

Estudio biométrico de la abeja melífera (*Apis mellifera*, Linneo 1758) (*Hymenoptera*, *Apidae*) de la isla de La Palma del Archipiélago Canario. II. Ángulos y longitudes de las alas

Biometry of the honey bee (*Apis mellifera* Linneo 1758) (*Hymenoptera*, *Apidae*) from the island of La Palma, Canary Islands. II. Study of wing angles and length

F. PADILLA ÁLVAREZ (1), R. HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (1) y J. REYES LÓPEZ (2)

(1) Dpto. de Biología Animal. Universidad de Córdoba. Unidad de Apicultura. Edificio C-1, Campus de Rabanales. 14071 Córdoba. padilla@lucano.uco.es.

(2) Dpto. de Química Analítica y Ecología. Universidad de Córdoba. Campus de Rabanales. 14071 Córdoba.

Recibido el 16 de octubre de 2000. Aceptado el 21 de mayo de 2001.

ISSN: 1130-4251 (2001), vol. 12, 23-35.

Palabras clave: *Hymenoptera*, *Apidae*, *Apis mellifera*, biogeografía, morfometría, Archipiélago Canario.

Keywords: *Hymenoptera*, *Apidae*, *Apis mellifera*, biogeography, morphometry, Canary Islands.

RESUMEN

Las abejas melíferas (*A. mellifera* L.) oriundas de la isla de La Palma constituyen un grupo morfológico, en el que no podemos apreciar diferencias relacionadas con la localización geográfica de los colmenares; probablemente esto sea debido a las prácticas de compra-venta de colmenas entre los apicultores, y a la transhumancia practicada dentro de la isla. También hemos estudiado la posible relación de parentesco de estas abejas con la raza que se distribuye por el norte de África (*A. m. intermissa*), o con la que se localiza en la Península Ibérica (*A. m. iberica*). Los resultados obtenidos nos indican que probablemente estos animales sean el resultado de un proceso cruce entre las dos razas, y posterior selección de los genotipos mejor adaptados a unas determinadas condiciones ambientales.

SUMMARY

The honey bees (*A. mellifera* L.) from the island of La Palma constitute a morphological group within which differences related to the geographical location of the apiaries are difficult to distinguish, probably due to the buying and selling of hives among beekeepers, and also to the migratory style of bee-keeping practised on the island. We have also studied the possible relationship of these bees with *A. m. intermissa*, which is distributed throughout the north of Africa, and with *A. m. iberica* in the Iberian Peninsula. Our results indicate that these bees are probably the result of a cross between these two races followed by selection of the best genotypes adapted to the environmental conditions.

INTRODUCCIÓN

Para poder realizar un programa de mejora genética, es preciso disponer de poblaciones genéticamente aisladas. En otras producciones zootécnicas el aislamiento se consigue eligiendo a los reproductores y controlando los apareamientos, pero en las explotaciones apícolas y debido al peculiar comportamiento reproductivo de *Apis mellifera*, resulta difícil controlar el proceso natural de apareamiento.

Si el primer elemento aislador es el geográfico, las islas que se encuentran relativamente distantes, ofrecen unas condiciones ecológicas que pueden ser aprovechadas para realizar programas de selección y mejora.

Los caracteres morfológicos han sido muy empleados para la caracterización de las diferentes razas de abejas (Ruttner 1988), y para el control de los animales empleados en los programas de selección (Kauhausen-Kelles *et al.*, 1994); por consiguiente, creemos que el primer paso para poder abordar en un futuro un posible programa de selección y mejora, consiste en la realización de un estudio morfológico de los animales.

En un primer trabajo con abejas obreras procedentes de esta isla (Padilla *et al.*, 1997), estudiamos las variables morfológicas corporales (probóscide, pata posterior derecha, y los terguitos y esternitos 2.º y 3.º del gaster); posteriormente (Padilla *et al.*, 1998) ampliamos este estudio a las islas de Gran Canaria, Tenerife y Gomera, encontrando que las muestras de Gran Canaria y Tenerife forman un grupo morfológico, los animales de Gomera constituyen un grupo cercano al anterior, y las abejas de La Palma forman un grupo independiente. En el presente trabajo completamos el estudio de las abejas de La Palma, con el análisis de los ángulos y varias longitudes de las alas.

El principal objetivo de este trabajo es la caracterización morfológica de las abejas que viven en esta isla, pero también consideramos interesante estudiar posibles parentescos; por este motivo comparamos los resultados

obtenidos, con los procedentes de otras abejas obreras que viven en el sur de la Península Ibérica y el Norte de África.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para realizar este estudio, recibimos desde la isla de La Palma muestras congeladas de abejas obreras, procedentes de 14 colmenas situadas en la isla; las identificaciones de las colmenas se corresponden con las localizaciones geográficas siguientes: Fuencaliente (F), Mazo (M) y Puntagorda (P). De cada muestra, excepto en los casos de las colmenas M3 y P1, se diseccionaron 44 animales de edad desconocida (de la colmena M3 se diseccionaron 25 obreras y de la P1 29), colocando en un portaobjetos las alas anterior y posterior del lado derecho del cuerpo; las alas se adherían al portaobjetos mediante un trozo de cinta adhesiva transparente.

