtigung der Stelle des Trachtplatzes dient. Aber das in dem eben zitierten Protokoll 1 beobachteten Schwänzeln brachte kein 8-artiges Herumrennen mit sich, und außerdem war die Körperhaltung beim Schwänzeln, wie oben zitiert, auch innerhalb einer Tanzserie sehr variabel. Deshalb scheint mir, daß das Schwänzeln zwar unter Umständen sicher für eine beschreibende Kommunikation zu nützen vermag, aber bisweilen als eine bloße Erregungsäußerung entsteht. Beispielsweise berichtete Schneider '49 das Auftreten des Schwänzels mit aufgeregtem Hin- u. Herrennen innerhalb des Stockes nach Vergiftung durch Dinitro-

kresol und behauptete, daß dies hierbei nicht als ein Signal für die Futterstelle, sondern als eine Warnung und Mahnung für "zu Hause bleiben!" dienten. Aber ich denke vielmehr, daß das Schwänzeln dabei nicht eine beschreibende Tanzart, sondern eine bloße Erregungsäußerung bedeutete. Immerhin waren die von mir bei künstlicher Fütterung beobachteten verschiedenen Tanzarten keineswegs von beschreibender Bedeutung. Trotz dem Vorhandensein des gegebenen Futters innerhalb des Stockes flogen manche Individuen aufgeregt ins Freie hinaus. Deshalb spielten diese verschiedenen Tänze, keine *spezifische*, vielmehr eine allgemeine Rolle für die Alarmierung, wie diejenige von Goetsch ('30-'39) unter verschiedenen Ameisenarten beobachtete nicht-spezifische d.h. nichtbeschreibende Alarmierung.

Allerdings ist es eine merkwürdige Tatsache, daß die Arbeiterinnen, die vor der Fütterung sich mit verschiedenen anderen Tätigkeiten, z. B. Brutpflege, Pollensammeln usw. beschäftigt hatten, an dieser Erregung teilnahmen. Daraus kann man folgern, daß starke Erregung einiger Individuen und ihre Übertragung auf andere Genossen die Tätigkeitsart der letzteren verändern. Vielleicht wird durch diese Wirkung der Alarmierung die Spezialisierung jedes Volksindividuums für bestimmte Tätigkeiten in gewissem Grade ausgeglichen. Die Rolle der Alarmierung im Zusammenarbeiten innerhalb des Volkes scheint mir deshalb wichtig zu sein.

#### 4. Diskussion

Bezug nehmend auf die bisher beschriebenen Ergebnisse möchte ich zwei anfangs gestellte Fragen beantworten. Für die erste Frage: Wieweit ein aus gleichaltrigen Genossen bestehendes, d.h. keine TA-Differenz in sich tragendes Volk sein Volksleben behalten kann, wurde folgende Antwort gefunden: Das Versuchsvolk konnte sein Volksleben ungefähr bis zum 40. TA behalten, oder beinahe alle für das Volksleben notwendigen Tätigkeiten wurden bis zu diesem TA gefunden, obwohl die Aktivität in späteren Beobachtungsstadien allmählich abstieg. Die zweite Frage war folgende: Gibt es auch bei der Honigbiene irgendwelche augenfällige individuelle Differenz bei Tätigkeitsausführung oder nicht? Die aufgenommenen Beobachtungsdaten zeigten eine mannigfaltige individuelle Differenz in Bezug auf den Arbeitswechsel, oder genau gesagt, den Wechsel der Tendenz der Tätigkeitsausführung, den Arbeitsfleiß und die Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten. Daß diese individuelle Differenz nebst der häufig beobachteten gleichtagigen Ausführung verschiedener Tätigkeiten durch ein u. dasselbe Individuum für die Erhaltung des Volkslebens eine wichtige Rolle spielen muß, ist ziemlich wahrscheinlich. In den folgenden Abschnitten, werden einige wichtige Probleme im Zusammenhang mit diesen Ergebnissen und ferner mit denen von anderen Autoren besprochen werden.

#### 4. 1. Zur Beziehung zwischen Lebensverlauf und Tätigkeitsausführung

Daß die Tätigkeitsausführung der Bienenarbeiterinnen durch ihr Lebensalter gewissermaßen bedingt ist, war eine seit den Untersuchungen von Rösch von manchen Autoren betonte Tatsache; und dies wurde auch in meiner früheren Arbeit in gewissem Grade bestätigt. Da das Versuchsvolk in dieser zweiten Arbeit von vornherein eine abnorme Alterszusammensetzung hatte, kann ich in diesem Fall nichts Genaues über die Beziehung zwischen Lebensalter und Tätigkeitsausführung sagen. Aber diese Beziehung enthält manche noch zu besprechende wichtige Probleme. Somit möchte ich darüber einige Worte hinzufügen.

Es wurde schon im Beitrag I berührt, daß diese Beziehung durch mannigfaltige Bedingungen, z.B. Volksgröße, Alterszusammensetzung, Brutmenge, Jahreszeit usw. sich verändern kann. Dies war zwar eine wichtige Seite der Untersuchungen von Rösch selbst und wurde auch von anderen Autoren wiederholt betont. (Rösch '25-30, Steiner '34, Emerson '49, Butler '49 u. Pardi '50). In diesen Arbeiten findet man aber, wie einleitend berührt, immer die Neigung zu einer bestimmten Gedankenrichtung, die etwas übertrieben folgenderweise zusammengefaßt werden kann: Unter normalen Umständen wechselt die Tätigkeitsausführung jeder Bienenarbeiterin relativ regelmäßig dem Altersverlauf entsprechend, und demnach gibt es im Volk eine gewisse autonome Arbeitsteilung. Unter abnormen Umständen vermag dagegen jede Arbeiterin entsprechend dem Volksbedürfnisse ihre Tätigkeitsausführung kompensatorisch zu verändern. Mehr oder weniger herrschte solche Meinung bei manchen anderen Autoren. Z.B. meinte Sendler '40 in seinem Studium des Bienenschwarms vom Standpunkt der Entwicklungsmechanik, unter Voraussetzung des obigen autonomen Arbeitswechsels gemäß dem Tagesalter, nicht autonom, sondern *harmonisch-äquipotentielle Differenzierung* sei die eine Berufswahl bedeutende Arbeitsteilung in irgendeinem Notfall, z.B. bei Flugbienenmangel infolge Nosemaseuche, autonom dagegen sei die Arbeitsteilung unter normalen Umständen.

Was jedoch ein *normaler* Zustand ist, kann man immer nur schwer feststellen. Als ein normales Sommervolk nimmt z.B. Butler '49 ein Volk an mit ungefähr 40'000 Arbeiterinnen, einigen Hunderten Drohnen, einer befruchteten Königin, Bruten verschiedener Stadien und ferner gewissen Honig- u. Pollenvorräten. Fügt man zu diesen Bedingungen eines Idealvolkes noch einige, z. B. Anordnung von nebeneinander liegenden Waben hinzu, so ist zu sagen, daß noch keine befriedigenden Ergebnisse über Arbeitsteilung in einem derartig normalen Bienenvolk bisher veröffentlicht worden sind. Sogar das Ergebnis von Rösch stellte unter Voraussetzung des obigen Idealzustandes nichts anderes als ein bloß annäherendes Resultat dar. Aber was in den Untersuchungen von Rösch unter dem Ausdruck *normal* als das Wichtigste betrachtet wurde, war eine geeignete Alterszusammensetzung des ganzen Volkes, mit anderen Worten, das

Vorkommen verschiedenaltiger Genossen innerhalb des Volkes. Falls diese Alterszusammensetzung irgendwie gestört wird, geschieht, nach ihm, eine kompensatorische Veränderung der Tätigkeitsausführung jeder Arbeiterin, d.h. eine *Regulation*. Wenigstens was diese Alterszusammensetzung anbetrifft, stand mein früheres Versuchsvolk mit demjenigen von Rösch unter ungefähr den gleichen Bedingungen, und trotzdem zeigte die TA-Beziehung meines Bienenvolkes im Gegensatz zu dem von Rösch außerordentlich starke Schwankung.

Im Bereich vom 5.—20. TA, konnte ich die Arbeiterinnen von jedem TA beinahe alle Tätigkeiten beobachten. Außerdem ist nach Rösch der Sammelanfang in normalen Fällen 10.—34. TA (Durchs. 18.), im abnormen Jungvolk, das nur aus Jungbienen bestand, 7.—15. TA (Durchs. 11.); dagegen in meinem Volk 5.—36. TA. Also war die Schwankungsbreite in meinem Volke größer als in den beiden von Rösch zusammen. Es liegt nicht in meiner Absicht, die Resultate von Rösch über die Regulation zu verneinen. Nur möchte ich darauf hinweisen, daß die TA-Beziehung der Tätigkeitsausführung auch unter relativ normaler Alterszusammensetzung ziemlich schwanken kann. Da mein Versuchsvolk an Bienenfmenge beträchtlich kleiner als diejenigen von Rösch war, ist es wohl denkbar, daß die TA-Schwankung bei normalstarken Völkern kleiner als bei meinem sein mögen. Aber auch Armbruster '37 berichtete, daß unter gutem Trachtzustand manche Arbeiterinnen in einem normalstarken Volk bereits am 8.—12. TA ihre Sammelflüge anfangen und bereits am 14. TA die Mehrzahl von ihnen zugrunde gegangen waren. Überdies konnte Himmer '30 (nach Betts '30) an einem 2-wabigen Juli-Volk die folgenden Tatsachen beobachten: Das Pollen- und Nektarsammeln fingen bereits je am 8. und 11. TA an, und sogar noch am 41. TA wurden manche Tätigkeiten, d.h. Brutpflegen, Fütterung der Königin, Wachsekretion, Zellenputzen und Pollensammeln bei einigen Individuen gefunden.

