

**Untersuchungen zur sozialen Arbeitsteilung am Beispiel des
Brutwärmens von Honigbienen (*Apis mellifera* L.)**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften

der Johann Wolfgang Goethe - Universität

in Frankfurt am Main

von

Julia Katrin Dickel

aus Frankfurt am Main

Frankfurt am Main, 2012

Vom Fachbereich Biowissenschaften

der Johann Wolfgang Goethe - Universität als Dissertation angenommen.

Dekanin: Prof. Dr. Anna Starzinski-Powitz

Gutachter: PD Dr. Stefan Fuchs, Prof. Dr. Bernd Grünewald

Datum der Disputation: 25.06.2013

Für meine Familie

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	I
Tabellenverzeichnis	IV
1 Einführung.....	1
1.1 Die Westliche Honigbiene	3
1.2 Selbstorganisation	4
1.3 Soziale Arbeitsteilung.....	5
1.4 Das Response Threshold Model	8
1.5 Die Thermoregulation	10
1.6 Das Brutwärmen.....	13
1.7 Stabilität der Kolonie durch individuelle Variabilität	16
1.8 Fragestellungen und Ziele	18
2 Material und Methode	21
2.1 Der Versuchsaufbau	21
2.2 Die Versuchstiere	25
2.3 Die Brutwabe.....	27
2.4 Der Temperatur-Multiplexer.....	28
2.5 Die Thermografiekamera	30
2.6 Die Digitalkamera	32
2.7 Der Kühl-Inkubator	33
2.8 Die Futterlösung und -behälter.....	34
2.9 Die Versuchsdurchführung.....	35
2.9.1 Bienen- und Brutwabenentnahme	35
2.9.2 Die Bienenmarkierung	36
2.9.3 Durchführung.....	38
2.10 Die Versuchsvarianten	39
3 Ergebnisse	41
3.1 Übersicht über die Versuche	42
3.2. Die Temperatur im Bienenraum	47
3.2.1 Temperaturspannen der Bienenraumtemperatur bei Versuchen mit konstanter und abfallender Inkubatorortemperatur	48

3.2.2 Zeitlicher Verlauf der Bienenraumtemperatur bei Versuchen mit konstanter und abfallender Inkubator­temperatur	49
3.2.3 Die Lage der Bienenraumsensoren	51
3.2.4 Zusammenhang von Bienenraumtemperaturen und Inkubator­temperatur.....	53
3.2.5 Bienenraumtemperaturen abhängig von der Unterart	55
3.3 Die Brutzelltemperaturen	58
3.3.1 Der Initialisierungsprozess des Brutwärmens.....	59
3.3.2 Der Einfluss von Bienen auf die Temperaturverteilung der Brutwabe.....	61
3.3.3 Die Abhängigkeit der Zelltemperaturen vom Zellinhalt	62
3.3.4 Die Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im zeitlichen Verlauf	63
3.3.5 Die räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe	66
3.3.6 Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im räumlichen Temperaturprofil	69
3.3.7 Zyklische Periodizität im Temperaturverlauf der Zellen via Autokorrelation.....	70
3.3.8 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei <i>Apis mellifera carnica</i>	73
3.3.9 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei <i>Apis mellifera mellifera</i>	77
3.3.10 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei gemischter Gruppe	80
3.4 Die Thoraxtemperaturen der Bienen	83
3.4.1 Die Bienendichte auf der Brutfläche.....	84
3.4.2 Die Verteilung der Thoraxtemperaturen	85
3.4.3 Die Thoraxtemperaturen in Abhängigkeit vom Zelltyp	86
3.4.4 Die Temperaturverteilung der Thoraxtemperaturen auf einer Brutfläche und ihre Beziehung zur Bienenraumtemperatur	87
3.4.5 Die Thoraxtemperaturen in Abhängigkeit zur Lage im Brutbereich	89
3.4.6 Schwankungen der Thoraxtemperaturen und Bienendichte im zeitlichen Verlauf	91
3.4.7 Änderung der Thoraxtemperaturen nach Abfall der Inkubator­temperatur.....	93
3.4.8 Änderung der Thoraxtemperaturen bei Bienen der Unterart <i>Apis mellifera mellifera</i>	95
3.4.9 Änderung der Thoraxtemperaturen bei einer gemischten Gruppe	97
3.4.10 Unterschiede in der Thoraxtemperatur zwischen den Unterarten innerhalb einer Versuchsgruppe	101
3.4.11 Thoraxtemperaturen bei zwei unverbundenen Brutflächen.....	102
3.5 Zusammenhang zwischen den Brutzelltemperaturen und den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen.....	104
3.6 Brutlücken und Zellrandbereiche der Brutflächen.....	114

4 Diskussion	118
4.1 Ein Blick ins Bienenvolk	119
4.2 Die Herausforderungen des Versuchsaufbaus	120
4.3 Die Regulation der Brutwabentemperatur	122
4.3.1 Traubenbildung	122
4.3.2 Die Bienenraumtemperatur als untere Temperaturgrenze	125
4.3.3 Aktives Wärmen der Brutzellen durch die Arbeiterinnen	127
4.4 Unterartunterschiede bei der Regulation der Wabentemperatur	130
4.5 Wabenformen, Brutlücken und Zellrandbereiche	132
4.6 Response Threshold Model	133
4.7 Aussicht	135
Literaturverzeichnis	136
Zusammenfassung	146
Anhang	147
Abkürzungen und Symbole	147
Geräte und Materialien	147
Danksagung (in der Online-Version nicht enthalten)	149
Lebenslauf (in der Online-Version nicht enthalten)	150
Erklärung und eidesstattliche Versicherung	151

Abbildungsverzeichnis

1.1 Arbeiterin.....	1
2.1 Aufbau des Plexiglaskastens.....	21
2.2 Aufbau im Inneren des Versuchskastens.....	22
2.3 Anordnung des inneren Aufbaus im Versuchskasten.....	23
2.4 Anordnung des Versuchskastens im Kühl-Inkubator.....	24
2.5 Wabe mit zweigeteiltem Brutbereich	27
2.6 Temperatur-Multiplexer mit 256 Thermistoren sowie graphische Falschfarbendarstellung von 768 Zellen eines Brutstücks	28
2.7 Thermografiekamera der Firma FLIR; mit der Kamera erzeugtes Foto	30
2.8 Digitalkamera mit randständiger Linse; mit der Kamera erzeugtes Foto.....	32
2.9 Per Photoshop erzeugtes Foto-Overlay aus Thermografie- und Digitalfoto	32
2.10 Vorder- und Rückansicht der Bienenmarkierapparatur	36
2.11 Der ausziehbare Boden der Markierapparatur	37
3.1 Grafische Übersicht über die Versuche	43-46
3.2 Temperaturspannen der Bienenraumtemperatur aus den Versuchen A bis J	48
3.3 Zeitliche Temperaturänderung der Bienenraumtemperatur der Versuche A bis J	49
3.4 Original-Versuchsfotos der Versuche A & B mit schematischer Lage der Bienenraumsensoren 1& 2	51
3.5 Bienenraumtemperatur und Temperaturdifferenz aller Versuche (außer D)	54
3.6 Bienenraumtemperatur und Temperaturdifferenz in Bezug zur Inkubatortemperatur	56
3.7 Räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe im Abstand von 30 Minuten	59
3.8 Zeitliche Temperaturverteilung der Zellen im Abstand von 30 Minuten	60
3.9 Zelltemperaturen einer Wabe bei $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$; Foto der Wabe aus Versuch B	61
3.10 Verteilung der Zelltemperaturen von leeren und verdeckelten Zellen bei Versuch C	62
3.11 Vier Sensoren aus dem Brutbereich über einen Zeitraum von 11 Stunden	63
3.12 Originalmesswerte aus Versuch D über 53 Stunden	65
3.13 Bereinigte Daten aus Versuch D über 53 Stunden	65
3.14 Falschfarbendarstellung der Mittelwerte und Standardabweichungen der Zelltemperaturen über 4 Stunden	67
3.15 Überblick über die Verteilung der Zelltemperaturen der drei Zelltypen	68
3.16 Autokorrelationsdiagramme diverser Zelltypen	71-72
3.17 Verteilung der Zelltemperaturen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 28°C , 25°C & 23°C Inkubatortemperatur	73

3.18 Verteilung der Temperaturdifferenzen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei Temperaturabfall der Inkubator­temperatur von 28°C auf 25°C & 25°C auf 23°C	74
3.19 Verteilung der zugehörigen Standardabweichungen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 28°C, 25°C & 23°C Inkubator­temperatur	75
3.20 Falschfarbendarstellung der Temperaturmittelwerte der Zellen projiziert auf die Brutwabe bei 28°C, 25°C & 23°C.....	76
3.21 Verteilung der Zelltemperaturen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 27,5°C & 23°C Inkubator­temperatur.....	77
3.22 Verteilung der zugehörigen Standardabweichungen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 27,5°C & 23°C Inkubator­temperatur.....	78
3.23 Falschfarbendarstellung der Temperaturmittelwerte projiziert auf die Brutwabe bei 27,5°C & 23°C	79
3.24 Verteilung der Zelltemperaturen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 26,5°C & 22,5°C Inkubator­temperatur.....	80
3.25 Verteilung der zugehörigen Standardabweichungen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 26,5°C & 22,5°C Inkubator­temperatur.....	81
3.26 Falschfarbendarstellung der Temperaturmittelwerte projiziert auf die Brutwabe bei 26,5°C & 22,5°C.....	82
3.27 Verhältnis der Bienen zu Brutzellen	84
3.28 Überblick über die Verteilung der Thoraxtemperaturen der Versuche A bis J	85
3.29 Thoraxtemperaturen von Bienen auf leeren und verdeckelten Zellen	86
3.30 Histogramm der Thoraxtemperaturen über 6 Messungen aus Versuch D	87
3.31 Differenz der Thoraxtemperaturen zur Bienenraumtemperatur der Versuche A, C, E und I.....	88
3.32 Foto der Brutwabe mit den drei Auswertungsarealen D-1, D-2 & D-3.....	89
3.33 Verteilung der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den drei Bereichen D-1, D-2 & D-3	89
3.34 Zeitlicher Verlauf der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den drei Bereichen D-1, D-2 & D-3	91
3.35 Foto der verwendeten Wabe mit den zwei Arealen G-1 & G-2.....	93
3.36 Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen G-1 & G-2 bei 28°C, 25°C & 23°C Inkubator­temperatur.....	94
3.37 Foto der verwendeten Wabe mit den zwei Arealen G-1 & G-2.....	95
3.38 Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen H-1 & H-2 bei 27,5°C & 23°C Inkubator­temperatur.....	96
3.39 Foto der verwendeten Wabe mit den drei Bereichen J-1, J-2 & J-3.....	97
3.40 Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen J-1, J-2 & J-3 bei 26,5°C & 22,5°C Inkubator­temperatur.....	98
3.41 Häufigkeitsprofile der Thoraxtemperaturen der Versuche G, H & J bei ca. 27°C & ca. 23°C	100
3.42 Unterartenspezifische Verteilung der Thoraxtemperaturen pro Messung des Versuches I	101
3.43 Foto der Wabe mit den zwei Arealen F-1 & F-2; Thermografiefoto der Wabe während des Versuchs bei 24,5°C Inkubator­temperatur.....	102
3.44 Zeitlicher Verlauf der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen F-1 & F2 bei abfallender Inkubator­temperatur.....	103

3.45 Messdaten der Inkubator-, Bienenraum-, Thorax- und Zelltemperaturen aus Versuch G.....	104
3.46 Foto der Brutwabe mit aufsitzenden Bienen	105
3.47 Lage der Areale D-1, D-2 & D-3 sowie Lage der ausgewerteten Sensoren auf der Brutwabe	106
3.48 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Inkubator-temperatur und Bienenraumsensor 2	107
3.49 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und dem Mittelwert der Thoraxtemperaturen aus Areal D-3	108
3.50 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und Sensor 204 aus Areal D-3	109
3.51 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und Sensor 121 aus Areal D-2	110
3.52 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und Sensor 70 aus Areal D-1	111
3.53 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Mittelwert der Thoraxtemperaturen aus dem Areal D-3 und dem Sensor 204 (D-3)	111
3.54 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Mittelwert der Thoraxtemperaturen aus dem Areal D-3 und dem Sensor 68 (D-1)	112
3.55 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Sensor 68 (D-1) und dem Sensor 202 (D-3).....	113
3.56 Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Sensor 120 (D-2) und dem Sensor 202 (D-3).....	113
3.57 Falschfarbendarstellung des Temperaturprofils einer Brutwabe im zeitlichen Verlauf.....	114
3.58 Zelltemperaturen von leeren Zellen, verdeckelten Zellen und Brutlücken aus Versuch D über 53h.....	115
3.59 Falschfarbendarstellung der Mittelwerte der Zelltemperaturen aus Versuch C & E	116
4.1 Modell eines kugelförmigen Brutnestes mit scheibenförmiger Einteilung der Waben	120
4.2 Bienen auf einer Brutwabe sowie Thermografiefoto von Bienen auf einer Brutwabe	122
4.3 Frisch geschlüpfte Bienen nahe des Schlupfortes isolieren in und auf den leeren Zellen die verbliebenen Brutzellen vor Wärmeverlust.....	123

Tabellenverzeichnis

3.1 Übersicht über die ausgewerteten Versuche	42
3.2 Standardabweichung der Temperaturschwankungen aus Abbildung 3.3 inklusive Versuch D	50
3.3 Anzahl der verwendeten Versuche und Datenpunkte pro Versuchsgruppe	55
3.4 Signifikanzwerte des Vergleichs der Regressionskoeffizienten bei der Bienenraumtemperatur	57
3.5 Signifikanzwerte des Vergleichs der Regressionskoeffizienten bei der Temperaturdifferenz	57
3.6 Prozentwerte Bienen/Brutzellen der einzelnen Versuche	84
4.1 Übersicht über die mittleren Thoraxtemperaturen der Versuche G, H & J.....	130

1 Einführung



Abbildung 1.1: Arbeiterin (Foto: Richard Bartz unter CC BY-SA 2.5)

Es scheint daher nicht unmöglich, dass die Biene eine gewisse Zeitspanne ihres Lebens mit Wärmeerzeugung verbringt, und dass dieses Verhalten so wenig auffällig ist, dass es von einem Beobachter ohne Zuhilfenahme empfindlicher Temperaturfühler nicht bemerkt werden kann (Koeniger, 1978).