Las muestras fueron medidas mediante un equipo de análisis de imágenes y el programa IMAGO, desarrollado por el grupo de trabajo SIVA de la Universidad de Córdoba. Ruttner (1988) cita los caracteres morfológicos con capacidad discriminativa estudiados por otros autores (Alpatov, Goetze y DuPraw), de los cuales empleamos los siguientes: (1) anchura del ala anterior, (2) longitud del ala anterior, (3) anchura del ala posterior, (4) longitud del ala posterior; ángulos del ala anterior A4 (5), B4 (6), D7 (7), E9 (8), G18 (9), I10 (10), I16 (11), K19 (12), L13 (13), N23 (14), O26 (15), longitud a de la nerviación del ala anterior (16), longitud b de la nerviación del ala anterior (17); distancias del ala posterior L1 (18), L2 (19), L3 (20), L4 (21), L5 (22), L6 (23), L7 (24), L8 (25); y ángulos del ala posterior W1 (26), W2 (27), W3 (28).

Los datos obtenidos fueron analizados estadísticamente, mediante el paquete de programas *Statistica for Windows, Release 5.1*. Específicamente empleamos análisis discriminantes, primeramente aplicamos el método "Forward Stepwise", procedimiento que "elige" (de acuerdo a los valores obtenidos del estadístico "F") las variables que permiten diferenciar grupos establecidos previamente, y posteriormente realizamos análisis canónicos en los que las variables originales son transformadas en variables canónicas. También realizamos análisis de cluster.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Desde un punto de vista morfológico los animales procedentes de diferentes colmenas y localizaciones son muy parecidos entre sí, sin que podamos

apreciar grandes diferencias morfológicas; los valores de las medias y error estándar de las variables estudiadas se muestran en la tabla 1.

Ruttner (1975) estudia 33 variables en muestras de abejas procedentes de diferentes localizaciones del continente africano (el estudio incluye obreras de las islas de Tenerife y Gran Canaria), concluyendo en su trabajo que las abejas oriundas del Archipiélago Canario se encuentran emparentadas con los animales de la Península Ibérica. Como apoyo a su hipótesis cita que las colmenas empleadas en las islas son de tipo vertical, y no se parecen a las colmenas tradicionales africanas que son de tipo horizontal. Para estudiar el parentesco de estos animales hemos comparado, en un primer paso, los valores de las medias de los caracteres estudiados (Tabla I) con otros (Tablas II y III) representativos de las razas *A. m. iberica* (Padilla et al., 2001), *A. m. intermissa* (dos colmenas procedentes de Tetuán) y *A. m. mellifera* (Kauhausen-Keller et al., 1994).

Ruttner (1988), basándose en evidencias geográficas y morfométricas, propone tres grupos o líneas principales de subespecies en *A. mellifera*: el grupo o línea M que incluye a las razas del norte de África (*A. m. intermissa*, *A. m. sahariensis* y *A. m. major*), las de la Península Ibérica (*A. m. iberica*) y las de Europa del norte (*A. m. mellifera*). En la hipótesis planteada por este autor sobre la dispersión de esta especie a partir de un núcleo original africano, la raza *A. m. iberica* ocupa dentro del grupo M una posición intermedia, entre la raza *A. m. intermissa* y la raza *A. m. mellifera*.

Tabla I.—Valores de las medias (longitudes en mm, ángulos en grados) y error estándar de las variables estudiadas.

Table I.—Means (lengths in mm, angles in degree) and standar desviation of morphometric characters.

Variables	Número de datos	$\bar{X} \pm e.e.$	Variables	Número de datos	$\bar{X} \pm e.e.$
Anchura ala anterior	572	3,062±0,0042	Ángulo O26	574	31±0,1352
Longitud ala anterior	570	9,460±0,0099	Longitud a	572	0,456±0,0019
Anchura ala posterior	558	1,776±0,0033	Longitud b	574	0,301±0,0012
Longitud ala posterior	563	6,618±0,0084	Distancia L1	560	0,911±0,0040
Ángulo A4	571	38±0,1227	Distancia L2	572	0,298±0,0013
Ángulo B4	572	107±0,2205	Distancia L3	572	1,445±0,0026
Ángulo D7	571	108±0,1672	Distancia L4	567	1,175±0,0026
Ángulo E9	573	24±0,0914	Distancia L5	569	0,089±0,0006
Ángulo G18	571	78±0,1689	Distancia L6	571	1,587±0,0030
Ángulo I10	573	61±0,1568	Distancia L7	562	1,366±0,0026
Ángulo I16	575	69±0,1766	Distancia L8	554	4,289±0,0051
Ángulo K19	574	67±0,1741	Ángulo W1	564	131±0,3350
Ángulo L13	575	27±0,1080	Ángulo W2	569	72±0,2759
Ángulo N23	575	70±0,1665	Ángulo W3	562	26±0,0742

Consideramos que los valores medios de varias variables incluidas en las tablas, reflejan a «*grosso modo*» la hipótesis de Ruttner, ya que en algunos casos (p. ej. ángulos B4 o E9) los valores encontrados en las razas *A. m. mellifera* o *A. m. intermissa* son los mayores o menores, situándose los correspondientes de *A. m. iberica* en una situación intermedia; también es conveniente destacar que para algunas de las variables (p. ej. ángulo I16) los valores que presenta el estándar de la raza *A. m. mellifera*, son netamente diferentes a los encontrados en otras razas o muestras de abejas obreras.

