

Drohnen – das komplexe Paarungssystem der Bienen

Imkerinnen und Imker kümmern sich oftmals nicht gross um Drohnen, oder höchstens beim Schneiden der Drohnenbrut als biotechnische Massnahme zur Varroa-Kontrolle. Dabei spielen die Drohnen für das Wohl künftiger Bienenvölker eine massgebende Rolle.

GABRIELE SOLAND, TWANN (*info@apigenix.com*)

Drohnen sind das unauffälligste Wesen in unseren Bienenvölkern. Da sie nicht zur Honigproduktion beitragen und auch nur vom Frühling bis Sommer in den Völkern zu finden sind, gelten sie oft noch als unnütze Fresser. Wegen ihrer scheinbaren Unwichtigkeit fällt es den Imkern auch leichter, im Frühling den Drohnenschnitt durchzuführen, um in den Völkern die jährliche Varroapopulation zu verringern. Die Varroamilben finden nämlich besonderen Geschmack an den dicken Drohnen. Immerhin können sie



FOTO: RETO SOLAND

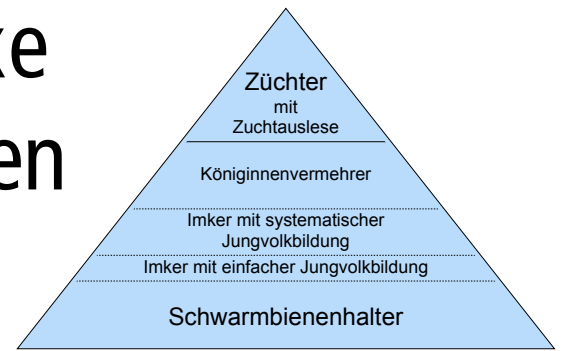
Die Völker beginnen im März mit der Drohnenaufzucht. Durch den Drohnenschnitt kann früh im Jahr ein Teil der Varroa entfernt werden.

sich in den Brutzellen drei Tage länger an ihnen gütlich tun. Dass Drohnen keinen Stachel besitzen und für den Paarungsflug ausfliegen, gehört meist gerade noch zum imkerlichen Allgemeinwissen. Doch obschon Drohnen keinen offensichtlichen Nutzen für die Imkerei haben, sind sie für das Wohlbefinden und Fortbestehen unserer Bienen von zentraler Bedeutung und verdienen die nötige Aufmerksamkeit und Pflege. Das zufriedene, tiefe Brummen in den Völkern mit natürlichem Drohnenbestand ist ein Erlebnis, das in der heutigen Zeit mit Mittelwänden und Drohnenschnitt nicht besonders häufig ist. Wer seinen Völkern freie Hand lässt, wird erstaunt sein über die Menge Drohnen, die in den Völkern leben.

Der Honigertrag wird durch das Vorhandensein von Drohnen nicht massgeblich beeinflusst.¹ Trotzdem bedeuten der Bau einer Drohnenwabe und die Aufzucht der darin befindlichen Drohnenbrut für ein Volk eine Ressourceninvestition. Durch das Ausschneiden werden die Völker jedoch getrieben, diese Ressource noch einmal zu investieren, denn die Völker möchten gerne eine gewisse Menge Drohnen haben. Wer herausfinden will, wie viele Drohnen ein Volk zu seinem Glück braucht, hänge im Frühjahr kontinuierlich leere Rahmen in seine Völker, bis die Bienen ihre Bautätigkeit wieder auf Arbeiterinnenzellen umstellen. Im Schweizermass geschieht dies erfahrungsgemäss nach zwei bis drei Waben.

