

# Pollenernährung und Volksentwicklung von Honigbienen– Teil II <sup>1</sup>

Irene Keller, Peter Fluri und Anton Imdorf  
Forschungsanstalt Agroscope Liebefeld-Posieux ALP, Zentrum für Bienenforschung,  
Liebefeld, CH-3003 Bern

*Der Verzehr von Pollen hoher Qualität induziert die Entwicklung der Futtersaftdrüsen bei jungen Arbeitsbienen. Da das proteinreiche Sekret dieser Drüsen ein wichtiger Bestandteil des Larvenfutters ist, kann eine direkte Beziehung zwischen Pollenversorgung und Brutaufzucht vermutet werden. Deshalb ist wahrscheinlich die Verfügbarkeit des Pollens ein zentraler Parameter, der die Volksentwicklung von Honigbienen beeinflusst.*

Die verschiedenen Faktoren, die die Entwicklung und Produktivität der Bienenvölker (*Apis mellifera*) beeinflussen, sind nicht nur aus wissenschaftlicher, sondern auch aus wirtschaftlicher Sicht von grossem Interesse. Verstehen wir die kausalen Zusammenhänge zwischen verschiedenen Bezugsgrössen, so haben wir die Möglichkeit, einen gegebenen Parameter, wie z.B. den Honigertrag oder die Pollensammelintensität, zu steuern. Letzteres kann bedeutungsvoll sein, angesichts der Tatsache, dass Honigbienen wichtige Bestäuber einiger Nutzpflanzen sind.

Um die von einem Volk gesammelte Pollenmenge zu schätzen, werden im allgemeinen Pollenfallen verwendet. Wir diskutieren die Grenzen dieser Methode (Abschnitt A) und geben einen Überblick über den ungefähren jährlichen Pollenertrag von Bienenvölkern in verschiedenen geografischen Gebieten (Abschnitt B). Diese Angaben erlauben eine grobe Schätzung des Pollenbedarfs eines Volkes und helfen dabei, allfällige Perioden der Pollenknappheit zu bestimmen. Die kausale Beziehung zwischen Pollenversorgung und verschiedenen demographischen Parametern muss in Versuchen geklärt werden (Abschnitt C).

Der Einfluss des Pollenverzehrs auf die Entwicklungsphysiologie von Honigbienen wurde im ersten Teil dieses Artikels im einzelnen besprochen <sup>28</sup>. Diese Publikation lieferte auch eine Übersicht über die Literatur zur botanischen und chemischen Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen.

## A. Die Schätzung der Pollenernte

Im allgemeinen werden Pollenproben mit Hilfe von Pollenfallen gesammelt. Diese liefern auch quantitative Schätzwerte der Pollenernte eines Volkes. Es gibt eine grosse Auswahl an verschiedenen Fallenmodellen: alle enthalten ein Gitter, das die Pollenkörner von heimkehrenden Sammlerinnen abstreift, wenn sie in den Bienenstock schlüpfen. Der Pollen wird in einem Auffanggefäss gesammelt und ist leicht zu entleeren. Das Gitter ist entweder vor dem Eingang zum Bienenstock befestigt <sup>2</sup> oder horizontal unter dem Eingang zum Brutnest (O.A.C. Fallenmodell) <sup>50, 57</sup>.

Der Prozentsatz des in einer Falle gesammelten Pollens kann stark variieren, ist aber immer wesentlich kleiner als 100%. Umfassende Beobachtungen von Imdorf <sup>21</sup> zeigten, dass die Wirksamkeit einer Falle bei einem Volk im Verlauf der Vegetationsphase zwischen 3 und 25% variierte. Eine noch grössere Variation (15 – 43%) wurde zwischen verschiedenen Völkern beobachtet, sogar, wenn dasselbe Pollenfallenmodell verwendet wurde <sup>19</sup>. Solche Unterschiede können einer-

---

<sup>1</sup> Im Gedenken an Hans Wille. Er leitete von 1957 bis 1987 die Bienensektion der schweizerischen Forschungsanstalt für Milchwirtschaft Liebefeld-Bern. Das Thema dieses Artikels war das Hauptanliegen seiner Forschungstätigkeit.

Korrespondenzadresse: Anton Imdorf

seits auf kleine Materialunterschiede der einzelnen Fallen zurückzuführen sein. Andererseits kann die durchschnittliche Grösse der Arbeiterinnen zwischen verschiedenen Bienenvölkern variieren, oder sie können ein unterschiedliches Spektrum an Pollenarten sammeln. Die Spezies-Zusammensetzung des gesammelten Pollens scheint eine besondere Rolle zu spielen. So zeigten Levin & Loper<sup>29</sup>, dass sich die durchschnittliche Wirksamkeit ihrer Fallen von 33 auf 60% erhöhte, wenn sie an einen Ort mit unterschiedlichen Blüten verschoben wurden, wo die Sammelbienen viel grössere Pollenkörner eintrugen.

Aus dem oben Gesagten wird klar, dass genaue Schätzungen der tatsächlichen, von einem Volk gesammelten Pollenmenge praktisch unmöglich sind. Ein weiteres Problem ist, dass Völker ihr Verhalten ändern könnten als Reaktion auf fortgesetztes Aufstellen von Fallen, indem sie, zum Beispiel, ihre Sammeltätigkeit verstärken<sup>29, 58</sup>. Es ist nicht bekannt, inwiefern Bienenvölker beeinträchtigt werden könnten durch den dauernden Gebrauch von Pollenfallen. In einigen Untersuchungen wurde als Antwort auf das Aufstellen von Pollenfallen eine Verkleinerung des Brutraums festgestellt<sup>41, 49, 58</sup>, in andern Arbeiten war ein solcher Effekt aber nicht zu beobachten<sup>29, 41</sup>. Der Honigertrag eines Volkes kann durch Pollenfallen beeinträchtigt werden<sup>16, 41</sup>, möglicherweise, weil das Pollensammeln auf Kosten der Nektarsuche verstärkt wird.

Einige Autoren versuchten, mögliche Beeinträchtigungen als Folge des andauernden Aufstellens von Pollenfallen zu verhindern, indem sie den Völkern den gesammelten Pollen zurück gaben<sup>19</sup> oder indem sie das fortgesetzte Pollensammeln in dem selben Bienenstock vermieden<sup>12, 55, 63</sup>. Imdorf<sup>21</sup> beschreibt eine weitere Methode: die Extrapolation der Resultate der wöchentlichen Pollenproben über die gesamte Vegetationsperiode, unter Berücksichtigung der Wetterbedingungen zwischen den Probeentnahmetagen.

Zusammenfassend können wir sagen: Pollenfallen sind nützlich, um verschiedene Aspekte des Bienenverhaltens und der Ökologie zu erforschen. Es muss aber daran erinnert werden, dass genaue Schätzungen der Pollenmenge, die von einem Volk gesammelt wird, praktisch unmöglich sind wegen der oben erwähnten Schwierigkeiten. Vergleiche zwischen Standorten können besonders schwierig sein, denn verschiedene Untersuchungen variieren höchstwahrscheinlich in einigen methodischen Einzelheiten.

## **B. Von Bienenvölkern gesammelte Pollenmenge**

### **Von verschiedenen Völkern gesammelte Gesamtpollenmenge pro Jahr**

Die verfügbaren Schätzwerte der pro Volk und Jahr gesammelten Pollenmenge liegen zwischen 5.6 kg und 222 kg (Tabelle 1). Der Maximalwert wurde an einem Standort in Kalifornien beobachtet und unter Annahme einer Fallenwirksamkeit von 25% berechnet. Unglücklicherweise waren in der Originalpublikation keine Schätzwerte der Fallenwirksamkeit angegeben, wie auch in der zweiten kalifornischen Untersuchung. Trotz diesem Ungewissheitsfaktor scheinen die kalifornischen Völker bedeutend höhere Pollenmengen gesammelt zu haben als die europäischen (Tabelle 1). So ist der tatsächlich beobachtete Pollenertrag (schattierte Kolonne links) gemäss Todd & Bishop<sup>55</sup> vergleichbar mit den in Erlangen und Bern-Liebefeld erhaltenen Werten (schattierte Kolonne rechts)<sup>19, 63</sup>. In der Untersuchung von Eckert<sup>12</sup> wurden in den Fallen sogar mehr als 50 kg Pollen gesammelt. Unter anderem kann die - im Vergleich zu Nord- und Mitteleuropa - längere Vegetationsdauer in Kalifornien zu einer besseren und kontinuierlicheren Verfügbarkeit des Pollens führen<sup>19</sup>. Am anderen Ende des Spektrums liegen die sehr niedrigen Pollenmengen von 5.6 – 6 kg, die von Völkern in Südengland gesammelt wurden<sup>54</sup>. Der Autor erwähnte die eher ungünstigen Wetterverhältnisse im Jahr 1946 als eine mögliche Ursache für dieses Ergebnis. Viele weitere Parameter, wie die Ergiebigkeit der Pollenquellen oder der Nährstoffbedarf eines Volkes, können das Sammelverhalten der Bienen beeinflussen. Wie oben erwähnt, können einige der Unterschiede auch das Ergebnis verschiedener experimenteller Bedingungen bei den Versuchen sein.

