



HAL
open science

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FLUGAKTIVITÄT UND DAS PAARUNGSVERHALTEN DER DROHNEN. V. - DROHNENSAMMELPLÄTZE UND PAARUNGSDISTANZ

Hans Ruttner, Friedrich Ruttner

► **To cite this version:**

Hans Ruttner, Friedrich Ruttner. UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FLUGAKTIVITÄT UND DAS PAARUNGSVERHALTEN DER DROHNEN. V. - DROHNENSAMMELPLÄTZE UND PAARUNGSDISTANZ. *Apidologie*, 1972, 3 (3), pp.203-232. hal-00890326

HAL Id: hal-00890326

<https://hal.science/hal-00890326>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FLUGAKTIVITÄT UND DAS PAARUNGSVERHALTEN DER DROHNEN

V. — DROHNENSAMMELPLÄTZE UND PAARUNGSDISTANZ

*Recherches sur l'activité de vol et le comportement d'accouplement des
mâles d'abeilles*

V. — *Places de rassemblement des mâles et distance d'accouplement*

Hans und Friedrich RUTTNER

*Bundesanstalt für Bienenkunde Wien, Aussenstelle Lunz am See
und Institut für Bienenkunde der Universität Frankfurt, Oberursel*

SUMMARY

INVESTIGATIONS ON THE FLIGHT ACTIVITY
AND THE MATING BEHAVIOUR OF DRONES

V. — DRONE CONGREGATION AREAS AND MATING DISTANCE

The experiments on drone congregation areas started in 1963 were continued in 1968 and 1970. Earlier results were confirmed and expanded. Drones of different races of *Apis mellifera* (*Carnica*, *Ligustica*, *Mellifera*, *Intermissa*) were found at congregation areas, sometimes several races at one place. Newcomers not familiar with the area came to the congregation places very quickly, even when placed at a distance from the local colonies. Thus it is obvious that a primary orientation process exists which is probably based on optical clues. Drones visited the congregation areas from considerable distances (up to 7 km), crossing altitudes of 800-1000 m.

Through a bee free alpine valley 250 genetically marked virgin queens and three groups of genetically marked drones were distributed. The comparison of the worker progeny of these queens with the composition of the drone populations at different places of this region

yielded the result that only a few matings occurred in the vicinity of the queens colony. The average distance between location and mating place was more than 2 km, the maximum distance being 5 km. From this a maximum possible mating distance of 12 km is to be expected. In several cases in this experiment a mating distance of 7 km was observed; matings over 5-7 km were frequent (34 per cent of the queens).

18 out of 97 queens probably mated at the drone areas checked during the experiment. As there exist also other congregation places in the experimental region, it is likely that matings preferably took place at the drone congregation areas.

ZUSAMMENFASSUNG

Die 1963 begonnenen Versuche über Drohnen-Sammelplätze wurden 1968 und 1970 fortgesetzt, wobei die früheren Ergebnisse bestätigt und ergänzt werden konnten. Es wurden Drohnen verschiedener Rassen von *Apis mellifica* auf den Sammelplätzen festgestellt (*Carnica*, *Ligustica*, *Mellifica*, *Intermissa*), z. T. auf denselben Sammelplätzen. Geländeunkundige Neulinge finden selbst dann sehr rasch zu einem Sammelplatz, wenn keine ortskundigen Drohnen in unmittelbarer Nähe sind. Es existiert offensichtlich ein primärer Orientierungsmechanismus nach bestimmten optischen Marken. Die Drohnen legen zu den Sammelplätzen z. T. beachtliche Entfernungen (7 km) zurück. Sie überwinden Höhenunterschiede von 800-1 000 m.

In einem bienenfreien Alpental wurden 250 genetisch markierte Jung-Königinnen und 3 Gruppen von genetisch markierten Drohnen aufgestellt. Der Vergleich der Nachkommenschaft mit den Drohnen des Flugbereichs ergab, dass nur wenige Paarungen in der Nähe des Standortes erfolgten. Die mittlere Entfernung des Paarungsplatzes vom Standort betrug über 2 km, die maximale Entfernung 5 km. Daraus ergibt sich eine mögliche max. Paarungsdistanz (= Distanz Standort Königinnen — Standort Drohnen) von 12 km. In diesen Versuchen wurden mehrmals Paarungsdistanzen von 7 km, häufig (bei 34 % der Königinnen) solche von 5-7 km nachgewiesen.

19 % der Königinnen hatten sich wahrscheinlich auf den 4 zur Paarungszeit kontrollierten Drohnen-Sammelplätzen gepaart. Da in dem Gebiet noch mehrere andere Sammelplätze vorhanden sind, ist es wahrscheinlich, daß sich die Königinnen bevorzugt auf Drohnen-Sammelplätzen paaren.

EINLEITUNG

Seit 1963 werden Jahr für Jahr die an einigen Stellen der österreichischen Alpen gefundenen Drohnenansammlungen kontrolliert. In diesen 8 Jahren befanden sich die Drohnen regelmäßig an denselben Stellen in deutlich abgrenzbaren Flugarealen (vergl. F. und H. RUTTNER 1965, 1966, 1968). In der Zwischenzeit konnte eine Anzahl neuer Sammelplätze gefunden werden, teils in derselben Gegend, teils in gänzlich anderen Gebieten mit anderen Bienenrassen: An der Nordseeküste (auf den Inseln Römö und Sylt, auf ersterer mit *Apis mellifica mellifica*), an der jugoslawischen Adriaküste (bei Sibenik mit *Apis mellifica carnica*) und in Tunesien (bei Soliman mit *Apis mellifica intermissa*).

Unterschiede in der Zahl der am Sammelplatz vorhandenen Drohnen und ihrer Flughöhe (und damit auch der Fangresultate) waren offenbar auf die Wetterbedingungen und auf den Pflegezustand der Drohnen zurückzuführen. An einem kühlen, windigen Tage konnte der Fang an einem höher gelegenen,

exponierten Platz sehr gering sein, während gleichzeitig an einem geschützten Platz eine große Zahl gefangen wurde. Bei großer Hitze und geringer Luftbewegung flogen die Drohnen oft sehr hoch (mit einem Maximum in 50 m Höhe), ebenso bei schlechtem Pflegezustand (am Ende der Saison oder in einem ungünstigen Trachtjahr). Die größte Zahl an Drohnen mit dem ausgeprägtesten Appetenzverhalten gegenüber der am Ballon dargebotenen Königin war am Sammelplatz regelmäßig am 1. Flugtag nach einer Schlechtwetterperiode zu beobachten. Für die ganze Saison gilt dasselbe für gute Trachtjahre. In den sehr guten Waldtrachtjahren 1968 und 1970 wurden an 3 Sammelplätzen an jeweils 3-5 Fangtagen insgesamt 13 300, bzw. 9 500 Drohnen gefangen und markiert.

Die Bildung von Drohnen-Ansammlungen an eindeutig lokalisierbaren konstanten Plätzen scheint also eine allgemeine Verhaltenseigenschaft von *Apis mellifica* zu sein. Über die physiologischen Grundlagen dieses Verhaltens und über seine biologische Bedeutung sind aber noch viele Fragen offen. Deshalb wurden in den Jahren 1968 und 1970 im Gebiet von Lunz a. See (Österreich) eine Reihe von Freilandversuchen unternommen, um Aufschluß über einige Teilprobleme zu erhalten.

Untersucht wurden folgende Fragen :

1. Wie finden die Drohnen den Sammelplatz ?
2. Wie groß ist die Entfernung der Paarungsstelle vom Standplatz der Königinnen und der Drohnen ? Falls darüber Daten zu gewinnen sind, läßt sich die Paarungsdistanz (= Entfernung zwischen Standort der Königinnen und Standort der Drohnen) bestimmen.
3. Erfolgen die Paarungen bevorzugt auf Sammelplätzen ?
4. Bilden Bergrücken eine Paarungsbarriere ?

Die Fragen 2-4 sind von erheblicher Bedeutung für die Technik der Paarungskontrolle bei der natürlichen Besamung der Königinnen. Da alle bisherigen Maßnahmen auf diesem Gebiet ohne ausreichende Kenntnis aller Phasen des Paarungsverlaufs vorgenommen wurden, erschien die Bearbeitung gerade dieser Teilfragen vordringlich.

Die *Methodik* war dieselbe wie bei den Versuchen von 1965-1967 : Markierung möglichst vieler Drohnen in den Völkern eines geschlossenen Gebietes mit Farben, die für jeden Standplatz spezifisch waren. 1970 wurden genetisch markierte Drohnen verwendet (*Cordovan*, *Ligustica*, Golddrohnen). Fang einer möglichst großen Drohnenzahl, Nachmarkierung mit einer für den Sammelplatz spezifischen Farbe.

Über die Methodik zu den Versuchen über die Paarungsdistanz im Sommer 1970 wird im Zusammenhang berichtet.

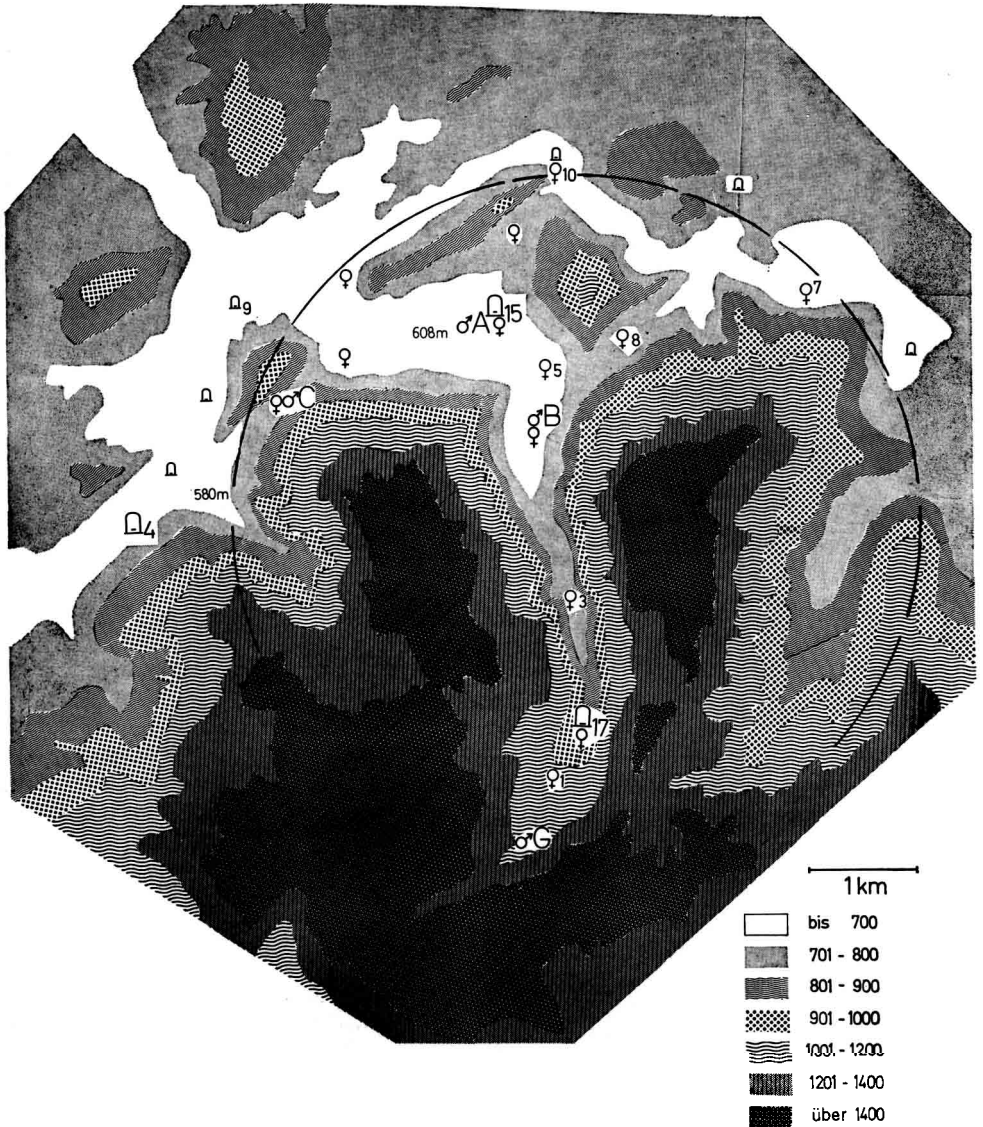


ABB. 1. — Karte des Versuchsgebietes mit Höhengliederung.