The bees may be sensing brood temperature or some temperature related to it, such as temperature at the bottom of empty cells in the brood area (Kronenberg & Heller, 1982).

Soziale Insekten werden anhand ihrer Vielfalt und Individuenzahl zu den erfolgreichsten Lebewesen der Erde gerechnet. Der Schlüssel zu ihrem Erfolg und ihr besonderer Reiz als biologisches Untersuchungsobjekt liegen in der engen Kooperation von vielen Tausenden Individuen (Oster & Wilson, 1979; Wilson, 1972).

In der Biologie werden alle Arten von Lebewesen als *sozial* bezeichnet, die sich zu mehr oder weniger großen Gemeinschaften zusammenschließen und ein Mindestmaß an Kooperation unter ihren Mitgliedern zeigen. Diese sozialen Spezies sind sehr heterogen auf die Stämme und Klassen des Tierreichs verteilt. Unter den wirbellosen Tieren tritt das Phänomen der Sozialität in der Hauptsache bei den Arthropoda auf. Neben den Termiten ist diese Lebensweise insbesondere bei den Hymenopteren weit verbreitet; staatenbildende Formen gibt es bei Bienen, Ameisen, Hummeln und Wespen (Hölldobler & Wilson, 2009; Wilson, 1972).

Insektenstaaten interessieren Biologen insbesondere auf Grund ihrer *eusozialen* Organisation (Nowak et al., 2010). In eusozialen Kolonien existiert ein generationenübergreifendes kooperatives Gruppenleben, das nur einem oder einigen wenigen Individuen die Fortpflanzung gestattet (siehe Michener, 1969; Wuketits, 1997). Der hohe Grad an kooperativem und organisiertem Handeln wird zum Beispiel bei den Jagdzügen der Treiberameisen (vgl. etwa Kapitel 14 in Camazine et al., 2003) oder dem Schwärmen von Honigbienen deutlich. Besonders beeindruckend manifestiert er sich in den von einigen Arten erstellten komplexen Nestbauten, beispielsweise in der konstruktiven Genauigkeit der hexagonalen Bienenwaben (vgl. Kapitel 16 in Camazine et al., 2003).

Es ist von zentraler Bedeutung für das Verständnis von Koloniestrukturen, wie aus den oberflächlich ungeordnet wirkenden Aktionen einzelner Individuen in der Summe ein koordiniertes und erfolgreiches Gesamthandeln entstehen kann. Die Frage, wie eine Insektenkolonie untereinander organisiert ist und wie die Individuen dabei miteinander agieren, faszinierte schon Aristoteles. In seiner zoologischen Schrift *Historia animalium* (Aristotle, 2002) aus dem 4. Jahrhundert v. Chr. beschrieb er erstmals wissenschaftlich die Systematik und das Verhalten von Bienen. Doch schon vorher machten Höhlenmalereien aus der Steinzeit (7000 v. Chr.) und Kunstgegenstände der ägyptischen Pharaonen (um 3000 v. Chr.) und Minoer (1600 v. Chr.) die Rolle der Bienen für den Menschen deutlich (Ruttner, 1992). Bis zum heutigen Tag hat die Honigbiene als wirtschaftliches Nutztier nichts an Bedeutung eingebüßt.

Am Beispiel des Brutwärmens der Westlichen Honigbiene (*Apis mellifera* L.) geht mein Promotionsprojekt dem Phänomen der sozialen Arbeitsteilung in einer seiner grundlegendsten Ausprägungen nach.

1.1 Die Westliche Honigbiene

Die Westliche Honigbiene *Apis mellifera* LINNEAUS, 1758 (Familie: Apidae) entstand im Tertiär in den Klimazonen der afrikanischen Tropen und Subtropen. Später immigrierte sie nach West-Asien und in die kälteren europäischen Klimagebiete (Ruttner, 1992; Winston, 1987).¹ Diese Ausbreitung in kältere Habitate war nur mit einer guten Überlebensstrategie möglich.

Die Tiere bilden große Kolonien mit einem komplexen eusozialen Gefüge, welches es möglich macht, ohne Diapause die Wintermonate zu überstehen und im Frühjahr rasch mit der Volksentwicklung zu beginnen. Voraussetzung dafür ist ein geschlossener, gut isolierter Nistplatz, der zur Aufzucht der Brut und als Vorratsraum für Nektar und Honig dient. Als Bedingung für das Funktionieren des Sozialgefüges steht die soziale Organisation in der Kolonie. Diese besteht aus einem fertilen Weibchen – der Königin, je nach Jahreszeit mehreren Hundert Drohnen und durchgehend etwa 20.000 bis 70.000 Arbeiterinnen (Bodenheimer, 1937; Fukuda, 1983). Die Königin paart sich während ihrer Paarungsflüge mit bis zu 17 Drohnen und übernimmt damit die Fortpflanzung der Kolonie (Adams et al., 1977; Roberts, 1944; Schlüns et al., 2005; Seeley, 1985). Pro Tag legt sie bis zu 2000 Eier. Drohnen entstehen durch Parthenogenese. Es sind haploide Männchen, die aus unbefruchteten Eiern entstehen (Arrhenotokie), während die Arbeiterinnen aus befruchteten Eiern schlüpfen und daher diploid sind (Winston, 1987). Während die Königin ausschließlich die Rolle des Eierlegens bekleidet, erledigen die Arbeiterinnen alle anfallenden Arbeiten in der Kolonie. Kurz nach dem Schlüpfen beginnen sie mit sozialen Nestaufgaben, wie Zellenreinigung, Brutpflege, Pollenbearbeitung, Wabenbau, Ventilation, Wächterdienst und Sammelflüge. Sie selbst sind fortpflanzungsunfähig, können aber beim Fehlen einer Königin unbefruchtete Eier legen (Rösch, 1925; Seeley, 1982).

Die Waben sind der Lebensraum der Honigbienen innerhalb der Kolonie. Nach Tautz & Heilmann (2007) hält sich eine Arbeiterin zu mehr als 90% ihres Lebens auf den Waben auf. Die Waben sind senkrecht nebeneinander ausgerichtet und zeigen eine typische Anordnung mit Bienenbrut im Zentrum der Wabe, umgeben von einem Ring aus Pollen und umgrenzt von honigtragenden Zellen (Winston, 1987).

¹ Durch moderne Transportmöglichkeiten ist *Apis mellifera* heutzutage weltweit verbreitet (Winston, 1987).

1.2 Selbstorganisation

Obwohl eine Insektenkolonie aus Zehntausenden von Individuen besteht, funktioniert das soziale Gefüge tadellos. Wie kann dieses komplexe Verhalten erklärt werden, welches lediglich durch Interaktionen von Individuen mit einfachen Verhaltensäußerungen gesteuert wird? Nach dem heutigen Wissensstand lassen sich Insektenkolonien als selbstorganisierte, dezentralisierte Systeme charakterisieren (Camazine et al., 2003). In diesen reagieren alle Mitglieder der Gemeinschaft ausschließlich auf lokale Reize der unmittelbaren physikalischen oder sozialen Umgebung, ohne dass die Individuen durch einen übergeordneten Gesamtplan gesteuert werden (Hölldobler & Wilson, 2009; Page Jr. & Mitchell, 1998).

Self-organization is a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system's components are executed using only local information, without reference to the global pattern (Camazine et al., 2003).

Selbstorganisierte Systeme bestehen normalerweise aus einer Vielzahl ähnlicher Komponenten oder Abläufe. Diese Einheiten können lebendig sein, wie z.B. Bienen, Fische oder Nervenzellen, aber auch aus unbelebten Objekten, wie Sandformationen oder Pigmentmustern bestehen. In der Modellvorstellung selbstorganisierender Systeme gibt es zwei Grundeinheiten der Interaktion zwischen den beteiligten Komponenten – die positive und die negative Rückkopplung.

Die meisten selbstorganisierten Systeme entstehen durch positive Rückkopplung. Dieser machtvoll Mechanismus ist für die Strukturbildung in biologischen Systemen verantwortlich. Die negative Rückkopplung wirkt antagonistisch und verhindert unkontrollierbare, überbordende Strukturen. Ebenfalls können physikalische Grenzen eine Hemmung musterbildender Prozesse bewirken. Die Mehrzahl der Interaktionen, die selbstorganisierte Systeme hervorbringen, ist dynamisch und benötigt kontinuierliche Interaktionen mit den Komponenten. Die Selbstorganisation ist eine Hauptkomponente zahlreicher Verhaltensphänomene bei sozialen Insekten (siehe auch Bonabeau et al., 1997; Camazine et al., 2003; Theraulaz et al., 2003).

1.3 Soziale Arbeitsteilung

Die *soziale Arbeitsteilung* in Insektenstaaten kann als selbstorganisierendes System angesehen werden (Oster & Wilson, 1979). Sie ist eine Thematik, die sich von der Biologie bis zur Soziologie zieht, und in ihrer Gesamtheit erklärungsbedürftig ist. Während sich die Soziologie mit dem Phänomen der sozialen Arbeitsteilung unter dem Gesichtspunkt des Zusammen- und Wechselwirkens zwischen Menschen in Gemeinschaften und Gesellschaften beschäftigt (vgl. Durkheim, 1960), untersucht die Soziobiologie dagegen die „biologischen Grundlagen aller Formen des sozialen Verhaltens bei allen Arten von Organismen, einschließlich des Menschen (Wuketits, 1997).“ Insektenkolonien nehmen darin eine besonders große Rolle ein, da sie eine große Anzahl an Mitgliedern besitzen, die sich leicht beobachten und manipulieren lassen.

Die soziale Arbeitsteilung bei Honigbienen ist ein komplexes Phänomen, das Strukturen und Mechanismen auf zwei Ebenen biologischer Organisation umfasst: das Individuum und die Kolonie (Wilson, 1972). Jede Arbeiterin besitzt ein bestimmtes Aufgabenset, welches zwischen den Individuen in der Kolonie variiert. Die Tiere widmen sich ausschließlich diesen Aufgaben, bis deren Ausführung durch einen Stimulus gehemmt wird. Als Antwort auf Umweltveränderungen im sozialen Kontext können die Tiere zwischen diesen Aufgaben wechseln, so dass bei Bedarf mehr oder weniger Arbeiterinnen aktiv sind (Detrain et al., 1999; Oster & Wilson, 1979; Rösch, 1925). Somit lässt sich sagen, dass *Spezialisierung* und *Plastizität* im Verhalten charakteristische Merkmale der sozialen Arbeitsteilung darstellen (Calderone et al., 1989; Fewell & Bertram, 1999).

Das Sozialverhalten in einer Honigbienenkolonie zeichnet sich im Besonderen durch die *reproduktive Arbeitsteilung* zwischen Königin und Arbeiterinnen und die *nichtreproduktive Arbeitsteilung* unter den Arbeiterinnen aus (Oster & Wilson, 1979). Die reproduktive Arbeitsteilung beschreibt die oben beschriebene Organisation aus einer fertilen Königin und zahlreichen sterilen Arbeiterinnen. Die nichtreproduktive Arbeitsteilung stellt ein viel komplexeres Phänomen dar. Nicht alle Individuen einer Kolonie sind zu einem Zeitpunkt gleichermaßen bereit oder fähig, eine bestimmte Nestsaufgabe auszuführen (Rösch, 1925). Ihre Arbeitsbereitschaft wird von einer Vielzahl innerer und äußerer Faktoren bestimmt. Bei Honigbienen und vielen anderen sozialen Insekten spielt oft das Lebensalter eine entscheidende Rolle bei der sozialen Arbeitsteilung. Dieser temporäre Polyethismus (Hölldobler & Wilson, 2009; Oster & Wilson, 1979; Page Jr. & Mitchell, 1998) ist eines der meistuntersuchten Mechanismen im Verhalten sozialer Insekten und gibt trotzdem heute noch Wissenschaftlern Rätsel auf (siehe Johnson, 2008; Johnson & Frost, 2012). Neben diesen altersabhängigen Aufgaben sind allerdings auch mehr oder weniger altersunabhängige Aktivitäten bekannt (Lindauer, 1952).