Geringe Erfolgchancen

Vom Frühjahr bis Sommer befinden sich laufend durchschnittlich 1500 Drohnen in einem Volk.^{2,3} Drohnen



Ebenen der Jungvolkbildung/Zucht – wo befinde ich mich?

schlüpfen nach 24 Tagen. Die sexuelle Reife erlangen sie erst 10 Tage nach dem Schlupf. Bei einer mittleren Lebensdauer von maximal 55 Tagen⁴ bleiben ihnen also höchstens sechseinhalb Wochen für den Versuch, bei einer Königin zu landen. Wenn ihnen das gelingt, sterben sie direkt während des sexuellen Aktes. Sie sind also konsequent monogam, was man von den Königinnen nicht behaupten kann. Diese verpaaren sich mit durchschnittlich 17 Drohnen.^{5,6,7} Wenn man schätzt, dass während der Schwarmphase etwa drei Jungköniginnen pro Volk zur Paarung kommen, sich jedoch 1500 Drohnen in einem Volk befinden, bedeutet dies, dass nur etwa 3% der Drohnen zum Zuge kommen. Die Drohnen durchlaufen über die Paarungszeit etwa drei bis vier Mal einen Massenwechsel, das heisst, die Drohnenwaben werden drei bis vier Mal in einer Saison befestigt. Somit summiert sich die effektive Menge Drohnen eines Volkes in der Saison auf etwa 4500–6000. Damit reduziert sich die Wahrscheinlichkeit einer geglückten Paarung für die einzelne Drohne auf etwa 1%. Das heisst, nur etwa 1% aller Drohnen einer Saison kommen zur Paarung. Dies ist ein extremes Verhältnis der Geschlechter und bedeutet für die Königinnen, eindeutig die bessere Position zu haben, was die Wahlmöglichkeiten betrifft. Diese Wahl treffen die Königinnen erst im freien Flug auf den Drohnensammelpätzen.⁸ Diese werden von den Drohnen ausschliesslich nachmittags zwischen 13 und 18 Uhr bei «Badehosen-Wetter» (L. Gerig, pers. Komm.) bzw. Temperaturen über 20°C besucht. Wie sie es schaffen, sich ohne Facebook

und Sammelmail auf diese Plätze zu einigen, bleibt noch ein Mysterium. Auch, dass sich diese Sammelplätze jedes Jahr am gleichen Ort befinden, wo doch nur selten einzelne Drohnen den Winter überleben, bleibt ein ungelüftetes Geheimnis. Es gibt Hinweise, dass Einschnitte in der Horizontlinie Anziehungspunkte sein könnten, die für die Königinnen wie auch die Drohnen gleichermaßen attraktiv wirken, nicht aber für die Arbeiterinnen.⁹

Drohensammelplätze

Drohnen verteilen sich nicht willkürlich in der Landschaft und treffen zufällig auf einen Sammelplatz. Sie fliegen diesen gezielt über ein Netz aus Flugkanälen an.^{10,11} So können auch Drohnen aus zugewanderten Völkern sehr schnell zu einem Drohnensammelplatz finden, ohne erst herumirren zu müssen.¹² Man geht davon aus, dass auch Pheromone dabei eine Rolle spielen. Wer die Musse besitzt, mit einer Königin in einem Zusetzer oder auch einfach nur einem dunklen Stück Holz an einem Ballon spazieren zu gehen, wird in den Flugkanälen einige wenige Drohnen anziehen können. Erreicht man einen Drohnensammelplatz, steigt die Zahl der Bewerber schnell an. Ein Drohnensammelplatz umfasst ein klar begrenztes Gebiet mit 30–200 m Durchmesser auf 10–40 m Höhe. Gerät man mit der Königin einen Schritt aus dem Flugkreis heraus, hört das Interesse der Drohnen schlagartig auf. Dieses System gleicht den Paarungssystemen, wie sie bei Gazellen, Birkhühnern und Fruchtfliegen bekannt sind. Dort treffen sich die Männchen auf den Balzplätzen oder Arenen, um die Weibchen von ihren herausragenden Eigenschaften zu überzeugen, in der Hoffnung erwählt zu werden. Eine weitere Eigenschaft dieses Systems ist das Fehlen von aggressiven Interaktionen zwischen den Konkurrenten. Zwar kann es zu Schaukämpfen kommen, sie dienen jedoch nicht der physischen Beseitigung bzw. Tötung des Gegners, sondern sind ein Relikt aus Zeiten mit einer handfesteren Strategie. Unsere Königinnen fliegen also auch zu Arenen, welche einen klar abgegrenzten Flugraum umfassen, um sich erst