Vergleiche zwischen mehreren Völkern an einem Standort sind weniger problematisch, weil sie normalerweise von den selben Forschern durchgeführt werden, die den gleichen Fallentyp und identische experimentelle Verfahren anwenden. Die Resultate solcher Untersuchungen sind

Tabelle 1: Jährliche Pollenmenge (in kg), die Völker von *Apis mellifera* an verschiedenen Standorten sammelten. Pollenfallen wurden während der festgelegten Zeitdauer dauernd aufgestellt, ausser beim Versuch von Wille <sup>63</sup>, wo die Resultate der wöchentlichen Proben extrapoliert wurden, wie von Imdorf <sup>21</sup> beschrieben.

Volk = Bezeichnung des Versuchsvolks wie in den Originalpublikationen benutzt; Ertrag= Pollenmenge(in kg), die in Pollenfallen gesammelt wurde; Wi. = angenommene Fallenwirksamkeit für der Berechnung der Gesamtmenge (eine Wirksamkeit von 25% wurde angenommen, wenn in der Originalpublikation keine Schätzwerte geliefert wurden = kursiv gedruckte Werte); Total = Schätzwert der gesamten Pollenmenge(in kg), die von einem Volk gesammelt wurde.

Untersuchung	Standort	Jahr	Dauer der Fallenaufstellung	Volk	Ertrag	Wi.	Total
Todd & Bishop <sup>55</sup>	Orange, CA, USA	1938-39	Feb - Jan	mehrere <sup>a</sup>	15.54	25%	62.16
	Black Star Canyon, CA, USA	1938	Feb - Dec	mehrere <sup>a</sup>	13.64	25%	54.56
	Davis, CA, USA	1938-39	Jun - Jun	mehrere <sup>a</sup>	17.98	25%	71.94
Eckert <sup>12</sup>	CA, USA (keine Einzelheiten angegeben)	1940	Feb - Oct	mehrere <sup>a</sup>	55.45	25%	221.79
		1941	Mar - Oct	mehrere <sup>a</sup>	50.65	25%	202.62
Synge <sup>54</sup>	Rothamsted, UK	1946	Feb - ?	E4	1.48	25%	5.92
		1946	Feb - ?	K5	1.39	25%	5.56
Louveaux <sup>30</sup>	Bures-sur-Yvette, F	1950-55	Mar - Sep	Durchschnitt	2.3 - 3.3	10%	23 - 33
Hirschfelder <sup>19</sup>	Erlangen, D	1949	Apr - Sep	1	2.33	15%	15.56
		1949	Apr - Sep	6	8.92	31%	28.77
		1950	Apr - Sep	1	2.58	15%	17.17
		1950	Apr - Sep	6	7.39	31%	23.86
		1950	Apr - Sep	14	9.11	34%	27.61
		1950	Apr - Sep	55	9.19	43%	21.37
Wille et al. <sup>63</sup>	Bern-Liebefeld, CH	1980	Apr - Sep	7		14%	23.59
		1980	Apr - Sep	9		14%	20.31
		1980	Apr - Sep	10		14%	13.94
		1981	Apr - Okt	7		14%	9.97
		1981	Apr - Okt	9		14%	26.98
		1981	Apr - Okt	10		14%	15.01

<sup>a</sup> Die Pollenfälle wurde in Folge bei verschiedenen Völkern aufgestellt. <sup>b</sup> Durchschnittswerte aus mehreren Völkern.

ziemlich uneinheitlich. In einigen dieser Studien variierte der Pollenertrag zwischen den Völkern stark <sup>19, 30, 63</sup>, während er in andern auffallend ähnlich war <sup>34, 37, 39, 54</sup>. Interessanterweise wurden drei dieser Versuche, die ähnliche Pollenerträge nachwiesen, mit Völkern durchgeführt, die zu Beginn der Beobachtungsperiode eine ähnlicher Stärke aufwiesen <sup>37, 39, 54</sup>. Wille et al. <sup>63</sup>, dagegen, wählten Völker von leicht unterschiedlicher Grösse, während wir bei Maurizio <sup>34</sup> und Hirschfelder <sup>19</sup> keine Angaben zu diesem Parameter finden. Die mögliche Korrelation zwischen der Grösse des Volkes und der Intensität des Pollensammelns behandeln wir ausführlicher im Abschnitt C dieses Artikels.

## Saisonale Schwankungen des Pollenertrags

An den meisten Standorten schwankt die Pollenernte von Bienenvölkern beträchtlich im Verlauf des Jahres. Sehr oft sind ein oder zwei Höhepunkte zu beobachten, die wahrscheinlich mit der Blütezeit einer lokal reichlich vorhandenen Pflanzenart zusammenhängt. Todd & Bishop <sup>55</sup> untersuchten den Pollenertrag an drei Standorten in Kalifornien während eines ganzen Jahres. In Orange im südkalifornischen Flachland wurde das Pollensammeln im Winter nicht ganz eingestellt, sondern auf kleiner Stufe weitergeführt. Zwischen Mai und September war eine breite Spitze des Polleneintrags zu beobachten. In den südkalifornischen Bergen (Black Star Canyon) und im Sacramento Valley (Davis) hörte das Pollensammeln von November bis Januar auf. Im Black Star Canyon zeigte die eingetragene Pollenmenge im Juni und Juli einen ausgeprägten Höhepunkt. In Davis dagegen war die Verteilung der Pollenernte eher bimodal mit einem Maximum im März und April sowie einer wesentlich kleineren Spitze zwischen Juli und September. Eine ähnliche bimodale Verteilung wurde von Eckert <sup>12</sup> an einem nicht näher bezeichneten Standort beschrieben.

Wegen der kühleren Klimabedingungen in Nord- und Mitteleuropa ist das Pollensammeln auf einen kürzeren Zeitraum beschränkt als in Kalifornien. Hirschfelder <sup>19</sup> ermittelte die Pollenmengen, die von einem Bienenvolk in Erlangen (Deutschland) zwischen April und September in zwei aufeinanderfolgenden Jahren gesammelt wurden. Im Jahr 1949 stieg der Polleneintrag im April steil an, erreichte im Juli einen Höhepunkt und hörte dann Ende August und im September fast ganz auf. Im Jahr 1950 war das Wetter im April sehr ungünstig mit der Folge, dass während dieser Zeitspanne die Verfügbarkeit von Pollen sehr gering war. Die gesammelte Pollenmenge stieg daraufhin an und blieb von Mai bis Mitte September auf hohem Niveau mit einem ausgesprochenen Maximum im Juni. Beobachtungen bei drei Völkern in Bern-Liebefeld (Schweiz) in den Jahren 1980 und 1981 zeigten ebenfalls beträchtliche Jahresunterschiede der Pollenmenge, die zu einem bestimmten Zeitpunkt im Jahresverlauf gesammelt wurde <sup>63</sup>. Im ersten Untersuchungsjahr war im Mai und im frühen Juni ein Maximum zu beobachten sowie ein zweiter Höhepunkt zwischen Mitte Juli und Mitte September. Ein solches Muster mit einem Zusammenbruch des Polleneintrags im späten Juni und frühen Juli scheint im Schweizer Mittelland ziemlich häufig vorzukommen, ist aber nicht immer so ausgeprägt <sup>34, 63</sup>. 1981, zum Beispiel, war es nicht zu beobachten, vielleicht wegen der besonderen Wetterbedingungen, die zu einer besseren Staffelung verschiedener Pollenquellen führten <sup>63</sup>. In einem landwirtschaftlich genutzten Gebiet in Deutschland führte eine ähnliche Pollenverknappung zur Sommermitte zu einer Zunahme der durchschnittlichen Sammeldistanzen der Honigbienen <sup>53</sup>.