¿Con qué raza se encuentran emparentadas las abejas de la isla de La Palma? Una vez estudiados los datos contenidos en las tablas, podemos suponer en una primera aproximación, que estas abejas parecen ser desde un punto de vista morfológico, más similares a la raza *A. m. iberica* que a las otras dos razas.

Para poder estudiar de forma objetiva la presencia o ausencia de diferencias morfológicas entre las muestras de abejas, decidimos continuar nuestro estudio realizando un análisis discriminante con el método “*Forward Stepwise*”;

Tabla II.—Valores de las medias (longitudes en mm, ángulos en grados) de los caracteres estudiados para diferentes razas de abejas. Los datos de *A. mellifera mellifera* están tomados de Kauhausen-Keller y Sëller (1994) y son considerados como el estándar de la raza; la ausencia de datos se debe al uso de diferentes sistemas de medida, nosotros hemos empleado los que describe Ruttner (1988).

Table II.—Means of the characters studied for different races of honey bee. The data concerning *A. mellifera mellifera*, considered as being the standard for the race, are taken from Kauhausen-Keller y Sëller (1994); any absence of data is due to the use of different systems of measurement, we have used those described by Ruttner (1988).

<i>Variables</i>	<i>A. mellifera mellifera</i> (Europa)	<i>A. mellifera iberica</i> (Córdoba)	<i>A. mellifera iberica</i> (Cazorla)	<i>A. mellifera intermissa</i> (Norte de África)
Anch. ala anterior	3,1	3,02	3,28	3,14
Long. ala anterior		9,41	9,82	11,13
Anch. ala posterior		1,72	1,92	1,83
Long. ala posterior		6,64	6,81	6,8
Ángulo A4	31	37	37	33
Ángulo B4	104	109	109	115
Ángulo D7	105	107	106	104
Ángulo E9	17	23	24	27
Ángulo G18	98	82	81	79
Ángulo I10	47	62	60	65
Ángulo I16	96	73	70	67
Ángulo K19	80	70	76	73
Ángulo L13	14	26	24	26
Ángulo N23	92	72	66	66

Tabla III.—Valores de las medias (longitudes en mm, ángulos en grados) de los caracteres estudiados para diferentes razas de abejas. Los datos de *A. mellifera mellifera* están tomados de Kauhausen-Keller y Sëller (1994) y son considerados como el estándar de la raza; la ausencia de datos se debe al uso de diferentes sistemas de medida, nosotros hemos empleado los que describe Ruttner (1988).

Table III.—Means of the characters studied for different races of honey bee. The data concerning *A. mellifera mellifera*, considered as being the standard for the race, are taken from Kauhausen-Keller y Sëller (1994); any absence of data is due to the use of different systems of measurement, we have used those described by Ruttner (1988).

Variables	<i>A. mellifera mellifera</i> (Europa)	<i>A. mellifera iberica</i> (Córdoba)	<i>A. mellifera iberica</i> (Cazorla)	<i>A. mellifera</i> (La Palma)	<i>A. mellifera intermissa</i> (Norte de África)
Ángulo O26	37	30	33	31	29
Longitud a		0,46	0,5	0,45	0,51
Longitud b		0,28	0,27	0,3	0,25
Distancia L1	1,08	0,82	0,88	0,91	0,85
Distancia L2	0,31	0,33	0,33	0,29	0,35
Distancia L3	1,45	1,44	1,41	1,44	1,41
Distancia L4	1,21	1,2	1,24	1,17	1,21
Distancia L5	0,05	0,07	0,09	0,08	0,11
Distancia L6	1,56	1,63	1,63	1,58	1,62
Distancia L7	1,53	1,35	1,36	1,36	1,35
Distancia L8	4,38	4,16	4,19	4,28	4,19
Ángulo W1	145	136	131	131	135
Ángulo W2	66	66	73	72	68
Ángulo W3	24	23	23	26	25

el procedimiento estadístico consideró, de forma automática, que todas las variables, excepto el ángulo W1, tenían poder discriminatorio. Empleando como variable clasificatoria la colmena de la que procede la muestra, el resultado del análisis discriminante nos indica que existen diferencias significativas entre las colmenas ($F = 10,23$ y $p > 0,001$), y que el 81% del total de individuos se clasifica correctamente en su colmena de origen.

Posteriormente sometimos los datos a un análisis canónico, la representación gráfica (Fig. 1) no permite visualizar diferencias entre las diferentes colmenas y localizaciones. A continuación y para estudiar la similitud morfológica entre los grupos de animales, realizamos un análisis de cluster (Fig. 2), donde se aprecia que no existe una agrupación clara de las muestras procedentes de cada localización geográfica.