einmal einen Eindruck von dem dort vorkommenden Partnerangebot zu machen. Dieser Vorgang der sexuellen Selektion bedeutet eine Auswahl, die bei der sexuellen Reproduktion getroffen wird und die Paarungspartner mit speziellen Eigenschaften bevorzugt. Diese Eigenschaften sind Indikatoren für eine gute genetische Veranlagung oder Fitness der Männchen. Bekannte Merkmale sind z. B. die ausgefallenen Balzgefieder von Vogelmännchen. Auch bei der Wahl der Drohnen kommt es zwangsläufig zu einer sexuellen Selektion. Dabei wird sicher das Flugvermögen der Drohnen eine Rolle spielen, denn was sie da vollbringen, um im richtigen Moment in der richtigen Position an der Königin zu sein und dies inmitten eines Schwarms Konkurrenten, ist reiner Hochleistungssport. Auch wurde festgestellt, dass grössere Drohnen mehr Spermien haben als kleinere.¹³

Paarungsakt und Vorteile der Mehrfachpaarung

Für die Paarung hält die Drohne die Königin mit den Beinen fest und stülpt ihren Penis in die Vaginalöffnung. Dabei wird der Penis wie ein Gummihandschuh umgedreht und aufgeblasen, also von innen nach aussen gestülpt. Er entfaltet sich quasi in die Königin hinein. Ein Teil dieser Struktur bricht ab und bleibt in der Königin stecken. Diese sogenannten Paarungszeichen sind relativ häufig bei Insekten und sollen dazu dienen, das nächste Männchen an der Paarung zu hindern und so den eigenen Spermien einen Vorteil zu verschaffen.¹⁴ Denn die Männchen möchten natürlich, dass vor allem ihr Sperma zur Fortpflanzung kommt. Allerdings haben die Drohnen eine effektive Methode entwickelt, diese Paarungszeichen (oder Stöpsel) zu entfernen.¹⁵ Nur das Paarungszeichen der letzten Drohne eines Fluges wird erst im Stock entfernt. Die Spermapakete werden vorerst in einem Vorhof der Eileiter gespeichert und anschliessend zum grössten Teil wieder herausgepresst. Dabei gelangen nur 5–10 % über eine Hautfalte in die Spermatheke.¹⁶ Dies hat zum Ziel, viele verschiedene kleine Portionen Spermien



FOTO: GABRIELE SOLAND

Zum Einfangen von Drohnen auf dem Drohnensammelplatz wird eine Netzreue an einem Ballon hochgezogen. An der Reusenöffnung dient eine gekäfigte Königin oder ein schwarzes Stück Holz als Köder.

einzulagern. Dadurch wird die Vielfalt im Volk gewährleistet. Diese Vielfalt hilft dem Volk bei der Abwehr von möglichst vielen Krankheiten und Parasiten,^{17,18} denn die Wahrscheinlichkeit, dass auch resistente Halbschwestern vorhanden sind, ist so höher. Dieser Mechanismus zeigt die Wichtigkeit der genetischen Vielfalt auf allen Ebenen, von den Vaterschaftslinien im Bienenvolk bis hin zur Artenvielfalt in Ökosystemen. Je mehr verschiedene genetische Varianten vorhanden sind, desto höher ist die Chance, resistente Varianten darunter zu haben, die gegen eine neue Bedrohung gewappnet sind. Ein schönes Beispiel harter Selektion sind die Pestzüge, die 300 Jahre lang in Europa wüteten und bis zu einem Drittel der Bevölkerung ausradierten. Unter den Überlebenden gab es auch Leute, bei denen die Krankheit gar nicht erst ausbrach, weil sie über eine genetische Resistenz verfügten, ein illustres Beispiel natürlicher Selektion. Bei den Honigbienen unterstützt die genetische Diversität innerhalb des Volkes auch die effiziente Arbeitsteilung. Es gibt genetische Linien, die sich besonders im Zellenöffnen hervortun, andere im Ausräumen, wieder andere im Putzen usw. Je mehr verschiedene Vaterlinien vorhanden sind, umso höher ist die Chance, für jeden Arbeitsschritt besonders talentierte Schwesterngruppen dabei zu haben. Die Königin hat also höchstes Interesse, sich mit Drohnen verschiedener genetischer Herkunft und Komposition zu paaren.