Die altersabhängigen Aktivitäten in einer Honigbienenkolonie lassen sich grundlegend in Aktivitäten innerhalb und außerhalb des Nestes einteilen, wobei jüngere Bienen Aufgaben innerhalb und ältere

Bienen Aufgaben außerhalb des Nestes übernehmen. Dies ist eine Anpassung an die Gefahren außerhalb des Stockes, denen nur die erfahreneren Tiere ausgesetzt werden. Die zeitlichen Abstände zwischen den einzelnen Aufgaben sind nie konstant, sondern individuell sehr verschieden, so dass es eine deutliche zeitliche Überlappung bei der Aufgabenausführung gibt. Auch werden oft mehrere Aufgaben während einer einzigen Altersstufe erledigt (Lindauer, 1952). Dies lässt die Vermutung zu, dass neben einer genetischen Komponente weitere Charakteristika den Zeitablauf der Entwicklung beeinflussen. Die Ursache für den temporären Polyethismus bei Arbeiterinnen wird hauptsächlich in der Drüsenentwicklung und weiteren physiologischen Veränderungen im Insektenkörper verschiedener Altersstadien gesehen. So steht die Entwicklung und Resorption der Arbeiterinnen-drüsen im engen Zusammenhang mit der sozialen Arbeitsteilung (Himmer, 1930; Rösch, 1925, 1927, 1930; Seeley, 1985). Auch das Juvenilhormon spielt bei der Steuerung des temporären Polyethismus eine wichtige Rolle (Elekonich et al., 2001; Robinson & Huang, 1998).

Zu den Aufgaben der Bienenarbeiterinnen, die nicht oder nur teilweise dem temporären Polyethismus unterliegen, zählt man Aufgaben wie die Nestverteidigung, das Räubern und die Thermoregulation. Doch kommen auch hier die allgemeinen Beobachtungen zur sozialen Arbeitsteilung zum Tragen (Kleinhenz, 2000; Watmough & Camazine, 1995).

Für den evolutionären Erfolg sozialer Insekten sind neben der Fitness der reproduktiven Individuen die Gesamteigenschaften der Koloniestrukturen von maßgeblicher Wichtigkeit (Fewell & Page Jr., 2000). Diese koloniale Einheit stellt damit eine eigene Selektionsebene dar. Die Reaktion der Kolonie als Ganzes wird daher von der Gesamtheit der Reaktionen der beteiligten Individuen bestimmt, die ihrerseits auf Änderungen der sie umgebenden Stimuli reagieren (Pinter-Wollman, 2012). Da die Reaktion einer Kolonie im Wesentlichen davon bestimmt wird, wie viele Tiere sich zu einem Zeitpunkt an einer bestimmten NESTAufgabe beteiligen, rücken für das Verständnis dieser Koloniereaktionen Gruppenprofile in den Vordergrund. Diese geben wieder, wie viele Tiere sich abhängig von den jeweiligen Anforderungen und Bedingungen für eine bestimmte Aufgabe engagieren. Ihre Anpassung an die Erfordernisse einer Kolonie unterliegt damit intensiver Selektion und ist somit direkt adaptiv. Dieser adaptive Charakter des Kastensystems sozialer Insekten ist für die Evolutionsbiologie von großem Interesse, weil es Aufschluss über die Evolution von sozialen Strukturen in Insektenkolonien geben kann. Da das genetische Material einer Kolonie im Vergleich zu seinen Tausenden von Mitgliedern in seiner Variabilität beschränkt ist, kann das Gruppenprofil dieses Kastensystems als eine Art Reaktionsnorm angesehen werden. Es enthält alle möglichen Phänotypen, die der Genpool der Kolonie ausbilden kann (Schmid-Hempel, 1992). Die Evolution der sozialen Verhaltensweisen von Insektenkolonien kann demgemäß als Konsequenz der Selektion auf dieses soziale Arbeitsprofil angesehen werden.

Mit der Entschlüsselung des Genoms von *Apis mellifera* (Weinstock et al., 2006) ist die Analyse genetischer Gruppenprofile weiter ins Zentrum der Apidologie gerückt. Da die Genetik der Kolonieeigenschaften nur indirekt über die Genetik der Individuen vermittelt ist, ist sie auch nur über diese indirekte Verbindung selektierbar. Für einzelne Tätigkeiten wie das Pollensammeln bei Honigbienen wurde hierbei die gesamte Kette von der Lokalisierung der Gene, über das Verhalten der Einzeltiere, bis hin zur Kolonieebene entschlüsselt (Page Jr. et al., 1998; Pankiw & Page Jr., 1999, 2000). Bei Honigbienen kann man angesichts ihres polyandrischen Paarungssystems davon ausgehen, dass die individuelle Variabilität der Arbeitsbereitschaft neben den unzweifelhaft modifikatorischen und situationsbezogenen Einflüssen zu einem nicht unerheblichen Anteil auch durch die Genetik bestimmt wird (Crozier & Pamilo, 1996; Robinson, 1992; Robinson et al., 1994; Robinson & Huang, 1998). Die Polyandrie der Königin führt in erster Linie zu erhöhter genetischer Variabilität des kolonieeigenen Spermias und den daraus entstehenden Nachkommen. Letztere zeichnen sich durch die gleiche Mutter, aber verschiedene Väter aus. Die Nachkommen je eines Vaters werden als Patriline bezeichnet (Mattila & Seeley, 2011). Durch diese Patrilineen steigt folglich die Variabilität im Geno- bzw. Phänotyp einer Kolonie. Somit zeigt die Kolonie eine stärkere Variabilität im Verhalten der Arbeiterinnen, was ebenfalls Einfluss auf die Reaktionsnorm und letztlich auf die Flexibilität der Kolonie hat. Dieser Einfluss genetischer Variabilität durch die Polyandrie der Königin wurde zahlreich untersucht (Brückner, 1975; Calderone & Page Jr., 1988; Calderone et al., 1989; Calderone & Page Jr., 1992; Fewell & Page Jr., 1993, 2000; Fuchs & Schade, 1994; Mattila & Seeley, 2007; Robinson & Huang, 1998; Robinson, 1992). Die genetische Variabilität innerhalb der Kolonien stellt somit ebenfalls eine wichtige Komponente in der Plastizität der sozialen Arbeitsteilung dar.

1.4 Das Response Threshold Model

Die Arbeitsorganisation in Insektensozietäten hat über die letzten zwei Jahrzehnte erhebliche Aufmerksamkeit auf sich gezogen und ist in einer Reihe von theoretischen Studien und Simulationsmodellen sehr eingehend untersucht worden. In diesen Modellen wurden verschiedene, zum Teil komplexe Annahmen getestet und weitgehend Annäherungen an natürliche Verhältnisse erreicht (Beshers & Fewell, 2001).

Eine zentrale Rolle unter den theoretischen Modellen nimmt das *Response Threshold Model* ein (Bonabeau et al., 1998; Robinson & Page Jr., 1989), das trotz der Sparsamkeit von wenigen Annahmen in der Lage ist, die wesentlichen Elemente der sozialen Arbeitsteilung in Simulationen zu erzeugen. Das Modell geht davon aus, dass die Arbeiterinnen interne Schwellenwerte für aufgabenspezifische Reize besitzen, die zu einem Zeitpunkt in Bezug auf diese Reize individuell verschieden sind. Diese Unterschiede resultieren aus dem Genotypus der Arbeiterinnen. Befindet sich die Stimulusstärke für eine Aufgabe unter dem Schwellenwert, findet keine Reaktion statt, liegt sie über dem Wert, wird eine, nach dem Alles-oder-Nichts Prinzip verlaufende, Reaktion ausgelöst. Die anwesenden Arbeiterinnen mit dem niedrigsten Schwellenwert für einen bestimmten Reiz beginnen nach Überschreiten desselben mit ihrer Arbeit und reduzieren hierdurch die Reizintensität für die weniger rezeptiven Arbeiterinnen. Steigende Reizintensität löst hingegen eine Arbeitsaufnahme weiterer Arbeiterinnen in die ausführende Bienengruppe aus. Die Variation unter den Arbeiterinnen in der Höhe der Antwortschwellenwerte führt somit einerseits zu Spezialisierung, aber andererseits auch zu Flexibilität im Verhalten.

Page Jr. und Mitchell (1990; 1998) konnten in einer Reihe von vielfach variierten Simulationen zeigen, dass diese Modellbedingungen soziale Arbeitsteilung unmittelbar auslösen können, da die Tiere mit den niedrigsten Schwellen durch Erledigung einer Aufgabe den Stimulus beseitigen, bevor seine Intensität die Schwellen der weniger ansprechbereiten Tiere überhaupt erreicht. Über die Erklärung der Grundlagen von Aufgabenspezialisierung hinaus stellt dieses Modell auch eine Verbindung zu den ablaufenden Kolonieprozessen selbst her und ist in der Lage, Gleichgewichtszustände zwischen Aufgaben und Aufgabenerfüllung zu erzeugen sowie flexible Reaktionen auf Änderungen der Anforderungen sichtbar zu machen. Das Modell zeigt die Bedeutung von Variabilität in den Schwellenwerten und unterstreicht die hier thematisierte Rolle von Arbeitsbereitschaftsprofilen.

Robinson und Page Jr. (1989; 1992) sehen die Antwortschwellenwerte zusätzlich als Erklärung dafür, wie genetische Variation zwischen Arbeiterinnen die Arbeitsteilung beeinflusst. In Honigbienen wurden Unterschiede zwischen verschiedenen Subfamilien einer Kolonie bei der Ausübung zahlreicher Aufgaben, wie Leichenbeseitigung, Kolonieverteidigung und Futtersammeln gefunden (Detrain et al., 1999).

Im Gegensatz zu den zahlreichen theoretischen Modellen der Arbeitsteilung in Insektenkolonien (vgl. etwa Bonabeau et al., 1999; Graham et al., 2006; Theraulaz et al., 1998), gibt es erst relativ wenige empirische Analysen. Das Entstehen von Arbeitsteilung auf Grund unterschiedlich ausgeprägter Arbeitsbereitschaft der Individuen wurde zum Beispiel von Fewell und Page Jr. (2000) in Experimenten mit Pollen- und Nektarsammlerinnen demonstriert. Für die empirische Untersuchung der sozialen Arbeitsteilung eignen sich besonders Kolonieaufgaben, bei denen das Ziel der sozialen Aktivität klar definiert ist und eine ausreichende Menge von Tieren beteiligt ist. Hierfür bieten Aufgaben aus dem Bereich der Nesthomöostase experimentell leicht zugängliche und zeitlich stabile Versuchssituationen. Die Thermoregulation ist deshalb ein besonders geeigneter Ansatzpunkt.

1.5 Die Thermoregulation

Insekten werden in der Regel als ektotherme Lebewesen klassifiziert. Sie können nicht, wie z.B. der Mensch, ihre Körpertemperatur unabhängig von der Außentemperatur konstant halten, sondern sind von der Umgebungstemperatur abhängig. In unseren Breiten ist der Winter üblicherweise für ektotherme Insekten zu kalt, um als Imago zu überwintern. Jedoch haben einige von ihnen einen neuen Weg gefunden, den limitierenden Faktor Kälte zu überwinden (Jones & Oldroyd, 2007).

For a simple working definition, I define thermoregulation as the maintenance of a specific body temperature (or temperature range) independent of passive processes, such as radiation, convection, evaporation, and the body's metabolism during different activities (Heinrich, 1993).

Honigbienen gehören zu den Insekten, die durch Muskelzittern ihre Thoraxtemperatur aktiv beeinflussen können (Esch et al., 1991; Heinrich, 1980b, 1981b; Himmer, 1932; Pirsch, 1923). Die Flugmuskeln von Insekten zählen zu den metabolisch aktivsten Muskeln im Tierreich. Diese Muskeln dienen bei den Honigbienen als Heizelement, welche unabhängig vom Flügelschlagen zum *Wärmezittern* gebracht werden können. Die erzeugte Muskelwärme wird durch die Hämolymphe durch den Bienenthorax transportiert. Damit keine Wärme an das Abdomen verloren geht, besitzen Honigbienen-Arbeiterinnen neun Aortaschleifen im Petiolus, die als Wärmeaustauscher fungieren. Durch diesen Mechanismus fließt die Wärme in den Thorax zurück und das Abdomen bleibt kühl (Heinrich, 1979, 1980a, 1980b).