Aus diesen Ergebnissen darf man annehmen, daß die TA-Beziehung der Tätigkeitsausführung auch bei normalen Zuständen in bezug auf Alterszusammensetzung mehr variiert, als die Angabe von Rösch behauptet, und daß deshalb der Arbeitswechsel gemäß dem Alter eher einen Wechsel der quantitativen Ausführungshäufigkeit verschiedener Tätigkeiten darstellt als einen Wechsel der Tätigkeiten selbst. Beiläufig muß ich betonen, daß bei der Veröffentlichung derartiger Untersuchungen eine möglichst genaue Beschreibung über den Zustand des Versuchsvolkes unbedingt beigefügt werden sollte.

Die obige Annahme des quantitativen Wechsels gilt aber nicht für den anfänglichen Termin des Imaginallebens. In diesem Termin scheinen mir verschiedene Tätigkeiten verhältnismäßig gut dem Altersverlauf entsprechend ausgeführt zu werden und ihre TA-Schwankung nicht beträchtlich groß zu sein. Daß jede Arbeiterin der sozialen Insekten nach Ausschlüpfung während gewisser Tage eine Periode körperlicher Vervollkommnung durchläuft, ist sowohl aus bloßer Beobachtung als auch durch die physiologischen Untersuchungen der Honigbienen von Haydak '35, Lauter & Vrla '33 und Rockstein '50 klar geworden. Es ist selbstverständlich, daß entsprechend dieser körperlichen Vervollkommnung auch die psychische Grundlage mancher Handlungen und Tätigkeiten graduell entwickelt

wird. Bei Ameisen untersuchte Heyde '24 eingehend die Entstehung verschiedener Grundhandlungen im anfänglichen Lebenstermin. Schneirla '35 u. 41 behauptete wiederholt die Wichtigkeit dieser Periode als einer Periode der sozialen Anpassung. Wenngleich hinsichtlich der Honigbienen bis jetzt keine befriedigenden Untersuchungen über dieses Problem veröffentlicht wurden, so ist doch anzunehmen, daß auch bei ihnen eine graduelle Vervollkommnung der Tätigkeitsausführung stattfindet. Vielleicht geschieht dies meines Erachtens etwa

in ähnlicher Weise, wie in Abb. 16 dargestellt ist. Erstens werden manche Grundhandlungen wie Kriechen, Nahrungsaufnahme usw. während einer relativ kurzen Zeitspanne des ersten Lebenstages vollendet. Daran schließen sich Zellenputzen, Fütterung der Königin usw. Und allmählich treten andere Tätigkeiten sukzessiv hinzu. Demnach scheint mir, daß die zwei Bedingungen für Entstehung irgendeiner Tätigkeit, d.h. die körperliche Vorbereitung und die psychische Grundlage in diesem relativ kurzen Lebensabschnitt sukzessiv sich vollenden. Im Beitrag I bezeichnete

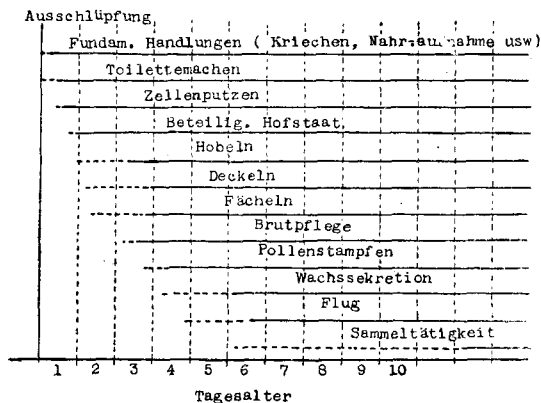


Abb. 16. Hypothetische Darstellung der Entstehung verschiedener Handlungen und Tätigkeiten am anfänglichen Lebensstadium der Arbeiterinnen.

ich diese Periode als die Jugendperiode und definierte sie als eine Zeitdauer bis zum Anfang der Brutpflege. Aber solche Begrenzung ist natürlich nur praktisch und nicht geeignet für gewisse andere sozialen Insekten, wie *Myrmica*-Ameisen, bei denen nach Ehrhardt '31 die bloß 10-stündigen Jungameisen bereits pflegefähig sind. Steiner '32 nannte den Lebenstermin der Feldwespe vor dem Orientierungsflug das Jugendalter. Betrachtet man den Orientierungsflug als die Vollendung des Fliegens, d.h. der zuletzt vervollkommenen Tätigkeit, so scheint mir diese Begrenzung in gewissem Grade bedeutungsvoll zu sein; und in diesem Fall dauert die Jugendperiode, 3-5 Tage bei der Feldwespe, 5-6 Tage bei der Honigbiene und ungefähr 1 Monat bei gewissen Ameisen. Jedenfalls liegt der wesentliche Punkt darin, die graduelle Vervollkommnung im anfänglichen Lebenstermin mancher sozialen Insekten anerkennen, nicht aber in der scharfen Begrenzung dieses Termins.

Wie bekannt, teilte Rösch '25 den nach dem anfänglichen Vorbereitungs-termin einsetzenden Lebensverlauf jeder Biene in drei sukzessive Periode, d.h. Periode d. Brutpflege, zweite Periode im Stock und Periode d. Sammlung (schematisch, Abb. 17 A.). Im Beitrag I bestätigte ich im allgemeinen diese

Periodensukzession, wies aber gleichzeitig auf zwei Tatsachen hin. Erstens wurde es ins Klare gesetzt, daß diese Sukzession nicht einen tatsächlichen Tätigkeitswechsel, sondern einen Wechsel der Ausführungshäufigkeit verschiedener Tätigkeiten darstellt. Zweitens befürwortete ich vielmehr, nur zwei Perioden, d.h., die Periode des Innen- u. Außendienstes anzuerkennen, weil die zweite Periode im Stock, definiert als ein Termin zwischen Pflegeende und Sammelanfang,

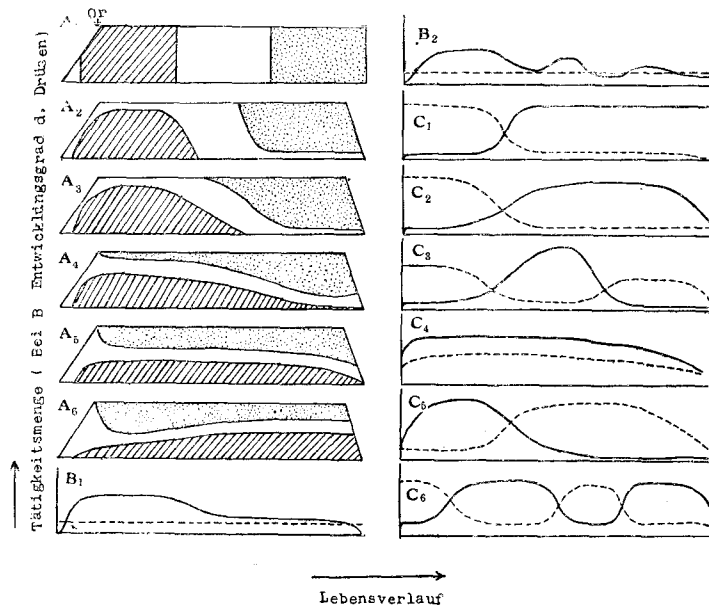


Abb. 17. Hypothetische Darstellung der verschiedenen Typen der Tätigkeitswechsel im Lebensverlauf der sozialen Insekten (A), der Beziehung der Brutpflege und Entwicklung der Pharyngealdrüsen bei der Honigbiene (B) und verschiedener Verläufe der Sammelaktivität bei der Biene (C). Bei A, schraffiert: Brutpflege, punktiert: Sammeltätigkeit, weiß: Andere Tätigkeiten. Bei B, ausgezogen: Entwicklungs-, Degenerations- u. Regenerationsvorgang d. Pharyngealdrüsen, gestrichelt: hypothetische pflegeunfähige Obergrenze, Bei C, ausgezogen: Tätigkeitsmenge d. Sammelaktivität, gestrichelt: Dieselbe d. anderer Tätigkeiten.