En un primer trabajo (Padilla *et al.*, 1997) estudiamos 15 caracteres morfológicos de estos mismos insectos. Para completar el estudio consideramos que era necesario unir todos los datos (40 variables medidas en cada individuo, no se ha empleado el índice cubital ya que es combinación de dos

Colmenas de La Palma
Análisis canónico con 27 variables

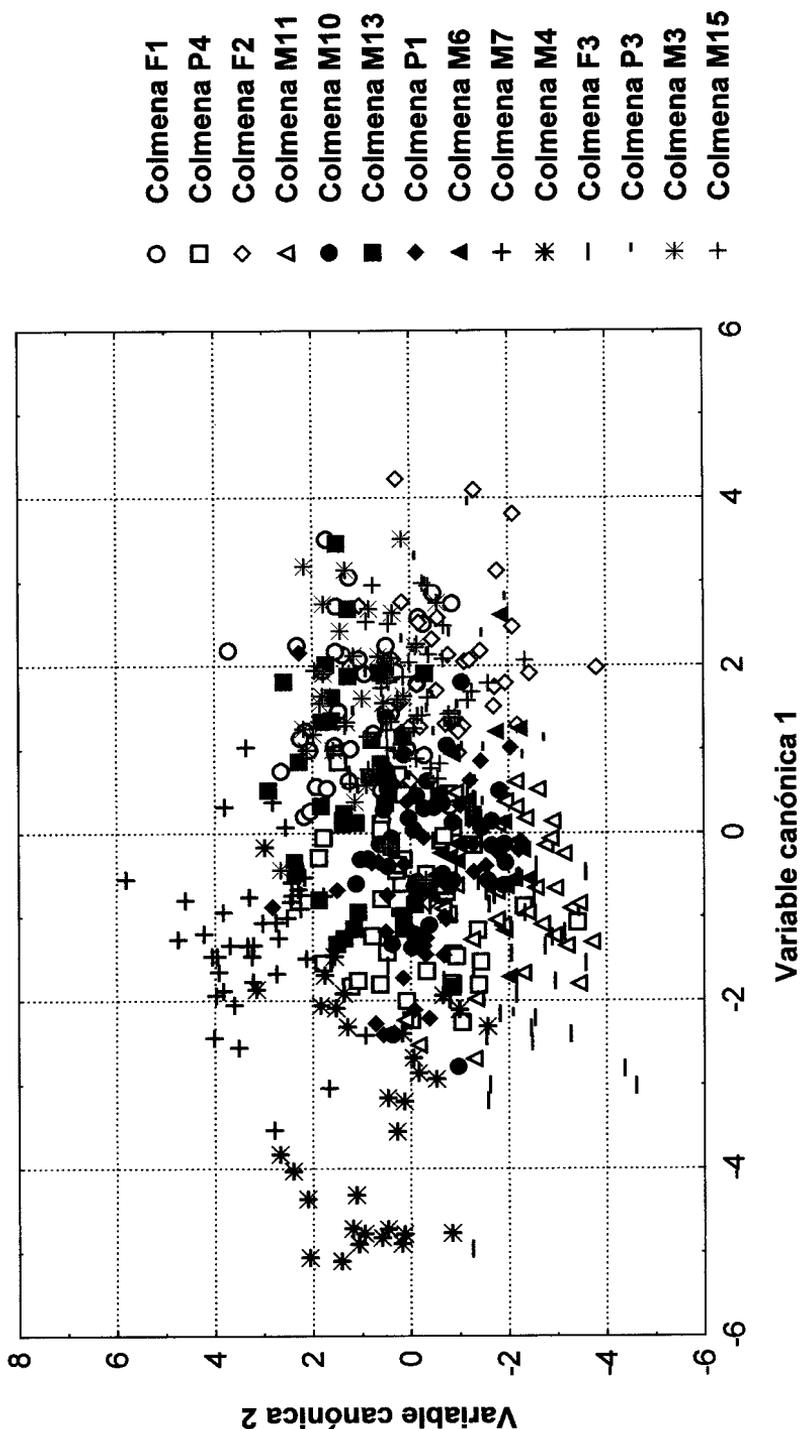


Fig. 1.—Representación de los resultados obtenidos con el análisis discriminante entre las colmenas de La Palma.
Fig. 1.—Discriminant analysis plot of the La Palma colonies.