Grosser Kreis : Grenze des kontrollierten Gebietes.
 ♂ A, ♂ B, ♂ C, ♂ D, ♂ G, kontrollierte Drohnensammelplätze.
 Bienenkorb gross, mit Ziffer 4, 15, 17 : Standorte von genetisch markierten Drohnen.
 Bienenkorb klein : Unkontrollierte Bienenstände der Umgebung.
 ♀ Standorte von genetisch markierten Jungköniginnen.

FIG. 1. — Carte du territoire ayant servi aux expériences avec indication des courbes de niveau.

Grand cercle : limites du territoire contrôlé.
 ♂ A, ♂ B, ♂ C, ♂ D, places de rassemblement contrôlées de mâles.
 Grosse ruche avec les chiffres 4, 15, 17 : ruchers des mâles marqués génétiquement.
 Petite ruche : ruchers des environs, non contrôlés.
 ♀ : ruchers des reines marquées génétiquement.

I. — WIE FINDEN DIE DROHNEN ZUM SAMMELPLATZ?

Einzelne Sammelplätze werden von Drohnen eines bestimmten Standortes trotz einer Entfernung von mehreren Kilometern bevorzugt aufgesucht. Auf Sammelplatz « B » (Abb. 1) z. B. stammten in allen Jahren (einschl. 1970) rd. 60 % der gefangenen Drohnen vom 4 km entfernten Stand 17 (Tab. 2), obwohl auf anderen Ständen Drohnen in nur 1 km Entfernung vorhanden waren. Es wurde daraus der Schluß gezogen, daß die Drohnen auf Grund eines bestimmten Orientierungsvorganges mit Hilfe von Geländemarken am Horizont zu diesen Plätzen gelangen. Der Vergleich von Horizontogrammen mit der relativen Zahl von Drohnen eines bestimmten Standes am Sammelplatz stimmte gut mit dieser Annahme überein.

Eine weitere Stütze für die Annahme eines gezielten Anfluges zu den Sammelplätzen (statt eines ungerichteten Suchens und zufälligen Findens) war darin zu erblicken, daß ortsunkundige Drohnen Sammelplätze in 1,0-2,2 km Entfernung am 1. Flutag in derselben Frequenz aufsuchten wie die eingeflogenen Ständdrohnen (F. und H. RUTTNER 1968). Gegen diese Inter-

TAB. 1. — Fang von Neulingen (Gruppe 1.) und von ortskundigen Drohnen (Gruppe 2.) auf den Sammelplätzen A, B, und C (1968).

Die Zahlen wurden entsprechend der Gesamtzahl der markierten Drohnen in den vorhandenen Völkern korrigiert. Zahlen in Klammern (Platz C) : Versuch von 1967.

TABL. 1. — Captures de nouveaux mâles (groupe 1) et de mâles connaissant les lieux (groupe 2) aux places de rassemblement A, B et C (1968).

Les nombres ont été corrigés proportionnellement au nombre total des mâles marqués dans les colonies présentes. Nombres entre parenthèses (Place C) : expérience de 1967.

Sammelplatz Place de rassemblement	A		B		C	
	1	2	1	2	1	2
Gruppe Groupe						
29/7.	130	100	—	—	1	—
30/7.	411	201	—	—	25	8
31/7.	56	27	228	203	6	7
1/8.	190	113	151	132	—	—
2/8.	72	19	85	94	—	—
zus. Total	859	460	464	429	32 (22)	8 (19)
korrigiert - corrigé	756	460	408	429	28	8
Gefangene Drohnen insgesamt Total mâles capturés	7508		4403		1109	

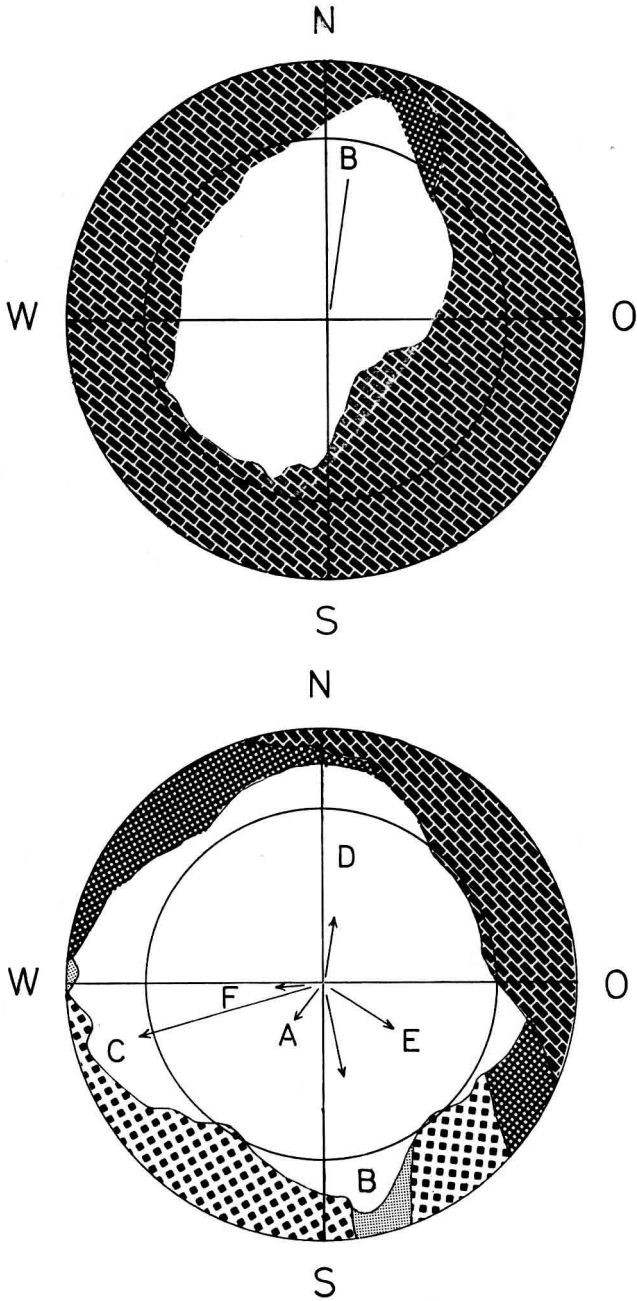


ABB. 2. — Horizontogramm von Standort 17 (oben)
und Standort 15 (unten).

Muster der Silhouette: Zunehmende Helligkeit mit zunehmender Entfernung. In Richtung zu Sammelplatz B von Standort 17 aus sehr grosser Reizkontrast, von Standort 15 aus nur geringer (aus F. u. H. RUTTNER, 1966).

FIG. 2. — Horizontogramme du rucher 17 (en haut)
et du rucher 15 (en bas).

Type de la silhouette: clarté croissante lorsque la distance augmente. En direction de la place de rassemblement B depuis le rucher 17, très grand contraste. Contraste moins grand à partir du rucher 15 (D'après F. u. H. RUTTNER, 1966).

pretierung der Resultate könnte aber eingewendet werden, daß die neu hinzugebrachten Drohnenvölker in nur 20 m Entfernung vom ortsfesten Bienenstand aufgestellt worden waren. Es wäre also denkbar, daß die ortsansässigen Drohnen die Neulinge auf ihrer « Flugstraße » zum Sammelplatz hingelotst hätten.

Aus diesem Grunde wurde derselbe Versuch im Sommer 1968 wiederholt. Diesmal wurden aber die Neulinge in 200 m Entfernung von den eingeflogenen Völkern aufgestellt. An eingeflogenen Drohnen wurden in 6 Völkern 5 900 markiert, an Neulingen 6 700 in 4 Völkern. Die Neulinge wurden am 29. 7. aufgestellt, gefangen wurde an 3-5 aufeinanderfolgenden Tagen (29.7.-2.8.).

Wie Tab. 1 zeigt, ist das Ergebnis im Jahre 1968 trotz veränderter Aufstellung genau dasselbe wie im Jahre vorher : Die Neulinge finden von Anfang an in ebenso großer (oder größerer) Zahl zum Sammelplatz wie die eingeflogenen Drohnen. Dies ist eine gewichtige Stütze für die Annahme, daß es sich nicht um einen Such- und Lernvorgang handelt, sondern daß beide Gruppen denselben angeborenen Orientierungsmechanismus benutzen, der sie in Richtung der Sammelplätze leitet. Im ersten Falle wäre zu erwarten gewesen, daß die Zahl der Neulinge anfangs gering ist und von Tag zu Tag steigt. Aber nichts von dem ist festzustellen.

Wie schon früher (1966) gezeigt werden konnte, spielt für die Orientierung der Drohnen die Horizontsilhouette eine wichtige Rolle. Eine besonders attraktive Wirkung haben Einsenkungen zwischen Erhebungen, wobei es nach allen vorliegenden Befunden vor allem auf den *Reizkontrast* ankommt. So ist es zu erklären, daß von den Drohnen regelmäßig die Richtung talauswärts gegenüber der Richtung taleinwärts bevorzugt wird. Zur Verdeutlichung werden die Horizontogramme für 2 Bienenstände einander gegenübergestellt, die im selben Tal, aber in verschiedener Richtung von Sammelplatz B liegen. Drohnen-Standplatz 17 liegt vom Sammelplatz aus rd. 4 km in Richtung

TAB. 2. — *Drohnen-Häufigkeit auf Sammelplatz B*
 TAB. 2. — *Fréquence des mâles dans la place de rassemblement B*

	Entfernung v. Sammelplatz Distance de la place de rassemblement	Anteil der Drohnen vom Standplatz 17 Mâles du rucher 17 %	Anteil der Drohnen vom Standplatz 15 Mâles du rucher 15 %	Gesamtzahl gefangene Drohnen Total mâles capturés
		3 900 m	1 100 m	
1966		62,5	27,7	112
1967		50,5	41,2	2 637
1968		62,1	28,0	1 916
1970		60,9	27,7	1 741
		57,3	31,2	6 406

taleinwärts, Drohnen-Standplatz 15 etwa 1 km in Richtung talauswärts von Sammelplatz B (Tab. 2, Abb. 2).

Die Ergebnisse sind also Jahr für Jahr reproduzierbar und jedesmal waren von dem taleinwärts gelegenen Standplatz trotz der mehr als 3-fachen Entfernung wesentlich mehr Drohnen anzutreffen als von dem talauswärts gelegenen (Abb. 4, S. 227).

Die Flugstrecken sind aber keinesfalls immer so geradlinig wie in dem soeben geschilderten Fall. Es werden sowohl Höhen wie Täler überflogen, vorausgesetzt daß entsprechende Leitsilhouetten vorhanden sind. Fehlen diese, wie in dem 1966 auf Abb. 7 dargestellten Beispiel, dann wird diese Flugrichtung gemieden. Übereinstimmend mit den Ergebnissen aus früheren Jahren, wurden weder 1968 noch 1970 auf Sammelplatz C Drohnen von dem nur 1,5 km hinter einem unstrukturierten Berggrücken entfernten Stand 9 (vgl. Abb. 1) gefangen, während aus anderen Flugrichtungen an diesem Platz 5424 Drohnen gefangen und markiert wurden. Hingegen werden jedoch — allerdings in geringer Häufigkeit — Bergsättel überflogen, selbst wenn sie relativ hoch liegen.