verschiedene Verläufe zwischen den zwei in Abb. 17 A<sub>2-3</sub> schematisch dargestellten Typen haben kann und öfters sehr verkürzt oder ganz weggelassen wird. Freilich gründet diese Annahme sich nur auf meine Ergebnisse in einem einzigen Versuchsvolke und, falls in den meisten normalen Völkern der Verlauf überwiegend ähnlich wie bei Rösch ist, könnte man doch dessen Annahme der zweiten Periode im Stock als eine richtige Erklärung würdigen. Jedenfalls besteht zweifelsohne für die Tätigkeitsausführung die Tendenz, anfangs hauptsächlich Innendienste, späterhin

mehr und mehr auch Außendienste hervortreten zu lassen. Diese Tendenz wird ebenso bei anderen sozialen Insekten gefunden und könnte vielleicht als eine allgemeine Regel in dieser Tiergruppe betrachtet werden. Gewöhnlich äußert sie sich aber nicht so augenfällig wie bei der Honigbiene, sondern vielmehr nur als ein der Abb. 17, A<sub>3-7</sub> ähnlicher Verlauf. Und demnach wird eine klare Trennung zwischen den beiden Perioden des Innen- u. Außendienstes schwerer sein als bei der Biene. Bei den Wespenarten berichteten Steiner '32 (*Polistes*) und Gaul '48 (*Vespa* s. lat.) keine deutliche Verwandlung der Tätigkeitsausführung vom Innen- nach dem Außendienst. Dagegen zeigte neuerdings Pardi '50 bei *Polistes* das Vorhandensein solcher Tendenz an. Dieser Widerspruch beruht meines Erachtens auf dem Auftreten verschiedener Verlaufstypen, deren zwei extreme Formen in Abb. 17, A<sub>4-7</sub> dargestellt sind. Betrachtet man deshalb die sozialen Insekten überhaupt, so scheint es, daß nach Vervollkommen der beiden körperlichen und psychischen Grundlagen verschiedener Tätigkeiten im anfänglichen Lebenstermin, alle Tätigkeiten im wesentlichen während des danach kommenden Lebensverlaufes immer nebeneinanderliegend aufzutreten vermögen. Aus dieser vermuteten allgemeinen Potenz entstehen vielleicht je nach dem Zusammenwirken von Individualität und Umgebungsbedingungen verschiedene Neigungen, wie sie in Abb. 17 A<sub>2-7</sub> gezeigt werden. Warum erst die Innendienste massenhaft ausgeführt werden, und später die Häufigkeit des Außendienstes zunimmt, kommt nun als die nächste Frage. Betrachtet man den Lebensverlauf jedes Individuums als eine graduelle Erweiterung der Umwelt des betreffenden Tieres, so ist es nicht undenkbar, daß die Tendenz, *anfangs Innen-, danach Außendienste*, leichter als die umgekehrte entstehen kann. Auch könnte man bei dieser Sachlage das Vorkommen einer gewissen psychischen Hierarchie hinsichtlich verschiedener Bedürfnisse, welche die psychische Grundlage einzelner Tätigkeiten darstellen, und ihre Verwandlung gemäß dem Lebensverlauf jeder Arbeiterin annehmen. Doch ist dieses Problem noch als eine offene Frage von einer klaren Lösung weit entfernt.

Diese allgemeine Tendenz im Lebensverlauf scheint mir auch bei der Honigbiene prinzipiell nicht verschieden zu sein. Steiner '34 betonte als eine Eigentümlichkeit derselben eine *nacheinanderliegende* Ausführung verschiedener Tätigkeiten und stellte damit die Bienen den anderen sozialen Insekten mit einer *nebeneinanderliegenden* Tätigkeitsausführung gegenüber. Dass aber ebenso bei der Honigbiene diese *Nebeneinander* als eine grundlegende Tendenz zu existieren erscheint, ist meines Erachtens aus der häufig beobachteten gleichzeitigen Ausführung verschiedener Tätigkeiten und aus anderen Ergebnissen klargelegt. Indessen reicht bei der Biene jene Tendenz, d.h. *anfangs mehr Innen-, danach Außendienste*, begründet vielleicht direkt oder indirekt auf die eng mit der Tätigkeitsausführung verknüpfte Entwicklung des Drüsensystems, (Steiner '34' Sakagami '53) bis zur ausgeprägten Entfaltung, und hierdurch unterscheiden sich die Perioden des Innen- und Außendienstes am deutlichsten.

Wegen der engen Verkopplung von Brutpflege und Pharyngealdrüsen, oder Bautätigkeit und Wachsdrüsen wird möglicherweise die Ausführung anderer Tätigkeiten im Stadium der maximalen Entwicklung dieser Organe zwar nicht ausgeschlossen, aber durch diese starke physiologische Bedingtheit gewissermaßen heruntergedrückt. Gemäß der Entwicklung der Pharyngealdrüsen mag einige Tage nach Ausschlüpfung ein starker Drang zur Brutpflege entstehen, und deshalb herrscht wohl diese Tätigkeit über das ganze Leben der Arbeiterin zu gewissen Zeiten. Etwas verspätet geschieht vermutlich ein ähnlicher Verlauf hinsichtlich der Wachsdrüsen, obwohl in diesem Fall die Entstehung des Baudranges mehr durch den Volkszustand bedingt sein mag als im Fall der Pharyngealdrüsen. Der Degenerationsvorgang der Pharyngealdrüsen, der an die Periode der maximalen Drüsenentwicklung anschließend anfängt, scheint mir viel langsamer und sogar mannigfaltiger zu sein, als die Angabe von Rösch annehmen. Wie in Abb. 17 B geschildert, schienen die Pharyngealdrüsen meistens erst in sehr viel späteren Lebensstadien zu degenerieren bis zum pflegeunfähigen Zustand, und deshalb ist es denkbar, daß die Ausführung der Brutpflege in diesem Termin zwar graduell abnimmt, aber noch nicht gänzlich aufhört. Daneben ist an eine kompensatorische Regeneration der Drüsen, berichtet von Rösch '27-'30 und Milojevič '39, zu erinnern. Leider muß hierbei die folgende Frage ungelöst bleiben: Ob diese Regeneration, wie in Abb. 17 B<sub>2</sub>, auch sogar im pflegeunfähigen Zustand hervortreten könne, oder nicht. Eine morphologische Bestimmung der unteren pflegefähigen Grenze kann jetzt noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Wir dürfen allerdings annehmen, daß dank obiger Tatsachen die Ausführung der Pflgetätigkeit bis zu einem weit späteren Lebenstermin mehr oder weniger möglich sei und daß die individuelle Differenz im Degenerationsvorgang der Pharyngealdrüsen die Entstehung verschiedener Wechseltypen, gezeigt in Abb. 17 B, mit verursacht (Siehe auch Kratky '31). Armbruster '37 bezeichnete Arbeiterinnen, die im Versuche von Rösch bis zu sehr spätem Lebenstermin (bis zum 28. TA) sich noch nicht mit Brutpflege und nicht mit Sammelflug beschäftigten als *Drückeberger*, und behauptete ihre Bedeutung als eine Reserve der Arbeitskraft für das ganze Volk. Vielleicht hängt die Entstehung solcher Drückeberger auch mit sehr langsamer Degeneration der Pharyngealdrüsen zusammen.

Hinsichtlich Ursache der Entstehung des Sammelfluges hat man noch keine genügenden Kenntnisse. Die Vervollkommnung der Flugfähigkeit bedeutet nicht immer den tatsächlichen Anfang der Sammelstätigkeit. Dies wird aus dem Tatbeweis erkannt, daß der aktive Sammelflug der Honigbiene meistens viel später als der Orientierungsflug auftritt. Doch scheint mir mit Vervollkommnung der Flugfähigkeit durch Orientierungsflug die Vorbereitung für den Sammelflug im wesentlichen vollendet. Denn der Sammelflug wird öfters anschließend an den Orientierungsflug verrichtet (Beitrag I, und, obschon unter abnormen Bedingungen, auch die vorliegende Arbeit). Die Beteiligung sehr junger Bienen am Sammelflug wurde von manchen Autoren berichtet (Armbruster '37, Himmer '30 am 8. TA,

Butler '49 Kap. VIII, am 3.-4. TA, Sakagami '53 am 5. TA). Ferner ist der Sammelanfang sofort nach dem Orientierungsflug nicht selten bei anderen sozialen Insekten gefunden worden. Was ist dann die Ursache der Verspätung des aktiven Sammelfluges bei der Honigbiene? Vermutlich spielt die Entwicklung des eng mit der Tätigkeitsausführung verbundenen Drüsensystems auch hierbei eine wichtige Rolle. Der Sammeldrang wird wohl wegen eines durch Pharyngealdrüsenentwicklung verstärkten Pflegedranges gewissermaßen heruntergedrückt und demnach eine aktive Beschäftigung mit der Sammeltätigkeit verhindert. Falls dieser Sammeldrang durch irgendwelche Ursache besonders gesteigert wird, oder falls, wie in meinem Volke, keine Pflegeobjekte vorhanden sind, führen einzelne Arbeiterinnen sofort nach dem Orientierungsflug ihrer Sammelflug aus. Natürlich kann man nicht sagen, daß die Verspätung des aktiven Sammelfluges ausschließlich durch dieses Drüsensystem allein bedingt werde. Denn es gibt, wie schon berührt, manche Beispiele für die Tendenz von anfangs hauptsächlich Innen-, danach Außendiensten bei anderen sozialen Insekten. Z.B. beobachtete Jordan '36 bei *Bombus muscorum*, eine Art von Hummeln, jene Tendenz der Verwandlung der Tätigkeitsausführung, obwohl die Pharyngealdrüsen dieser Gruppe für die Brutpflege keine Rolle zu spielen scheinen. (Palm '49).