Dabei muss man eigentlich sagen, dass sie sich mit anderen «Königinnen» paart, denn die Drohnen können durch ihren halben Chromosomensatz auch einfach als «fliegende Spermapakete» ihrer Mutter betrachtet werden.

Das Erbgut der Drohnen ist keine genetische Rekombination aus väterlichen und mütterlichen Genen, sondern die Drohnen übertragen lediglich eine zufällige Hälfte des mütterlichen Erbgutes.

Somit kann das Paarungssystem der Honigbiene im genetischen Sinne auch als hermaphroditisch (weibliches und männliches Geschlecht in einem Individuum) betrachtet werden. Das Auslagern der männlichen Fortpflanzung in Drohnen hat für die Drohnenmutter den Vorteil, dass sie sich nicht selber auf weitere riskante Paarungsflüge begeben muss und zu ihrem weiblichen Fortpflanzungsapparat auch noch männliche Organe wachsen lassen muss. Sie schickt einfach die Drohnen los, welche in grossen Mengen das Risiko des Paarungsfluges auf sich nehmen. Die Drohnen fliegen über mehrere Kilometer und verteilen sich auf die umliegenden Drohnensammelplätze.

Beliebte Kurzdistancen

Die Distanzen, die Drohnen dabei zurücklegen, sind in Laienkreisen nachgerade sagenumwoben. Tatsächlich sind etwas über die Hälfte der Drohnen den Drohnensammelplätzen im Umkreis von 3 km relativ ortstreu.¹⁹

Der andere Teil nimmt das Risiko auf sich, weitere Distanzen unter die Flügel zu nehmen, denn Drohnen sind darauf angewiesen, sich in einem Volk verpflegen zu können. Bei der heutigen Bienendichte scheint es kein Problem darzustellen, ein neues Bienennest zu finden, aber in einer natürlichen Populationsdichte ist das Risiko, dass einem der Sprit unterwegs ausgeht, ungleich höher. Darum schnalzen sich nur etwa 3 % der Drohnen die Wanderflügel an und ziehen in fremde Gebiete.²⁰ Wie weit jeweils die Drohnen oder die Königinnen schlussendlich fliegen und ob sie auf einem Paarungsflug mehrere Arenen hintereinander besuchen, ist wegen der schwierigen Verfolgbarkeit noch nicht geklärt. Jedoch wurde nachgewiesen, dass 50 % der Paarungen zwischen Völkern innerhalb einer Distanz von 2,5 km stattfinden, 75 % innerhalb von 5 km und 90 % innerhalb von 7,5 km. Paarungen zwischen Völkern in einer Distanz von 3 km sind offenbar am beliebtesten und die Häufigkeit der Paarungen nimmt ab, je weiter weg die Völker voneinander entfernt liegen. Eine maximale Herkunftsdistanz der Paarungspartner wurde bei 16 km gefunden.^{21,6} Stehen die Drohnenvölker weiter weg, wird die Königin nicht mehr begattet und das Volk damit buckelbrütig.²¹

Welchen Anteil an der Paarungsdistanz die Königin auf sich nimmt und welche Distanz die Drohnen zurücklegen, bietet noch Anlass zu Hypothesen. Wahrscheinlich werden beide versuchen, eine Kosten/Nutzen Abwägung zu machen und mit dem geringsten Aufwand das meiste herauszuholen. Dies bedeutet für Drohnen, die Wahrscheinlichkeit einer Paarung zu erhöhen, in dem sie beispielsweise ihre Flugzeit auf dem Sammelplatz verlängern. Das bedeutet weiter aber, dass sie sich für näher gelegene Drohnensammelplätze entscheiden würden. Es muss also noch andere Gründe für den Besuch weiter entfernt liegender Arenen geben. Gründe, die ihre Chance für eine erfolgreiche Paarung erhöhen. Möglicherweise spielt das Drohnen/Königinnenverhältnis auf einem Sammelplatz dabei eine Rolle. Das maximal