Drohnen verschiedener Rasse orientieren sich zu den Sammelplätzen in identischer Weise. Schon 1966 waren mit dem Gen « *cordovan* » (cd) markierte Drohnen verwendet und auf Sammelplatz C in einer auf Grund der Distanz zu erwartenden Häufigkeit gefangen worden. Unsere cd-Linie stammt von einer Königin des *Carnica*-Stammes Sklenar ab (dieselbe Mutante ist aber auch schon in anderen Rassen aufgetreten). Die Drohnen, die vor 1970 auf den Sammelplätzen gefangen worden waren, stammten z. T. von Institutsvölkern (Rasse *Carnica*), z. T. von Völkern umliegender Imker (überwiegend Bastarde *Carnica* x *Mellifica*). 1970 wurden erstmals Drohnen einer weiteren Rasse zum Einsatz gebracht: Der Italienischen Rasse, *Apis mellifica ligustica*. Die ebenfalls verwendeten Golddrohnen werden hier den Italienerbienen gleichgesetzt. Nach Goetze (1964) sind die Goldbienen (*Aurea*) durch Selektion aus der Italienerbiene entstanden, möglicherweise unter leichter Einkreuzung der Cyprischen Rasse.

Die *Ligustica*-Völker wurden auf Standplatz 17 aufgestellt. Auf den benachbarten Sammelplätzen G und B wurden *Ligustica*-Drohnen in großer Zahl gefangen. Ihre Häufigkeit (z. B. auf Sammelplatz B) war identisch mit der Häufigkeit der *Carnica*-Drohnen in den vorhergehenden Jahren (Tab. 2). Daraus folgt, daß sich zumindest die Rasse *Ligustica* genauso verhält wie die Rasse *Carnica* und deren Bastarde. Drohnen anderer Rasse wurden auch schon auf Sammelplätzen gefangen (*Apis mellifica mellifica* in Dänemark; *Apis mellifica intermissa* in Tunesien), aber bisher noch nicht zusammen mit Drohnen anderer Rasse. Versuche mit Drohnen von *Apis cerana* sind geplant.

II. — PAARUNGSDISTANZ

2. 1. — Die mittlere Entfernung der Paarungsstelle vom Standort der Königin

Die Paarungen können nur in Ausnahmefällen unmittelbar beobachtet werden. Seit Entdeckung der Drohnensammelplätze ist es aber möglich, eine recht genaue Kenntnis der Zusammensetzung der Drohnenpopulationen eines bestimmten Gebietes zu erlangen. Durch Vergleich von Populationen genetisch markierter Drohnen mit den Nachkommen genetisch markierter Königinnen kann man auf den Paarungsort schliessen. Mit diesem Ziele wurde im Juli 1970 folgende experimentelle Anordnung getroffen : Das Seetal bei Lunz a. See (Niederösterreich) wurde zur Gänze von Bienen geräumt (Länge 8 km, Breite im unteren Teil 2 km). Das Tal ist von Bergzügen flankiert, die die Talsohle im flacheren, westlichen Teil um 180-350 m, im südöstlich gelegenen Talschluß um 900-1 300 m überragen. Der Talausgang gegen Westen ist ein sehr enger Durchlaß (Abb. 1; F. u. H. RUTTNER 1966, Abb. 5).

An 2 Stellen in diesem Tal und an einer Stelle jenseits eines Sattels wurden Gruppen von je 4-6 Völkern mit genetisch markierten Drohnen aufgestellt :

1. *Cordovan*, ein recessives Gen, das zu brauner Körperfarbe führt, Platz 15, Abb. 1).

2. *Ligustica* (Herkunft Piana, Bologna) mit 2 gelben Ringen, dominant (Platz 17).

3. *Aurea* (dankenswerterweise zur Verfügung gestellt von Prof. H. Laidlaw, Davis) mit 3-4 gelben Ringen, dominant (Platz 4).

TAB. 3. — Drohnerfänge auf 4 Sammelplätzen im Juli 1970
 ○ vergebliche Fangaktion; ∅ keine Fangaktion auf diesem Platz

TAB. 3. — Capture de mâles sur 4 places de rassemblement en juillet 1970
 ○ : pas de capture réussie; ∅ : pas de captures essayées

Tag Jour	max. Temp. Température maximum	Bewölk. Nébulosité	Wind Vent	Fangresultate auf Sammelplatz Captures effectuées et place de rassemblement				Anmerkungen Observations
				A	B	C	G	
20/7.	24,0	5	2	697	28	65	∅	Wolken ü.d. Bergen. Kein Drohnenzug auf St. 17 föhning. Nuages en haut des monta- gnes. Pas de vols de mâles au rucher 17. Föhn.
21/7.	21,5	3	3	62	375	○	∅	
22/7.	25,8	0	0-1	649	827	1 475	∅	
23/7.	30,2	0-1	0	1 298	86	2 407	385	
24/7.	30,2	0-2	0-1	205	800	11	157	
				2 911	2 116	3 958	542	zus. Total 9 527

An 13 Stellen in diesem Tal und in einem Nachbartal — jenseits eines 180 m hohen Sattels — wurden 250 *Cordovan*-Königinnen (cd) in EWK (*) aufgestellt. 4 Aufstellungsplätze befanden sich in unmittelbarer Nähe von schon seit Jahren bekannten Drohnen-Sammelplätzen, deren Drohnenbesuch herkunftsmäßig in früheren Jahren an mehr als 100 000 markierten Drohnen aus der Umgebung analysiert worden war. Auch während der Paarungstage der cd-Königinnen wurde die Zusammensetzung der Drohnen-Population auf diesen Plätzen durch Fänge bestimmt (Tab. 3 u. 7).

Die Königinnen waren zwischen 12.-15. Juli geschlüpft und in der üblichen Weise in Begattungsvölkchen (meist in EWK) untergebracht worden. Am 20.7. besserte sich das bisher regnerische Wetter, so daß mit Drohnenfängen begonnen werden konnte und wahrscheinlich auch schon die ersten Ausflüge der Königinnen stattfanden. In höheren Lagen war es aber noch wolkig und windig. Das schöne Wetter hielt bis zum 24.7. an, mit idealen Paarungsverhältnissen am 22., 23. und 24.7. Der Witterungsablauf war für den Versuch also ausgesprochen günstig. Die begatteten Königinnen haben darum auch sehr rasch und gleichmäßig mit der Eiablage begonnen.

Bei 190 der 250 zur Paarung aufgestellten Königinnen konnte die Nachkommenschaft ausgewertet werden. Sobald die Brut in den Kästchen schlupf-reif war, wurden sämtliche Bienen abgekehrt und die bienenfreien Kästchen mit der Brut in einen Klimaraum bei 34° und 60 % rel. Feuchte gestellt. Die zuerst schlüpfenden Bienen fanden auf den Waben genug Honig, um sich bis zur Entnahme der Proben zu ernähren. Um eine rasche und einwandfreie Analyse der Färbungsmuster zu gewährleisten, wurde wie folgt vorgegangen :

Die Bienen wurden lebend in eine handwarme Zuckerlösung 1 : 1 geworfen. Das hatte zur Folge, daß die Tiere die Honigblase reflektorisch maximal füllten, so daß das Abdomen gedehnt wurde und alle Sklerite fast zur Gänze gut sichtbar waren. Nach wenigen Minuten wurden die Bienen in Pampell-Gemisch (Acid. acet. conc. 10, Formol 20, Alk. 95 % 50, Aqua 100) getötet und fixiert. Ausgezählt wurden 300-400 Nachkommen jeder Königin (bei einigen Proben wurde diese Zahl jedoch nicht erreicht).

Bei der Auszählung waren bei den Arbeiterinnen 4 Phaentypen festzustellen :

1. *Cordovan*-Bienen (Töchter von cd-Drohnen).
2. Italiener Bienen mit 1-2 gelben Ringen (Töchter von *Ligustica*-Drohnen)
3. Italiener Bienen mit $2 \frac{1}{2}$ — 3 gelben Ringen (Töchter von *Aurea*-Drohnen).

(*) Einwabenkästchen.

4. Dunkle Bienen (Töchter von dunklen Drohnen unbekannter Herkunft). « Unbekannt » war die Herkunft allerdings nur insofern, als ihr Herkunftsstand nicht eindeutig lokalisiert werden kann. Dagegen war bekannt, daß sie nicht aus dem kontrollierten Gebiet mit den markierten Drohnen kommen konnten. Im Kernbereich des kontrollierten Gebietes fanden sich bei den Fängen auf den Sammelplätzen nur 10 % dunkle, von außen zugeflogene Drohnen.

Bei einigen Proben wurden cd-Bienen in sehr geringer Häufigkeit (1-2 %) gefunden. Diese Tiere wurden als parthogenetisch entstanden gewertet. Bei einem höheren Prozentsatz von cd-Tieren wurde jedoch eine biparentale Entstehung angenommen. Von den erwähnten Fällen abgesehen, lagen die niedrigsten Prozentsätze an cd-Bienen fast durchweg bei 10-15. Das stimmt gut mit der Annahme der Paarung mit einem einzigen cd-Drohn bei einer Gesamtzahl von 8-10 Drohnen (TABER 1954, WOYKE 1955, TRYASKO 1956) überein.

Nur bei einem kleinen Teil der Königinnen bestand die Nachkommenschaft nur aus einem einzigen Typ. Bei den meisten waren 2, 3 oder 4 Phaentypen vertreten.

Aus der Verteilung der Häufigkeiten der Phaentypen in der Nachkommenschaft der Königinnen und bei den Drohnen des Gebietes wurde versucht, den Ort der Paarung jeder einzelnen Königin zu bestimmen.

Methodisch am einwandfreiesten war dies bei den Drohnen-Sammelplätzen möglich. Da zur Versuchszeit auf den 4 kontrollierten Sammelplätzen 9307 Drohnen gefangen wurden (Tab. 3), war die Zusammensetzung der dort vorhandenen Drohnen-Population mit genügender Sicherheit bekannt. Durch Vergleiche mit den Häufigkeiten der Phaentypen in der Nachkommenschaft der begatteten cd-Königinnen wurde mittels des Chi²-Testes der Grad der Wahrscheinlichkeit berechnet, mit der eine bestimmte Königin auf einem der kontrollierten Sammelplätze begattet worden war.

War diese Wahrscheinlichkeit kleiner als 95 % (die Wahrscheinlichkeit einer Paarung am Sammelplatz also statistisch nicht signifikant), dann wurde wie folgt vorgegangen :

Basierend auf der Erfahrung, daß sich nur ein sehr kleiner Prozentsatz der Drohnen weiter als 5 km vom Standort entfernt, wurde angenommen, daß die Häufigkeit der Drohnen auf ihrem Standplatz 1,00 und in 5 km Entfernung 0,0 ist (die Standorte der Drohnen waren weiter als 5 km von einander entfernt). Für diese Strecke wurde eine lineare Abnahme der Drohnen angenommen. Wurden in einer Probe 2 oder mehr Phaentypen gefunden — wie dies meist der Fall war — so wurde als Paarungsort der Schnittpunkt der diesen Häufigkeiten entsprechenden Entfernungen vom Standort der Drohnen angenommen.