Hier müssen bezüglich der *Periode der Sammlung* einige Worte hinzugefügt werden. Daß die Sammeltätigkeit unter einem hohen Drang sehr ausschließlich ausgeübt wird, wurde im Beitrag I 4. 2. 3. von manchen Tatbeweisen bestätigt. Jedoch scheint dies nicht immer das Fortbestehen solches hohen Dranges während der ganzen Sammelperiode zu bedeuten, wenn diese Periode als Lebensabschnitt nach dem Sammelanfang definiert wird. Der außerordentlich hohe Energieverbrauch der Biene beim Sammelflug ist wohl schon bekannt.

Nach Park '22 trägt eine Nektar- & Pollensammlerin bei der Heimkehr eine Ladung, die bis zu  $1/2$  bzw.  $1/3$  des eigenen Körpergewichtes beträgt. Unter  $18^{\circ}\text{C}$  ist der Energieverbrauch einer Biene nach Kosmin et al. '32 bei langsamer Bewegung nur 1.5 kl. Cal/St; beim Fliegen dagegen 157.6, und, umgerechnet in 60 kg Körpergewicht, rund das 100-fache des Energieverbrauches eines Menschen beim Wettrennen. Andererseits berichtete Lundie '25 (nach Beutler '50), daß eine Biene nur 32 Sammel Flüge während ihres ganzen Lebensverlaufes machte. Dagegen waren nach Park '22 u. '26 die täglichen Sammel Flugzahlen jeder Sammlerin wie folgt: Nektarsammeln: Max. 24 ('20), 17 ('21), Durchschn. 13.5 ('20), 7 ('21), Pollensammeln: Max. 20 ('20), 11 ('21), Durchschn. 8 ('20), 5.5 ('21) (1922), Nektarsammeln: Max. 25, Durchschn. 13 (1926). Der zahlenmäßige Widerspruch zwischen den Daten dieser beiden Autoren wird wohl durch verschiedene Faktoren, z.B. die Differenz der Jahreszeit, der Volksaktivität und vor allem den Flugabstand erklärt. Indessen weisen diese Daten samt denjenigen vom Energieverbrauch in derselben Richtung, daß nämlich der *Sammelfleiß* jeder Biene nicht immer eine langen Zeitdauer hindurch konstant bleibt. Schon in Abb. 13 wurde gezeigt, daß sogar die sammeltüchtigen Arbeiterinnen nicht die ganze Sammelperiode hindurch mit gleichmäßigem Fleiß ihre Sammeltätigkeit verrichteten, daß vielmehr die aktive Sammelleistung meistens nur von relativ kurzer Dauer war. Freilich wurden diese Ergebnisse aus einem einzigen und überdies sehr abnormen Völkchen gezogen, und wegen der begrenzten täglichen

Beobachtungsdauer sind manche Fehlerquelle zu vermuten. Doch lieferten auch sie einen Tatbeweis für die obige Meinung, daß der aktive Sammelflug als eine sehr energieverbrauchende Tätigkeit nicht während einer langen Zeitdauer konstant ausgeführt werden kann. Gontarski '35 behauptete eine Eigentümlichkeit des Energieverbrauches bei der Honigbiene. Bei ihr gebe es nicht einen periodischen Rhythmus des Stoffwechsels wie beim Menschen, sondern eine ständige Auf- und Abnahme des Stoffes, und werde die Tätigkeitsleistung während kurzer Zeitdauer bis zu 2-3 Tagen nicht durch Ermüdung sondern nur durch äußere Bedingungen wie Temperatur oder Wind beeinflusst. Dies ist sicher eine interessante Angabe und benötigt weitere Untersuchungen. Aber er selbst beschrieb in einer früheren Arbeit '31, die augenfällige Ermüdung einer auf den Versuchsplatz dressierten Sammlerin am 5. Tag nach dem Beobachtungsanfang, obwohl eine frisch und jung erscheinende Biene als Beobachtungsmaterial ausgewählt worden war. Überdies konnte ich wiederholt beobachten, daß bei verschiedenen Freilanddressuren ein großer Teil der dressierten Bienen bereits nach rund 1 Woche Dauerfütterung nicht mehr den Futterplatz besuchte oder im Verhalten deutliche Ermüdung zeigte.

Aus dem oben Gesagten kann man betreffs Ausübung der Sammeltätigkeit Folgendes annehmen: Wie in Abb. 17 C schematisch geschildert, könnten die Arbeiterinnen in bezug auf ihre Ausführung dieser Tätigkeit sehr variieren. Und sogar würden in der Sammelperiode, d.h. nach dem Sammelanfang, bei niedriger Sammelleistung auch andere Tätigkeiten wie  $C_{5-6}$  verhältnismäßig aktiv ausgeübt. Falls dagegen in relativ späterem Lebensabschnitt dieser Abstieg der Sammelaktivität einträte, wäre denkbar, daß diese Individuen verhältnismäßig untätig im Stock stillsässen. Also wäre bei gewissen Individuen das Vorhandensein der Periode der Altersschwäche wie bei der Feldwespe (Steiner '32 u. Pardi '50) und bei der Hummel (Jordan '36) zu erwarten. Tatsächlich wurde zuweilen beobachtet, wie gewisse ältere Arbeiterinnen beinahe leistungslos im Stock bis zum rund 80. TA am Leben blieben (unveröff. Daten).

Obige Bemerkungen über Beziehung zwischen Lebensverlauf und Tätigkeitsausführung müssen freilich in zukünftigen Untersuchungen weiter bearbeitet, bestätigt oder widerlegt werden. Wenigstens ist sicher, daß auch bei der Honigbiene, abgesehen von dem anfänglichen Lebensabschnitt der körperlichen Vervollkommnung, verschiedene Tätigkeiten wie bei anderen sozialen Insekten mehr oder weniger *nebeneinander* liegend verrichtet werden. Obgleich diese Tendenz durch direkten oder indirekten Einfluß des gut entwickelten Drüsen-systems gewissermaßen bis zum einem deutlichen Wechsel der Ausführungshäufigkeit verschiedener Tätigkeiten modifiziert ist und deshalb Begrenzung einiger Arbeitsperioden relativ leicht erscheint, so bringt uns allzu starke Überschätzung dieses *Nacheinanders* öfters in die Gefahr, eine sehr komplizierte Erscheinung einseitig zu beurteilen. Verschiedene Untersuchungen, gegründet auf das Arbeitsprogramm der Bienen nach Rösch (Z.B. Bodenheimer '37, Bodenheimer & Ben-Nerya '37, Morland '30), sind zwar sehr bedeutungsvoll, aber noch nicht entscheidend.

#### 4. 2. Zur individuellen Differenz bei der Tätigkeitsausführung

Selbstverständlich bringen alle Lebewesen individuelle Differenz als eine allgemeine Eigenschaft mit sich. Dies spielt aber bei den sozialen Insekten im Zusammenhang mit der Tätigkeitsausführung für die Ökonomie des Volkes eine wichtige Rolle. Schon im Beitrag I gab ich eine kurze Übersicht dieses Problems. Ähnliche Beispiele kann man aus einem geschickten Sammelreferat von Pardi '50 reichlich entnehmen. Das Vorhandensein individueller Unterschiede darf auch bei der Honigbiene erwartet werden. Doch gibt es bis jetzt keine genügenden Untersuchungen des Volkslebens in dieser Forschungsrichtung. Das beruht teils auf der Schwierigkeit einer genauen Verfolgung bestimmter Individuen eine längere Zeitperiode hindurch wegen der großen Genossenanzahl des normalen Bienenvolkes; es beruht ferner auf ihrer relativ kurzen Lebensdauer und ihrer besonderen Nervosität unter ungewöhnlichen Beobachtungsmaßnahmen und ferner wahrscheinlich auf einer Überschätzung des Arbeitsprogramms von Rösch mit seinen nacheinanderliegenden Tätigkeiten. So z. B. betonte Steiner '34 diese Aufeinanderfolge der Tätigkeiten der Honigbiene bzw ihre Arbeitsteilung gemäß dem Lebensalter im Gegensatz zu derjenige durch individuelle Differenz bei Felswespen und Ameisen. Jedenfalls haben wir bei der Honigbiene außer dem schon erwähnten Drückeberger von Armbruster nur allzu wenig Angaben in bezug auf diese Problem.