Honigbienen werden deshalb als fakultativ endotherm bezeichnet, da sie ihre Körpertemperatur durch diese endogene Wärmeproduktion innerhalb gewisser Temperaturgrenzen unabhängig von der Außentemperatur beeinflussen können. Biologische Beobachtungen in einer Kolonie müssen jedoch immer auf zwei Ebenen vorgenommen werden: einerseits auf der Ebene des Individuums und andererseits auf der Ebene der gesamten Kolonie, da ein soziales Insektengefüge individuelle Grenzen kollektiv überbrücken kann. Während zum Beispiel ein Individuum nur in einem Temperaturbereich von 10°C-49°C, bzw. knapp über 50°C aktiv ist (Free & Spencer Booth, 1960, 1962), kann eine gesunde Kolonie den limitierenden Faktor Kälte in weitaus größerem Ausmaß überwinden. Lindauer (1954) und Southwick (1987) ermittelten als untere und obere Temperaturgrenze einer großen Kolonie -80°C bis +60°C. Bei diesen Extremtemperaturen konnten die Bienen noch über Stunden Kerntemperaturen im Stock von 34°C bis 36°C aufrechterhalten. Um diese Leistungen zu vollbringen, sind zahlreiche Verhaltensäußerungen nötig, die auch in unseren Breiten zu einer exakten Klimatisierung der Kolonie führen.

Wenn es in den Sommermonaten sehr warm ist und Sonnenstrahlen direkt auf das Nest treffen, muss die Kolonie gekühlt werden. Zur Senkung der Nesttemperatur können die Arbeiterinnen durch das *Fächeln* die Lufttemperatur im Stock senken (Duong & Dornhaus, 2012; Southwick & Moritz, 1987). Die Arbeiterinnen ordnen sich räumlich dergestalt im Stock an, dass durch Flügelschlagen ein Luftstrom erzeugt wird, der zu einem raschen Luftaustausch führt. Bei extrem hohen Außentemperaturen bilden die Tiere außerdem einen Bienenbart vor dem Stockeingang (Lindauer, 1954). Ein Teil des Volkes verlässt dann das Nest und bildet vor dem Eingang eine lockere Traube. Dadurch verringern sich die Anzahl der Bienen und die Stoffwechselwärme innerhalb des Stocks. Starks (1999) beobachtete außerdem, dass Arbeiterinnen Hitzeschilder bilden können, um die Waben vor externen Hitzequellen (z.B. Sonneneinstrahlung) zu schützen, indem sie sich an den Nesthöhlenwänden positionieren und die Wärme dadurch abblocken. Ist die Nesttemperatur anschließend immer noch zu hoch, tragen die Bienen Wasser ein und verteilen es in kleinen Tröpfchen auf der Wabenoberfläche. Durch die entstehende Verdunstungskälte kühlen sich nach und nach die Zellen ab (Lindauer, 1951, 1954).

Im europäischen Raum kann es im Winter mit Tiefsttemperaturen von bis zu -20°C extrem kalt werden. Auch innerhalb von 24 Stunden können Außentemperaturen vor allem im Frühjahr und Herbst stark schwanken. Einerseits ist eine Kolonie durch die Ortsabhängigkeit weniger flexibel als ein Individuum, andererseits kann die Temperaturregulierung als Gemeinschaftsaufgabe gelöst werden. Fällt die Stocktemperatur, ausgelöst durch eine niedrige Umgebungstemperatur, unter einen bestimmten Wert, beginnen die Bienen zuerst mit einer Trauben- bzw. Clusterbildung (Gates, 1914; Kronenberg & Heller, 1982; Southwick, 1985a). Sie rücken auf der Wabe enger zusammen, richten ihre Körper platzsparend aus und bilden eine isolierende Schicht aus Bienenkörpern. Ihr dichtes Haarkleid (Southwick, 1983, 1985b; Southwick & Heldmaier, 1987), das ähnlich effektiv isoliert wie Daunenfedern, unterstützt die Tiere bei der Isolation. Die traubenförmige Ummantelung aus Bienen wird dadurch in ihrer Gesamtheit dichter und kleiner. Reicht die Isolation der Waben nicht mehr aus, beginnen vereinzelt Bienen mit einem aktiven Aufheizen der Thoraxmuskulatur (Esch, 1960; Esch et al., 1991). Somit können sie den Waben verlorengewandene Wärme wieder zuführen.

Im Winter schließen sich die Bienen zu einem sogenannten Wintercluster zusammen (Himmer, 1926; Lemke & Lamprecht, 1990; Omholt, 1987; Southwick, 1983; Stabentheiner et al., 2003). In der brutlosen Zeit bilden die Tiere eine dichte Kugel um die Königin, um den niedrigen Außentemperaturen zu entgehen. Bei einer Umgebungstemperatur von -15°C bis $+10^{\circ}\text{C}$ beträgt die Kerntemperatur des Clusters zwischen 18°C und 32°C , die äußere Oberfläche zwischen 9°C und 14°C (Esch, 1960; Hess, 1926; Himmer, 1926). Dabei sind die Bienen an der Oberfläche des Clusters weitaus dichter gepackt als Bienen im Kern der Traube. Somit wird der Wärmeverlust auf ein Minimum beschränkt. Durch

aktive Wärmeproduktion einzelner Arbeiterinnen kann dem Bienenkollektiv verlorengegangene Wärme wieder zugeführt werden.

Eine präzise Thermoregulation der Kolonie ist neben dem Wintercluster außerdem während der Teilung einer Kolonie notwendig. Wenn eine Kolonie im Frühjahr zu groß geworden ist, beginnt das reproduktive Schwärmen (Winston, 1987). Die Kolonie teilt sich auf, indem eine Königin und die Hälfte der Arbeiterinnen der Elternkolonie den Stock verlassen. Anschließend sammeln sie sich an einem Zweig eines nahe stehenden Baumes bis ein neuer Nistplatz gefunden wird. Dieser *Schwarmcluster* kann unter Umständen mehrere Tage dort hängen bleiben, obwohl die Außentemperatur stark schwankt. Bei Messungen an Schwarmclustern konnte gezeigt werden, dass im Kern fast immer 34°C-36°C herrschen, unabhängig von der Außentemperatur (Heinrich, 1981a; Nagy & Stallone, 1976). Wenn die Umgebungstemperatur zwischen 1°C und 16°C liegt, wird die äußere Oberfläche (Mantel) von den Tieren auf 15°C bis 21°C gehalten. Bei Umgebungstemperaturen über 16°C wird die Manteltemperatur nicht reguliert, aber sie liegt durchschnittlich immer noch 2°C bis 3°C über der Umgebungstemperatur. Das Schwärmen ist somit eine kritische Periode im Leben einer Kolonie, da die Tiere das sichere Nest verlassen und sich den Umwelteinflüssen direkt überlassen (siehe auch Heinrich, 1993).

Der Mechanismus der Thermoregulation basiert auch hier auf unabhängigen Aktivitäten einzelner Bienen. Sie antworten mit Verhaltensänderungen auf Wandlungen ihrer lokalen Umwelt und regulieren selbstorganisatorisch die Sollwerttemperatur der Kolonie. Eine Anwesenheit der Königin ist dabei nicht nötig (Heinrich, 1981a).

1.6 Das Brutwärmen

Eine bereits lang bekannte, kooperativ-homöostatische Leistung der Thermoregulation ist die Aufrechterhaltung einer konstanten Bruttemperatur bei Honigbienen (Réaumur, 1742).

Wenn im Frühjahr die Brutaufzucht beginnt, herrschen extrem schwankende Außentemperaturen vor. Auch in den Sommermonaten oder im Herbst treten häufig starke Temperaturwechsel auf. Diese Temperaturschwankungen müssen von den Bienen ausgeglichen werden, um die Brutentwicklung und das Koloniewachstum nicht zu gefährden. Das Brutnest wird von den Tieren deshalb auf Temperaturen zwischen 32°C und 36°C gehalten (Fahrenholz et al., 1989; Gates, 1914; Hess, 1926; Himmer, 1927; Ritter, 1982). Untersuchungen konnten belegen, dass die Temperaturen der Puppen im Kernbereich dabei sehr konstant im Bereich um 35°C gehalten werden, aber die umliegenden Brutzellen stärker um den Mittelwert schwanken. Die Dauer der Schwankungen liegt zwischen 30 Minuten und einer Stunde und beträgt bis zu 1,0°C. Die Puppentemperaturen sind im zeitlichen Mittel aber konstant. Die Richtung der Temperaturänderungen ist dabei allerdings nicht für alle Puppen gleich, sondern ändert sich pro Bereich oder sogar Zelle (Becher & Moritz, 2009; Kraus et al., 1998).

Der Temperaturbereich um 35°C ist für die Brutaufzucht essentiell (Howe, 1967; Tautz et al., 2003). Untersuchungen haben ergeben, dass ansonsten erhebliche Entwicklungsschäden im zentralen Nervensystem oder sogar der Tod der Brut auftreten können. Bei Unterkühlung der Brut wurden Missbildungen der Flügel und Mundwerkzeuge und eine Verlängerung der Entwicklungszeit von Gehirnstrukturen festgestellt, da die Bruttemperatur im Puppenstadium einen Einfluss auf die synaptischen Verknüpfungen im Bienenhirn hat (Becher et al., 2009; Bock, 2006; Groh et al., 2004; Himmer, 1927).

Am empfindlichsten gegen Kälte scheint die Brut am 10.-13. Tag zu sein (Weiß, 1962).² Eier und Larven sind im Vergleich zu den Puppen weit weniger kälteempfindlich. Koeniger (1978) nahm eine Brutwabe aus einem Volk und bewahrte sie für fünf Stunden bei nur 10°C auf. Nach der Überführung zurück ins Bienenvolk wurden etwa 10% Eier und Larven von den Bienen entfernt, während nur 7% der Puppen starben. Stattdessen traten bei den geschlüpften Bienen starke Schäden auf. 60% bis 80% dieser Tiere waren z.B. aufgrund von Schäden an den Flügeln nicht flugfähig. Zu hohe Bruttemperaturen haben ebenfalls Auswirkungen auf die Sterberate der Brut. Bei Temperaturen um die 38°C sterben bis zu 100% der Puppen ab (Groh et al., 2004).

² Dieses empfindliche Stadium wird durch verdeckelte Brutzellen markiert, in denen die Puppen sich ungestört zur Imago entwickeln.

Bujok und Kleinhenz (2002) konnten nachweisen, dass brutwärmende Bienen Körperwärme durch Andrücken des Thoraxes effektiv auf die Zelldeckel der Brutwaben übertragen. Dabei wird die Thoraxmuskulatur durch das Wärmezittern auf Werte über 40°C aufgeheizt. Die Wärmeübertragung findet anschließend vom Wachsdeckel auf die Puppe statt. Dabei halten die Bienen die Enden der Antennen an die Zelldeckel gepresst. Diese Beobachtung legt nahe, dass die Bienen die Temperatur der Brutwaben mit den Sensillen ihrer Antennen messen können. Diese Temperaturrezeptoren befinden sich vor allem seitlich – an den fünf distalen Gliedern der Antenne. Den Grubenorganen Sensillum coeloconicum und Sensillum ampullaceum wird unter anderem die Temperaturperzeption zugeordnet (Basile, 2009; Bujok, 2005; Heran, 1952; Martin & Lindauer, 1966). Die Tiere können bis zu 30 Minuten in einer Hockstellung verbringen. Verlässt eine Biene den Zelldeckel, so ist kurzzeitig mit Hilfe einer Thermografiekamera ein Wärmeabdruck zu erkennen (Bujok et al., 2002). Der Wirkungsgrad dieser Wärmemethode ist relativ gering, da maximal ein Zelldeckel direkt gewärmt werden kann und die Biene zusätzlich Wärme nach allen Seiten abstrahlt. Diese geht an die Umgebungsluft verloren. Durch die Traubenbildung der Bienen auf der Brutfläche wird allerdings ein vollständiger Wärmeverlust verhindert, da die Isolationseigenschaften der Bienenkörper die warme Umgebungsluft über der Wabe halten.