Gegen diese Methode läßt sich allerdings einwenden, daß man nach den bisherigen Fangergebnissen nicht mit einer regelmäßigen, linearen Abnahme der Drohnenzahl mit der Entfernung rechnen kann (F. und H. RUTTNER 1966). Im gebirgigen Gelände hängt es sehr von der Geländeformation ab, welche Flugrichtung bevorzugt und welche gemieden wird. Da das Versuchsgelände seit Jahren kontrolliert wird, war es möglich, für einige Flugrichtungen die erforderlichen Korrekturen anzubringen. Da aber nur für einige Punkte Fangresultate vorliegen, sind die Werte für die übrigen Flugrichtungen keine realen Entfernungsangaben in Metern, sondern konstruierte Einheiten, die man als « Drohnenmeter » bezeichnen könnte.

Man könnte dieses Streckenmaß definieren als ein Drohnen-Verhältnis, wie es erfahrungsgemäß bei freier Flugstraße in derselben realen Entfernung vom Standort der Königin (in Metern) zu erwarten wäre. Oder anders ausgedrückt : Es bringt die Wahrscheinlichkeit zum Ausdruck, mit der an einer Stelle die Paarung mit bestimmten Drohnen erfolgt.

Bei der Berechnung ist zu berücksichtigen, daß die Häufigkeiten der Phaenotypen in der Nachkommenschaft der Königinnen nicht kontinuierlich variieren, da diese sich ja nicht mit einer unendlichen Zahl von Drohnen paaren, sondern im Durchschnitt nur mit etwa 8-10. Die kleinste zu erwartende Häufigkeit für einen bestimmten Phaenotyp wird deshalb selten kleiner sein als 0,10-0,15, und es ist eine diskontinuierliche Verteilung der Häufigkeit in der Nachkommenschaft zu erwarten. Die gefundenen Werte stimmen damit sehr gut überein.

Für eine geringe Häufigkeit eines Phaenotyps in der Drohnen-Population besteht deshalb keine große Wahrscheinlichkeit, daß er in der Nachkommenschaft einer dort begatteten Königin vertreten sein wird. Selbst bei einer Häufigkeit von 10 % wird er nur bei etwa der Hälfte der Königinnen auftreten. Beträgt die Häufigkeit hingegen 25 %, so ist er in der Nachkommenschaft von 95 % der Königinnen zu erwarten.

An einem Beispiel sei die Anwendung dieser Methode erläutert : Auf Drohnen-Sammelplatz B wurden 50 cd-Königinnen aufgestellt; 44 von ihnen gingen in Eilage. Zur selben Zeit wurden dort 1 741 Drohnen mit folgender Verteilung der Phaenotypen gefangen :

cd	<i>Ligust.</i>	<i>Aurea</i>	Dunkel
28	61	1	10

9 Königinnen (20 %) hatten rein dunkle Nachkommen; sie waren mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit nicht auf diesem Platz, sondern weiter entfernt von ihm — in einer ganz bestimmten Richtung außerhalb des Flugbereichs aller markierten Drohnen — begattet worden. Aber

nur eine einzige Königin war am Aufstellungsort selbst begattet worden (sie hatte dieselbe Phaentypenverteilung in ihrer Nachkommenschaft wie die Drohnen am benachbarten Sammelplatz). Von 9 weiteren Königinnen muß man aus der Zusammensetzung der Nachkommenschaft schließen, daß sie auf anderen bekannten Drohnen-Sammelplätzen begattet worden waren (insgesamt also 10 = 22,7 %). Einer dieser Sammelplätze liegt in 5 km Entfernung. Eine Königin hatte zu 100 % Nachkommen von *Ligustica*-Drohnen, welche in 4 km Entfernung aufgestellt waren. Der Paarungsort, bzw. die Mindestflugdistanz dieser 20 Königinnen (45 % der Gesamtzahl) konnte also mit ziemlicher Sicherheit bestimmt werden. Bei den übrigen 24 Königinnen wurde der Paarungsort nach der oben beschriebenen Methode aus den Häufigkeiten der Drohnen-Typen nach « Drohnenmetern » bestimmt. Hatte eine Königin von Standort B in den Nachkommen z. B. 10 % cd, 10 % *Ligustica* und 80 % dunkle Bienen, so ergibt der Vergleich mit der Drohnenpopulation desselben Platzes (vgl. Tabelle 7 auf S. 226), dass der Paarungsort weiter entfernt von Platz 15 (cd) und von Platz 17 (*Lig.*), aber näher an der Grenze des kontrollierten Gebietes (also näher den dunklen Drohnen) liegen muss. Die Werte für die Entfernung des Paarungsortes vom Standort der Königinnen (= Flugweite der Königinnen) wurden also teils in konstanten Einheiten (m) gewonnen — bei Paarungen an Sammelplätzen oder am Aufstellungsort der Drohnen —, teils in variablen. Die Werte im Gesamtergebnis dürften von der realen Zahl (in m) nicht sehr weit abweichen.

Die Berechnung der Flugweite der Königinnen ist nur sinnvoll im inneren Bereich des kontrollierten Gebietes, also bei den Plätzen G (1), 17, 3, B, 5

TAB. 4. — Häufigkeit der 4 Phaentypen unter der Nachkommenschaft von 97 Königinnen von 6 Standorten im zentralen Bereich des Versuchsgebietes.

TABL. 4. — Fréquence des 4 phénotypes dans la descendance de 97 reines de 6 ruchers dans la partie centrale du territoire expérimental.

Platz Place	Zahl der Königinnen Nombre de reines	Anteil i. d. Nachkommenschaft (%) Proportion dans la descendance (%)				Zahl d. Königinnen mit ausschliesslich dunklen Nachkommen Nombre des reines dont la descendance est exclusivement foncée
		Cordovan	Ligustica	Gold	Dunkel	
G (1)	5	7,6	70,5	3,6	18,3	—
17	8	2,2	81,6	4,4	11,8	—
3	10	10,0	48,8	3,9	37,3	—
B	44	9,2	22,7	2,5	65,6	9
5	8	11,5	29,0	0,6	58,9	—
15	22	8,8	11,7	6,3	73,2	1

und 15, denn weiter in der Peripherie ist naturgemäß der Anteil an Drohnen unbekannter Herkunft so groß, daß eine präzise Aussage nicht mehr möglich ist.

Schematisch ist die Verteilung in Tabelle 4 und Abb. 3 dargestellt.

Weniger als 10 % der Königinnen hatten sich in unmittelbarer Nähe des Aufstellungplatzes gepaart. Etwa eben so viele waren über 4 500 m weit geflogen; bei 90 % war die Paarung in größerer Entfernung als 1 000 m erfolgt.

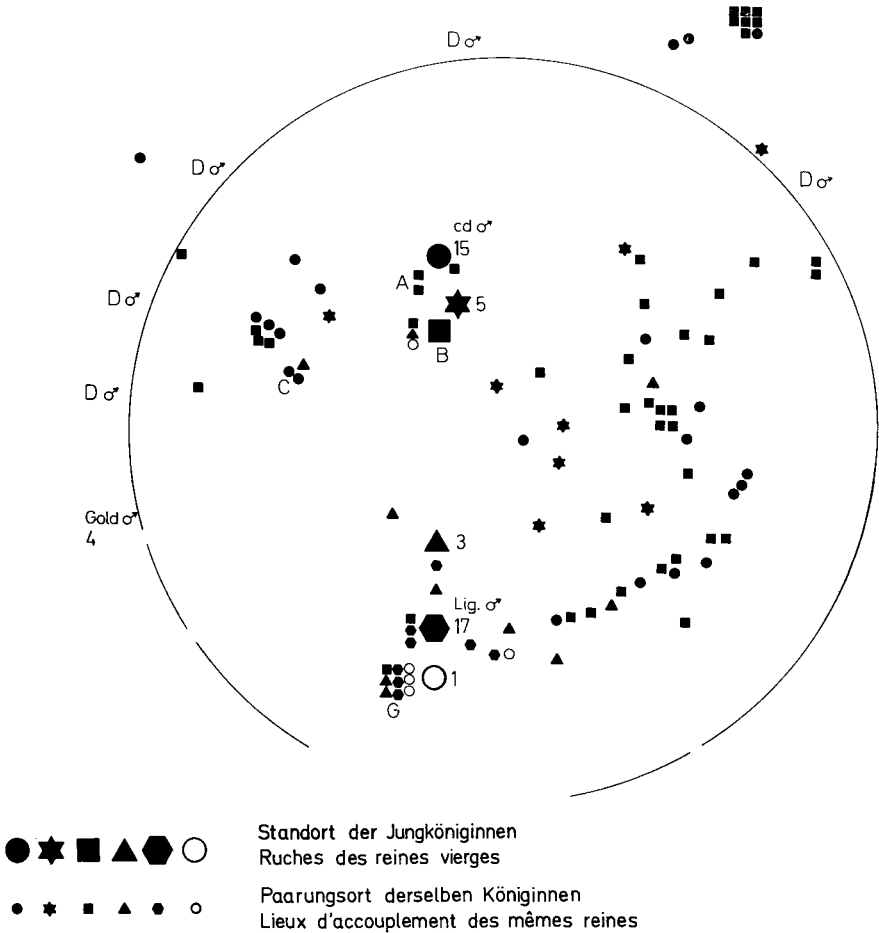


ABB. 3. — Verteilung der ermittelten Paarungsorte im Gelände (schematisch).
 Grosser Kreis : Grenze des kontrollierten Gebietes.
 D ♂ : Unkontrollierte dunkle Drohnen.
 Gold ♂, cd ♂, Lig. ♂ : Standort genetisch markierter Drohnen
 1, 17, 3, B, 5, 15 : Standorte von cd-Königinnen.
 A, B, C, G : Kontrollierte Drohnensammelplätze.

FIG. 3 — Répartition schématique sur le terrain des lieux d'accouplement déduits.
 Grand cercle : limites du territoire contrôlé.
 D ♂ : mâles foncés non contrôlés.
 Gold ♂, cd ♂, Lig. ♂ : ruchers des mâles marqués génétiquement. 1, 17, 3, B, 5, 15 :
 ruchers des reines cd. A, B, C, D : places de rassemblement de mâles contrôlés.

Die mittlere Distanz zum Paarungsort beträgt für diese Königinnen danach 2 700 m (oder, vorsichtig formuliert, « über 2 000 m »).

Schon vor längerer Zeit wurde aus der Dauer der Paarungsflüge der Königinnen geschlossen, daß die Paarungen durchschnittlich in etwa 2 000 m Entfernung stattfinden. Diese beiden mit ganz verschiedenen Methoden und in ganz verschiedenem Gelände gefundenen Werte liegen also recht nahe beisammen.

Abb. 3 zeigt, daß im engen Talschluß (Plätze 1, 2 und 3), der von steilen Bergflanken umgeben ist, die Paarungen viel häufiger am Aufstellungsort oder in seiner Nähe erfolgen. Diese Beobachtung unterstreicht die Bedeutung der Geländeform für die Flugweite von Königinnen und Drohnen.

Der Hochzeitsflug vermindert die Wahrscheinlichkeit der Paarung mit Drohnen aus dem eigenen Volk. Je weiter sich Königinnen und Drohnen von ihrem Standort entfernen, desto größer wird die Häufigkeit von Paarungen nicht verwandter Partner.