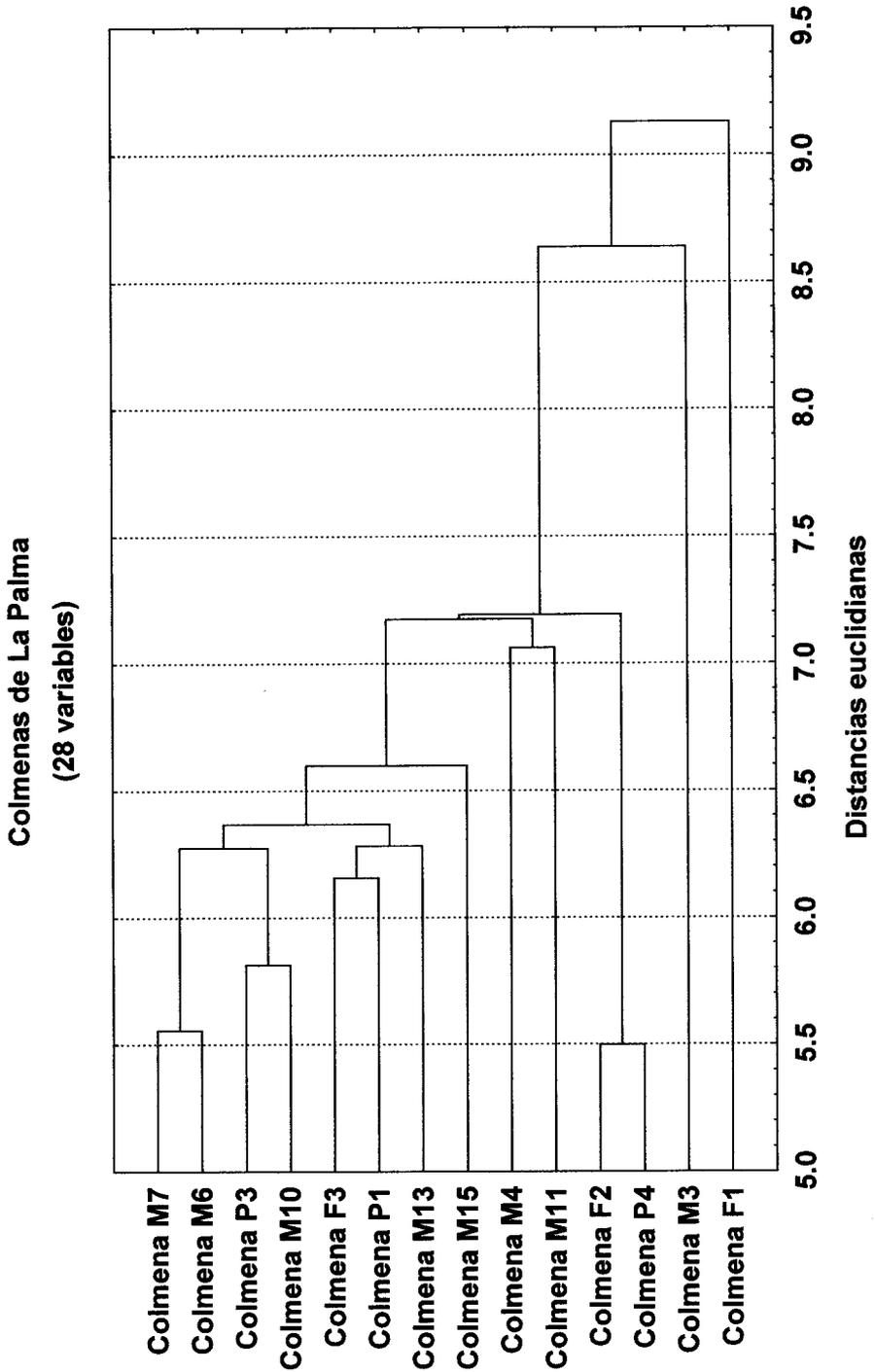


Fig. 2.—Dendrograma en el que se resumen los resultados del análisis de cluster.
Fig. 2.—Phenogram from a cluster analysis of the Euclidean distance between locations.

variables, tampoco se han incluido en los análisis la longitud de las bandas no pigmentadas de los terguitos), y someterlos a un análisis discriminante. En este estudio no se incluyeron los datos procedentes de la colmena M6, debido a que no se habían obtenido los valores de algunas de las variables.

El modelo “*Forward Stepwise*” considera que todas las variables excepto el ángulo W2, tienen una influencia significativa en la discriminación entre colmenas. Los resultados obtenidos con este análisis también indican que existen diferencias significativas entre las colmenas ($F = 9,77$ y $p > 0,0001$), y que el 92% del total de animales se clasifica correctamente en su colmena de origen.

Continuamos el estudio sometiendo todos los datos a un análisis canónico (Fig. 3), en el que se observa que todos los ejemplares representados forman una nube de puntos, en la que existe una cierta segregación de algunas colmenas. Posteriormente con los mismos datos realizamos un análisis de cluster, obteniendo unos resultados similares a los que los que se plasman en la figura 2; la única diferencia estriba en que la colmena M6 no está representada.

En nuestra opinión los resultados obtenidos con los análisis canónicos y los cluster reflejan las condiciones en las que se realizan las prácticas apícolas en esta pequeña isla, en la que se dan intercambios de colmenas entre los apicultores (compra-venta), así como prácticas de trashumancia para aprovechar diferentes floraciones. Además en La Palma los apicultores son reacios a comprar colmenas o reinas con otro origen geográfico (comunicación personal de F. González).