Betrachtet man Brutwaben aller Saisonstadien, so fällt auf, dass der gedeckelte Brutbereich nie vollkommen geschlossen ist. Schon bei der Bestiftung durch die Königin bleiben einzelne Zellen (*Brutlücken*) leer. Bei gesunden Kolonien beträgt der Anteil leerer Zellen in einer Brutfläche 3% bis 10%; dieser Wert kann je nach Außenklima aber unter- oder überschritten werden (Laidlaw & Page Jr., 1998; Kleinhenz, 2008). Kleinhenz (2003; 2008) zeigte außerdem, dass sich vereinzelt Bienen auf eine Zellbegehung einer leeren Zelle vorbereiten – sie heizen ihren Thorax auf Temperaturen über 40°C auf. Anschließend schlüpfen sie mit dem Kopf voran in eine Brutlücke. Dort verweilen sie etwa 3 bis 30 Minuten und verlassen anschließend abgekühlt die Zelle. Auch diese Bienen heizen die Brut, indem sie Thoraxwärme an umliegende Brutzellen abgeben (Bujok, 2005; Fehler et al., 2007). Diese Arbeiterinnen erkennt man häufig an den pumpenden Abdominalbewegungen, welche durch eine hohe Atemfrequenz entstehen. Die Tracheen müssen gut belüftet werden, um den Muskeln genug Sauerstoff zuzuführen, damit sie genug Stoffwechselwärme produzieren können. Bienen, die längere Zeit ohne Pumpbewegungen in leeren Zellen sitzen, haben meist Umgebungstemperatur und nehmen nicht am Brutwärmen teil (Esch, 1960). Häufig unterbrechen Bienen den Heizvorgang durch kurze Ruhephasen von bis zu fünf Minuten, indem sie ihren Thorax um bis zu 5°C abkühlen. Damit ist eine exaktere Regulierung der Sollwerttemperatur möglich, welche eine Überhitzung vermeidet. Diese Heizmethode führt im Vergleich zum Andrücken des Thoraxes an einen Zelldeckel zu einer effektiveren Heizleistung, da bis zu sechs umgebende Zellen gleichzeitig gewärmt werden können und kaum Wärme an die Umgebung verloren geht (Humphrey & Dykes, 2008).

Eine wichtige Voraussetzung für diese enorme Muskelleistung ist eine ständige Energiezufuhr in Form von Zuckernahrung (Heinrich, 1993).

Pro Sekunde Thorax-Heizleistung verbraucht eine Biene, um bei sommerlicher Umgebungstemperatur 40 Grad Celsius zu erreichen und zu halten, 65 Millijoule.

Nach einer maximalen Heizperiode von 30 Minuten hat eine solche Heizerbiene 120 Joule verbrannt, die sie vor allem aus dem Zucker in der Hämolymphe bezieht.

Während der gesamten Brutperiode verbrennen Heizerbienen mit etwa zwei Millionen Kilojoule mehr als zwei Drittel der im Sommer insgesamt verbrauchten Energie (Tautz & Heilmann, 2007).

Aufgrund der beeindruckenden Plastizität in Bienenkolonien wird vermutet, dass das Nervensystem der Bienen eine ausgeprägte Anlage zu Veränderung hat. Es wurde nachgewiesen, dass die Bruttemperatur einen Einfluss auf diese Plastizität hat. Bestimmte Aufgaben im Inneren der Kolonie werden bevorzugt von Bienen ausgeübt, die aus kühler aufgezogenen Puppen (32°C Zelltemperatur) geschlüpft sind, während Bienen aus wärmer aufgezogenen Puppen (36°C Zelltemperatur) besonders ausdauernd beim Bientanz sind und eine bessere Lernfähigkeit besitzen (Groh et al., 2004; Jones et al., 2005; Tautz et al., 2003). Deutlich wird diese Temperaturabhängigkeit auch bei Sommer- und Winterbienen. Sommerbienen leben etwa vier Wochen, Winterbienen können bis zu zwölf Monate im Volk überleben – wobei Winterbienen diejenigen Tiere sind, die sich bei sehr niedrigen Bruttemperaturen verpuppt haben. Das bedeutet, dass nicht nur die genetische Veranlagung sondern auch die Bruttemperatur die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von bestimmten Verhaltensweisen beeinflusst (Becher et al., 2009).

1.7 Stabilität der Kolonie durch individuelle Variabilität

In den Blickpunkt aktueller Forschung ist seit einiger Zeit der Zusammenhang zwischen individueller bzw. genetischer Variabilität unter den Arbeiterinnen in Bezug zur Koloniestabilität gerückt. Dabei werden einerseits die Variabilitätsunterschiede zwischen Arten bzw. Unterarten, andererseits die Variabilitätsunterschiede zwischen den Patrilinearitäten untersucht. Einige dieser Untersuchungen befassen sich im Besonderen mit der Thermoregulation.

Vergleiche des Thermoregulationsverhaltens zwischen den Arten bzw. Unterarten von Honigbienen kann man mit zwei verschiedenen Methoden untersuchen. Es besteht einerseits die Möglichkeit, (unter-)artenreine Kolonien zu analysieren und die Ergebnisse im Nachhinein miteinander zu vergleichen, andererseits kann man heterogen gemischte Gruppen aus zwei (Unter-)Arten experimentell erzeugen, um die Unterschiede zwischen den Gruppen ad hoc sichtbar zu machen.

Yang (2010) untersuchte das Ventilationsverhalten von *Apis mellifera* und *Apis cerana* in diesen gemischten Gruppen. Während *Apis cerana* am Stockeingang kalte Außenluft in den Stock hineinfächelt, unterscheidet sich *Apis mellifera* darin, dass diese Art die heiße Innenluft hinausfächelt. Yang konnte darlegen, dass sich die gemischten Gruppen nicht signifikant in der Stocktemperatur von homogenen Gruppen unterscheiden, obwohl heterogene Gruppen höhere Temperaturfluktuationen aufwiesen. Weiterhin konnte er nachweisen, dass *Apis cerana* sensibler auf steigende Stocktemperaturen reagiert und somit früher mit der Ventilation beginnt, als Bienen von *Apis mellifera*. Yang schlussfolgerte, dass bei Art-gemischten Gruppen die genetische Diversität nicht zur Stabilität der Kolonieeigenschaften beiträgt, da die Arten evolutionär zu stark voneinander entfernt sind.

Tan (2012) führte ebenfalls vergleichende Untersuchungen an *Apis cerana* und *Apis mellifera* durch. Er untersuchte den Effekt der Umgebungstemperatur auf das Sammelverhalten. Die Ergebnisse seiner Forschungen zeigten, dass bei steigender Umgebungstemperatur *Apis cerana* signifikant früher mit den Sammelflügen beginnt, als Arbeiterinnen von *Apis mellifera*. Anscheinend benötigt *Apis mellifera* eine höhere Thoraxtemperatur vor dem Abflug als *Apis cerana*, so dass letztere schon bei niedrigeren Umgebungstemperaturen das Nest verlassen kann.

Untersuchungen von Southwick und Heldmaier (1987) haben vor einigen Jahren klare Unterschiede im thermoregulatorischen Verhalten von Arbeiterinnen verschiedener Subspezies sowohl in Bezug auf einzelne Arbeiterinnen als auch in Bezug auf Bienengruppen nachgewiesen. Diese Unterschiede zwischen Subspezies zeigten sich auch in einer Folgeuntersuchung zum Wärmen der Brut (Krug & Fuchs, 1997). Nach diesen Untersuchungen wiesen Bienen südlicher Herkunft (*Apis mellifera capensis* & *Apis mellifera sicula*) eine wesentlich instabilere Thermoregulation auf als an kältere Gebiete angepasste Bienen (*Apis mellifera carnica* & *Apis mellifera mellifera*).

Carmen Michel (1995) konnte durch Kältetoleranztests an den gleichen Subspezies zeigen, dass einzelne Honigbienen – unabhängig der Unterart – ihre Körpertemperatur bis zu einer Umgebungstemperatur von 11°C noch zu regulieren vermögen, wobei die Thoraxtemperaturen der Tiere dabei gleichmäßig auf einem hohen Niveau bleiben, während die Abdominaltemperaturen langsam aber stetig sinken. Dadurch bleiben die Tiere auch bei niedrigen Außentemperaturen flugbereit. Bienen der Subspezies *Apis mellifera carnica* haben zudem bis zu einer Umgebungstemperatur von 17°C einen um stets 2°C wärmeren Thorax als *Apis mellifera mellifera*, aber ein vergleichbar kühles Abdomen. Bienen der Subspezies *Apis mellifera mellifera* temperieren ihren Thorax dagegen nicht so hoch. Sie heizen stattdessen ihr Abdomen um 2°C bis 4°C höher als *Apis mellifera carnica*. Aufgrund des wärmeren Abdomens haben diese Tiere besonders bei tiefen Umgebungstemperaturen einen hohen Sauerstoffverbrauch und einen großen Wärmeverlust. Dies schützt sie eventuell vor Kälteschäden, die in kalten Klimazonen ansonsten auftreten könnten. *Apis mellifera carnica* zeigt dagegen einen relativ geringen Sauerstoffverbrauch und einen kleinen Wärmeverlust. Durch das kühle Abdomen wird wenig Wärme an die Umgebung abgegeben und damit weniger Sauerstoff verbraucht. Michel konnte weiterhin nachweisen, dass *Apis mellifera carnica* bei moderaten Temperaturen die lockersten und damit größten Trauben bildet und erst bei Temperaturen unter null Grad die Trauben kompakter werden. Bei *Apis mellifera mellifera* dagegen werden die Trauben in gleichem Maße dichter, je mehr Bienen an der Bildung der Traube beteiligt sind.

Der Einfluss der Variabilität individueller Antwortschwellenwerte auf die Gruppenleistung wird oftmals an den verschiedenen Patrilineen einer Kolonie untersucht. Durch die Polyandrie der Königin steigt die Variabilität im Genpool der Kolonie und folglich die Variation in den Antwortschwellenwerten. Kolonien, die aus nur einer Patrilinee bestehen, zeigen meist eine geringere Stabilität in den untersuchten Kolonieeigenschaften als Kolonien, die aus mehreren Patrilineen zusammengesetzt sind. Durch zunehmende intrakoloniale Variabilität steigt die Flexibilität der Arbeiterinnen, auf schwankende Umweltreize ausgleichend zu reagieren, um die Kolonieeigenschaften langfristig stabil zu halten.

Untersuchungen zur Nestklimatisierung wurden hauptsächlich an Hummeln durchgeführt (Duong & Dornhaus, 2012; Gardner et al., 2007; Jones et al., 2004; Jones & Oldroyd, 2007; O'Donnell & Foster, 2001; Weidenmüller, 2001; Weidenmüller et al., 2002; Weidenmüller, 2004).

1.8 Fragestellungen und Ziele

Die Thermoregulation mit ihren zahlreichen Einsatzgebieten ist eine zentrale Überlebensstrategie einer Honigbienenkolonie. Als ein definiertes, eigenständiges Verhalten mit klaren Zielvorgaben stellt sie für die geplanten Untersuchungen ein geeignetes Modellsystem dar. Dessen detaillierte Aufklärung kann ein großer Schritt zum Verständnis der sozialen Arbeitsteilung im Insektenvolk sein. Dabei ist es wichtig, den Einfluss aus Genetik und Verhalten zu berücksichtigen. Individuelle Eigenschaften der Bienen stellen ebenso eine Selektionsebene dar wie das Gesamtverhalten einer Kolonie.

Die Thermoregulation wird in den meisten Untersuchungen bislang vorrangig als Gruppenleistung betrachtet (Gardner et al., 2007). Zahlreiche theoretische Modelle sehen die Untereinheiten nicht als individuell verschieden handelnde Mitglieder, sondern als invariable Stereotypen an (Fehler et al., 2007). Andere Untersuchungen beschäftigen sich mit dem Mechanismus der Wärmeerzeugung am Individuum, aber nicht mit der Gesamtleistung der Kolonie (Elekonich, 2009; Heinrich, 1980b). Es gibt zudem Analysen, die den Temperaturverlauf der Brutwaben analysieren, dabei allerdings die Aktivitäten des Bienenkollektivs außer Acht lassen (Becher & Moritz, 2009; Hess, 1926; Wohlgemuth, 1957). Wieder andere konzentrieren sich auf das Verhalten brutwärmender Bienen auf einer Brutfläche ohne den tatsächlichen Wärmeerfolg auf der Brutwabe mit einzubeziehen (Harrison, 1987; Kleinhenz et al., 2003).

Durch die Konzentration der Untersuchungen auf einzelne Teilaspekte des Brutwärmens ist eine weitere wichtige Koloniekomponente fast in Vergessenheit geraten: In den frühen Untersuchungen zur Nestklimatisierung wurden die Temperaturmessungen in einer Bienenkolonie fast ausschließlich mit Hilfe von Thermoelementen durchgeführt. Diese wurden an verschiedenen Stellen in den Stock gehängt, um die Temperaturverteilung der Stockinnenluft zu messen (z.B. Gates, 1914; Himmer, 1927). Im Laufe der Zeit wurde diese Methode durch die Verwendung von deutlich kleineren und genaueren Thermosensoren ersetzt, welche entweder in oder auf den Thorax der Arbeiterinnen befestigt oder in die Brutwabe integriert wurden. Folglich wurde die Lufttemperatur über der Brutwabe und den Bienen nicht mehr gemessen, obwohl sie ein wichtiges Austauschmedium zwischen der Wabe und den Arbeiterinnen darstellt.