FOTO: GABRIELE SOLAND

Drohnen sind die am wenigsten beachteten Wesen im Bienenvolk. Sie sind für die sexuelle Reproduktion und die Verbreitung der Gene zuständig. Es braucht im Schnitt 17 Drohnen, um eine Königin zu begatten.

Mögliche herauszuholen, bedeutet für die Königinnen genügend Paarungen mit Drohnen verschiedenster Herkunft in möglichst geringer Flugdistanz zu verwirklichen. Dabei versucht die Königin die Anzahl ihrer Paarungsflüge möglichst tief zu halten und trotzdem genügend Sperma von hochwertigen, nicht verwandten Drohnen zu tanken.

Damoklesschwert Inzucht?

Die Aufgabe scheint gar nicht so schwierig, da auf einem Drohnensammelplatz Drohnen aus sämtlichen Drohnen produzierenden Völkern der Umgebung zu finden sind. Der männliche Beitrag von 240 Völkern konnte auf einem einzigen Drohnensammelplatz gefunden werden.²² Für viele Imker ist die Inzucht ein drohendes Damoklesschwert, das über ihren Köpfen bezüglich standbegatteter Königinnen droht. Sie möchten deshalb regelmässig ihren Bestand durch etwas «frisches Blut» auffrischen, weil sie befürchten, dass ihre Völker nach wiederholter Standbegattung unter Inzuchtdepressionen leiden könnten. Ich hoffe, dass nach der Lektüre dieser Zusammenfassung klar wird, dass es für die genetische Vielfalt in den Völkern nichts Besseres gibt als die schlichte Standbegattung. Allerdings wird dabei auch die hauseigene «Selektion» infrage gestellt, wenn man sich vor Augen hält, wie viele Völker der Umgebung in unseren Völkern ihren genetischen Fingerabdruck hinterlassen haben. Wer wissen will, von wie vielen und aus welchen Völkern die Väter der Völker stammen, ziehe im Bienenstandsverzeichnis einen Kreis mit einem 5-km-Radius und halte sich vor Augen, dass alle diese Völker mit grosser Wahrscheinlichkeit Väter der eigenen Völker sind. Wenn Imker/-innen mit ihren standbegatteten Völkern nicht zufrieden sind, mag das wohl eher an verschiedenen unliebsamen Eigenschaften liegen, die die natürliche Diversität nun einmal mit sich bringt. Denn in einer natürlichen Population gibt es nicht nur Bodybuilder, sondern ebenso viele Schwächlinge. Natürliche Selektion führt schlussendlich zu einer besseren Anpassung, aber auf dem Weg dorthin gibt es erst mal viele Verluste. Wer also rein auf natürliche Selektion setzt, muss in Kauf



FOTO: RETO SOLAND

Inzucht kann bei Standbegattungen meist ausgeschlossen werden. Fehlende Inzucht ist leicht zu erkennen an einem geschlossenen Brutnest. Löchrige Brut ist aber auch ein Hinweis für eine Krankheit. Darum sollte man mit der Diagnose vorsichtig sein.

nehmen, dass er durch die genetische Diversität einen sehr ungleichen Bestand versammelt und dass die Bienen nicht nur die für Imker wunderbarsten Eigenschaften mit sich bringen. Vielmehr werden Eigenschaften gefördert, die zwar einen Vorteil für die Bienen mit sich bringen, nicht aber unbedingt für den Imker. Für die Vorteile der Imker ist die künstliche Selektion der Zucht zuständig.