In der subalpinen Region der Schweiz ist die Vegetationsdauer noch wesentlich kürzer als im europäischen Flachland. In Davos (Schweiz) wurde, zum Beispiel, der Hauptanteil des Pollens zwischen Mitte April und Mitte Juli gesammelt. Während des restlichen Sommers und im Frühherbst war der Pollenertrag sehr gering <sup>34</sup>.

## Saisonale Veränderungen der eingelagerten Pollenmenge

Die zum Verzehr verfügbare Pollenmenge ist jederzeit nicht nur durch die Intensität des Pollensammelns, sondern auch durch die Pollenvorräte eines Volkes bestimmt. In einer umfassenden Studie an schottischen Bienenvölkern beschrieben Jeffree & Allen <sup>26</sup>, dass die eingelagerte Pollenmenge zwischen September und April sehr gering war, im Durchschnitt etwa 75 g. Obwohl diese Pollenreserven nicht sehr gross sind, können sie für das Überleben von überwinternden Völkern wichtig sein. Farrar <sup>13</sup> entdeckte eine positive Korrelation zwischen dem Ausmass an Pollen-

vorräten und der Volksgrösse im Frühjahr, die als Prozentsatz der Herbstpopulation ausgedrückt wird. In Schottland erreichten die durchschnittlichen Pollenvorräte zwischen Juni und August ein Maximum von etwa 650 g; das bedeutet: während dieser Zeit wurde mehr Pollen gesammelt als verzehrt<sup>26</sup>. Auch unter optimalen Sammelbedingungen werden wir keinen unbeschränkten Anstieg der Pollenvorräte sehen. In der Tat scheint die Grösse der Pollenreserven ein wichtiger Anreiz für die Regulierung des Sammelverhaltens zu sein. Bei Versuchsvölkern konnte die Intensität des Pollensammelns vermindert werden durch Zufuhr von Pollenvorräten und erhöht durch deren Wegnahme. Wurden Vorräte zugefügt, so verbrauchten die Völker diesen zusätzlichen Pollen, bis die Höhe der Pollenreserven das Niveau vor dem Versuch erreicht hatte<sup>14</sup>.

## **C. Einfluss der Pollenversorgung auf die Volksentwicklung**

Wollen Bienenzüchter die Entwicklung ihrer Völker beeinflussen mit der Absicht, bestimmte Bezugsgrössen, wie zum Beispiel den Honigertrag, zu maximieren, so benötigen sie grundlegende Kenntnisse darin, welche Faktoren diese gewünschte Bezugsgrösse beeinflussen. Angesichts der Bedeutung des Pollens für die Brutaufzucht<sup>17, 18</sup> und die Entwicklungsphysiologie der Arbeiterinnen<sup>32</sup>, ist klar, dass die Pollenversorgung als wesentlicher Parameter zu betrachten ist, der die Entwicklung von Bienenvölkern beeinflusst. Wir beginnen diesen Abschnitt mit einem Überblick über Untersuchungen, die erforschten, wie verschiedene demographische Parameter mit der Pollenversorgung variieren.

### **Korrelationen zwischen Pollenversorgung und verschiedenen demographischen Parametern**

Wir fassen die Ergebnisse von Arbeiten zusammen, die Korrelationen untersuchten zwischen der Pollenversorgung einerseits und Anzahl Bienen nach dem Überwintern, Brutaussmass, Langlebigkeit und Volksgrösse andererseits.

Während des Winters können Bienenvölker ihren Honig und ihre Pollenvorräte zur Aufzucht kleiner Brutmengen benutzen<sup>25</sup>. Auch in nicht-brütenden Völkern verzehren und verdauen die überwinternden Tiere kleine Pollenmengen<sup>5</sup>. Diese Beobachtungen zeigen, dass die Volksgrösse im Frühjahr zum Teil durch die Verfügbarkeit des Pollens für die überwinternden Tiere beeinflusst werden könnte. Farrar<sup>13</sup> zeigte tatsächlich, dass die Grösse der Frühjahrspopulation (ausgedrückt als Prozentsatz der Herbstpopulation) mit dem Ausmass der Pollenvorräte positiv korrelierte. Völker mit grösseren Pollenreserven entwickelten sich im Frühling rascher und produzierten mehr Honig während der ersten Tracht. Allerdings ist nicht bekannt, ob diese Erkenntnisse allgemein gelten, da weitere Versuche fehlen.

Ammenbienen, die mit ihrem proteinreichen Futterdrüsensaft die Larven füttern<sup>18</sup>, verzehren Pollen in grossen Mengen<sup>6</sup>. Vor diesem Hintergrund wird klar, dass eine Verbindung zwischen Brutproduktion und Pollenversorgung besteht. In allen verfügbaren Untersuchungen, mit Ausnahme einer einzigen, wurde eine signifikante, positive Korrelation zwischen den beiden Variablen gefunden (Tabelle 2). McLellan<sup>37</sup> zeigte, dass die Brutfläche nicht korrelierte mit der Pollenmenge, die am gleichen Tag gesammelt wurde oder als Vorrat verfügbar war. Der Autor behauptet, grössere Völker könnten relativ weniger Pollen sammeln, weil Nährstoffungleichgewichte verringert waren mit der höheren Einnahme verschiedener Nahrungsbestandteile. Es ist aber auch möglich, dass die nicht-signifikanten Korrelationen das Ergebnis davon sind, dass die beiden Mengen an einem einzigen Tag geschätzt wurden. Da sie von der kausalen Beziehung zwischen den beiden Parametern abhängig sind, verändern sie sich nicht gleichzeitig. Ändert, zum Beispiel, die Anzahl der von der Königin gelegten Eier als Reaktion auf die eingelagerte Pollenmenge, so ist die Veränderung der Brutfläche gegenüber der Pollenzufuhr verzögert. In den meisten andern Arbeiten auf Tabelle 2 waren die Schätzungen über längere Zeiträume verteilt<sup>1, 3, 10, 56, 62</sup>, dies wirkte ausgleichend auf die täglichen Schwankungen der Sammelintensität.

Tabelle 2: Korrelationen zwischen Pollenversorgung und Brutproduktion bei *Apis mellifera*. Die Signifikanz der Korrelationskoeffizienten ist angegeben wie in den Originalpublikationen, mit Ausnahme der mit \* gekennzeichneten Werte, die mit Hilfe des Statistical Tables Calculator (<http://faculty.vassar.edu/lowry/tabs.html>) berechnet wurden. Siehe Fussnoten betreffend methodische Einzelheiten der verschiedenen Untersuchungen. N = Anzahl Proben, Korr. koef. = Korrelationskoeffizient; n.s. = nicht signifikant.

Untersuchung	Zeitraumen	N	Korr. koef.	Signifikanz	Fussnote
Cale <sup>3</sup>	Spätfrühjahr und Sommer	?	0.660	hoch signifikant	a
Cale <sup>3</sup>	Spätfrühjahr und Sommer	?	0.580	hoch signifikant	a
Cale <sup>3</sup>	Spätfrühjahr und Sommer	?	0.810	hoch signifikant	a
Todd & Reed <sup>56</sup>	20 Tage	170	0.598	P < 0.0001*	b
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	1.- 12.Mai	6	0.925	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	17.Juni – 4.Juli	6	0.851	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	18.- 26.Juli	9	0.952	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	25.Mai – 5.Juni	9	0.984	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	23.Juni – 10.Juli	6	0.974	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	23.Juni – 11.Juli	6	0.931	P < 0.05	c
McLellan <sup>37</sup>	6 einzelne Tage	16	1 Wert / Tag	alle n.s.	d
McLellan <sup>37</sup>	6 einzelne Tage	16	1 Wert / Tag	alle n.s.	e
Wille et al. <sup>62</sup>	ganze Vegetationszeit	102	0.580	P < 0.001	f
Dustmann & von der Ohe <sup>10</sup>	März - Juni	13	0.889	P < 0.0001*	g

### Fussnoten

<sup>a</sup> Pollenversorgung = Ertrag der Pollenfallen; Brut = Anzahl gelegte Eier; die drei Reihen geben die an drei verschiedenen Standorten erhaltenen Resultate an; in der Originalpublikation sind keine weiteren methodischen Einzelheiten angegeben

<sup>b</sup> Pollenversorgung = Ertrag der Pollenfallen; Brut = Brutfläche am Ende der Versuchsperiode; Messungen in 170 Völkern an einem Standort in zwei Jahren.