Nach Gontarski '49 (nach Pardi '50) gibt es eine Differenzierung der Brutammen in Pflegerinnen der Arbeiterin- und Königinbruten. Ferner veröffentlichte zu Oettingen-Spielberg '48 (nach v. Frisch '50 u. Pardi '50) eine interessante Angabe über Differenzierung der Sammlerinnen in zwei Gruppen, d.h. *Suchbienen* und *Sammelbienen*. Die letzteren bilden, nach der Autorin, die Majorität der Sammlerinnen und üben erst durch Alarmierung der ersteren, d.h. der aktiven Trachtquellensucherinnen, ihren Sammelflug aus. Da ich leider noch keine Gelegenheiten hatte, die originalen Schriften, aus denen diese zwei Angaben stammen, zu sehen, muß ich es dahingestellt lassen, diese interessanten Erscheinungen weiter zu erörtern.

Bei solcher Sachlage suchte ich in dieser Arbeit, trotz der Unvollständigkeit, die notwendigerweise solchen Beobachtungsdaten anhaften muß, die individuelle Differenz bei der Tätigkeitsausführung zu analysieren und konnte, wie in 3. 2. beschrieben, einige Ergebnisse erzielen. Hierbei sei es gestattet, fußend auf diesen Ergebnissen und weiter auf denjenigen von manchen Autoren, einige Worte über das betreffende Problem hinzuzufügen.

Zuerst kommt das Problem des Arbeitswechsels oder, genau gesagt, des Wechsels der Häufigkeit verschiedener Tätigkeiten während des Lebensverlaufes. Da aber dies schon im früheren Abschnitt besprochen wurde, gebe ich hier nur die Zitierung einer interessanten Angabe von Goetsch (aus Pardi '50, S. 33).

„Interessant ist bei den Ameisen der Abstand zwischen zwei der erkennbaren Faktoren der Arbeitsteilung, d.h. die Unterschiede der Größe und des Lebensalters. Nach den Untersuchungen von Goetsch '39 an den pilzzüchtenden Ameisen soll es bei fast allen Arbeiterinnen der verschiedenen Größe-Klassen eine gleichmäßige Aufeinanderfolge von

Phasen geben, d.h. im allgemeinen: Innendienst (Brutpflege, Züchtung der Pilze, Graben usw), Zwischenphase, Außendienst (Erkundung und Alarm, Verteidigung und Ernte). Übrigens soll diese Aufeinanderfolge bei den verschiedenen Klassen eine verschiedene Geschwindigkeit haben: höchste Geschwindigkeit bei den größten, mittlere Geschwindigkeit bei den mittlegroßen, geringste Geschwindigkeit bei den kleinsten Arbeiterinnen. D.h.: Während die größten rasch zum Außendienst übergehen, sollen die kleinsten Arbeiterinnen erst sehr spät in ihrem Lebensverlauf dorthin gelangen, und die allerkleinsten vielleicht niemals."

Die anderen individuellen Differenzen werden in zwei Hauptklassen, Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten als qualitative Seite und Arbeitsfleiß als quantitative Seite eingeteilt. Bezüglich der ersteren teilte Steiner '32 die Arbeiterinnen bzw. Hilfsweibchen von *Polistes dubia* in zwei Gruppen, Spezialisten u. Mittelgruppe. Als Kriterium dieser Einteilung verwendete er die prozentuale Überlegenheit bestimmter Tätigkeiten. Wenn also eine Tätigkeit mehr als 50 % der gesamten Tätigkeitsausführung einnahm, ließen solche Individuen sich als Spezialisten klassifizieren, z.B. Spezialisten des Feld- oder des Wabendienstes. Deshalb gibt es hier keine scharfe Begrenzung zwischen den zwei Gruppen, sondern nur eine allmählich übergehende Abstufung der Bevorzugungsneigung. Betrachtet man die Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten in derartigem Sinne, so wird sie, wie in 3. 2. 3. beschrieben, auch gewissermaßen bei der Honigbiene gefunden. Eine Ähnliche Tendenz berichtete Earhardt '31 bei der *Myrmica*-Ameisen und wies darauf hin, daß die Mehrzahl der Arbeiterinnen mehr oder weniger dieselbe Tendenz hatte. Folglich mag es gestattet sein, diese Tendenz als eine allgemeine Eigenschaft der Arbeiterinnen sozialer Insekten anzuerkennen.

Nächst dem ist das Problem des Arbeitsfleißes zu betrachten. Schon Fielde '03 und Buckingham '11 betonten die Untätigkeit der Mehrzahl der Volksgenossen bei den Ameisen. Eine in Abb. 8 geschilderte Tendenz, daß nur ein winziger Teil der sämtlichen Genossen allein sehr fleißig seine Tätigkeiten ausübte, stimmt mit dem oben über die Ameisen Gesagten überein, obwohl nicht in so starkem Sinne wie von Fielde berichtet: *A few individuals among ants do most of the work undertaken*. Indessen gibt es unter den bisherigen Untersuchungen über den Arbeitsfleiß eine gewisse Verwickelung in der Erörterung. Es wird daher nicht überflüssig sein, sie hier etwas in Ordnung zu bringen.

Goetsch '30-'39 betonte die *Arbeitsscheu*, die *Arbeitsunstätigkeit*, den *häufigen Arbeitswechsel*, die *Unruhe* und die dadurch erzeugte *höhere Erregbarkeit* der intelligenten niederen Giganten bei den verschiedenen Ameisenarten und ihre Rolle als Alarmierende wegen der letztgenannten der oben aufgezählten Eigenschaften. Dagegen fand Chen '37 bei *Camponotus*-Ameisen das Vorhandensein bestimmter Individuen, die früher als die anderen Genossen und sogar mit einem gesteigerten Fleiß ihre Tätigkeiten angingen. Er bezeichnete solche Individuen, als *leaders* und erklärte solche Eigenschaften durch eine höhere Geschwindigkeit des Stoffwechsels. Eine ähnliche Erscheinung bestätigte auch Combes '37 und nannte diese Individuen die *élite*. Außerdem berichtete Morley '50 bei höheren Ameisen, wie *Formica* u. *Camponotus* eine überlegene Lernfähigkeit einzelner

Individuen, die unter Umständen sich wie *Führer* verhalten. (Über die Differenz der Lernfähigkeit unter den Genossen ein u. desselben Ameisenvolkes siehe weiter Schneirla '33). Deshalb übernehmen zeitweise sowohl die *dummköpfigen* und *arbeitsscheuen* Giganten, als auch zu anderen Zeiten die *klugen* und *fleißigen* gewöhnlichen Arbeiterinnen die Rolle von anspornenden Schrittmachern. Ich denke, daß hierin kein Widerspruch liegt. Denkbar wohl, daß jene Giganten bisweilen gerade infolge ihrer Untätigkeit und dadurch verursachter Erregbarkeit die Rolle der *Initiative* spielen. Wobei sie aber nur als eine Evokatoren nützlich wären und keine wichtige Rolle für den tatsächlichen Fortschritt der Tätigkeit spielten. Falls dagegen einige fleißige *leaders* od. *élites* gelegentlich in einen arbeitsfreien Zustand geraten und darin die Initiative zu irgendwelcher Tätigkeit geben, so mögen sie nicht nur anfänglich beim Zusammenbringen der Arbeiterinnenschar, sondern auch während des Fortganges der betreffenden Tätigkeit eine führende Rolle spielen. Handelt es sich doch im ersteren Fall um die leicht auszulösende Reaktionsfähigkeit infolge der Unruheigkeit oder indirekt infolge der Arbeitsscheu, demgegenüber im letzteren um einen erhöhten Arbeitsdrang infolge des gelegentlich eingetretenen arbeitsfreien Zustandes der von vornherein fleißigen Individuen. Begründet auf die Ergebnisse von Goetsch, behauptete Pardi '50 eine Differenzierung der Volksgenossen in zwei Gruppen, *elementi organizzatori* und *massa tendenzialmente inerte*. Da Goetsch selbst die Rolle der Giganten als Evokatoren mit ihrer Arbeitsscheu erklärte, scheint mir Pardi's Gegenüberstellung etwas widersprüchlich zu sein. Jedenfalls muß berücksichtigt werden, daß sowohl fleißige als auch träge Individuen unter Umständen Initiative geben. Ferner erwähnte Pardi die Verbindung dieser Erscheinung mit der Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten folgenderweise: *Jedoch könnte es, wenigstens nach den Erklärungen und Beobachtungen von Goetsch '34, scheinen, als ob bei gewissen Arten gerade die in der Arbeit mehr unbeständigen und daher weniger zur Spezialisierung geneigten Individuen es sind, die, weil imstande, rascher auf verschiedenartige Reize zu reagieren, am häufigsten als Eccitatori für andersartige Beschäftigungen wird* (S. 44).

Derartige Korrelation zwischen Initiative und Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten läßt sich wohl unter Umständen auffinden. Und doch werden andere Korrelationen dadurch nicht aufgehoben. In der vorliegenden Arbeit wurde schon gezeigt, daß die sammeltüchtigen Arbeiterinnen, die fleißigen Sammel-spezialisten im Sinne von Steiner '32 durch den aufgeregten Alarmtanz tatsächlich eine Initiative geben, so daß in diesem Fall die Korrelation von *fleißig-Spezialisierung-arbeitsstetig-Initiative* gefunden wurde. Auch wird die Verbindung der Untätigkeit mit der Spezialisierung bei den Giganten verschiedener Ameisenarten, z. B. bei denjenigen von *Pheidole* als ein extremer Fall gefunden. Folglich darf anerkannt werden, daß diese zwei, wie Pardi selbst ('50, S. 44) bemerkt, *ursprünglich voneinander unabhängigen Erscheinungen* (Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten als qualitative Seite u. Arbeitsfleiß als quantitative Seite) in mannigfaltigen Verkoppelungen sich äußern können.