TAB. 5. — *Flugweite von 97 Königinnen* (Entfernung in Metern)
 TABL. 5. — *Distance de vol de 97 reines* (distance en mètres)

Entfernung Distance	0	500	1 000	1 500	2 000	2 500	3 000	3 500	4 000	4 500	5 000	über 5 000
Zahl der Königinnen Nombre de reines	7	3	10	6	17	15	9	11	11	5	3	

2.2. — *Die maximale Paarungsdistanz*

Während der Versuche des Sommers 1970 wurde am Talschluß, in 1 100 m Höhe, ein weiterer Drohnen-Sammelplatz (G) gefunden. An 2 Fangtagen wurden dort 542 Drohnen folgender Herkunft gefangen :

Dunkel	Cordovan	Ligustica	<i>Aurea</i>
48 (8,85 %)	2 (0,37 %)	488 (90,04 %)	4 (0,74 %)

Der Hauptanteil der Drohnen stammte von dem in 1 km Entfernung 200 m tiefer gelegenem Platz 17. Die 2 cd-Drohnen waren dem Tal entlang 6 km weit geflogen.

Besonderes Interesse beanspruchen die 4 *Aurea*-Drohnen, die von einem weit entfernten Stand in einem anderen Tal stammen (Abb. 1, Stand 4). Die Identifikation ist zweifelsfrei : Sie waren nach dem Fang markiert worden. 2 der Drohnen wurden einige Tage später in ihren Völkern wiedergefunden.

Es hat sich also keineswegs um « streunende » Drohnen gehandelt, sondern um gut orientierte, die wieder zu ihrem Standplatz zurückgefunden hatten. In direkter Luftlinie war eine Distanz von 5 750 m und ein Höhenunterschied von 1 000 m, mit nachfolgendem Abstieg von 400 m, zurückzulegen. Bei einer mehr der Geländeformation angepaßten Flugstrecke beträgt die Distanz etwa 6 500 m und der Höhenunterschied zum Scheitelpunkt 800-900 m. Die 48 dunklen Drohnen waren mindestens aus derselben Entfernung (6 km) zugeflogen. Denn in geringerer Entfernung gab es zur Versuchszeit keine dunklen Drohnen. Insgesamt stammten also etwa 10 % der Drohnen des Sammelplatzes aus einer Entfernung von mehr als 5,7 km.

Die Überwindung größerer Höhenunterschiede durch die Drohnen war bisher für unmöglich gehalten worden. Es besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß diese Drohnen den Bergstock nicht über-, sondern umflogen hatten. Dazu müßten sie einen 170 m hohen Sattel überfliegen (vorbei an Sammelplatz C), um dann durch das Seetal zu diesem Sammelplatz zu gelangen. Die kürzeste Distanz auf dieser Strecke beträgt 10 300 m. Die Überwindung der einen wie der anderen Strecke bedeutet eine außergewöhnliche Flugleistung.

Oben war gezeigt worden, daß sich Königinnen in mindestens 5 km Entfernung von ihrem Standort gepaart hatten, obwohl auch in nächster Nähe Drohnen vorhanden waren. Rechnet man die in diesen Versuchen für Königinnen und Drohnen gefundenen Extremwerte zusammen, so ergibt sich eine maximale Paarungsdistanz unter normalen Bedingungen von mindestens 12 km.

Die hier geschilderte Methode ist nicht die einzige, um die maximale Paarungsdistanz zu ermitteln. PEER (1956) stellte in einem bienenfreien Gelände cd-Königinnen und-Drohnen in steigender Entfernung voneinander auf. Bei 12 km Distanz war die Zahl gepaarter Königinnen deutlich verringert, der Zeitpunkt verzögert. In 16 km wurden nur noch 3 von 12 Königinnen begattet, und dies erst nach 4 Wochen. In 20 km Entfernung wurde keine einzige Königin begattet. Diese Zahlen zeigen eine sehr gute Übereinstimmung mit den in unserem Experiment gefundenen. Konnte man bei dem Ergebnis von Peer noch einwenden, daß es unter abnormen Bedingungen zustande gekommen sei (da in geringerer Entfernung keine Drohnen vorhanden waren und die Königinnen deshalb in ihrem Paarungstrieb bis zur äußersten Grenze ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit geflogen seien), so ist dieser Einwand bei unseren Versuchen nicht möglich.

WOYKE (1960) stellte fest, daß Königinnen, bei denen in einem Umkreis von 2,5 km keine Völker mit Drohnen aufgestellt waren, zu einem höheren Prozentsatz und besser besamt wurden als Königinnen, die ihre Hochzeitsflüge zur selben Zeit von einem überreichlich mit Drohnen besetzten Bienenstand aus unternahmen. Ihre Paarungsflüge waren kürzer (15-20 Minuten gegen

20-25 Minuten), sie brachten mehr Sperma mit (13,8 mm³ gegen 10,8 mm³) und ihre Spermatheka war nachher besser gefüllt (5,2 Mill. gegen 4,7 Mill. Spermatozoen) als bei den Königinnen vom Bienenstand. Dies ist ebenfalls ein Hinweis darauf, daß die Paarungen nicht in der Nähe des Aufstellungsortes von Königinnen und Drohnen, sondern in größerer Entfernung davon erfolgen.

Allerdings muß berücksichtigt werden, daß sich unter den auf Platz G gefangenen Drohnen nur 6 (= 1,5 %) fanden, die mit Sicherheit von einem bekannten Platz in so großer Entfernung stammten. Die rd. 9 % dunklen Drohnen unbekannter Herkunft konnten entweder aus derselben Richtung wie die *Aurea*-Drohnen oder von einem anderen, ebenfalls mindestens 6 km entfernten Standort stammen. Diese dunklen Drohnen sind in der Mehrzahl nicht durch das Tal, sondern über die Berge gekommen. Denn auf Sammelplatz B, etwa 5 km weiter talauswärts von Sammelplatz G (Abb. 1), wurde etwa derselbe Prozentsatz dunkler Drohnen gefangen. Es ist ausgeschlossen, daß auf diesem Wege eingeflogene Drohnen in derselben Häufigkeit zum Sammelplatz G gelangen. Außerdem wurden hier von den cd-Drohnen des Standes 15 (Entfernung 6 km) nur 2 Stück (= 0,36 %) gefangen. Der Weg über die Berge wurde in diesem Falle gleich häufig gewählt (Gold-Drohnen) wie der Weg durch das Tal, aber talaufwärts (cd-Drohnen). Bei den Königinnen lag der Paarungsort in 3 % weiter als 5 km von ihrem Aufstellungsort entfernt. Die Wahrscheinlichkeit, daß Paarungen aus Entfernungen von über 10 km zustande kommen, beträgt also nur 3 ‰. Da sich aber jede Königin mit etwa 10 Drohnen paart, so besteht für jede Königin, die sich auf dem Hochzeitsflug sehr weit von ihrem Standort entfernt, doch eine reelle Chance, wenigstens mit einem Drohn aus maximaler Distanz zu kopulieren.

Über eine « mittlere » Paarungsdistanz von 5-7 km hingegen sind Paarungen schon sehr häufig. Zur Bestimmung der Häufigkeit solcher Paarungen wurden 5 Standorte ausgewählt, die sich in einer Entfernung von 5-7 km von den *Ligustica*-Drohnen bzw. den Golddrohnen befanden. Von diesen 64 Königinnen hatten sich 22, also ein Drittel, mit mindestens 1 Drohn dieser Herkunft gepaart. Dabei ist zu berücksichtigen, daß nur Drohnen aus einer einzigen Richtung identifiziert werden konnten. Alle anderen Drohnen, die von anderen Ständen aus einer eben so großen oder noch größeren Entfernung kamen, blieben unerkant. Die Sicherheit auch sog. « guter » Belegstellen muß demnach sehr skeptisch beurteilt werden. Es gibt ja nur wenige Landbelegstellen mit einem bienenfreien Umkreis von 5 km. Erfahrungsgemäß befindet sich in dem Gürtel zwischen 5-7 km immer eine größere Völkerzahl. Wie hoch der Anteil der Fehlpaarungen auch bei diesen Belegstellen sein muß, läßt sich abschätzen. Die weiter unten angegebenen Reinpaarungsziffern für einige Standorte sind nach dieser Analyse nicht mehr überraschend.

Die große Flugweite von Drohnen und Königinnen führt zu einer raschen Ausbreitung neu eingeführter Gene. Nach Abschluß der Versuche erhielten

wir Kenntnis, daß auf den Bienenständen rund um den Stand der Golddrohnen 22 Königinnen von diesen Drohnen begattet worden waren, 7 Königinnen (22 %) befanden sich in einer Entfernung von 5-7 km vom Standort der Drohnen. Die importierten Gene hatten sich also schon im 1. Sommer über eine Fläche von 154 km² ausgebreitet! Über ähnliche Erfahrungen berichtete v. BERLEPSCH schon vor 100 Jahren.

III. — ERFOLGEN DIE PAARUNGEN BEVORZUGT AUF DROHNEM-SAMMELPLÄTZEN?

Der biologische Sinn der regelmäßigen Drohnen-Ansammlungen an bestimmten Plätzen besteht am wahrscheinlichsten darin, die Begegnung der Königinnen mit einer großen Zahl Drohnen in kurzer Zeit zu ermöglichen. Da sich jede Königin zur Speicherung eines ausreichenden Samenvorrates mit mehreren Drohnen paaren muß, und da jeder Ausflug für die Königin (und damit für die Existenz des ganzen Volkes) ein nicht unerhebliches Risiko darstellt, muß jede Verhaltensweise, die diesen Vorgang erleichtert und beschleunigt, zu einem deutlichen Selektionsvorteil führen.

Bisher war auf indirektem Wege geschlossen worden, daß die Paarungen meist auf Sammelplätzen stattfinden: Die Zahl der Paarungen pro Königin sind nicht zufällig verteilt, sondern zeigen eine Art Alles — oder Nichts — Prinzip: Die Königin kehrt von einem Ausflug entweder ohne Paarung zurück, oder sie hat sich mit mehreren Drohnen gepaart. Diese Beobachtung ist am zwanglosesten so zu deuten, daß die Königin auf ihrem Flug in dem einen Fall keinen Sammelplatz erreicht hat, im anderen hingegen auf einem Sammelplatz kurz hintereinander von mehreren Drohnen begattet wurde. Direkte Beobachtungen von Paarungen auf Sammelplätzen fehlen aber noch.

Von den 190 cd-Königinnen unseres Experimentes wurden deshalb 105 auf 4 Sammelplätzen aufgestellt, auf denen zur Paarungszeit regelmäßig oder zeitweise Drohnen gefangen wurden. Wir hielten es für wenig wahrscheinlich, daß sich eine größere Zahl von Paarungen auf diesen Plätzen gänzlich unserer Beobachtung entzieht.

Tatsächlich aber wurden zwar einige kurze Verfolgungen, aber keine einzige einwandfreie Paarung beobachtet. Dieses zunächst überraschende Ergebnis wird besser verständlich, wenn man die mittlere Paarungsdistanz berücksichtigt: Gerade die Aufstellung der Königinnen am Sammelplatz selbst hat die Wahrscheinlichkeit der Paarung an diesem selben Platz stark vermindert.

Aus der Nachkommenschaft wurde berechnet, daß sich 18 der 97 Königinnen des zentralen Bereichs auf einem der 4 kontrollierten Sammelplätze gepaart haben (18,6 %). Nun sind uns im engeren Flugbereich dieser König-

innen noch 4 weitere Sammelpätze bekannt, die aber zur Versuchszeit nicht kontrolliert werden konnten; und es ist anzunehmen, daß sich im Gesamtflugbereich dieser Königinnen noch eine größere Anzahl bisher unbekannter Sammelpätze befindet.