Finalmente y para poder estudiar el parentesco de estos animales, realizamos otro análisis canónico en el que relacionamos los datos obtenidos con otros procedentes de abejas obreras oriundas de otras localizaciones geográficas. Consideramos como idea de partida, que cada zona geográfica es un grupo biométrico; el grupo de Tetuán incluye 2 colmenas, el de Córdoba está formado por los datos procedentes de 13 colmenas, el de Cazorla contiene 6 colmenas y el de La Palma 13 colmenas (no se incluye la colmena M6 por las mismas razones expuestas anteriormente). Los resultados se plasman en la figura 4, donde observamos que los animales procedentes de Tetuán se solapan con los de Córdoba; en contacto con este conjunto se sitúan los oriundos de La Palma y en un grupo algo independiente los de Cazorla.

Para poder plasmar de una forma numérica la relación existente entre los grupos procedimos a calcular las distancias D^2 de Mahalanobis (Tabla IV). De los datos contenidos en la tabla podemos deducir que las abejas de La Palma están más próximas, desde un punto de vista morfológico, a los animales pertenecientes a la raza *A. m. intermissa*, aunque las abejas oriundas de Tetuán presentan el menor valor de la distancia D^2 cuando se comparan

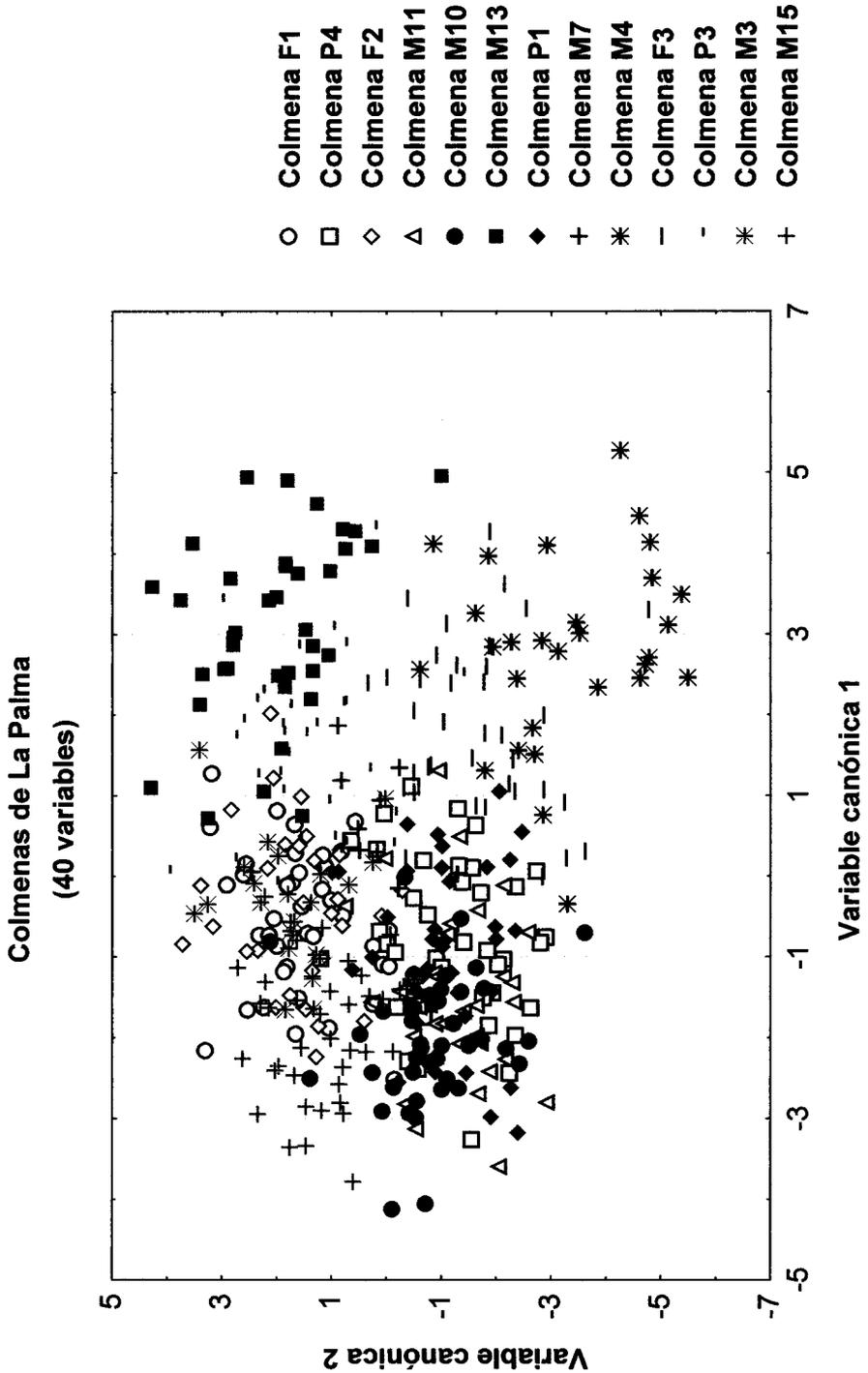


Fig. 3.—Representación gráfica de los resultados obtenidos con el análisis discriminante entre las colmenas de La Palma.
 Fig. 3.—Discriminant analysis plot of the La Palma colonies.