Aber die Untersuchungen über derartige Erscheinungen stehen, trotz einer ziemlich großen Anhäufung von Literatur, noch heute erst am Ausgangspunkt. Sogar die Definition von Arbeitsfleiß, Spezialisierung usw kann genauer Kritik nicht standhalten. Ihre weitere Analyse muß daher eine wichtige Seite der zukünftigen Forschung sozialer Insekten bilden. An diesen kann man leider nicht die Individualität selbst, sondern nur das Verhalten, veranlaßt durch Zusammenwirken innerer und äußerer Bedingungen, betrachten. Da aber, wie von Steiner

'34 behauptet, in ein und derselben Umgebung verschiedenartige Neigungen entstehen, ist es deutlich, daß irgendeine angeborene individuelle Differenz dabei beteiligt sein muß. Immerhin kann man vermuten, daß diese Differenz bei den verschiedenen Arten sich mannigfaltigerweise äußert. Bei der Honigbiene, der Feldwespe und manche Ameisenarten ist sie meines Erachtens noch sehr labil und wird durch verschiedene Bedingungen stark beeinflusst. Die Umstellung sowohl der Spezialisierung als auch des Arbeitsfleißes in die gegenseitige Richtung geschieht nicht selten aus irgendeiner Ursache (Z.B. Ehrhardt '31: Die Umstellung der Tätigkeitsneigung bei Spezialisten). Falls eine derartige labile Tendenz graduell fixiert wird und dementsprechend eine morphologische Umgestaltung entweder parallel mit psychischer Differenzierung (z.B. *Myrmecocystus*, *Pheidole* Goetsch '34) oder dem Psychischen vorausseilend (z. B. *Colobopsis* Goetsch '34) fortschreitet, wird sich vielleicht eine stereotype Differenzierung der Individualität erkennen lassen. Ähnliche Beispiele findet man bei der Kastendetermination der sozialen Insekten. Z.B. berichtete Goetsch '39 bei den *Attini*, den südamerikanischen pilzzüchtenden Ameisen, eine blastogenische Determination der kleinsten Arbeiterinnen, die während des ganzen Lebensverlaufes im Nestinneren sich nur mit Pilzzucht beschäftigen. Auch entdeckte neuerdings Kerr '48 eine genotypische Determination der Königin und Arbeiterin bei der stachellosen Biene, *Melipona*, gegenüber der trophogenischen Determination bei den anderen sozialen Bienen und schilderte den hypothetischen Übergang vom letzteren in den ersteren Fall. Natürlich mag die Spezialisierung der Tätigkeitsausführung, sogar bei den obigen extremen Fällen, nicht bis zur genotypischen Determination im genauen Sinne gehen. Aber eine graduelle Fixierung der ursprünglich sehr labilen individuellen Differenz wird auch in diesem Fall nicht schwer vermutet werden können.

#### 4. 3. Zur Regulation im Volke

Unter dem vieldeutigen Wort *Regulation* kann man verschiedene Erscheinungen bei den sozialen Insekten verstehen. Um Regulation im engeren Sinne handelt es sich beispielsweise in den Untersuchungen von Rösch '27 & '30.

Er teilte ein Zwergvolk durch *Fluglingsbildung* in zwei Teilchen, ein Jung- u. Altvolk, von denen ersteres hauptsächlich nur aus jungen bzw. flugunfähigen, und letzteres aus älteren bzw. flugfähigen Arbeiterinnen bestanden. Die Differenz der TA-Verbreitung der Tätigkeitsausführung in diesen Völkchen wurde im Vergleich zu derjenigen in den tagesaltrig normalen Völkern in seiner früheren Arbeit '25 untersucht. Die Arbeiterinnen bei normalen Völkern fingen, nach ihm, ihr Sammeln am 10.-34. TA (D. 18) an, beim obigen Jungvölkchen dagegen bereits am 7.-15. TA (D. 11). Auch konnte er bestätigen, daß im Altvolk die Brutpflege von sehr viel älteren Arbeiterinnen (max. 28. TA) mehr od. weniger ausgeübt wurde wobei ihre Pharyngealdrüsen bis zu ziemlich späterem Termin ihren völligen Entwicklungszustand behielten. Ferner eliminierte er aus einem bauenden Volk die Baubienen, die nach ihm vom 12.-18. TA normal waren, und fand eine graduelle Beteiligung der jüngeren und älteren Bienen an dieser Tätigkeit, und bei den älteren eine Regeneration der Wachsdrüsen durch den Fettkörper.

Wie schon wiederholt besprochen wurde, darf man beim Vergleich derartiger Daten mit denjenigen gewonnen aus Völkern, die als normal betrachtet werden, einer besonderen Vorsicht (siehe 4. 1.). Trotzdem haben die Versuche von Rösch einen großen Wert, nicht durch die bloße Behauptung des Vorkommens einer Regulation im Bienenvolke, sondern durch die Feststellung des tatsächlichen Vorgangs der Regeneration durch eine morphologische Prüfung. Ebenso sollen die Angaben von Moskojelsevič (nach Milojevič '39) unter den wenigen in dieser Richtung unternommenen Untersuchungen besonders hochgeschätzt werden.

Diese Forscherin gab einem Zwergvolk bestehend aus rund 800 Individuen vom 2.-5. TA Brutwaben, die sukzessiv erneuert wurden, und ließ sie die Bruten pflegen. Nach dieser 70 Tage dauernden *Sisyphusarbeit* prüfte sie die Pharyngealdrüsen von 177 Individuen und stellte fest, daß deren 70.6 % ihren völligen Entwicklungszustand behalten hatten. Danach machte sie einen ähnlichen Versuch mit einem ganz gleichaltrigen Volk bestehend aus 503 Individuen von 28. TA, d.h. beinahe nur aus tagesaltrig sammelfähigen Arbeiterinnen, und konstatierte, daß nach 22 Tagen Brutpflege, noch am 50. TA, 86 % der geprüften Individuen gut entwickelte Pharyngealdrüsen besaßen, obwohl am Versuchsanfang bei 86 % der geprüften Individuen ganz reduzierte Drüsen gefunden worden waren. Infolgedessen wurde es sichergestellt, daß auch hinsichtlich der Pharyngealdrüsen die Bienenarbeiterinnen eine überraschende Regulierungsfähigkeit zeigen.

Faßt man die Regulation im weitesten Sinne, so bedeutet sie nichts anderes als ein Erhalten des Volkslebens in verschiedenen Situationen. Weil darüber in den bisherigen Untersuchungen von Pardi '50 umfangreiche Beispiele gesammelt und dargestellt worden sind, möchte ich hier wenigstens nur die Untersuchungen an Völkern bestehend aus gleichaltrigen Genossen berühren, da dieser Volkszustand in der vorliegenden Arbeit als die vorausgesetzte Bedingung gegeben war. Dieser Zustand mag zwar in normalen Bienenvölkern nur ausnahmsweise gefunden werden. Seine Herstellung ist aber verhältnismäßig so leicht, daß einige Forscher mit solcher Volkszusammensetzung Versuche anstellten. Die obigen Versuche von Moskojelsevič stellen ein Beispiel dar. Auch machte Haydak '33, '35 u. '39 seine ernährungsphysiologischen Untersuchungen mit ungefähr gleichaltrigen Völkern (mit Arbeiterinnen von 12.-18. Stunden nach Ausschlüpfung ('33), und mit Arbeiterinnen vom 1.-3. TA '35). Genauere Beobachtungen wurden aber von Nelson '27 mit folgenden Anfangsbedingungen ausgeführt:

1) Rund 2000-3000 Arbeiterinnen, eine Königin, eine Wabe mit gedeckelten Brutzellen und ungedeckelten Vorratszellen, 2) Arbeiterinnen und Königin wie oben, aber nur eine leere Wabe und eine Menge von Zuckerwasser gegeben, d.h. abgesehen von der Volksgröße eine ungefähr meinem Versuchsvolke ähnliche Situation. Im ersteren Fall fing das Nektarsammeln schon am 7. TA an. Im letzteren fingen der Orientierungsflug am 5. TA, das Nektarsammeln am 7. TA an. Indessen wurde die erste Brutpflege am 12. TA beobachtet. Ferner stellte er ein Volk zusammen, bestehend aus 2000-2500 eben erst ausgeschlüpfter Individuen und gab ihm eine Königin, eine Menge Zuckerwasser, aber keine Wabe. Nach 6 Tagen starben alle Individuen ab. Daher wiederholte er denselben Versuch an einem ähnlichen Volke, dem er jedoch einen Wabengrund gab. Diesmal wurde

das Volksleben gewissermaßen erhalten und eine graduelle Wabenerweiterung ausgeführt. In diesem Volk fand der erste Orientierungsflug und Nektarsammelflug je am 5. u. 9. TA und die erste Eiablage am 9. TA statt.