<sup>c</sup> Pollenversorgung = Ertrag der Pollenfallen; Brut = Durchschnitt der ungedeckelten Brutfläche gemäss Schätzungen am Anfang und am Ende der Versuchsperiode; jede Reihe gibt den Korrelationskoeffizienten für einen bestimmten Standort an, wie geschätzt und beruhend auf N Völkern.

<sup>d</sup> Pollenversorgung = Ertrag der Pollenfallen; Brut = Schätzungen der Brutfläche; ein Korrelationskoeffizient wird für jeden Versuchstag geschätzt, ausgehend von 16 Völkern an vier Standorten

<sup>e</sup> Pollenversorgung = Fläche der Pollenvorräte; Brut = Schätzungen der Brutfläche; ein Korrelationskoeffizient wird für jeden Versuchstag geschätzt, ausgehend von 16 Völkern an vier Standorten.

<sup>f</sup> Pollenversorgung = Ertrag der Pollenfallen; Brut = Summe der Schätzungen der Brutfläche alle drei Wochen; Messungen in 102 Völkern an acht Standorten in fünf Jahren.

<sup>g</sup> Pollenversorgung = Anzahl zurückkehrende Pollensammlerinnen; Brut = Schätzungen der ungedeckelten Brutfläche; Korrelationskoeffizient berechnet als Durchschnitt von vier Völkern zu 13 Zeitpunkten.

An allen sechs Standorten, die Al-Tikrity et al. <sup>1</sup> untersuchten, korrelierte der Pollenverzehr positiv mit der Fläche der ungedeckelten Brut eines Volkes. Zwischen den Standorten waren aber grosse Unterschiede der gesammelten Pollenmenge von Völkern mit einer bestimmten Brutfläche festzustellen (siehe Abb. 1 in Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>). Solche lokalen Unterschiede verschleierten Korrelationen zwischen Pollenversorgung und Brutmenge, wenn Daten von verschiedenen Standorten kombiniert wurden. Dies könnte ein weiterer Grund für die fehlenden Korrelationen bei McLellan <sup>37</sup> sein. Wille et al. <sup>62</sup> kombinierten Daten der Pollenernte und Brutaufzucht von acht Schweizer Standorten und aus fünf verschiedenen Jahren während der ganzen Bienen Saison (Abb. 1A). Sie fanden ebenfalls beträchtliche Unterschiede der gesammelten Pollenmenge bei Völkern mit einer bestimmten Anzahl Brutzellen. Bei allen Datensätzen war immer eine signifikante, positive Korrelation zwischen den beiden Variablen zu finden.

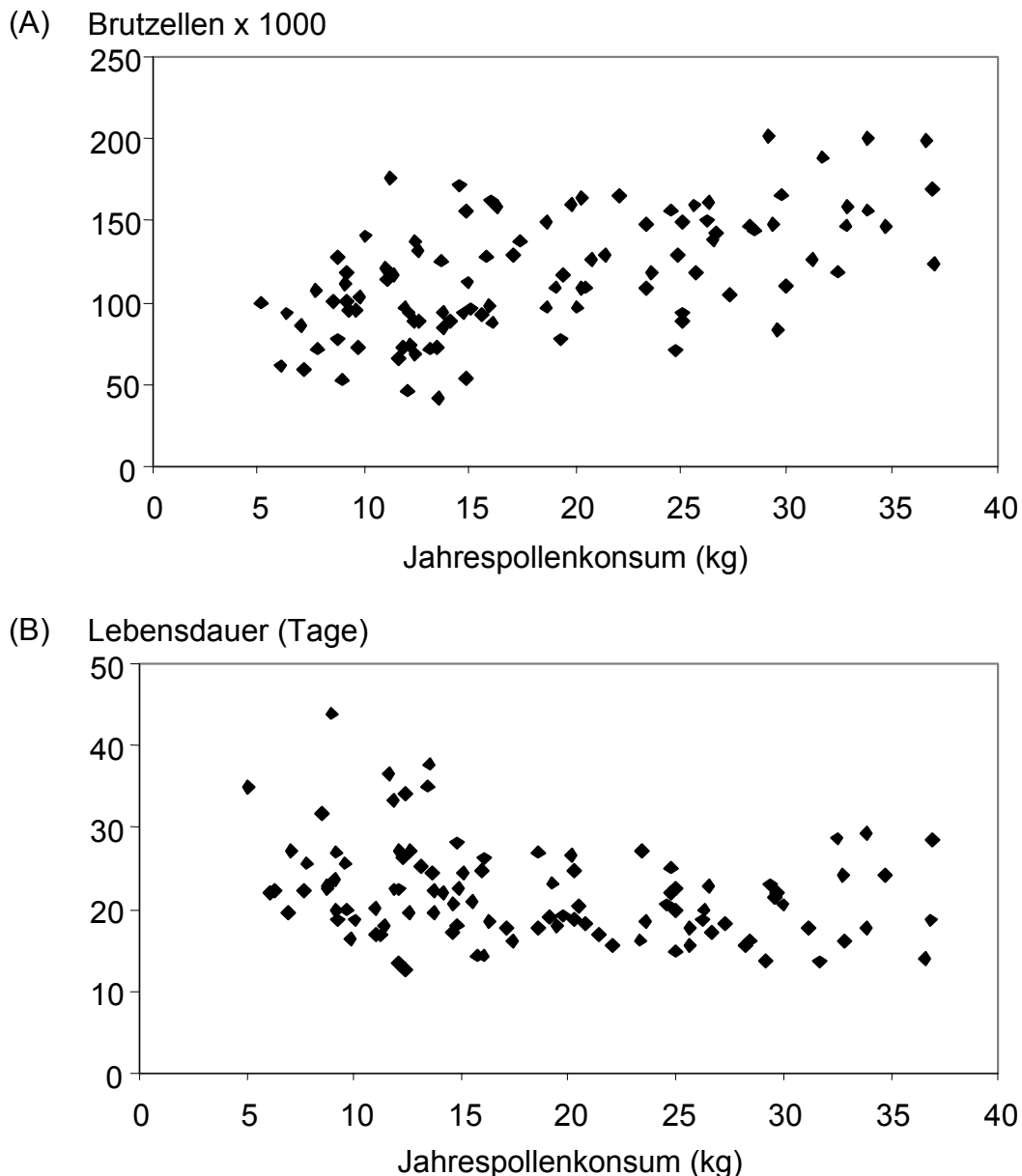


Abb. 1: Jahrespollenkonsum pro Bienenvolk und Anzahl Brutzellen (A) oder Lebensdauer (B) in 102 Völkern von *Apis mellifera* in der Schweiz. Daten von Wille et al. <sup>62</sup>.

Über einen möglichen Zusammenhang zwischen Pollenversorgung und durchschnittlicher Lebensdauer der Arbeiterinnen sind wenig Angaben vorhanden. In einem Bericht über 102 frei fliegende Bienenvölker in der Schweiz wird eine signifikante, negative Korrelation zwischen dem jährlichen Polleneintrag und der durchschnittlichen Lebensdauer von Arbeiterinnen beschrieben (Abb. 1B; Spearman Korrelationskoeffizient = -0.283;  $p = 0.004$ )<sup>62</sup>. Diese Korrelation verschwand, wenn der Pollenverzehr pro Biene berücksichtigt wurde ( $p = 0.145$ )<sup>62</sup>.