Wer dennoch fürchtet, mit einer Inzuchtdepression konfrontiert zu sein, soll einmal die Brutnester genauer betrachten. Sind weniger als $\pm 10\%$ Lücken zu finden,²³ kann Inzucht definitiv ausgeschlossen werden. Bei lückenhaftem Brutnest sind jedoch meistens Krankheiten die Ursache.

Inzucht ist nur in kleinen geschlossenen Populationen wirklich ein Problem. Und nur dann, wenn diese Populationen keine Möglichkeit zur Blutauffrischung haben, zum Beispiel bei Restpopulationen ohne Austausch mit anderen Populationen. Darum werden z. B. für die Bestände von unserem einheimischen Wild sogenannte Wildbrücken über Autobahnen gebaut, um die kleinen Wildpopulationen miteinander zu vernetzen.

Auch bei den einheimischen Bienenrassen ist es beim Schutzgebietsmanagement wichtig, die einzelnen Restpopulationen in den Schutzgebieten bei Bedarf miteinander zu vernetzen. Dabei ist allerdings immer grösste Vorsicht geboten, den angestammten Ökotyp nicht zu gefährden. Auch die einheimische Zuchtpopulation, die ja im Vergleich zu einer natürlichen Population relativ klein und isoliert ist, konnte in den letzten Jahren aus den Schutzgebieten heraus vergrössert werden und hat so einen erfreulichen Zuwachs genetischer Diversität erfahren.

Belegstationen

Wenn wir nun vor dem Hintergrund unseres Wissens um das Paarungsverhalten der Bienen den Blick auf unsere Belegstationen richten, wird bald klar, welchen Herausforderungen sich unsere Züchterschaft stellt. Die Sicherheit und das Management von Belegstationen bietet immer wieder Anlass zu Diskussionen. Mit den heutigen molekularen Verwandtschaftsanalysen wird es nun bedeutend einfacher, ja überhaupt erst möglich, die Paarungssicherheit von Belegstellen eindeutig zu bestimmen. Da weite Flüge zu



Paarungsplätzen nur von einigen wenigen Individuen gewagt werden, muss die Stichprobe für genetische Analysen entsprechend gross sein, um gerade diese Eventualfälle zu entdecken. Dies macht eine sichere Analyse recht teuer. Der im System von *mellifera.ch* integrierte, kontinuierliche genetische Hybridtest der verwendeten Zuchtmütter und «Dröhneriche» bietet die nötige Grundlage, um in Zukunft die für die Zucht auserlesenen Tiere auch noch auf ihre Anpaarung zu überprüfen. Dies würde für den Zuchtfortschritt ein enormer Vorteil sein, denn es ist anzunehmen, dass der Fremdeinfluss auf den Schweizer Belegstellen höher ist, als erwünscht. Auch die topografische Lage bietet bei Gebirgsbelegstationen nicht unbedingt eine sichere Barriere, denn Drohnen können auch Bergkämme von mehreren Hundert Metern Höhendifferenz spielend überwinden.²⁴ Es scheint, dass vielmehr die tieferen Temperaturen auf den Bergrücken ein Hindernis darstellen. Erreichen diese nicht 20°C, wird das Flugverhalten merklich eingeschränkt. In Jahren mit warmen Sommern ist auch mit Aktivität über Höhenzüge zu rechnen.²⁴

Um eine Paarung mit ganz bestimmten Drohnen zu erhalten, ist es unausweichlich, für die Reinzucht auf die künstliche Besamung zu setzen. Leider wird diese Form der Begattung, obschon sie für die Honigbienenzucht die einzige sichere Variante der Anpaarung darstellt, vom Bundesamt für Landwirtschaft im Gegensatz zu den Belegstationen finanziell nicht unterstützt. Offenbar will man kein Exempel statuieren, denn bei anderen Nutztieren wie z. B. Rindern ist die künstliche Besamung bereits an der Tagesordnung. Die Kosten, die auf die öffentliche Hand zukämen, wären sehr hoch. Leider differenziert der Bund nicht bezüglich Komplexität der Paarungssysteme. Was natürlich etwas Anderes wäre, würden Kühe und Stiere sich unkontrollierbar und über mehrere Kilometer hinweg verpaaren. Wir Bienenzüchter können nun entweder mit Neid auf die wohleingegrenzten Kuhherden blicken oder mit Stolz auf die unbezähmbare, freie Natur unserer Bienen. ◻