Erinnert man sich an die Ergebnisse in meinem Volk, den ersten Orientierungs- u. Sammelflug je am 6. u. 9. TA und die erste Eiablage und Brutpflege je am 9. u. 12. TA, so ergibt sich eine auffallende Ähnlichkeit zwischen den von mir und von Nelson gewonnenen Daten. Folglich wurde sichergestellt, daß auch im Fall der gleichaltrigen Genossenzusammensetzung das Leben eines Bienenvolkes bis zu einem ziemlich hohen Grade aufrechterhalten werden kann, und daneben, daß bei Brutenmangel gewisse Bienen nach dem Orientierungsflug sofort ihren Sammelflug zu beginnen vermögen. Überdies kann man aus diesen Ergebnissen die oben besprochene ursprünglich nebeneinander liegende Tätigkeitsausführung an der Honigbiene bestätigen. Ein ähnliches Beispiel zog Ehrhardt '31 aus Völkern von *Myrmica*, bestehend nur aus Jungameisen. Demgegenüber fand Verlaïne '32 (nach Weyrauch '39), keinen koordinierten Wabenbau und keine richtige Brutpflege bei Völkern von Wespen (*Vespa*, *Dolichovespula*) bestehend nur aus einigen Hunderten von Jungwespen. Daraus leitete Weyrauch '39, obwohl mit etwas Zweifel, ein mögliches Prinzip von Tradition ab als das fünfte Prinzip der Zusammenarbeiten bei sozialen Insekten. Nämlich: *Es gibt im Insektenstaat Traditionen, von einem Genossen dem nächsten gegeben*. Sicher muß die Wichtigkeit des Einflusses anderer Volksgenossen im anfänglichen Lebensstadium der sozialen Insekten betont werden, wie wiederholt von Schneirla '35, '41 besprochen wurde. Trotzdem ist es wahrscheinlich, daß bei mangelndem Einfluß älterer Schwestern die sozialen Handlungen der Jugendlichen zwar modifiziert werden, doch unter Umständen das Volksleben, ohne Katastrophe, mehr oder weniger erhalten wird.

Wie oben gesagt, können die sozialen Insekten unter abnormen Bedingungen durch eine selbstregulierende Differenzierung bis zu ziemlich großer Breite ihr Volksleben erhalten. Die Eigentümlichkeit einer hoch organisierten Tiergesellschaft wie des Bienenvolkes liegt darin, daß solche Differenzierung nicht in einer blossen Mechanisierung, sondern in einer empfindlichen Flexibilität sich äußert. Weyrauch '39 zählte die herrschenden Prinzipien des Zusammenarbeitens bei sozialen Insekten folgendermaßen auf: 1) Nachahmung, 2) Aufforderung (Alarmierung), 3) Ablösung, 4) Freiere Wahl der Reihenfolge u. Häufigkeit bestimmter Handlungen und 5) (Mit Fragezeichen) Tradition. Diese Prinzipien haben zweifelsohne eine wichtige Bedeutung für die Analyse komplizierter Handlungen der sozialen Insekten, und manche Erscheinungen lassen sich dadurch erklären. Wünschenswert erscheint aber neben einer Darstellung der herrschenden Prinzipien, ihre weitere Prüfung durch objektive Daten. In dieser Arbeit wurde mehrmals die Bedeutung der Alarmierung für eine flexible Erhaltung des Volkslebens bestätigt. Beim Orientierungsflug oder bei der künstlichen Fütterung zeigte sich öfter, daß, infolge zunehmender Erregung der Volksgenossen durch lebhaftere Alarmierung, auch diejenigen Individuen, die bisher sich mit anderen

Tätigkeiten beschäftigt hatten, und endlich fast sämtliche Individuen sich an einer gerade zu der Zeit herrschenden Tätigkeit beteiligten. Goetsch '39 berichtet ein ähnliches Beispiel an den blattschneidenden Ameisen, *Attini*. Obwohl bei diesen Ameisen die Arbeitsteilung durch die Körpergröße gewissermaßen von vornherein determiniert ist, beteiligten bei einer lebhaften Alarmierung beinahe alle Klassen sich am Außendienste. Die Angabe von Morley '50, Schneirla '41 und Sendler '40 sind in bezug auf diese Alarmierung besonders interessant. Die sogenannte *Bienen- oder Ameisensprache*, oder genau gesagt, *unaddressed and undirected communication* (Révész '44) oder *social transmission* (Schneirla '41, '46) sollten daher neben der Analyse ihrer Mechanismen wie in den schönen Arbeiten von v. Frisch, auch hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Aufrechterhaltung des Volkslebens weiter untersucht werden.

Ablösung und freie Wahl sind schon von Legewie '25 als Gründe für die Ablösbarkeit einer Arbeitskette behauptet worden. Ich denke, daß auch das *Stafettenprinzip* von Goetsch '34 sich auf diese Ablösbarkeit bezieht und daß in diesem erweiterten Sinne solche Tendenz bei der Honigbiene eine Differenzierung der Arbeitsschar gegenüber bestimmten Tätigkeitskomplexen veranlassen kann. Im Beitrag I verglich ich die Arbeitskette Sammeln-Pflegen bei Honigbiene und Feldwespe und betonte die starke Differenzierung bei der Honigbiene. Neuerdings bemerkte Lindauer '51a eine ähnliche Neigung der Honigbiene im Vergleich zu den Vespiden bei der Wärmeregulation gegen Stocküberhitzung. Übereinstimmend wird bei der Honigbiene eine fortschreitende Differenzierbarkeit der Tätigkeitsausführung bestätigt durch Differenzierung der privilegierten Nektarabnehmerinnen-truppe in trachtenreicher Zeit (Rösch '25), sowie durch Differenzierung der Sammlerinnen bei extrem abnormen Zuständen, z. B. bei einer bloß gelegentlichen Versammlung von Bienenklumpen ohne Stock (Glynne-Jones, nach Butler '49) oder bei einer Gruppe bestehend aus nur 2-6 Individuen von jüngsten Bienen (Milojevič '39, von diesen wurde das Sammeln nicht fliegend, sondern kriechend verrichtet). Diese verfeinerte Differenzierbarkeit scheint mir aber nicht eine *bloße* Mechanisierung, sondern vielmehr eine die Störung der oben erwähnten Alarmierung u. a. geschickt kompensierende Anpassungsfähigkeit darzustellen.

## 5. Zusammenfassung

An einem Zwergvolk, bestehend nur aus einer Königin und ca. 240 gleichtags ausgeschlüpften Arbeiterinnen, wurde die Lebensgeschichte des Volkes bis zum ca. 40 TA (Tagesalter) verfolgt.

1. Nach einigen anfänglichen unruhigen Tagen, wurden der Massenorientierungsflug am 6.-8. TA, die erste Sammeltätigkeit und Eiablage am 9. TA und die erste Brutpflege am 12. TA beobachtet. Danach wurden bis zum ca. 40. TA, an welchem Tag das Volk durch eine Gesamtflucht verloren ging, beinahe alle Tätigkeiten mehr oder weniger ausgeführt. Die Tätigkeitsaktivität nahm aber nach dem 25. TA allmählich ab (Abb. 1).

2. Urteilt man nach dem zuletzt beobachteten Tag jeder Arbeiterin, so war die Abnahme der Individuenzahl des Volkes bis zum 20. TA sehr langsam, zeigte danach aber eine steilere Kurve, wobei die Halbwertszeit am 34. TA lag (Abb. 3).

3. Die Beteiligung jedes Individuums an der Tätigkeitsausführung wurde analysiert und folgende Ergebnisse gewonnen:

a) Gleichtägige Verrichtung verschiedener Tätigkeiten durch ein und dasselbe Individuum wurde nicht selten beobachtet, sogar die zweier wichtigsten Tätigkeiten, des Sammelns und der Brutpflege (Abb. 4, Tab. 1).

b) Außer dem LS-Typ von Rösch wurden mannigfaltige Wechseltypen der Tätigkeitsausführung festgestellt. Trotzdem wurde zahlenmäßige Überlegenheit des LS-Typs im weiteren Sinne bestätigt (Abb. 5, Tab. 2).

c) Bezüglich der Bevorzugung bestimmter Tätigkeiten und des Arbeitsfließes wurden verschiedene Stufen unter den Volksgenossen beobachtet. Besonders verhielten gewisse Arbeiterinnen sich in bezug auf die Sammeltätigkeit sehr eifrig. Ferner wurden Spezialisten in den aktivsten und den trägsten Gruppen häufiger als in den mittelaktiven gefunden (Abb. 7).

4. Massenorientierungsflüge fanden statt am 6.–8. und ferner am 17. TA, also nicht ununterbrochen während einer langen Reihe von Tagen (Tab. 4 & 5).