Der Zusammenhang zwischen Pollenversorgung und Volksgrösse (d.h. Grösse der Arbeiterinnenpopulation) wurde selten untersucht. Offensichtlich kann sich die Grösse der Arbeiterinnenpopulation nicht plötzlich verändern, weil dem Schlüpfen erwachsener Honigbienen die Ei- und Larvenstadien vorausgehen. Je nach kausalen Beziehungen könnte daher die Populationsgrösse mit einer gewissen Verzögerung auf Veränderungen anderer Variablen reagieren. So fand McLellan<sup>37</sup> keine signifikanten Korrelationen zwischen der Anzahl Bienen und der Pollenmenge, die in Fallen an irgendeinem von sechs Tagen gesammelt wurde. Ähnliches berichtete Wille<sup>60</sup>. Die beiden Mengen veränderten sich nicht gleichzeitig während der Bienen-saison. Es ist klar, dass diese spärlichen Angaben nicht verallgemeinert werden können.

Die Pollenversorgung scheint also zumindest mit der Brutfläche zusammenzuhängen. Dies war auch das am intensivsten untersuchte Variablenpaar, während von andern demographischen Parametern wenig Angaben vorhanden waren. Zu beachten ist, dass die oben besprochenen Untersuchungen alle korrelativ sind, d.h. sie ermitteln nur, ob zwei Faktoren sich gemeinsam verändern und erlauben keine Schlüsse auf ihre kausalen Beziehungen<sup>38</sup>. Finden wir, zum Beispiel, eine positive Korrelation zwischen Pollenversorgung und Anzahl Brutzellen, so ist es möglich, dass die Brutmenge die Intensität des Pollensammelns steuert. Umgekehrt ist es ebenfalls möglich, dass die von Sammelbienen gesammelte Pollenmenge die Anzahl Larven bestimmt, die ein Volk aufzieht. Eine dritte Alternative wäre, dass beide Faktoren gemeinsam variieren, weil sie von einer dritten, verborgenen Variablen abhängen<sup>51</sup>. Die Intensität des Pollensammelns und die Brutaufzucht könnten zum Beispiel beide von der Tageslänge gesteuert werden. Das Durchführen von Versuchen ist entscheidend, um kausale Beziehungen herzustellen<sup>38</sup>. Die oben besprochenen Untersuchungen zeigen klar, dass solche Versuche sich lohnen, weil sie das Vorhandensein von Zusammenhängen zwischen der Pollenversorgung und mindestens einigen demographischen Parametern bestätigt haben.

## **Experimenteller Beweis für kausale Beziehungen zwischen Pollenversorgung und demographischen Parametern**

Die Kontrollmechanismen in Honigbienenvölkern sind wahrscheinlich hochkomplex. So könnte möglicherweise die von einem Volk gesammelte Pollenmenge von bis zu zehn oder mehr weiteren Variablen beeinflusst werden (z.B. Grösse der Arbeiterinnenpopulation, Anzahl Larven, Umgebungsvegetation, Wetterbedingungen etc.). Als Folge dieser Komplexität ist die nachstehende Übersicht keineswegs abschliessend und verzichtet auf wichtige Aspekte, wie z.B. die genetischen Grundlagen des Sammelverhaltens<sup>20, 42</sup>.

### **Einfluss der Anzahl Larven auf die Pollenvorräte und das Pollensammeln.**

Eckert et al.<sup>11</sup> veränderten die Brutmenge in Völkern, die anfangs ähnliche Pollenreserven, Honigvorräte und Grösse der Adultpopulation aufwiesen. Eine Woche nach diesem Eingriff waren die Pollenvorräte signifikant tiefer bei den Völkern mit viel Brut (die einen erhöhten Pollenbedarf anzeigten), als bei Völkern mit wenig Brut. In einem weiteren Experiment zwischen Völkerpaaren wurde ein Rahmen mit hauptsächlich ungedeckelter Brut vertauscht mit einem andern mit gedeckelter Brut<sup>9</sup>. Die Anzahl der Pollensammlerinnen verringerte sich signifikant bei Völkern mit einem geringen Brutanreiz, d.h. mit mehr gedeckelter Brut, die nicht gefüttert werden musste.

Die Anzahl Larven in einem Volk wird wahrscheinlich von den Pollensammlerinnen direkt bewertet, während indirekte Signale, z.B. durch trophallaktischen Interaktionen zwischen Ammenbienen und Sammlerinnen, weniger wichtig scheinen. Wie oben erwähnt, war die Anzahl der Pollensammlerinnen signifikant höher in Völkern mit künstlich vergrösserten Brutflächen<sup>9</sup>. Wenn die Forscher ein



Absperrgitter einfügten, das die Sammlerinnen vom Brutnest fernhielt, das trophallaktische Interaktionen mit Ammenbienen aber immer noch erlaubte, so verschwand der signifikante Unterschied zwischen den Eingriffen mit viel und mit wenig Brut. Pheromone, die von den Larven erzeugt werden, stellten - neben andern Faktoren - einen direkten Anreiz für das Pollensammelverhalten dar. So führten im Experiment zugefügte Glasplatten, die mit Brutpheromon behandelt waren, zu einem ähnlichen Anstieg der Anzahl Pollensammlerinnen wie das Zufügen von Brut<sup>43</sup>. Bei beiden Eingriffen war die Anzahl der Pollensammlerinnen signifikant höher als bei Völkern, in denen alle Larven entfernt worden waren. In einem zweiten Versuch belieferten Pankiw et al.<sup>43</sup> die Bienenvölker entweder mit 1000 Larven und vier mit Pheromonextrakt behandelten Glasplatten oder mit der gleichen Anzahl Larven und vier unbehandelten Kontroll-Glasplatten. Die Anzahl der Pollensammlerinnen war bei Völkern mit Pheromonzusatz signifikant höher als bei Völkern, die nur Brut enthielten.

### **Einfluss des Pollensammelns auf die Anzahl Larven.**

Wie wir oben gesehen haben, scheint die in einem Volk vorhandene Brutmenge einen direkten Einfluss auf die Intensität des Pollensammelns zu haben. In mehreren Untersuchungen wurde versucht, die Existenz einer kausalen Beziehung in umgekehrter Richtung zu ermitteln, indem statt die Brutmenge der Pollenverzehr von Bienenvölkern verändert wurde. Fewell & Winston<sup>14</sup> verglichen die aufgezogene Brutmenge von Völkern, die anfangs ähnlich waren hinsichtlich Anzahl erwachsener Bienen, Ausmass der Honigvorräte, offener und gedeckelter Brut und leerer Waben, die aber so verändert wurden, dass sie entweder grosse oder kleine Pollenreserven enthielten. Die Brutproduktion nahm signifikant zu, wenn die Völker grössere Pollenvorräte erhielten. Interessanterweise blieben die Unterschiede infolge der künstlich veränderten Pollenreserven nicht bestehen. Nach 16 Tagen war das Ausmass der Pollenvorräte in beiden Versuchen wieder auf dem vorexperimentellen Stand. Wurde das Pollensammeln bei Völkern verhindert, indem sie in ein Drahtgitterzelt gestellt wurden, so verringerten sie die Brutaufzucht und stellten diese schliesslich ein<sup>24</sup>. In der Folge nahm die Anzahl Arbeiterinnen in diesen Völkern signifikant ab - im Vergleich mit Völkern, die frei sammeln durften. Diese Ergebnisse zeigen klar, dass Honigbienen auf die Verfügbarkeit von Pollen ansprechen, indem sie die Brutproduktion anpassen. Im Fall von Pollenknappheit kann dies folgendermassen geschehen: entweder durch eine Verringerung der Anzahl von der Königin gelegten Eier oder durch die Einschränkung der pro Larve benötigten Pollenmenge oder durch Zerstörung von Teilen der Brut. Ein Einzelbericht von einem Volk zeigte, dass während Perioden künstlicher Pollenknappheit weniger Larven bis zum Verdeckelungsstadium überlebten, wahrscheinlich, weil sie von erwachsenen Arbeiterinnen aufgefressen wurden<sup>44</sup>. Ähnliche Beobachtungen machten Imdorf et al.<sup>24</sup>.