Diese Annahme wird durch das Verhältnis der gefangenen zu den vorhandenen Drohnen gestützt : In 5 Völkern waren etwa 8 000 *Ligustica*-Drohnen vorhanden. Bei einer mittleren Lebensdauer von 24 Tagen (DRESCHER 1965) kann die Hälfte dieser Zahl, also 4 000, als Flugdrohnen betrachtet werden. Am besten Fangtag wurden an 3 Sammelpätzen 880 *Ligustica*-Drohnen (= 22 % der Flugdrohnen) erstmals gefangen. Auf Sammelpatz B wurden an 3 Tagen 890 Erstfänge von *Ligustica*-Drohnen (= 22,2 %) registriert. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die Drohnen auch noch andere Sammelpätze als die kontrollierten besuchen. Der Anteil der Drohnen bekannter Herkunft auf den kontrollierten Plätzen ist etwa gleich groß wie der der dort begatteten Königinnen (18,8 %).

Es konnte demnach in diesem Versuch zwar kein schlüssiger Beweis für die Paarung auf Sammelpätzen gewonnen werden, die Ergebnisse sprechen aber auch nicht gegen diese Annahme.

Die erfolgreichen Paarungsflüge dauern im Mittel 15-20 Minuten (ALBER, JORDAN und RUTTNER 1955, WOYKE 1960, SOCZEK 1958), die Königinnen entfernen sich im Durchschnitt über 2 km von ihrem Standort und paaren sich auf einem Flug mit etwa 6-8 Drohnen. In Anbetracht der Kürze der zur Verfügung stehenden Zeit ist es also wenig wahrscheinlich, daß die Paarungen an verschiedenen Plätzen stattfinden. Aber etwa die Hälfte der Königinnen macht 2 oder mehr erfolgreiche Paarungsflüge, und es wäre denkbar, daß sie dabei in verschiedenen Richtungen ausfliegen. Zwar nicht in allen, aber doch in einigen Fällen müßte es mit der hier benützten Methode möglich sein, Paarungen an verschiedenen, weit voneinander entfernten Plätzen nachzuweisen. Und zwar dann, wenn sich die Kreise der gefundenen Häufigkeiten um einen Standort weder schneiden, noch berühren. Königin 6/3 z. B. hat sich nach dem Anteil von Dunkel und von *Aurea* mit hoher Sicherheit am Sammelpatz C gepaart, aber der Anteil von cd-Nachkommen ist zu hoch. Nun mußte diese Königin aber auf der Flugstrecke zum Sammelpatz C den Sammelpatz A mit überwiegend cd-Drohnen passieren, so daß in diesem Falle vielleicht sogar auf demselben Flug Paarungen auf 2 verschiedenen Plätzen erfolgt sein können. Noch 3 weitere Fälle sind ähnlich gelagert, so daß man offenbar damit rechnen muß, daß Königinnen auf ihren Ausflügen ebenso wie Drohnen (F. und H. RUTTNER 1968) verschiedene Plätze aufsuchen.

IV. — BILDEN BERGRÜCKEN EINE PAARUNGSBARRIERE?

Diese Frage ist bei der Einrichtung von Belegstationen von entscheidender Bedeutung, denn auch im Mittelgebirge haben wir bisher sogar nur mäßig hohe Bergrücken als wirksamen Schutz betrachtet. Es wurden deshalb in diesem Versuch an der Begrenzung des kontrollierten Tales an 2 Stellen sowohl auf der Höhe eines Sattels (170 m über der Talsohle) wie jenseits im Tal Gruppen von cd-Königinnen aufgestellt. Die beiden letzteren Plätze lagen in der Luftlinie 2,2, bzw. 3,2 km vom Standplatz der cd-Drohnen entfernt und beide in 7 km Entfernung von den *Ligustica*-Drohnen; in ihrer unmittelbaren Nähe befanden sich fremde Bienenstände mit vielen dunklen Drohnen. Von den 16 Königinnen des Platzes 7 (3,2 km von den cd-Drohnen und 7 km von *Ligustina*-Drohnen entfernt) hatten sich 6 auch mit cd-Drohnen und 1 auch mit *Ligustica*-Drohnen gepaart. Ein ganz ähnliches Bild bot der zweite Platz Nr. 10 (von 13 Königinnen hatten 6 auch cd-Nachkommen und 2 *Ligustica*-Nachkommen). Der Anteil der markierten Nachkommen ging in keinem Fall über 25 % (d.h. also höchstens 2 Drohnen pro Königin) hinaus. Die Sache sieht so aus, als wären diese Königinnen oben auf dem Sattel zum kontrollierten Tal begattet worden, nicht aber in dieses hineingeflogen. Bei der Annahme von 8 Drohnen pro Königin betrug die Häufigkeit der *Ligustica*-Drohnen bei Platz 7 (16 Königinnen) 0,8 %, bei Platz 10 (13 Königinnen) etwa 3 %.

Die Königinnen, die oben am Sattel aufgestellt worden waren, sind aber mit Sicherheit in das kontrollierte Tal hinuntergeflogen und dort begattet worden. Von den 8 Königinnen des Platzes 8 hatte Nr. (8/3) 67 %, Nr. (8/5) 48 % und Nr. (8/7) 71 % *Ligustica*-Nachkommen (Entfernung zum *Ligustica*-Standplatz 6 km).

Höhenrücken sind also nur in beschränktem Maße eine Paarungsbarriere. Es ist für mindestens 3 Plätze mit Sicherheit nachgewiesen, daß Königinnen mit Drohnen kopuliert hatten, deren Standort sich jenseits einer Höhe befand.

Was taugen Gebirgsbelegstellen?

Sofern die Königinnen dieses Experiments in der Nähe von Drohnen aufgestellt waren, können diese Plätze als Belegstellen betrachtet werden. Die dort erzielten Ergebnisse sind in Tab. 6 zusammengestellt. Die 3 zuerst angeführten Plätze (G (1), 17, 3) entsprechen in der Züchtungspraxis einer guten Gebirgsbelegstelle mit einem den Zuchttrichtlinien entsprechenden bienenfremen Radius. Die 3 übrigen Plätze (B, 5, 15) sind vergleichbar mit Belegstellen im Mittelgebirge (nächste Bienenstände jenseits eines 170-200 m

TAB. 6. — Paarungsergebnisse von 6 verschiedenen Plätzen (97 Königinnen)
 TABL. 6. — Résultats des accouplements à 6 places différentes (97 Reines)

Stand Nr.	Entfernung zu Eigen-♂♂ Distance entre ♀♀ et ♂♂ de même type	Geringste Entfernung zu Fremd-♂♂ (km) Plus petite distance entre ♀♀ et ♂♂ étrangers (en km)	♀ ges. mises en place	Paarung = Accouplements				Anteil Eigen-♂♂ Proportion des ♂♂ de même type	Fremd-♂♂ aus dems. Tal ♂♂ étrangers de la même vallée	Anmerkungen Observations
				rein purs	fremd étrangers	Zahl Nombre	gemischt = mélangés üb. 60 % Purs à plus de 60 %			
G(1)	0,5 km	5,5	5	0	0	5	4	70,5	7,7 % (1 ♀)	Weiter Talschluß, Überhöhung mind. 300 m Au-delà fin de la vallée, différence de hauteur : minimum 300 m.
17	0	5	8	2	0	6	6	81,6	2,2 % (1 ♀)	Schluchtartiges Tal, Überhöhung mind. 500 m Vallée étroite (gorge). Différence de hauteur : minimum 500 m.
3	1,5	3,4 (5,2)*	10	0	2	8	5	48,8	10,0 % (6 ♀♀)	Talkessel, Überhöhung mind. 60 m Vallée encaissée. Différence de hauteur minimum 60 m.
B	1,1	3,0 (3,9)*	44	0	20	24	1	9,2	22,7 % (24 ♀♀)	Talausgang. 4300 m. dunklen gepaart (7 ausschließlich) Sortie de la vallée 4 300 m. Accouplements avec ♂♂ foncés (7 exclusivement)
5	0,8	2,5 (3,5)*	8	0	0	8	0	11,5	28,9 % (5 ♀♀)	Breites Voralpental Large vallée des Pré-Alpes
15	0	2,1 (2,7)*	22	0	9	13	0	15,9	?	Breites Voralpental Large vallée des Pré-Alpes

*) Zahlen in Klammern : Entfernung zu fremden Völkern im selben Tal.

*) Le nombre entre parenthèses indique la distance aux colonies étrangères de la même vallée.

hohen Bergrückens in 2,1-3,0 km Entfernung, andere Stände im selben Tal 3-4 km entfernt), wie sie z.B. in der BRD häufig zu finden sind.

Das zunächst ins Auge springende Ergebnis : Von 97 Königinnen sind nur 2 rein gepaart! Rein, bzw. ausschließlich mit Drohnen einer bestimmten Herkunft, war auch eine Königin von Stand B gepaart. Aber diese Drohnen stammten nicht vom zunächst gelegenen Stand 15, sondern es waren *Ligustica*-Drohnen von dem 4 km entfernten Stand 17 und damit kaum als « Eigendrohnen » zu bezeichnen.

Die beiden einzigen Reinpaarungen wurden auf Stand 17 (Ellboden) erzielt, der auch sonst die besten Ergebnisse brachte : Keine totalen Fehlpaarungen, alle Mischpaarungen hatten einen Anteil von über 60 % Eigendrohnen, mit einem Gesamtdurchschnitt von 82,8 %. Dieser Platz wird von der Außenstelle Lunz der Bundesanstalt für Bienenkunde Wien seit vielen Jahren als Belegstelle benutzt. Vor einigen Jahren durchgeführte cd-Tests brachten ein ähnliches Ergebnis (H. RUTTNER 1965).

Zu unserer Überraschung war das Ergebnis auf dem in der Nähe von Platz G gelegenen Aufstellungsort I, noch weiter taleinwärts und 200 m höher als Platz 17, deutlich schlechter. Das Tal ist dort wesentlich breiter, mit flacheren Hängen. Wie die Fangresultate zeigen (Tab. 5), erfolgt in diesem Talkessel ein Drohnenuflug von der anderen Seite über die Berge, aus Westen und Osten. Im Sommer 1971 wurde auf dem östlichen Begrenzungskamm, in einer kleinen Mulde in 1 350 m Höhe, ein weiterer Drohnensammelplatz entdeckt. Paarungen an dieser Stelle müssen zu einem größeren Anteil an Fremdpaarungen führer. Der Anteil der Eigendrohnen liegt aber noch immer bei 70 %.

Nur 1,3 km talauswärts (und 100 m tiefer) von Platz 17, auf Platz 3 (Mittersee), wird das Ergebnis entscheidend ungünstiger. 20 % der Königinnen sind zur Gänze fremdgepaart, der Anteil der Eigendrohnen sinkt unter 50 %. Der hohe Prozentsatz von 37,3 dunkler Nachkommen (gegenüber einem Anteil dunkler Drohnen von nur 10 % bei den Fängen auf Sammelplatz B, der 2 km weiter talauswärts liegt) zeigt, daß über einen 3 km entfernten Sattel eine lebhafte Verbindung zu den Drohnen im Nachbartal besteht.

Die 3 Aufstellungsplätze in « Mittelgebirgslage » (Standort B, 5 und 15) zeigen einen so geringen Anteil an Eigendrohnen, daß die Bezeichnung « Belegstelle » durch nichts gerechtfertigt wird.

In einem vergleichbaren Gebiet in den Bayerischen Alpen — das aber wahrscheinlich im ganzen schwächer mit Bienen besetzt ist als unser Versuchsgebiet — führte BÖTTCHER (1969) cordovan-Teste durch. Bei einer Entfernung von 7 km zum nächsten Bienenstand (im selben Tal) stammten 82,1 der Nachkommen von cd-Drohnen. 10 der 24 Königinnen (= 42 %) waren reingepaart. Nach Erhöhung der bienenfreien Distanz auf 10 km und

der Drohnenzahl auf 8 000 (von früher 3 500) wurden 24 von 26 Königinnen (92 %) rein begattet, der Anteil der Fremddrohnen an der gesamten Nachkommenschaft sank auf 1,5 %.