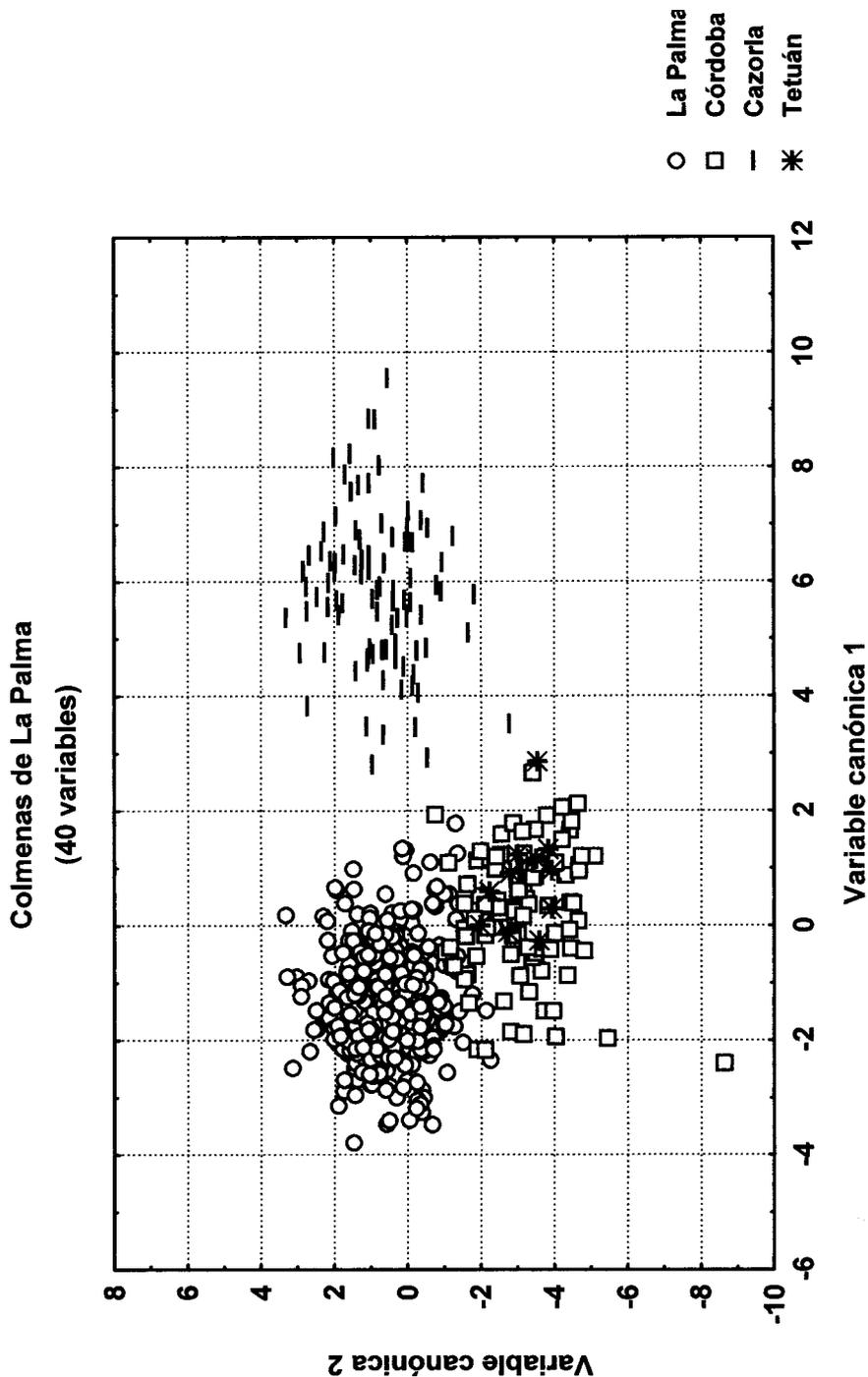


Fig. 4.—Representación de los resultados obtenidos con el análisis discriminante con abejas de diferentes localizaciones geográficas.
Fig. 4.—Discriminant analysis plot of the colonies from different geographical locations.

Tabla IV.—Valores de las distancias D^2 de Mahalanobis obtenidos para cada localización geográfica, el nivel de significación fue altamente significativo (***)).

Table IV.—Mahalanobis distances D^2 between geographic locations. The significance level was highly significant (***)).

	<i>Tetuán</i>	<i>Córdoba</i>	<i>Cazorla</i>	<i>La Palma</i>
Tetuán		6,60 (***)	14,09 (***)	9,94 (***)
Córdoba	6,60 (***)		51,67 (***)	30,35 (***)
Cazorla	14,09 (***)	51,67 (***)		89,77 (***)
La Palma	9,94 (***)	30,35 (***)	89,77 (***)	

con las que proceden de Córdoba, lo que indicaría una situación intermedia de las abejas procedentes de Tetuán entre Córdoba y La Palma, comportándose las abejas procedentes de Cazorla como un grupo bastante diferente.