### **Einfluss der Grösse der Arbeiterinnenpopulation, der Pollenvorräte und des leeren Vorratsraums auf das Pollensammeln.**

Wahrscheinlich ist das Vorhandensein von Brut nicht der einzige Faktor, der die von einem Volk gesammelte Pollenmenge beeinflusst. Eckert et al.<sup>11</sup> veränderten die Grösse der Arbeiterinnenpopulation und hielten das Verhältnis der Anzahl erwachsener Bienen und Larven konstant. Sie beobachteten, dass der Anteil an Pollensammlerinnen in kleinen Völkern signifikant höher war als in grossen. Weiter wiesen sie eine signifikante Vergrösserung der Brutfläche bei kleinen Völkern nach, bis sie ein ähnliches Ausmass wie diejenige bei grossen Völkern erreicht hatte. Eckert et al.<sup>11</sup> vermuteten, dass die beste Strategie für erfolgreiches Überwintern von kleinen Völkern das Populationwachstum ist, und dass der Pollen für sie daher einen sehr hohen Wert besitzt.

Wir haben gesehen, dass die experimentelle Vergrösserung der Brutfläche eine Verminderung der Pollenvorräte auslösen kann<sup>11</sup>. In einem solchen Fall könnten wir erwarten, dass die Bienen ihre Reserven wieder aufzufüllen versuchen, indem sie das Pollensammeln intensivieren. Andererseits könnten Tiere in Völkern mit grossen Pollenvorräten ihre Sammeltätigkeit vermindern. Tatsächlich wurde eine negative Beziehung beobachtet zwischen Pollenvorräten und Sammeltätigkeit bei Völkern, in denen das Ausmass der Pollenreserven verändert worden war<sup>9, 14</sup>. Dreller et al.<sup>9</sup> veränderten experimentell die Pollenvorräte in einem Teil des Bienenstocks, der nur für Sammelbienen,

nicht aber für Ammenbienen zugänglich war. Mit dieser Versuchsanordnung gelang es ihnen zu zeigen, dass das Ausmass der Pollenvorräte direkt durch die Sammlerinnen bewertet wurde.

Schliesslich wurde nachgewiesen, dass die Sammeltätigkeit auch durch die Grösse des leeren Vorratsraums im Volk gesteuert wird<sup>9</sup>. So war die Anzahl der Pollensammelbienen signifikant erhöht, wenn eine leere Wabe ins Brutnest gehängt wurde. Nähere Einzelheiten über die Steuerung der Brutpflege und der Pollenvorräte werden in einem Bericht von Schmickl und Crailsheim<sup>45</sup> beschrieben.

## **Einfluss von Pollenergänzungsmitteln auf die Volksentwicklung**

Wie weiter oben besprochen, fanden mehrere experimentelle Untersuchungen eine kausale Beziehung zwischen Pollenzufuhr und Brutproduktion. Es ist vorstellbar, dass man diese Beziehung in der Bienenhaltung nutzen könnte, um die Volksentwicklung durch Ergänzungsfütterung zu steuern. Im Hinblick auf mögliche wirtschaftliche Entwicklungen wurden beträchtliche Forschungsanstrengungen in dieses Thema gesteckt. Trotzdem war es bis jetzt nicht möglich, einen Pollenersatz zu entwickeln, der natürlichen Pollen vollständig ersetzt<sup>7, 52</sup>.

Im Allgemeinen wird den Honigbienen zusätzlicher Pollen oder ein künstliches, proteinreiches Futter (d.h. Pollenergänzungsmittel) angeboten, um den gesammelten Pollen eines Volks zu ergänzen. Wir werden uns in die Vorzüge oder Nachteile verschiedener, künstlich hergestellter Futtermittel nicht vertiefen, da Johansson & Johansson<sup>27</sup> diese Aspekte ziemlich ausführlich behandelt haben. Auch den Einfluss verschiedener Pollenarten oder künstlicher Futter auf Entwicklungsphysiologie und Lebensdauer von Arbeiterinnen besprechen wir nicht; diese Frage wurde von Maurizio<sup>31, 33, 35, 36</sup> gründlich erforscht. Wir konzentrieren uns hier auf Arbeiten, die den Einfluss der Ergänzungsfütterung auf Parameter mit direkter Beziehung zur Volksgrösse und zur Produktivität untersuchten, d.h. Brutmenge, Grösse der Arbeiterinnenpopulation und Honigertrag.

Die Resultate in Tabelle 3 zeigen, dass eine Ergänzungsfütterung nicht immer den gewünschten Effekt hat. Wurde Pollenersatz im Frühjahr angeboten (erste vier Versuche), so war die Brutmenge in gefütterten Völkern generell höher als in ungefütterten. Ein ähnlicher Effekt wurde in nur einem Versuch beobachtet, in dem das Ergänzungsfutter zu anderen Jahreszeiten gegeben wurde<sup>61</sup>. In diesem Fall bestätigen die Autoren ausdrücklich, dass die Ergänzungsfütterung während einer Periode des Pollenmangels stattgefunden habe. Es ist denkbar, dass Honigbienen von einer Ergänzungsfütterung profitieren, wenn die natürliche Pollenversorgung kritisch gering ist, wie manchmal im Frühjahr<sup>59</sup> oder in manchen Gebieten auch im Juni<sup>34, 61</sup>. Allfällige positiven Einflüsse der Pollenergänzungsmittel auf die Volksentwicklung scheinen aber eher vorübergehend zu sein, da in keiner Untersuchung ein signifikanter Anstieg der Grösse der Arbeiterinnenpopulation gefunden wurde (Tabelle 3). Cook & Wilkinson<sup>4</sup> behaupteten, dass die Ergänzungsfütterung eher die Altersstruktur der Völker als die Anzahl der Arbeiterinnen beeinflusste. Sie nahmen an, gefütterte Völker könnten einen höheren Prozentsatz an jungen erwachsenen Bienen enthalten als ungefütterte. Schliesslich war der Honigertrag in zwei von drei Untersuchungen signifikant erhöht, wenn Pollenergänzungsmittel verfügbar waren<sup>8, 40</sup>. Dieser Aspekt sollte von besonderem wirtschaftlichem Interesse sein, müsste aber im Einzelnen näher erforscht werden. Unter anderem wäre es wichtig zu untersuchen, ob der finanzielle Gewinn mit einem höheren Honigertrag wirklich die Kosten der Ergänzungsfütterung übertrifft.

In künftigen Versuchen ist mehr Gewicht auf die Wahl geeigneter Kontrollversuche zu legen, damit die positiven Resultate tatsächlich dem Einfluss der Pollenergänzungsmittel zugeschrieben werden können. In mehreren Versuchen, die in Tabelle 3<sup>8, 15, 22, 23</sup> aufgeführt sind, erhielt die Versuchsgruppe ein mit Zucker gemischtes Pollenergänzungsmittel, die Kontrollgruppe dagegen wurde überhaupt nicht gefüttert. In einer solchen Versuchsanordnung können Unterschiede zwischen Behandlung und Kontrolle entweder durch das Pollenergänzungsmittel und/ oder durch die bessere Versorgung mit Zucker bedingt sein<sup>38</sup>. So betonte Doull<sup>8</sup>, das Ergänzungsfutter könnte vor allem von älteren Arbeitsbienen verzehrt worden sein, die durch seinen hohen Zuckergehalt ange

Tabelle 3: Einfluss der Ergänzungsfütterung auf die Brutmenge, die Grösse der Arbeiterinnenpopulation und den Honigertrag eines Bienenvolks. Pollen ergänzungsmittel wurden angeboten im Frühjahr (erste vier Versuche), Sommer (folgende zwei Versuche), oder ganzjährig (letzter Versuch).