In dieser Arbeit möchte ich deshalb den Zusammenhang zwischen Wabentemperatur, Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen sowie der Temperatur der umgebenden Luft untersuchen. Durch Abkühlung der Außentemperatur kann problemlos eine Störgröße erzeugt werden, die Einfluss auf alle drei Komponenten hat. Die Reaktion der Bienen auf einen solchen Temperaturstimulus verläuft schnell und relativ graduell in Bezug auf die Stärke des auslösenden Reizes. Ziel der Versuche ist es, einerseits die Thoraxtemperaturen aller beteiligten Arbeiterinnen im zeitlichen Verlauf zu

messen und andererseits der Wärmeübertrag der Bienen auf die Brutfläche zu analysieren. Das Augenmerk wird auf einen engen Bereich aus Brutfläche und aufsitzenden Arbeiterinnen gelenkt, um einen Zusammenhang zwischen dem Temperaturprofil der Bienengruppe und der resultierenden Temperaturverteilung der Brutzellen ziehen zu können. Als Verbindungsmedium wird die Lufttemperatur über der Brutfläche in die Betrachtungen mit eingeschlossen.

Die Fragestellung lässt sich demnach folgendermaßen formulieren:

Wie reagiert eine kleine Bienengruppe auf schwankende Außentemperaturen und in welchem Zusammenhang steht die Wärmeantwort der Gruppe mit dem zeitlichen und räumlichen Temperaturprofil der Brutwabe?

Dabei ist es von besonderer Bedeutung, das Brutwärmen unter verschiedenen Voraussetzungen zu betrachten:

Regulation des Brutwärmens von Apis mellifera carnica bei konstanter Umgebungstemperatur

Diese Versuchsreihe zeichnet sich durch eine über die gesamte Versuchsdauer stabil gehaltene Außentemperatur aus. Es sollen die Arbeitsbeteiligungsprofile von Arbeiterinnen der Unterart *Apis mellifera carnica* erstellt werden. Zusätzlich werden die räumliche und zeitliche Temperaturverteilung des Brutstücks und die Lufttemperatur im Bienenraum fortlaufend gemessen.

Regulation des Brutwärmens von Apis mellifera carnica bei einem Temperaturabfall der Außentemperatur

Wie reagiert eine kleine Bienengruppe auf einen raschen Temperaturabfall der Außentemperatur? Bleiben die Bienenmenge und die mittleren Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen konstant, oder korreliert die Anzahl der Arbeiterinnen bzw. die Höhe der Thoraxtemperaturen mit den Änderungen der Außentemperatur? Wie ändern sich die Bienenraumtemperatur und die Zelltemperaturen?

Zusätzlich soll bei beiden Untersuchungen die Bedeutung der vereinzelt leeren Zellen in einer Brutfläche – die sogenannten Brutlücken – sowie die leeren Zellen im Randbereich einer Brutfläche näher untersucht werden.

Ein weiterer Fokus wird auf den Einfluss genetischer Variabilität auf die Arbeitsbeteiligung der Arbeiterinnen gelenkt. Dabei wird größtmögliche Variabilität durch den Einsatz zweier Unterarten erzeugt. Es werden die Auswirkungen homogener und heterogener gemischter Unterartengruppen auf die kollektive Leistung des Brutwärmens untersucht:

*Regulation des Brutwärmens von *Apis mellifera mellifera* bei einem Temperaturabfall der Außentemperatur*

Wie reagiert eine kleine Gruppe aus Bienen der Unterart *Apis mellifera mellifera* auf einen raschen Temperaturabfall der Außentemperatur? Lassen sich Unterschiede in den Beteiligungsprofilen der Arbeiterinnen im Vergleich zu *Apis mellifera carnica* finden? Gibt es Unterschiede in der Effizienz und im Verhalten des Brutwärmens und lassen sich die Unterschiede im ökologischen Kontext interpretieren?

*Regulation des Brutwärmens bei heterogenen Gruppen aus zwei Subspezies von *Apis mellifera* bei einem Temperaturabfall der Außentemperatur*

Durch die Erstellung von heterogen gemischten Gruppen aus den beiden Unterarten werden die Auswirkungen vergrößerter Diversität im Genpool der Bienengruppe auf das Beteiligungsprofil der Arbeiterinnen direkt untersucht. Stellen diese einen Mittelwert aus den zwei homogen erzeugten Unterarten dar oder richten sie sich nach einer der Gruppen? Lassen sich die Gruppen innerhalb der Beteiligungsprofile räumlich oder zeitlich trennen oder führt die Situation zur einer internen Polarisierung, bei der die Gruppe mit der höheren Arbeitsbereitschaft die Ausführung der Aufgabe dominiert und damit verhindert, dass die Gruppe mit der niedrigen Arbeitsbereitschaft auf den Reiz anspricht?

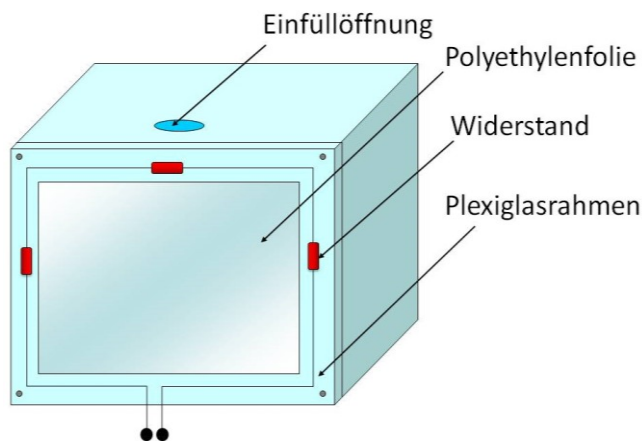
Die Ergebnisse der empirischen Untersuchungen sollen abschließend unter der Modellvorstellung des *Response Threshold Models* betrachtet werden.

2 Material und Methode

Zum Erreichen der Versuchsziele wurde eine Methode entwickelt, welche es möglich machte, das Wärmen der Brutzellen durch die Arbeiterinnen mit dem resultierenden Temperaturmuster einer Brutfläche in Verbindung zu setzen. Hierzu wurde eine Vielzahl an Versuchselementen geplant, gebaut und getestet, bevor ein Versuchsaufbau entwickelt wurde, welcher den Anforderungen genügte. Dieser Versuchsaufbau ermöglichte es, die räumliche und zeitliche Temperaturverteilung eines Wabenstücks zu messen und gleichzeitig die Thoraxtemperaturen der aufsitzenden Arbeiterinnen zu bestimmen. Zusätzlich wurde die Lufttemperatur über dem Brutstück im zeitlichen Verlauf an zwei Messstellen registriert.

2.1 Der Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau bestand aus einer Vielzahl von Einzelementen. Eines der Hauptelemente war ein Versuchskasten aus Plexiglas (22cm hoch x 22cm breit x 21cm tief), der auf der Frontseite ein großes Beobachtungsfenster besaß. Dieses Beobachtungsfenster bestand aus straff gespannter, durchsichtiger Polyethylenfolie, welche für Infrarot-Strahlung durchlässig ist. Sie wurde aus handelsüblichen Gefrierbeuteln (Marke *Aljo* der Firma Aldi Süd) zugeschnitten und mit Klebestreifen an einem 3 cm breiten Plexiglasrahmen befestigt.³ Auf der Außenseite dieses Plexiglasrahmens wurden drei elektrische Kohle-Widerstände befestigt, welche untereinander über Kabel verbunden und an



ein Netzgerät angeschlossen waren. Diese Widerstände dienten als Fixpunkte für Thermografie- und Digitalfotos, welche zur Temperatur- und Lagebestimmung der Arbeiterinnen dienten. Sie heizten sich bei Stromdurchfluss auf etwa 40°C auf und waren somit auf den Digitalfotos als Objekt und auf den Thermografiefotos als leuchtende Punkte sichtbar (siehe auch Kapitel 2.6).

Abbildung 2.1: Aufbau des Plexiglastestschranks mit Anordnung der Widerstände

³ Der Transmissionskoeffizient der Polyethylenfolie ($t = 0,82$) konnte in den Einstellungen der verwendeten Thermografiekamera eingegeben werden, und wurde somit mit den Messdaten verrechnet (Michel, 1995; Mittmann, 1990).

Im Inneren des Plexiglaskastens befand sich ein Holzrahmen, in diesen passgenau ein Brutstück eingesetzt werden konnte. Die Rückseite dieses Wabenstücks bestand aus leeren Zellen (siehe Kapitel 2.2) und war den Bienen nicht zugänglich. Die Vorderseite wurde zum Beobachtungsfenster hin ausgerichtet und trug die verdeckelten Brutzellen. In dem Spalt zwischen Beobachtungsfenster und Brutwabe befanden sich außerdem die Versuchsbienen. Im weiteren Verlauf wird dieser Bereich **Bienenraum** genannt. Hinter dem Holzrahmen mit der Brutwabe befand sich ein weiterer Plexiglasrahmen, der mit dem Holzrahmen fest verschraubt war. Er diente als Stellplatz für einen Temperatur-Multiplexer (siehe Kapitel 2.4).

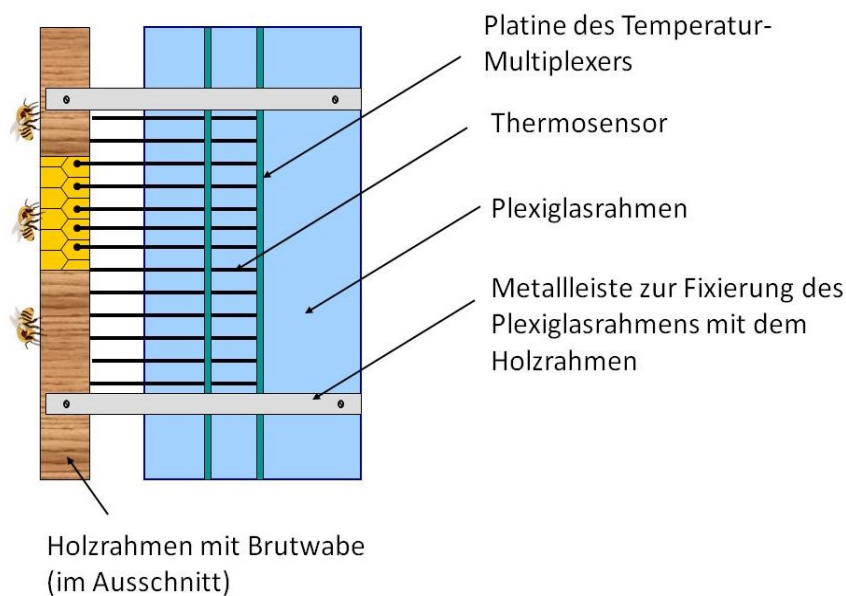


Abbildung 2.2: Aufbau im Inneren des Versuchskastens: Holzrahmen mit Brutwabe (im Ausschnitt) sowie kleiner Plexiglasrahmen mit Temperatur-Multiplexer

Die gesamte Konstruktion aus Holzrahmen/Brutwabe und Plexiglasrahmen/Temperatur-Multiplexer war in dem Plexiglaskasten verschiebbar. Durch die passgenaue Größe dieser inneren Einheit konnten sich die Bienen nur zwischen Wabe und Beobachtungsfenster aufhalten und nicht in den rückwärtigen Teil der Apparatur mit dem Temperatur-Multiplexer und den Kabeln gelangen.

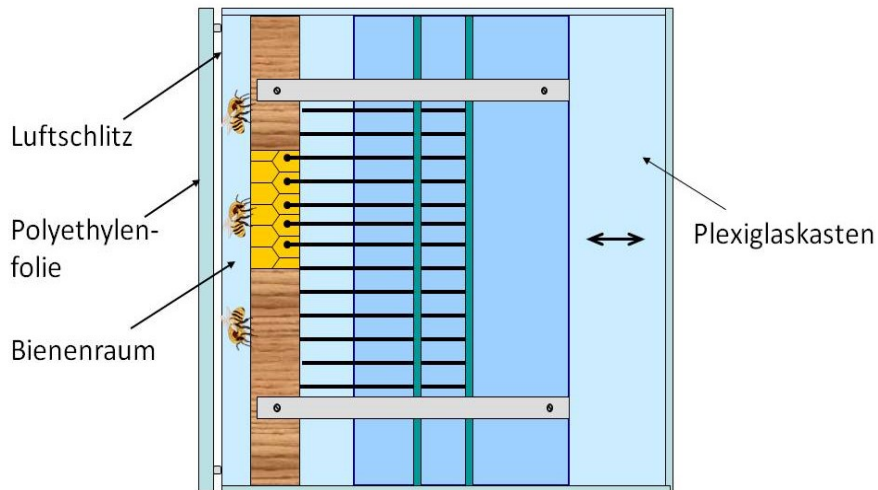


Abbildung 2.3: Anordnung des inneren Aufbaus im Versuchskasten: der Abstand zwischen Polyethylenfolie und Brutwabe bildet den Aufenthaltsraum für die Bienen (Bienenraum); der innere Aufbau ist im Versuchskasten verschiebbar

Um eine Auswertung der Thoraxtemperaturen aller Bienen zu ermöglichen, mussten die Bienen den Brutbereich in einer einlagigen Schicht bedecken. Hierzu durfte der Bienenraum während der Versuche nicht mehr als 5 mm betragen. Um diesen Abstand zu regulieren, konnte die Einheit aus Brutwabe und Temperatur-Multiplexer innerhalb des Versuchskastens je nach Dicke der Brutwabe passend verschoben werden. Im hinteren Teil des Plexiglastastens befand sich ein Tütchen Silica-Gel, um einerseits Restfeuchtigkeit in der Versuchsanordnung zu entfernen (verhinderte das Beschlagen der Polyethylenfolie von innen) und um andererseits eine Beeinflussung der Thermosensoren des Temperatur-Multiplexers durch Feuchtigkeit zu vermeiden.