De la Rúa *et al.* (1998) estudiaron el ADN mitocondrial (ADNmt) de abejas obreras procedentes de 79 colonias localizadas en el Archipiélago Canario (12 de ellas son oriundas de la isla de La Palma). En estas islas los autores encontraron 6 haplotipos diferentes, de los que 3 son de origen africano (de acuerdo a la hipótesis evolutiva planteada por Garnery *et al.*, 1992), uno pertenece a la línea C y dos son nuevos (los denominados como A14 y A15). Específicamente en la isla de La Palma estos autores encuentran solamente dos haplotipos, uno de ellos es el A1 (42%) típico del sur de Marruecos, y el otro es el A15 (58%), que está presente en todas las islas del archipiélago.

De la Rúa en su trabajo plantea la posibilidad de que el haplotipo A15 se halla podido originar a partir del A11, presente en el sur de la Península Ibérica y ausente en Marruecos (Garnery *et al.*, 1995). Si esta hipótesis fuera cierta, nos encontraríamos con el hecho de que en la isla de La Palma cohabitan dos “tipos” de abejas, uno de ellos emparentado con los animales del sur de Marruecos (*A. m. intermissa*) y otro con los del sur de la Península Ibérica (*A. m. iberica*). Si no ha habido reintroducciones recientes, y aceptamos que el haplotipo A15 procede del A11, podemos suponer que los primeros pobladores de las islas (los guanches) fueron los que introdujeron desde África la especie *A. mellifera*, aunque posteriormente los españoles procedentes de la península también llevaron sus colonias.

Tradicionalmente se han empleado los caracteres morfológicos de los animales para hacer estudios sobre filogenia y/o evolución, pero el desarrollo de las técnicas que permiten trabajar con el ADN, ha abierto nuevos horizontes que estamos explorando en la actualidad. Las conclusiones que se obtienen con el estudio del ADN coinciden en muchos casos con los procedentes de los estudios morfológicos, pero en otros casos son diferentes (ver los trabajos de Ruttner *et al.*, 1978 y Garnery *et al.*, 1992 sobre la evolución de

las razas de *A. mellifera*). Hay que tener siempre en cuenta que los genes que determinan la morfología corporal, se encuentran sometidos a un proceso de selección natural determinado por las características climáticas y ecológicas del ecosistema en el que viven las abejas, mientras que la interacción ADNmt/ADN nuclear probablemente no se encuentre sometida a la misma presión selectiva.

Solamente la realización de estudios conjuntos “morfológico-genéticos”, nos permitirá establecer hipótesis acertadas que integren resultados que a primera vista puedan parecer contradictorios.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración de la Consejería de Agricultura y Alimentación del Gobierno de Canarias, de la Agrupación de Defensa Sanitaria de la isla de La Palma y de D. Francisco González, miembro de la S.A.T. Villa de Mazo.

BIBLIOGRAFÍA

- DE LA RÚA P., SERRANO, J. y GALIÁN, J., 1998. Mitochondrial DNA variability in the Canary Islands honeybees (*Apis mellifera* L.). *Molecular Ecology*, 7: 1543-1547.
- GARNERY L., CORNUET, J. M. y SOLIGNAC, M., 1992. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology*, 1: 145-154.
- GARNERY L., MOSSHINE, E. H., OLDROYD, B. P. y CORNUET, J. M., 1995. Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honey bee populations. *Molecular Ecology*, 4: 465-471.
- KAUHAUSEN-KELLER D. y KELLER, R., 1994. Morphometrical control of pure breeding in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 25: 133-143.
- PADILLA ALVAREZ F., PUERTA PUERTA, F., FLORES SERRANO, J. M., BUSTOS RUIZ, M. y HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, R., 1997. Estudio biométrico de las abejas domésticas de La Palma. I. Proboscis, pata posterior, índice cubital a/b, 3º y 4º terguito y 3º y 4º esternito. *Archivos de Zootecnia*, 46: 21-30.
- PADILLA ALVAREZ F., HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, R., REYES LÓPEZ, J., PUERTA PUERTA, F., FLORES SERRANO, J. M. y BUSTOS RUIZ, M., 1998. Estudio morfológico de las abejas melíferas del Archipiélago Canario (Gran Canaria, Tenerife, La Palma, Gomera). *Archivos de Zootecnia*, 47: 451-459.
- PADILLA ALVAREZ F., VALERIO DA SILVA, M. J., CAMPANO CABANES, F., JIMÉNEZ VAQUERO, E., FLORES SERRANO, J. M., PUERTA PUERTA, F. y BUSTOS RUIZ, M., 2001. Discriminación entre poblaciones de abejas (*Apis mellifera* L.) del sur de España, centro de Portugal y Madeira. *Archivos de Zootecnia* 50: 79-89.
- RUTTNER F., 1975. Las razas de abejas de África. XXV Congreso Internacional de Apicultura, Grenoble (Francia). Editorial Apimondia, Bucarest, pp.: 347-366.
- 1988. *Biogeography and Taxonomy of Honeybees*. Springer-Verlag. Berlin.