Untersuchung	Ergänzung	Kontrolle	Brut	Arbeitsbienenpopulation	Honigertrag
Cook & Wilkinson <sup>4</sup>	Pollen	ungefüttert	gefüttert > Kontrollen	gefüttert ≈ Kontrolle	—
Imdorf et al. <sup>23</sup>	Pollen + Zuckerlösung	ungefüttert	gefüttert > Kontrolle <sup>a</sup>	gefüttert ≈ Kontrolle	—
Goodwin et al. <sup>15</sup>	64% Sa, 12% Laktalbum., 24% Hefe	ungefüttert	—	—	gefüttert ≈ Kontrolle gefüttert > Kontrolle <sup>a</sup>
Nabors <sup>40</sup>	Bee Pol ? + Zuckerlösung	Zuckerlösung	gefüttert > Kontrolle <sup>a</sup>	—	—
Wille & Schäfer <sup>61</sup>	Pollenergänzung + Zuckerlösung	Zuckerlösung	gefüttert > Kontrolle <sup>a</sup>	—	—
Imdorf et al. <sup>22</sup>	Pollenergänzung + Zuckerlösung	Zuckerlösung	gefüttert ≈ Kontrolle	—	—
	Pollen + Zuckerlösung Protivy 50 + Zuckerlösung + 4% Pollen	ungefüttert	gefüttert ≈ Kontrolle	gefüttert ≈ Kontrolle	—
Doull <sup>8</sup>	Kommerzielles Pollenergänzungsmittel + Zucker	ungefüttert	gefüttert ≈ Kontrolle	—	gefüttert > Kontrollen

<sup>a</sup> verschiedene Brutmengen nur im April

<sup>b</sup> Ergänzungsfütterung von Ende Mai bis Anfang Juli während Phase des Pollenmangels

<sup>c</sup> Ergänzungsfütterung im Juli

<sup>d</sup> alle mit Pollen gefütterten und einige mit Protivy gefütterten Völker waren von Kalkbrut befallen

Sa-Saccharose, Laktalb.-Laktalbumin

zogen wurden. Er vermutete, dies könnte die durchschnittliche Lebensdauer von Sammelbienen verlängern und so zum beobachteten Anstieg der Honigproduktion führen.

Die ziemlich widersprüchlichen Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungen zeigen die Schwierigkeit auf, ein so komplexes System in vorhersehbarer Weise zu handhaben. Wie weiter oben gesagt wurde, existiert zum Beispiel der überzeugende, experimentelle Nachweis einer kausalen Beziehung zwischen der Pollenversorgung und der Brutproduktion. Trotzdem kann es schwierig sein, voraus zu sagen, wie die Brutaufzucht langfristig durch eine künstliche Erhöhung der Futterversorgung beeinflusst wird. Es kann wesentlich sein, die Pollenergänzungsmittel zur richtigen Jahreszeit anzubieten (siehe oben). Fütterungsmassnahmen können auch aus viel trivialeren Gründen keinen Erfolg haben. So ist keineswegs garantiert, dass die Bienen ein künstlich hergestelltes Futter konsumieren, da sie sogar Futter hoher Qualität nicht beachten, wenn es gewisse phagostimulatorische Substanzen nicht enthält<sup>18</sup>. Die Annahme von künstlich hergestelltem Futter kann erhöht werden durch Beimischung von etwas Pollen<sup>52</sup> oder Pollenextrakten<sup>46</sup>. Sollen Fütterungsmassnahmen ein Populationswachstum auslösen, so kann es von Bedeutung sein, dass die Pollenergänzungsmittel tatsächlich von den an der Brutaufzucht beteiligten Ammenbienen konsumiert werden, und nicht nur von Sammelbienen. Die genaue Platzierung einer Futterquelle im Bienenstock kann darüber entscheiden, wie attraktiv sie für einen bestimmten Teil der Arbeitsbienenpopulation ist<sup>4</sup>. Obwohl solche Faktoren den Nutzen der Pollenergänzungsmittel vermindern können, ist es im Prinzip möglich, die Fütterungsmethode auf eine geeignete Art anzupassen. Andere Reaktionen der Völker können dagegen viel schwieriger zu beeinflussen sein, und sie können Fütterungsmassnahmen vollkommen unwirksam machen. Zum Beispiel können Völker auf Fütterungsmassnahmen damit reagieren, dass sie ihre Sammeltätigkeit verringern<sup>22, 23</sup>. Andererseits entdeckten Goodwin et al.<sup>15</sup> im Zusammenhang mit dem Bereitstellen von Pollenergänzungsmitteln keine Abnahme der Sammelintensität.

Abschliessend können wir sagen: die Regulationsmechanismen der Honigbienenvölker sind so komplex, dass es gegenwärtig kaum möglich ist, voraus zu sagen, wie ein bestimmter Parameter sich als Reaktion auf einen gewissen Eingriff verändern wird. Es ist deshalb schwierig, allgemeine Empfehlungen abzugeben, ob Pollenergänzungsmittel wirtschaftlich vorteilhaft sind und in welchen besonderen Fällen.

## Ausblick

Mehrere experimentelle Arbeiten entdeckten Beziehungen zwischen Variabelnpaaren, die im Zusammenhang stehen mit der Pollenversorgung und der Demographie eines Volkes. Die Regulationsmechanismen der Honigbienenvölker scheinen sehr komplex zu sein, und eine gegebene Bezugsgrösse kann von verschiedenen anderen Bezugsgrössen gesteuert werden. Als Folge davon kann es unmöglich sein, die Reaktion auf einen bestimmten Eingriff, wie zum Beispiel die Ergänzungsfütterung, voraus zu sagen.

Man muss sich bewusst sein, dass die Interessen der Bienenhalter von denjenigen der Tiere stark abweichen können. Bienenhalter wollen meist die langfristige Produktivität ihrer Völker maximieren. Die Produktion übermässiger Honigmengen ist aber wahrscheinlich keine Anpassungsstrategie der Honigbienen: bei ihnen wird eher ihre optimale Fortpflanzungsfähigkeit im Vordergrund stehen<sup>47, 48</sup>. Solche Fragen sind überlegenswert bei einer Spezies wie der Honigbiene, deren Verhalten durch selektive Züchtung beeinflusst worden ist.

## Dank

Dieser Bericht wurde finanziert von Agroscope Liebefeld-Posieux und von Frau M. Wille. Wir danken W. Nentwig für den Arbeitsraum und S. Fink, T. Giger, G. Heckel, S. Neuenschwander und G. Soland-Reckeweg für die hilfreichen Diskussionen.

# Literatur

1. AL-TIKRITY, W S; BENTON, A W; HILLMAN, R C; CLARKE, W W J (1972) The relationship between the amount of unsealed brood in honeybee colonies and their pollen collection. *Journal of Apicultural Research* 11: 9-12.
2. BÖTTCHER (1941) 1/3 Zentner Pollen geerntet ! - Mein neues Pollenerntegerät. *Leipziger Bienenzeitung* 56: 22-24.
3. CALE, G H J (1968) Pollen gathering relationship to honey collection and egg-laying in honey bees. *American Bee Journal* 108: 8-9.
4. COOK, V A; WILKINSON, P D (1986) Pollen feeding boosts brood in colonies. *British Bee Journal* 223-226.
5. CRAILSHEIM, K; HRASSNIGG, N; GMEINBAUER, R; SZOLDERITS, M J; SCHNEIDER, L H W; BROSCHE, U (1993) Pollen utilization in non-breeding honeybees in winter. *Journal of Insect Physiology* 39: 369-373.
6. CRAILSHEIM, K; SCHNEIDER, L H W; HRASSNIGG, N; BÜHLMANN, G; BROSCHE, U; GMEINBAUER, R; SCHÖFFMANN, B (1992) Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. *Journal of Insect Physiology* 38: 409-419.
7. DOULL, K M (1975) Pollen supplements - I. Relationships between supplements, pollen and broodrearing. *American Bee Journal* 115: 14-15.
8. DOULL, K M (1980) Relationships between consumption of a pollen supplement, honey production and broodrearing in colonies of honeybees *Apis mellifera* L. I. *Apidologie* 11: 361-365.
9. DRELLER, C; PAGE, R E; FONDRK, M K (1999) Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen, and empty space. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 227-233.
10. DUSTMANN, J H; OHE, W V D (1988) Einfluss von Kälteeinbrüchen auf die Frühjahresentwicklung von Bienenvölkern (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 19: 245-254.
11. ECKERT, C D; WINSTON, M L; YDENBERG, R C (1994) The relationship between population size, amount of brood, and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Oecologia* 97: 248-255.
12. ECKERT, J E (1942) The pollen required by a colony of honeybees. *Journal of Economic Entomology* 35: 309-311.
13. FARRAR, C L (1936) Influence of pollen reserves on the surviving populations of over-wintered colonies. *American Bee Journal* 76: 452-454.
14. FEWELL, J H; WINSTON, M L (1992) Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 387-393.
15. GOODWIN, R M; TEN HOUTEN, A; PERRY, J H (1994) Effect of feeding pollen substitutes to honey bee colonies used for kiwifruit pollination and honey production. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 22: 459-462.
16. GRANSIER, K (1984) Die Auswirkungen permanenten Pollenfallengebrauchs auf Bienenvölker der Rasse *Apis mellifera carnica*. *Apidologie* 15: 265-266.
17. HAYDAK, M H (1970) Honey bee nutrition. *Annual Review of Entomology* 15: 143-156.
18. HERBERT, E W J (1992) Honey bee nutrition. In Graham, J E. *Dadant & Sons Inc.*; Hamilton, Illinois; 197-233.
19. HIRSCHFELDER, H (1951) Quantitative Untersuchungen zum Polleneintragen der Bienenvölker. *Zeitschrift für Bienenforschung* 1: 67-77.
20. HUNT, G J; PAGE, R E; FONDRK, M K; DULLUM, C J (1995) Major quantitative trait loci affecting honey bee foraging behavior. *Genetics* 141: 1537-1545.
21. IMDORF, A (1983) Polleneintrag eines Bienenvolkes aufgrund des Rückbehaltes in der Pollenfalle - 1. Teil: Berechnungsgrundlagen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 106: 69-77.