Der Plexiglastasten inklusive Brutwaben- und Multiplexerelement befand sich in einem Kühl-Inkubator. Dieser diente dazu, die Außentemperatur je nach Versuchsdesign zu manipulieren. Während der Versuche wurde der Ventilator des Inkubators auf 70% eingestellt, um einerseits eine rasche Temperaturverteilung zu gewährleisten, andererseits aber auch die Vibrationen durch den Ventilator des Kühl-Inkubators so gering wie möglich zu halten (siehe Kapitel 2.7).

Zusätzlich wurde ein Digitalthermometer mit drei Sensoren im Inkubator installiert. Der erste Sensor maß die tatsächliche Lufttemperatur im Inkubator, da häufig leichte Schwankungen zur programmierten Solltemperatur auftraten. Die anderen beiden Sensoren wurden direkt in den Bienenraum eingeführt, um die Lufttemperatur über der Wabe (Bienenraumtemperatur) an zwei Stellen zu messen.

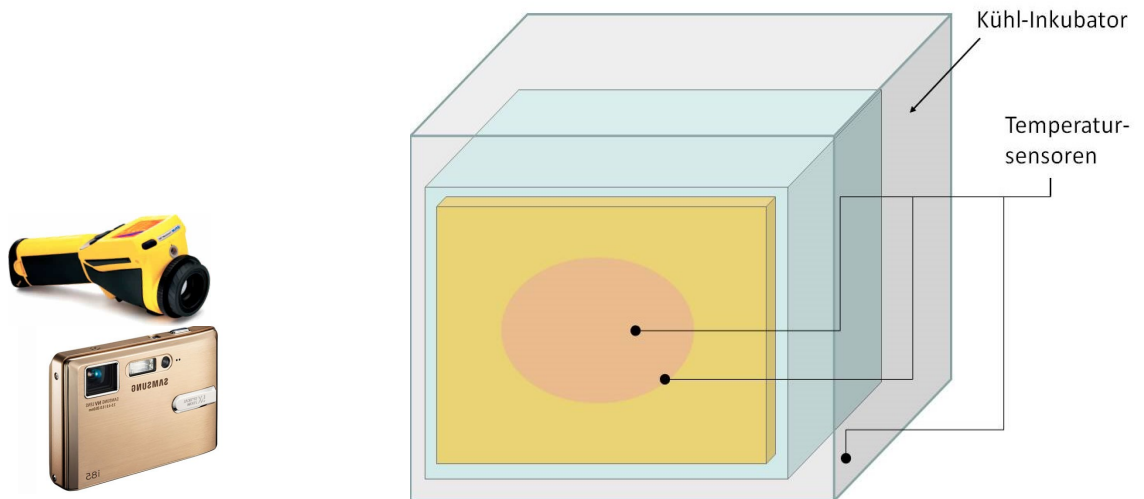


Abbildung 2.4: Anordnung des Versuchskastens im Kühl-Inkubator mit Lage der Temperatursensoren des Digitalthermometers; Digital- und Thermografiekamera befinden sich vor dem Inkubator

Zur Messung der Thoraxtemperaturen der Bienen befand sich eine Einheit aus Thermografie- und Digitalkamera vor dem Inkubator (siehe Kapitel 2.5 & 2.6). Beide Kameras wurden so ausgerichtet, dass sie durch das Beobachtungsfenster des Versuchskastens das komplette Brutstück inklusive Bienen im Fokus hatten.

2.2 Die Versuchstiere

Alle Versuche dieser Arbeit wurden an Bienen der Spezies *Apis mellifera* L. durchgeführt. Abhängig vom jeweiligen Versuchsdesign wurden die Unterarten *Apis mellifera carnica* und/oder *Apis mellifera mellifera* eingesetzt.

Die Subspezies *Apis mellifera carnica* POLLMANN ist die charakteristische Honigbienenrasse im europäischen Raum. Sie stammt ursprünglich aus den Südostalpen und dem Donauraum und zeichnet sich durch ein ruhiges Temperament, eine problemlose Überwinterung auch in höheren Breiten sowie eine zügige Frühjahrsentwicklung aus. Die Unterart wurde im letzten Jahrhundert massenhaft in Deutschland durch Verdrängungszucht etabliert und hat die natürlicherweise vorherrschende Subspezies *Apis mellifera mellifera* fast vollständig ersetzt. Die Tiere können ihren Brutrhythmus gut an die Vegetation und das Klima anpassen und entwickeln rasch eine große Volksstärke. Allerdings reagieren die Völker im Sommer empfindlich auf starke Schwankungen der Außentemperatur. Bei längeren trachtlosen Perioden wird oftmals eine drastische Reduktion der Legetätigkeit beobachtet. In Mitteleuropa stellen *Apis mellifera carnica* ihre Bruttätigkeit in der Regel Anfang bis Mitte September ein (Ruttner, 1992; Winston, 1987).

Die Subspezies *Apis mellifera mellifera* LINNEAUS zeichnet sich durch ihre ausgeprägte Winterhärte aus. Sie war ursprünglich in ganz Nordwest-, Mittel- und Nordosteuropa bis hin zum Ural beheimatet und ist somit weiter als jede andere Bienenrasse in nördliche Verbreitungsgebiete vorgedrungen. Die Bienen passen sich problemlos an kühle, nasse Sommer mit mageren Trachten an, und können auch lange kalte Winter gut überstehen. Die Bruttätigkeit beginnt spät im Frühjahr und erreicht gegen Ende Juni den Höhepunkt, der allerdings deutlich niedriger ausfällt, als bei anderen europäischen Unterarten (z.B. *Apis mellifera carnica*). Der Brutrhythmus korreliert mit den ökologischen Verhältnissen und ist abhängig vom jeweiligen Ökotyp der Subspezies (Ruttner, 1992; Ruttner et al., 2004; Winston, 1987).

Die verwendeten Bienenkolonien befanden sich im Garten des Instituts für Bienenkunde in Oberursel. Die Versuchsvölker standen während der gesamten Saison über im Freien und wurden von erfahrenen Imkern ganzjährig gepflegt. Dies ermöglichte den Bienen außerhalb der Versuche ein normales Leben im Volk. Die Völker waren zudem gesund und wurden regelmäßig gegen Varoatose behandelt. Die verwendeten Brutwaben wurden ebenfalls aus diesen Kolonien entnommen.

Die Königinnen von *Apis mellifera carnica* stammten aus der Zuchtlinie des Instituts für Bienenkunde, Oberursel. Die Königinnen von *Apis mellifera mellifera* stammten dagegen aus Norwegen. Sie wurden in ihrem Ursprungsland besamt und per Post an das Institut für Bienenkunde geschickt. Anschließend wurden sie in einheimische Völker der Subspezies *Apis mellifera carnica* eingeweiselt. Die, aus den Eiern der neuen Königin schlüpfenden, Jungbienen ersetzen im Laufe der Zeit die Arbeiterinnen von

Apis mellifera carnica, bis das gesamte Volk aus Tieren der Unterart *Apis mellifera mellifera* bestand. Erst im Anschluss wurden die Bienen für die Versuche dieser Arbeit verwendet.

2.3 Die Brutwabe

Für alle Versuche wurde ein Wabenstück mit den Abmessungen 19,5cm x 19,5cm benötigt, welches auf der Vorderseite eine Brutfläche aus verdeckelten Zellen und auf der Rückseite ausschließlich leere Zellen besaß. Um die erforderliche Wabenstruktur zu erreichen, wurde eine Brutwabe folgendermaßen präpariert:

Im Frühjahr wurden Jungfernwaben (beide Wabenseiten tragen ausschließlich leere, helle Zellen) einseitig mit einem feinmaschigen Netz bespannt, so dass der Zugang für Bienen gesperrt war. In regelmäßigen Abständen (alle 1-2 Wochen) hängte man ein bis zwei Waben mittig in eine Kolonie, so dass die Königin auf der nicht abgesperrten Seite der Jungfernwaben Eier legen konnte. Nach ca. zwei Wochen war auf der von den Bienen zugänglichen Seite eine dichte Brutfläche mit verdeckelten Zellen entstanden. Zwei Tage vor Versuchsdurchführung wurde diese Wabe wieder entnommen und der Brutbereich auf die gewünschte Größe eingeschränkt. Dafür zerstörte man mit einer Entdeckelungsgabel vorsichtig die umliegenden Brutzellen und hängte die Wabe anschließend zum Säubern wieder in das Volk zurück. Nach zwei Tagen war die Wabe bereit für den Versuch und konnte auf die gewünschten Maße zugeschnitten werden.

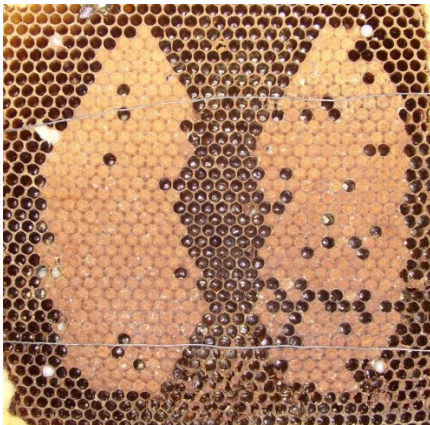


Abbildung 2.5: Wabe mit zweigeteiltem Brutbereich

In brutärmeren Zeiten wurden mit einem Netz bespannte Waben von den Bienen gemieden. Stattdessen mussten die im Volk vorhandenen Brutwaben präpariert werden. Einen Tag vor Versuchsaufbau wurde eine geeignete Brutwabe ausgewählt. Diese sollte einen Brutbereich mit verdeckelten Zellen besitzen, die keine – innerhalb der nächsten drei Tage – schlupfbereite Brut enthielten. Mit einer Entdeckelungsgabel wurden nun die nicht benötigten Brutzellen vorsichtig zerstört, um den Brutbereich auf die nötige Form und Größe einzuschränken. Hängte man anschließend die Wabe wieder in das Volk zurück, räumten die Bienen die zerstörten Brutzellen aus und reparierten die Zellwände. Am nächsten Tag konnte die Wabe für den Versuch zugeschnitten und verwendet werden.

2.4 Der Temperatur-Multiplexer

Um die Temperaturverteilung auf einem Brutstück erfassen zu können, wurde ein Temperatur-Multiplexer in die Versuchsapparatur integriert. Er wurde an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Robin F.A. Moritz entwickelt (Moritz, 2010).

Der Temperatur-Multiplexer besteht aus einer Leiterplatte, auf der 256 Präzisions-Temperatursensoren installiert sind. Diese NTC-Thermistoren (Heißleiter oder Negative Temperature Coefficient Thermistoren) sind leitende Materialien, die Strom bei hohen Temperaturen besser leiten als bei tiefen Temperaturen. Das bedeutet, dass mit steigender Temperatur ihr elektrischer Widerstand sinkt. Jeder Sensor hat einen Durchmesser von ca. 1,5mm und ist flexibel und hochempfindlich. Alle Thermistoren sind in einem Raster aus 16 Reihen und 16 Spalten in einem 15cm x 15cm großen Areal angeordnet.