Aus diesen gut übereinstimmenden Ergebnissen geht hervor, daß in geschütztem Gelände (Bergrücken von 500 m Höhe) bei einem bienenfreien Umkreis von 5-7 km die Paarungen zu etwa 70-80 % mit den ortsständigen Drohnen erfolgen. Die Zahl der Reinpaarungen wird aber in der Regel unter 50 % liegen.

Reinpaarungen von annähernd 100 % erreicht man erst bei einer Distanz von 10 km und mehr.

DISKUSSION

Nach den oben genannten Ergebnissen von WOYKE (1960) könnte man zu dem Schluß kommen, daß der Aufstellungsort der Königinnen in bezug auf den Standort der Drohnen bis zu einer Entfernung von 2,5 km ohne Belang sei. Dies gilt jedoch nur quantitativ : Die abseits stehenden Königinnen werden zwar ebenso gut (und genau so schnell) begattet wie am Standort der Drohnen selbst. Denn über der ganzen Landschaft liegt an Flugtagen ein Drohnenschirm, der mehrere Kilometer über das letzte Bienenvolk hinausreicht. Bei der Bienendichte, die in Europa herrscht, gibt es darum nur wenige Flecke, die außerhalb des Flugbereiches bleiben. Dieser Schirm ist nicht homogen, sondern als netzartige Struktur zu denken : Die Knotenpunkte sind die Drohnensammelplätze, die Netzfäden die Flugbahnen der Drohnen von und zu ihren Standorten

Ganz anders verhält es sich in qualitativer Hinsicht : Drohnensammelplätze, die nur 1 000 m voneinander entfernt liegen, können gänzlich verschiedene Drohnenpopulationen haben (Tab. 7). Dasselbe gilt für das Paarungsmuster von Königinnen, die an denselben Plätzen (in demselben Tal) aufgestellt waren. Die Muster der Drohnenpopulationen und der Paarungen der Königinnen desselben Platzes stimmten nie miteinander überein (Tab. 7) : Die Königinnen werden in der Regel nicht auf ihren Standorten begattet, selbst dann nicht, wenn sich dort ein Sammelplatz befindet !

Die Zahlen in Tab. 4 veranschaulichen das sehr deutlich : Standort der *Cordovan*-Drohnen war Platz 15. Trotzdem hatten die Königinnen der Plätze 5, B und 3 einen höheren Anteil cd-Nachkommen (Entfernung 0,8-3,5 km) als die Königinnen von Platz 15 selbst. Der Unterschied in dem Anteil der Nachkommen aller Typen zwischen Platz 5 und 15 war beträchtlich, obwohl die Distanz nur 800 m betrug. Eine Ausnahme bildet Platz 17, gelegen in einem sehr engen Talkessel 5 km entfernt vom nächsten Bienenstand; hier war der Anteil der eigenen Drohnen höher als auf den Nachbarplätzen.

Der Drohnenschirm über einer Gegend gleicht einem Mosaik aus vielen verschiedenartigen Steinchen, die ein sehr buntes, aber konstantes Muster bilden. Diese bildliche Vorstellung konnten wir in unseren Versuchen ganz

TAB. 7. — Vergleich des Anteils der Phänotypen bei den an 4 Plätzen gefangenen Drohnen und in der Nachkommenschaft der an denselben Plätzen aufgestellten Königinnen.
 Zeichen : ♂♂ (total) Zahl der an den Sammelplätzen gefangenen Drohnen.
 ♂♂ % Prozentsatz eines Phänotyps unter den Drohnen.
 ♀♀ Zahl der aufgestellten Königinnen.
 ♀♀-Tö. Anteil des betreffenden Phänotyps in der Nachkommenschaft der Königinnen.

TABL. 7. — Comparaison des proportions des différents phénotypes dans les 4 places de rassemblement de mâles : d'une part chez les ♂♂ capturés, d'autre part dans la descendance des reines installées aux mêmes endroits.
 ♂♂ (total) : Nombre des mâles capturés aux places de rassemblement.
 ♂♂ % : Pourcentage d'un phénotype chez les mâles.
 ♀♀ : Nombre des reines mises en place.
 ♀♀-Tö : Proportion du phénotype visé dans la descendance des reines.

	Zahl der ♂♂ (total) ♀♀ Nombre des		Dunkel ♂♂ % ♀♀-Tö. Foncés		Cordovan ♂♂ % ♀♀-Tö.		Ligustica ♂♂ % ♀♀-Tö.		Aurea ♂♂ % ♀♀-Tö.	
	Sammelplatz A Place de rassemblement	2 911	22	57,4	73,2	38,0	8,8	3,3	11,7	1,3
— B	2 116	44	10,3	65,6	27,7	9,2	60,9	22,7	1,1	2,5
— C	3 958	34	77,9	89,8	2,6	2,7	—	—	19,5	7,5
— G	542	5	8,9	18,3	0,4	7,6	90,0	70,5	0,7	3,6

konkret darstellen : 1968 waren zu Ende des Experiments gegen 50 000 Drohnen in einem geschlossenen Areal markiert. Die Drohnenfänge auf den Sammelplätzen sahen jetzt aus wie aus einer Märchenwelt : rot, gelb, blau, grün, gold, weiß, silber und so fort in bunter Mischung, aber verschieden für jeden Sammelplatz.

Das Paarungsspektrum der Königinnen eines bestimmten Standortes hängt von einer ganzen Reihe von Faktoren ab, die alle zu berücksichtigen sind, will man zu einer brauchbaren Voraussage gelangen :

1. Distanz zu den nächsten Drohnen der Umgebung.
2. Geländeformation (Richtung der bevorzugten Flugbahnen).
3. Zahl und Art der Umgebungsdrohnen in einem Umkreis von 10 km.
4. Zahl der Eigendrohnen des Standortes.

Die Vermehrung der Zahl der Standortdrohnen hat jedoch nur einen beschränkten Einfluss auf die Ergebnisse, wenn andere Faktoren (bes. Punkt 2) in entgegengesetzter Richtung wirken. Ein Beispiel soll dies veranschaulichen (Abb. 4; angelehnt an die Verhältnisse auf Spl. B, Tab. 2) : Auf dem angenom-

menen Paarungsplatz B wurden — bei Ausschaltung aller übrigen Drohnenzuflüge — an Drohnen vom nahegelegenen Drohnenstandort 15 nur 33 %, vom 4 km entfernten Standort 17 aber 67 % festgestellt. Dies ist eine Folge der extremen Reizwirkung der Flugstrecke 17 → 15 (vgl. Abb .1). In diesem Fall wäre eine Verdoppelung der Drohnenzahl auf Stand 15 notwendig, um wenigstens einen Gleichstand der beiden Drohnengruppen auf dem Paarungsplatz B zu erreichen. Es wäre aber auch bei stärkster Vermehrung der Drohnen auf Standort 15 unmöglich, auf diesem Platz in grösserer Häufigkeit reine Paarungen zu erzielen, solange sich auf Standort 17 noch Drohnen anderer Abstammung befinden — trotz der in der Zuchtordnung vorgeschriebenen Entfernung von 4 km. In diesem Fall würde nur eine Umstellung der Völker von Stand 17 auf den Zuchtstamm zu den gewünschten Resultaten führen. Jede Vermehrung der Drohnenzahl hier hat den doppelten Effekt wie dieselbe Vermehrung auf dem nahegelegenen Stand 15.

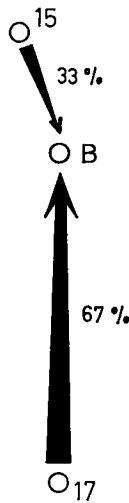


ABB. 4. — Der Drohnensammelplatz B ist für die Drohnen von Standort 17 trotz fast 4 facher Entfernung wesentlich attraktiver als für die Drohnen von Standort 15.

FIG. 4. — La place de rassemblement de mâles B est, pour les mâles du rucher 17, malgré une distance presque 4 fois plus grande, sensiblement plus attractive que pour les mâles du rucher 15.

Dies ist gewiss ein extremer Fall, der aber sehr deutlich den manchmal überragenden Einfluss der bevorzugten Flugrichtung demonstriert.

Es erhebt sich nun die Frage nach dem Aussagewert der Angaben über die Lokalisierung der Paarungsstellen. Denn diese Angaben beruhen ja nicht unmittelbarer Beobachtung, sondern sie sind auf indirektem Wege gewonnen.

Am eindeutigsten sind die Extremwerte :

Maximale Flugweite von Drohnen : 7 km. Überwindung von 800-900 m Höhenunterschied. Nachgewiesen durch Fang, Markierung und späterem Fund im Herkunftsvolk.

Maximale Flugweite von Königinnen : 5 km Wenn sich mehrere Königinnen ausschliesslich mit Drohnen paaren, die ihren Standort in 5 km Entfernung haben, ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Paarungen in der Nähe dieses Platzes stattgefunden haben.

Maximale Paarungsdistanz : Aus obigen Werten mit 12 km berechnet. Nachgewiesen 7 km (keineswegs selten) mit genetisch markierten Drohnen und Königinnen.

Etwas schwieriger ist die Bestimmung der mittleren Entfernung zwischen dem Standort der Königin und dem wahrscheinlichen Paarungsort. Obwohl für diese Auswertung nur die 97 Königinnen aus dem Kernbereich herangezogen wurden (da nur hier der Anteil markierter Drohnen für eine Ortsbestimmung hoch genug ist), erscheint diese Zahl für eine Auswertung ausreichend.

Bei der Besprechung der Auswertungsmethode (S. 213/14) ist gezeigt worden, dass für etwa 45 % der Königinnen der Paarungsort auf Grund der vorliegenden Daten recht genau bestimmt werden kann. Einer Einschränkung bedarf es bei den hier angeführten Königinnen, die ausschliesslich von dunklen Drohnen unkontrollierter Stände begattet worden waren (auf Platz B z. B. 9 von 44 Königinnen). Für diese Königinnen kann man zwar den Paarungsort nicht exakt angeben, trotzdem lassen sich aber auch sie für unsere Überlegungen sehr gut verwenden : Am Drohnensammelplatz B betrug der Anteil dunkler Drohnen 10 %. Dass sich bei dieser Häufigkeitsverteilung auch nur eine einzige Königin von B in der Nähe ihres Standortes ausschliesslich mit diesen Landdrohnen gepaart hätte, ist äusserst unwahrscheinlich ($p < 0,0001$). Die nächsten unkontrollierten Bienenstände waren 3 km entfernt. Es ist wahrscheinlich, dass die Paarungen dieser 9 Königinnen mindestens in derselben Entfernung, in der Randzone des Flugbereichs markierter Drohnen, erfolgt sind. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass die Entfernung geringer als 2 km war.

Für die andere, etwa gleichgrosse Gruppe der Königinnen musste die Lokalisierung des Paarungsortes auf Grund des Phänotypenverhältnisses ohne unmittelbare Bezugspunkte geschätzt werden. Dass die vorgenommenen Interpolationen nicht grundsätzlich falsch sein können, ist deshalb anzunehmen, weil sie auf der empirisch festgestellten Häufigkeitsabnahme der Drohnen von ihrem Standort aus beruhen, und weil die ermittelten Paarungsentfernungen sehr gut mit den Werten der ersten, genauer definierten Gruppe übereinstimmen.

Man gelangt also auch bei kritischer Analyse zu dem Schluss, dass die angegebenen Werte den realen Distanzen wahrscheinlich recht nahe kommen.