22. IMDORF, A; BÜHLMANN, G; WILLE, H (1984) Pollen- oder Pollenersatzfütterung - eine Notwendigkeit ? Schweizerische Bienen-Zeitung 107: 296-308.
23. IMDORF, A; KILCHENMANN, V; MAQUELIN, C (1988) Welchen Einfluss hat die Pollenfütterung im Frühjahr auf die Volksentwicklung ? Schweizerische Bienen-Zeitung 111: 109-115.
24. IMDORF, A; RICKLI, M; KILCHENMANN, V; BOGDANOV, S; WILLE, H (1998) Nitrogen and mineral constituents of honey bee worker brood during pollen shortage. *Apidologie* 29: 315-325.
25. JEFFREE, E P (1956) Winter brood and pollen in honeybee colonies. *Insectes sociaux* 3: 417-422.
26. JEFFREE, E P; ALLEN, M D (1957) The annual cycle of pollen storage by honey bees. *Journal of Economic Entomology* 50: 211-212.
27. JOHANSSON, T S K; JOHANSSON, M P (1977) Feeding honeybees pollen and pollen substitutes. *Bee World* 58: 105-118.
28. KELLER, I; FLURI, P; IMDORF, A (2004) Pollen nutrition and colony development in honey bees - Part I. *Bee World*
29. LEVIN, M D; LOPER, G M (1984) Factors affecting pollen trap efficiency. *American Bee Journal* 124: 721-723.
30. LOUVEAUX, J (1958) Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifica* L.). PhD thesis, University of Paris; 206 pp.
31. MAURIZIO, A (1950) The influence of pollen feeding and brood rearing on the length of life and physiological condition of the honeybee - Preliminary Report. *The Bee World* 31: 9-12.
32. MAURIZIO, A (1950) Untersuchungen über den Einfluss der Pollennahrung und Brutpflege auf die Lebensdauer und den physiologischen Zustand von Bienen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 73: 58-64.
33. MAURIZIO, A (1951) Prüfung von Pollenersatzmitteln. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 74: 111-121.
34. MAURIZIO, A (1953) Weitere Untersuchungen an Pollenhöschchen. Beihefte zur Schweizerischen Bienen-Zeitung 2: 486-556.
35. MAURIZIO, A (1954) Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz* 68: 115-193.
36. MAURIZIO, A (1958) Einfluss der Trocknungsmethode auf die biologische Wirksamkeit des Pollens für Bienen. *Zeitschrift für Bienenforschung* 4: 1-4.
37. MCLELLAN, A R (1978) Growth and decline of honeybee colonies and inter-relationships of adult bees, brood, honey and pollen. *Journal of Applied Ecology* 15: 155-161.
38. MILINSKI, M (1997) How to avoid seven deadly sins in the study of behavior. *Advances in the study of behavior* 26: 159-180.
39. NABORS, R A (1997) Trapping pollen collections of the honey bee, *Apis mellifera* L. to determine pollen flow periods. *American Bee Journal* 137: 215-216.
40. NABORS, R A (2000) The effects of spring feeding pollen substitute to colonies of *Apis mellifera*. *American Bee Journal* 140: 322-23.
41. NELSON, D L; MCKENNA, D; ZUMWALT, E (1987) The effect of continuous pollen trapping on sealed brood, honey production and gross income in Northern Alberta. *American Bee Journal* 127: 648-650.
42. PAGE, R E; WADDINGTON, K D; HUNT, G J; FONDRK, M K (1995) Genetic determinants of honey bee foraging behaviour. *Animal Behaviour* 50: 1617-1625.
43. PANKIW, T; PAGE, R E; FONDRK, M K (1998) Brood pheromone stimulates pollen foraging in honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 193-198.
44. SCHMICKL, T; CRAILSHEIM, K (2001) Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortage. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 541-547.
45. SCHMICKL, T; CRAILSHEIM, K (2004) Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing. *Apidologie* 35: 249-263.
46. SCHMIDT, J O (1985) Phagostimulants in pollen. *Journal of Apicultural Research* 24: 107-114.
47. SEELEY, T D (1978) Life history strategy of the honey bee, *Apis mellifera*. *Oecologia* 32: 109-118.

48. SEELEY, T D; VISSCHER, P K (1985) Survival of honeybees in cold climates: the critical timing of colony growth and reproduction. *Ecological Entomology* 10: 81-88.
49. SHAWER, M B (1987) Major pollen sources in Kafr-El-Sheikh, Egypt, and the effect of pollen supply on brood area and honey yield. *Journal of Apicultural Research* 26: 43-46.
50. SMITH, M V; ADIE, A (1963) A new design in pollen traps. *Canadian Bee Journal* 74: 4-5, 8.
51. SOKAL, R R; ROHLF, F J (1995) *Biometry*. W.H.Freeman and Company; New York, U.S.A.; 887 pp (3rd edition).
52. STANDIFER, L N; HAYDAK, M H; MILLS, J P; LEVIN, M D (1973) Influence of pollen in artificial diets on food consumption and brood production in honey bee colonies. *American Bee Journal* 113: 94-95.
53. STEFFAN-DEWENTER, I; KUHN, A (2002) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 270: 569 - 575.
54. SYNGE, A D (1947) Pollen collection by honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Animal Ecology* 16: 122-138.
55. TODD, F E; BISHOP, R K (1940) Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. *Journal of Economic Entomology* 33: 866-870.
56. TODD, F E; REED, C B (1970) Brood measurement as a valid index to the value of honey bees as pollinators. *Journal of Economic Entomology* 63: 148-149.
57. WALLER, G D (1980) A modification of the O.A.C. pollen trap. *American Bee Journal* 120: 119-121.
58. WEBSTER, T C; THORP, R W; BRIGGS, D; SKINNER, J; PARISIAN, T (1985) Effects of pollen traps on honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging and brood rearing during almond and prune pollination. *Environmental Entomology* 14: 683-686.
59. WILLE, H (1973) Fragen um die Pollenversorgung des Bienenvolkes. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 96.
60. WILLE, H (1981) Ein- und Auswinterung / Gereimtes und Ungereimtes (I). *Nordwestdeutsche Imkerzeitung* 33: 186-190; 214-218.
61. WILLE, H; SCHÄFER, H (1971) Fütterungsversuche mit einem flüssigen Pollenersatzmittel. *Apiacta* 2: 54,62.
62. WILLE, H; IMDORF, A; BÜHLMANN, G; KILCHENMANN, V; WILLE, M (1985) Beziehung zwischen Polleneintrag, Brutaufzucht und mittlerer Lebenserwartung der Arbeiterinnen in Bienenvölkern (*Apis mellifica* L.). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft* 58: 205-214.
63. WILLE, H; WILLE, M; KILCHENMANN, V; IMDORF, A; BÜHLMANN, G (1985) Pollenernte und Massenwechsel von drei *Apis mellifera*-Völkern auf demselben Bienenstand in zwei aufeinanderfolgenden Jahren. *Revue suisse de zoologie* 92: 897-914.