5. Brutpflege wurde bis zum 38. TA ununterbrochen beobachtet. Aber ihre intensive Ausführung nahm in den beiden letzten Wochen augenfällig ab. Vielleicht infolge der begrenzten Tätigkeitsmenge des Zellenputzens und der notwendigen Individuendichte auf der Wabe erweiterte der Brutbezirk sich nicht über das anfängliche kleine Areal hinaus. Trotz der großen Sterblichkeit in den Entwicklungsstadien zeigten die ausgeschlüpften Jungbienen keine beträchtliche Körperverkleinerung. Die Beziehung zwischen Jung- u. Reifbrutpflege stimmte nicht mit der Behauptung von Rösch überein. In dieser Hinsicht wurden, wie im Beitrag I, mannigfaltige Wechseltypen gefunden (Abb. 8–10).

6. Über Sammeltätigkeit wurden folgende Ergebnisse gewonnen (Abb. 11).

a) Eine merkwürdige Handlung, das *Pseudosammeln*, d.h. eine lebhaftes Tanzausführung ohne Eintrag von Nektar od. Pollen, wurde beobachtet. Seine Bedeutung konnte aber nicht festgestellt werden (Abb. 12).

b) Pollensammeln wurde zahlenmäßig häufiger als Nektarsammeln, und zudem bis zu einem späteren Termin nicht abnehmend ausgeübt. Daß die Abnahme des Nektarsammelns im späteren Stadium teils auf Nichtbeteiligung sammelfleißiger Individuen beruhte, wurde aus den Individuumsrekorden festgestellt. (Abb. 11, 13, 14).

c) Sogar bei sammeltreuen Arbeiterinnen war die Zahl der Sammeltage im Vergleich zur Länge ihres Lebens sehr klein. Ferner wurde festgestellt, daß die aktive Sammeltätigkeit während einer verhältnismäßig kurzen Periode konzentriert ausgeführt wurde (Abb. 13, Tab. 6–8).

d) Wechsel zwischen Nektar- u. Pollensammeln wurde an ein u.

demselben Individuum nicht nur an ein u. demselben, Tag, sondern auch an ein u. demselben Flug beobachtet. Im allgemeinen aber bevorzugte die Mehrzahl der Sammlerinnen eine dieser zwei Ladungen (Abb. 15, Tab. 9 & 10).

e) Künstliche Fütterung wegen Futtermangels schuf beträchtliche Erregung sämtlicher Volksgenossen. Manche Individuen, die vorher sich mit anderen Tätigkeiten beschäftigt hatten, beteiligten sich infolge lebhafter Alarmierung am Sammelflug.

Begründet auf diese und meine früheren Ergebnisse, sowie auf die von anderen Autoren gewonnenen, wurden folgende Erörterungen angestellt:

1. Im Gegensatz zur bisherigen Überschätzung der nacheinanderliegenden Tätigkeitsausführung bei der Honigbiene, ergab sich die Vermutung, daß die *nebeneinanderliegende* Tätigkeitsausführung als eine allgemeine Tendenz der sozialen Insekten auch bei der Honigbiene vorhanden sei, und ferner, daß diese ursprüngliche Tendenz der Biene dank einer engen Verkoppelung des stark entwickelten Drüsensystems mit der Tätigkeitsausführung bis zur Tendenz *nacheinanderliegender* Tätigkeiten modifiziert worden sei (Abb. 17).

2. Die bisherigen Kenntnisse über Beziehung zwischen individueller Differenz und Tätigkeitsausführung bei den sozialen Insekten wurden kurz zusammengefaßt und gefolgert, daß derartige Erscheinungen, mannigfach abgestuft, bei allen sozialen Insekten gefunden werden.

3. Über die sogenannte *Regulation* bei den sozialen Insekten und die zugrunde liegenden Prinzipien wurden einige Betrachtungen hinzugefügt.

#### Literatur<sup>1)2)</sup>

- Armbruster, L. 1937: Die Imkereibetriebslehre der Erzeugung, Arch. Bienenkd., 18, 137.
- Betts, A. D. 1930: Division of labor in the hive, Amer. Bee J., 70, 477.
- Beutler, R. 1950: Zeit und Raum im Leben der Sammelbiene, Naturw., 37, 102.
- Bodenheimer, F. S. & A. Ben-Nerya 1937: One-year studies on the biology of the honeybee in Palestine, Q. Rev. Biol., 12, 406.
- Butler, C. G. 1949: The honeybee, An introduction to her sense physiology and behaviour, Oxford.
- Emerson, A. E. 1949: The organization of insect societies, in *Allee et al, Principles of animal ecology*, Philadelphia & London.
- Goetsch, W. 1932: Beiträge zur Biologie südamerikanischer Ameisen, I Teil; Wüstenameisen, Zs. Morph. Oekol. Tiere, 25, 1.
- \* ——— 1939: Die Staaten argentinischer Blattschneiderameisen, Zoologica, 35, 105 S.
- Gontarski, H. 1931: Leistungsmessungen an einer einzelnen Trachtbienne, Arch. Bienenkd., 12, 330.
- 1935: Leistungsphysiologische Untersuchungen an Sammelbienen (*Apis mellifica*), Ibid. 16, 107.

1) Die im Beitrag I zitierten Literaturen wurden hier weggelassen.

2) Mit Sternchen bezeichnete Schriften waren dem Autor nicht direkt zugänglich.

- \* Gontarski, H. 1949: Mikrochemische Futtersaftuntersuchungen und die Frage der Königinnenentstehung, Die Hessische Biene, Sept., Nr. 6, 4 S.
- Haydak, M. H. 1933: Die Nährwerte von Pollenersatzstoffen bei Bienen, Arch. Bienenkd., 14, 185.
- Kalmus, H. 1938: Der Füllungszustand der Honigblase entscheidend für die Flugrichtung der Honigbiene, Zs. vergl. Physiol., 26, 79.
- Kerr, W. E. 1948: Estudos sobre o género *Melipona*, An. Esc. Supr. Agric. "Luiz de Queiroz", Univ. São Paulo, 5, 181.
- Kosmin, N. P., Alpatov, W., W., & M. S. Resnitschenko 1932: Zur Kenntnis des Gaswechsels und des Energiverbrauchs der Biene in Beziehung zu deren Aktivität, Zs. vergl. Physiol., 17, 408.
- Lindauer, M. 1951a: Die Temperaturregulierung der Biene bei Stocküberhitzung, Naturw., 38, 509.
- 1951b: Bientänze in der Schwarmtraube, Naturw., 38, 509.
- Milojević, B. D. 1939: Eine neue Auffassung vom Gesellschaftsleben der Honigbiene, Schweiz. Bienen Ztg., 62, 689.
- Morland, D. M. T. 1930: On the causes of swarming in the honey bee (*Apis mellifera* L.): An examination of the brood-food theory, Ann. appl. Biol., 17, 137.
- Nelson, F. C. 1927: Adaptivity of young bees under adverse conditions, Amer. Bee J., 67, 242.
- \* zu Oettingen-Spielberg, Th., 1949: Ueber das Wesen der Suchbiene, Zs. vergl. Physiol., 31, 454.
- Palm, N. B. 1949: The pharyngeal gland in *Bombus* Latr., and *Psithyrus* Lep., Opusc. Entom., 14, 27.
- Pardi, L. 1950: Recenti ricerche sulla divisione di lavoro negli imenotteri sociali, Boll. Zool., 17, suppl., 17.
- Park, O. W. 1922: Time and labor factors involved in gathering pollen and nectar, J. econ. Entom., 15, 129.
- Révész, G. 1944: The language of animals, J. gener. Psychol., 30, 117.
- Sakagami, Sh. F. 1953: Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene, Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L., I., Jap. J. Zool., 11, 117.
- \* Schneider, F. 1949: Über die Vergiftung der Bienen mit Dinitrokresol und das Auftreten von Tänzen als Reaktion auf die Verteilung des Giftes im Stock, Mitt. schweiz. entom. Gesell., 22, 293.
- Schneirla, T. C. 1933: Some important features of ant learning, Zs. vergl. Physiol., 19, 439.
- 1941: Social organization in insects as related to individual function, Psychol. Rev., 48, 465.
- 1946: Problems in the biopsychology of social organization J. abnorm. & soc. Psychol., 41, 85.
- Sendler, O. 1940: Vorgänge aus dem Bienenleben vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie, Zs. wiss. Zool., 153, 39.
- Steiner, A. 1934: Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten, Ergeb. Biol., 10, 156.
- Uchida, T. 1951: *Pollensammlerinnen und Nektarsammlerinnen*, Kagaku, 21, 251. (Japanisch).
- \* Verlaïne, L. 1932: La spécialisation et la division du travail chez les Guêpes, Bull.

- Soc. Roy. Sci. Liège, 1932, N° 7-10, 186.
- Waltraud, M. & U. Werner 1952: Zur Analyse der Bauinstinkte unserer Honigbiene, Untersuchungen über die "Kleinbauarbeiten", Naturw., 39, 364.
- Weyrauch, W. 1939: Die allgemeinen Prinzipien der Zusammenarbeit bei sozialen Insekten, nach Feststellungen an *Vespa* und *Dolichovespula*, Verh. VII Intern. Kongr. Entom., Berlin, 1939, 2, 980.
-