Wiederholt ist versucht worden, die Flugweiten der Drohnen auf direktem Wege, durch Rückflugversuche mit verfrachteten Tieren, zu bestimmen. Bei den Versuchen ZANDERS (1923) kamen die Drohnen nach Freilassung in einer Entfernung von 1,0-1,8 km zu 33-62 % zu ihrem Heimatstock zurück, aus 2,7 km zu 10 % und aus 3 km zu 7 %. Bei OERTEL (1956) kehrten aus 800 m 50 % zurück, aus 2,4 km « einige », aus 4 km keine mehr. LEVENETZ (1954) hatte ähnliche Ergebnisse erhalten. In eigenen Versuchen (1959) in dem hier beschriebenen Tal kehrten aber aus 4 km Entfernung noch 60 % der Drohnen zurück.

Rückkehrversuche mit frisch begatteten Königinnen hat bisher nur BÖTTCHER (1971) durchgeführt. Er fand, dass die Rückkehrhäufigkeit mit steigender Entfernung rasch abnahm, dass die Orientierung in verschiedenen Richtungen vom Standort aber sehr verschieden gut war. Aus einer Entfernung von 1 000 m kehrte nur die Hälfte der Königinnen zurück und BÖTTCHER schliesst daraus, dass die meisten Königinnen nicht weiter geflogen seien.

BÖTTCHER hat ebenso wie wir selbst festgestellt, dass die Königinnen in der Regel nicht in unmittelbarer Nähe des eigenen Standortes begattet werden. Die mittlere Entfernung zwischen Standort und Paarungsort war jedoch in Lunz wesentlich grösser als in Erlangen.

Es ist möglich, dass die Geländeformation eine Rolle spielt und die Königinnen im Gebirge nur zwischen wenigen Flugrichtungen wählen, diese aber über eine grössere Strecke verfolgen. Diese Frage müsste noch überprüft werden, aber die aus verschiedenen Gebieten vorliegenden und sehr übereinstimmenden Angaben über die maximale Paarungsdistanz (7-9 km) scheinen gegen die Annahme so starker regionaler Einflüsse zu sprechen. Wahrscheinlicher sind die Unterschiede durch die andere Methodik zu erklären: Spontanflüge werden immer in bevorzugte, mit guten Orientierungshilfen versehene Flugrichtungen führen, erzwungene Flüge aber nur durch Zufall. Ausserdem muss auch die Flugbereitschaft und der Nahrungsvorrat eine Rolle spielen. Eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Flugbahnen und Paarungplätze der Bienenkönigin wird wahrscheinlich doch nur durch weitere Feldversuche unter ungestörten, kontrollierten Bedingungen gelingen.

Eingegangen im April 1972.

Reçu pour publication en avril 1972.

RÉSUMÉ

Les rassemblements de mâles d'abeilles en des lieux constants, décrits pour la première fois par JEAN-PROST en 1958 et 1960, ont été retrouvés au cours des années passées par les auteurs en différents points d'Europe et d'Afrique du Nord. Près de Lunz-am-See dans les Alpes calcaires d'Autriche, plusieurs places de rassemblement de mâles ont été examinées depuis 1963 (F. et H. RUTTNER, 1965, 1966, 1968).

Les expériences des années 1968 et 1970 ont permis d'obtenir les résultats nouveaux suivants :

1. Les places de rassemblement de mâles observées sont restées constantes aussi bien par leur position que par leur taille au cours de 9 années successives.

2. L'orientation des mâles qui s'envolent vers la place de rassemblement au moyen de repères au niveau de l'horizon a été confirmée. Lorsqu'on amène des mâles nouveaux sur un terrain qu'ils ne connaissent pas on les retrouve dès le premier jour de vol avec au moins la même fréquence que les mâles locaux familiers des lieux sur les places de rassemblement (Tableau 1). Ceci est également le cas lorsque les nouveaux mâles ne sont pas installés à proximité immédiate des mâles habitués aux lieux. L'attractivité d'une direction de vol donnée semble dépendre de l'intensité des contrastes des silhouettes qui se profilent à son horizon (Fig. 2 — Tableau 2).

3. Les mâles de la race géographique *Apis mellifica ligustica*, de la souche « Golden Bee » et du mutant « Cordovan » apparaissent sur les places de rassemblement avec la même fréquence que les mâles de la race *Carnica* du même rucher. Au Danemark les mâles d'*Apis mellifica mellifica* et, en Tunisie, les mâles d'*Apis mellifica intermissa* ont été trouvés dans les places de rassemblement. La formation de rassemblements de mâles à des endroits déterminés et bien constants semble donc avoir un caractère général chez *Apis mellifica*.

Pour déterminer l'endroit de l'accouplement nous avons comparé la descendance de reines génétiquement marquées avec la composition des populations de mâles, eux aussi génétiquement marqués.

En montagne, une vallée d'environ 10 km de longueur a été débarrassée de toutes ses abeilles puis on l'a peuplée en son centre et à sa périphérie avec trois groupes de mâles marqués génétiquement (Fig. 2) :

- « Cordovan » (cd);
- Italiens (*Apis mellifica ligustica*);
- « Aurea » (Golden Bee).

On a ensuite réparti sur le territoire en 13 groupes différents 250 reines cd dans des nuclei de fécondation. On a examiné la descendance de 190 de ces reines (couvain éclos à l'étuve).

On a obtenu 4 phénotypes différents :

- foncé (filles de mâles normaux provenant des environs);
- cordovan (filles de mâles cd);
- italiennes avec 1½ à 2 anneaux jaunes (filles de mâles *ligustica*);
- italiennes avec 2 à 2½ anneaux jaunes (filles de mâles *aurea*).

Pendant la période des accouplements on a capturé des mâles sur 4 places de rassemblement différentes, la plupart déjà connues dans les années antérieures. Dans la mesure où les mâles capturés étaient génétiquement marqués on a pu déterminer leur origine. D'après la descendance on a calculé quelles reines s'étaient accouplées sur ces places de rassemblement (test χ^2). Pour les autres reines le lieu de fécondation fut déterminé par interpolation. Dans ce cas il n'était toutefois pas possible de tenir compte de la topographie des lieux et les distances

calculées ne sont pas forcément identiques aux distances réelles exprimées en mètres (Fig. 3). Elles donnent cependant une indication sur le lieu de l'accouplement (distance à partir du nucleus de la reine) ou sur la distance d'accouplement (distance entre le nucleus de la reine et la ruche du mâle). Ce dispositif expérimental a fourni les résultats suivants.

4. Environ 10 % des mâles d'une place de rassemblement peuvent venir d'une distance d'environ 6 km et davantage. Dans ce cas des pans de montagne de 800 à 1 000 m de hauteur peuvent même être franchis (Résultats de la place de rassemblement G, Fig. 1); il ne s'agit d'ailleurs pas de mâles « vagabonds » ayant abandonné leur colonie car dans certains cas on a pu les retrouver dans leur ruche d'origine après leur retour de la place de rassemblement.

5. Les reines ne s'accouplent que rarement au voisinage immédiat de leur ruche mais, au contraire, à une distance pouvant aller jusqu'à 5 km de celle-ci. La distance moyenne du lieu de l'accouplement atteint dans les expériences décrites plus de 2 km (Tableau 4 — Fig. 3).

6. On en déduit par le calcul que la distance d'accouplement maximale est de 12 km. La plus grande distance d'accouplement trouvée au cours de notre expérience fut de 7 km (plusieurs fois!). Les distances d'accouplement de 5 km sont fréquentes; sur 64 reines provenant de 5 ruchers, 22 (soit environ 1/3) s'étaient accouplées avec au moins 1 mâle d'origine connue à une distance de 5 à 7 km. Étant donné qu'à ces endroits la plupart des accouplements se firent avec des mâles non marqués, le nombre réel des accouplements sur une grande distance est certainement beaucoup plus élevé.

7. 19 % des reines s'étaient probablement accouplées à l'une des quatre places de rassemblement contrôlées pendant la durée de l'expérience. Mais, ainsi que la répartition des mâles le montre, d'autres places, non contrôlées, ont visiblement été visitées. Les valeurs trouvées sont compatibles avec l'hypothèse que les reines s'accouplent de préférence aux places de rassemblement de mâles. Des observations directes d'accouplements n'ont pas été faites.

8. Les pans de montagne ne constituent pas une barrière pour les accouplements, même lorsqu'ils atteignent une grande hauteur. Les places de rassemblement se trouvent parfois en haut d'un col et les reines et les mâles peuvent y accéder de part et d'autre.

LITERATUR

- ALBER M., JORDAN R., RUTTNER F., RUTTNER H., 1955. Von der Paarung der Honigbiene. *Z. Bienenforsch.*, 3, 1-28.
- BERLEPSCH A. v., 1873. Die Biene und ihre Zucht auf beweglichen Waben. 3. Aufl., Mannheim.
- BÖTTCHER F. K., 1969. Zum Problem des Hochzeitsfluges. 22. Intern. Bienenzüchterkongress München. 382-348.
- BÖTTCHER F. K., 1971. Wo paaren sich die Bienenköniginnen? 23. Intern. Bienenzüchterkongress Moskau.
- DRESCHER W., 1968. Die Flugaktivität der Drohnen der Rasse *Apis mellifica carnica* L. in Abhängigkeit von Lebensalter und Witterung. *Z. Bienenforsch.*, 9, 390-409.
- JEAN-PROST P., 1958. *Résumé des observations sur le vol nuptial des reines d'abeilles*. 17. Internat. Bienenzüchterkongress Rom.
- JEAN-PROST P., 1961. *L'apiculture méridionale*. 2. Aufl. Hyères, Selbstverl.
- LEVENEZ I. P., 1954. Die Flugweiten der Drohnen. *Ptschelowodstwo* 8, 36-38.
- OERTEL E., 1956. Observations on the flight of drone honey bees. *Ann. ent. Soc. Amer.* 49, 497-500.
- PEER D. F., 1957. Further studies on the mating range of the honey bee, *Apis mellifera* L. *The Canad. Entomol.* 89, 108-110.
- RUTTNER F., 1959. Drohnenflugweite und Drohnendichte. *Dtsch. Bienenwirtschaft* 10, 42-47.

- RUTTNER F., RUTTNER H., 1965. Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 2. Beobachtungen an Drohnensammelplätzen. *Z. Bienenforsch.* 8, 1-8.
- RUTTNER F., RUTTNER H., 1966. Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 3. Flugweite und Flugrichtung der Drohnen. *Z. Bienenforsch.* 8, 332-354.
- RUTTNER F., RUTTNER H., 1968. Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 4. Zur Fernorientierung und Ortsstetigkeit der Drohnen auf ihren Paarungsflügen. *Z. Bienenforsch.* 9, 259-265.
- SOCZEK S., 1958. Influence of some factors on queen flights and matings. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe* II, 109-120.
- TABER St. III, 1954. The frequency of multiple mating of queen honey bees. *J. econ. Ent.* 47, 995-998.
- TRYASKO W. W., 1956. Mehrfache Paarungen der Königinnen. *Ptschelowodstwo* (1), 43-50.
- WOYKE J., 1955. Multiple mating of the honeybee queen in one nuptial flight. *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, Vol. III/5, 175-179.
- WOYKE J., 1960. Natural and artificial insemination of queen honey bees. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe* IV., 183-275.
- ZANDER E., 1923. Bericht über die Tätigkeit der Landesanstalt f. Bienenzucht Erlangen. *Erlanger Jahrbuch f. Bienenkunde* 1, 145-152.

Anschriften der Verfasser :

- Dipl.-Ing. Hans RUTTNER, Bundesanstalt für Bienenkunde Wien, Aussenstelle A-3293 Lunz am See.
- Prof. Dr. Dr. Friedrich RUTTNER, Institut für Bienenkunde, 637 Oberursel, Im Rosengärtchen.
-