Literatur

1. Allen, M. D. (1963) Drone Production in Honey-Bee Colonies (*Apis mellifera* L.). *Nature* 199(4895): 789–790.
2. Weiss, K. (1962) Investigations on drone production in the bee colony. *Archiv für Bienenkunde* 39: 1–7.
3. Ruttner, F. (1966) The Life and Flight Activity of Drones. 93–100.
4. Howell, D. E.; Usinger, R. L. (1933) Observations on the flight and length of life of drone bees. *Annals Entomological Society of America* 26: 239–246.
5. Estoup, A., et al. (1994) Precise Assessment of the Number of Patrilineages and of Genetic Relatedness in Honeybee Colonies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 258(1351): 1–7.
6. Jensen, A. B., et al. (2005) Quantifying honey bee mating range and isolation in semi-isolated valleys by DNA microsatellite paternity analysis. *Conservation Genetics* 6(4): 527–537.
7. Kraus, F. B., et al. (2005) Genetic variance of mating frequency in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Insectes Sociaux* 52(1): 1–5.
8. Zmarlicki, C.; Morse, R. (1963) Drone congregation areas. *Journal of Apicultural Research* 2: 64–66.
9. Ruttner, F.; Ruttner, H. (1968) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 4. Zur Fernorientierung und Ortsstetigkeit der Drohnen auf ihren Paarungsflügen. *Zeitschrift für Bienenforschung*: 259–265.
10. Ruttner, F.; Ruttner, H. (1965) Ruttner-Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 2. Beobachtungen an Drohnensammelplätzen. *Zeitschrift für Bienenforschung* 8(1): 1–9.
11. Loper, G. M., et al. (1992) Honey Bee Drone Flyways and Congregation Areas – Radar Observation. *Journal of the Kansas Entomological Society* 65(3): 223–230.
12. Ruttner, F.; Ruttner, H. (1966) Ruttner-Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 3. Flugweite und Fluchrichtung der Drohnen. *Zeitschrift für Bienenforschung*: 332–354.
13. Berg, S., et al. (1997) Body size and reproductive success of drones (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 28: 449–460.
14. Colonello, N. A.; Hartfelder, K. (2005) She's my girl – male accessory gland products and their function in the reproductive biology of social bees. *Apidologie* 36(2): 231–244.
15. Koeniger, G. (1986) Mating Sign and Multiple mating in the honeybee. 141.
16. Gessner, B.; Ruttner, F. (1977) Transfer der Spermatozoen in die Spermatheka der Bienenkönigin. *Apidologie* 8(1): 1–18.
17. Baer, B.; Schmid-Hempel, P. (1999) Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature* 397: 151–154.
18. Tarpy, D. R. (2003) Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes colony growth. *Proc Biol Sci* 270(1510): 99–103.
19. Koeniger, N., et al. (2005) The nearer the better? Drones (*Apis mellifera*) prefer nearer drone congregation areas. *Insectes Sociaux* 52(1): 31–35.
20. Soland-Reckeweg, G. (2006) Genetic differentiation and hybridization in the honeybee (*Apis mellifera* L.) in Switzerland. PhD Thesis.
21. Peer, D. F. (1957) Further Studies on the Mating Range of the Honey Bee, *Apis mellifera* L. *The Canadian Entomologist*. 108–110.
22. Baudry, E., et al. (1998) Relatedness among honeybees (*Apis mellifera*) of a drone congregation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265: 2009–2014.
23. Woyke, J. (1984) Exploitation of comb cells for brood rearing in honeybee colonies with larvae of different survival rates. *Apidologie* 15(2): 123–136.
24. Ruttner, H. (1976) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 6. Flug auf und über Höhenrücken. *Apidologie* 7(4): 331–341.