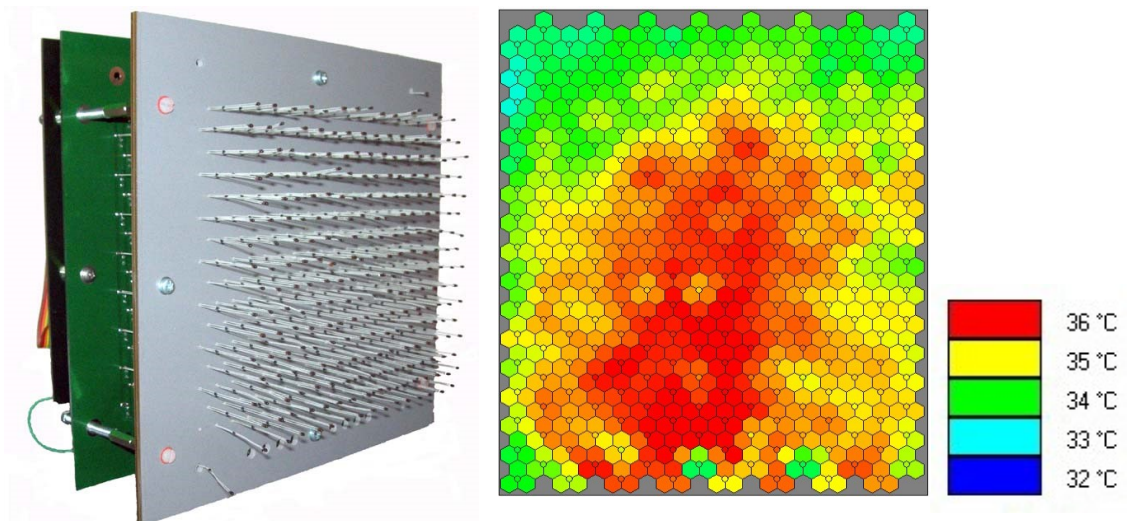


Abbildung 2.6: Temperatur-Multiplexer mit 256 Thermistoren sowie graphische Falschfarbendarstellung von 768 Zellen eines Brutstücks

Die Thermistoren wurden auf der Wabenrückseite in die leeren Zellen eingeführt und standen auf diese Weise mit den vorderseitigen zu vermessenden Brutzellen in Kontakt, ohne diese zu verletzen. Die Sensoren sind so angeordnet, dass sie im Berührungspunkt dreier vorderseitiger Zellen die Temperatur messen. Das Ansteuern der Sensoren erfolgt über ein PC-kontrolliertes I/O-Board. Die Sensoren werden über einen 8-Kanal Multiplexer aktiviert. Durch die Verwendung von Standarddioden wird das Ansteuern von mehr als einem Sensor gleichzeitig verhindert. Da das Auslesen jedes Sensors genau eine Sekunde benötigt, ergibt sich alle 4 Minuten 16 Sekunden ein kompletter Durchgang über den Messbereich. Die analogen Signale werden über einen A/D-Konverter in digitale Signale umgewandelt und in einem Textfile ausgegeben. Der Temperatur-

Multiplexer gibt die Temperaturdaten anschließend in einem vierstelligen Datencode wider. Um die Daten für weitere Berechnungen leichter zugänglich zu machen, werden diese Messwerte mithilfe einer mathematischen Formel in Grad Celsius umgerechnet (Becher & Moritz, 2009).

Diese Formel konnte folgendermaßen ermittelt werden: Der Temperatur-Multiplexer stand in einem Kühl-Inkubator. Zwischen den Thermistoren des Gerätes befand sich der Temperatursensor eines geeichten Digitalthermometers. Nun wurden verschiedene Umgebungstemperaturen im Inkubator eingestellt und von beiden Geräten (Multiplexer und Digitalthermometer) gemessen. Nach jeder Messung hatte man anschließend die Daten des Temperatur-Multiplexers im Datencode und die genauen Temperaturdaten in °C des Digitalthermometers vorliegen. Diese Werte wurden anschließend in einem XY-Koordinatensystem gegeneinander auftragen (ADC-Kanal 1.-4. gegen Temperaturen in Grad Celsius) und die Formel mit Hilfe linearer Regression berechnet.

Die graphische Darstellung der Messwerte des Temperatur-Multiplexers wird mit einem Softwaretool erzeugt, welches ebenfalls in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Robin F.A. Moritz entwickelt wurde (Becher & Moritz, 2009). Dieses Programm stellt die Temperaturwerte der Zellen in Falschfarben dar. Zusätzlich können die Temperaturen für die Nachbarzellen interpoliert werden. Auf diese Weise können die Temperaturen für 768 Zellen graphisch dargestellt werden. Dies ergibt ein anschauliches Bild der Temperaturverteilung des Wabenbereichs. Die Temperaturbestimmung mit dem Temperatur-Multiplexer hat den Vorteil, dass Veränderungen im Temperaturprofil genau aufgezeichnet werden und so die Verteilung der Zelltemperaturen über die Zeit detailliert verfolgt werden können.

2.5 Die Thermografiekamera

Licht mit einer Wellenlänge zwischen 780nm und 1000nm wird als thermische Energie oder Infrarotstrahlung bezeichnet. Es kann vom menschlichen Auge nicht wahrgenommen werden, wird jedoch als Wärme empfindbar. Jedes Objekt, dessen Temperatur über dem absoluten Nullpunkt (-273,15°C) liegt, strahlt Wärme ab, so dass sogar von sehr kalten Objekten infrarote Strahlung messbar ist. Thermografiekameras können diese Wärmestrahlung für das menschliche Auge sichtbar machen, indem sie die Intensität der Strahlung im Infrarotbereich aufzeichnen und die Infrarotstrahlung in ein sichtbares Bild umwandeln. Mithilfe thermischer Detektoren (Mikrobolometer) ermöglichen sie präzise berührungslose Temperaturmessungen. Die thermische Strahlung erwärmt jeden Detektor und erfasst auf diese Weise die Temperaturverteilung des Objekts. Die Darstellung der Temperaturverteilung auf den Bildern erfolgt anschließend in Form von Grauwerten oder mit verschiedenen Farbpaletten. Die Intensität der Infrarotstrahlung ist abhängig von der jeweiligen Temperatur, d.h. je höher die Temperatur eines Objekts, desto intensiver ist die thermische Energie. Dieser Zusammenhang wird durch das Stefan-Boltzmann-Gesetz wiedergegeben:

$$W = \sigma \cdot T^4$$

W = Intensität der Strahlung

σ = Stefan-Boltzmann-Konstante = $5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W}/(\text{m}^2 \cdot \text{K})$

T = gemessene Temperatur in Kelvin

Mithilfe dieser Formel können Thermografiekameras nicht nur die Strahlung an der Oberfläche eines Objektes erkennen, sondern auch die Temperatur des Objekts berechnen (FLIR Systems Inc; Tipler, 2000).



Abbildung 2.7: Thermografiekamera der Firma FLIR (links); mit der Kamera erzeugtes Foto (rechts)

Für alle Thermografieaufnahmen wurde die *ThermaCam B2* der Firma FLIR Systems verwendet. Mit ihr war eine störungsfreie Messung der Thoraxtemperaturen von Bienen auf einer Brutwabe möglich. Es konnte allerdings nur die Oberflächentemperatur der Bienen gemessen werden und nicht die Kerntemperatur des Thoraxes. Diese Differenz betrug aber auf Grund der geringen Biengröße maximal $\pm 0,1$ °C (Michel, 1995; Schmaranzer et al., 1987). Diese Temperaturmessungen der Kamera konnten als Fotos auf dem Speicherchip der Kamera gespeichert werden, um sie für spätere Auswertungen zu nutzen. Die Auswertung der Thermografiefotos fand mit der Software *ThermaCam Researcher Pro 2.7* der Firma FLIR Systems statt. Dieses Programm ermöglichte eine genaue Temperaturbestimmung einzelner Bildpixel und somit die Ermittlung der Maximalwerte der Thoraxtemperaturen aller abgebildeten Bienen.

Die Thermografie kann somit als zuverlässige Methode zur berührungsfreien Messung der Thoraxtemperaturen von Bienen angesehen werden.

2.6 Die Digitalkamera

Da eine Thermografiekamera die Bienen nur als Wärmepunkte darstellen kann, ist auf diese Weise keine Zuordnung zu einzelnen Individuen möglich. Um eine Zuordnung der gemessenen Thoraxtemperaturen zu den Tieren zu ermöglichen, wurde parallel zum Foto der Thermografiekamera ein Foto mit einer Digitalkamera (*Samsung i85*) aufgenommen. Dazu war es nötig, beide Kameras gleichzeitig auszulösen und die Linsen möglichst nahe zueinander auszurichten. Die verwendete Digitalkamera zeichnete sich dadurch aus, dass sie eine randständige Linse besaß, so dass beide Linsen nahe zueinander gebracht werden konnten. Die Digitalkamera befand sich auf dem gleichen Stativ wie die Thermografiekamera und war mit einem Gestell direkt über die Thermografiekamera montiert. Durch diese sorgfältige Montage wurde der Parallaxefehler auf den Fotos minimiert.



Abbildung 2.8: Digitalkamera mit randständiger Linse (links); mit der Kamera erzeugtes Foto (rechts)

Zur Identifizierung der Bienen auf den Thermografiefotos wurden die simultan aufgenommenen Thermografie- und Digitalfotos mit Hilfe des Programms *Adobe Photoshop* digital übereinander gelegt. Dabei dienten die an der Versuchsanordnung angebrachten Kohle-Widerstände als Fixpunkte. Auf dem Thermografiefoto waren sie als leuchtende Punkte, auf dem Digitalfoto als Objekt sichtbar. Durch das digitale Übereinanderlegen der Fixpunkte wurden beide Fotos metrisch angeglichen. Jeder Biene konnte auf diese Weise deren individuelle Thoraxtemperatur zugeordnet werden.



Abbildung 2.9: Per Photoshop erzeugtes Foto-Overlay aus Thermografie- und Digitalfoto (grüne Bereiche sind über 35°C warm)

2.7 Der Kühl-Inkubator

Das Versuchsdesign der Biotests setzte eine regulierbare Außentemperatur voraus. Um die Umgebungsluft der Brutwabe infolgedessen genauestens kontrollieren zu können, befand sich ein Teil der Versuchsapparatur in einem Kühl-Inkubator (*KB 115* der Firma Binder).

Damit die Bienen während der Versuche mit der Thermografie- und Digitalkamera fotografiert werden konnten, musste ein visueller Zugang zu der Wabenoberfläche geschaffen werden. Dabei war zu beachten, dass der Wärmeverlust des Inkubators über die Außenluft so gering wie möglich gehalten wurde. Infolgedessen wurde eine dicke Styroporplatte in die Türöffnung des Kühl-Inkubators eingepasst. In deren Zentrum befand sich eine rechteckige Öffnung, welche mit einer Klappe aus Plexiglas verschlossen werden konnte. Diese Klappe wurde ausschließlich für die Fotoaufnahmen kurz geöffnet.

An der Innenseite der Styroporplatte wurden drei Kaltkathodenlampen montiert. Sie dienten als Beleuchtung für die Digitalfotos. Aus Vorversuchen wurde deutlich, dass eine schwache Dauerbeleuchtung keinen störenden Einfluss auf die Bienen hatte, während ein An- und Ausschalten der Leuchten beim Fotografieren zu Verhaltensänderungen der Bienen führte. Die Verwendung von Kaltkathodenlampen führte bei Langzeitbetrieb nur zu minimaler Wärmeentwicklung. Durch die stufenlose Regelung der Leuchtstärke konnte eine Minimalbelichtung erzeugt werden, welche auch nach mehreren Stunden zu keiner messbaren Wärmeemission im Versuchskasten führte.

2.8 Die Futterlösung und -behälter

Die Bienen wurden während der Versuche mit einer selbst hergestellten Futterlösung versorgt. Diese Mischung bestand aus Wasser und Honig im Verhältnis von etwa 3:1. Die Viskosität dieser Lösung wurde so eingestellt, dass sie einerseits genug Zucker enthielt, um den Bienen ausreichend Energie zuführen zu können und andererseits so flüssig war, dass Luftblasen im Futterbehälter aufsteigen konnten, um der Futterlösung ein leichtes Nachfließen zu ermöglichen. Sie befand sich in einem Zentrifugenbehälter (Rotilabo®-Zentrifugenröhrchen Eco 15ml der Firma *Roth*), an dessen Spitze zuvor ein Loch gebohrt wurde. Um den Behälter luftdicht abschließen zu können, wurde zusätzlich Parafilm um das Gewinde gewickelt, bevor der Deckel nach Befüllen fest zugedreht wurde. Zwei dieser Futterbehälter wurden pro Versuchstag verwendet und bei Bedarf ersetzt.

Zusätzlich wurde einmal pro Versuchstag etwas Futterteig in den Bienenraum gelegt, um den Bienen als zusätzliche Energiequelle zu dienen.

2.9 Die Versuchsdurchführung

2.9.1 Bienen- und Brutwabenentnahme

Eine präparierte Brutwabe (siehe Kapitel 2.3) wurde am Vortag des Versuchs mitsamt den aufsitzenen Bienen aus der Beute entnommen. Als erstes wurde kontrolliert, ob sich die Königin auf der Wabe befand. Nur wenn die Königin nicht anwesend war, wurde die Wabe für den Versuch ausgewählt. Anschließend ließ man die Wabe kurzzeitig vor der Beute stehen (Koeniger, 1978), damit die Flugbienen zur Kolonie zurückfliegen konnten.

Nun wurde die benötigte Anzahl an Bienen in eine Markierapparatur (vgl. Kapitel 2.10) abgekehrt und zur späteren Markierung beiseite gestellt. Die restlichen Bienen wurden in die Kolonie zurückgeführt, bis die Brutwabe frei von Bienen war. Anschließend wurde ein passendes Brutstück aus der Wabe ausgeschnitten und in den Holzrahmen der Versuchsapparatur eingesetzt. Danach wurde der Temperatur-Multiplexer platziert und die Sensoren in die leeren Zellen der Wabenrückseite eingeführt. Perlnadeln (Durchmesser: 5mm) dienten auf der Frontseite des Brutstücks als grobe Markierung für die Begrenzungen des Messareals. Auf diese Weise wurde auf der Vorderseite der Bereich sichtbar, welcher von dem Temperatur-Multiplexer vermessen wurde.

2.9.2 Die Bienenmarkierung

Um die Identifizierung der Arbeiterinnen bzw. der beiden Unterarten auf den Fotos zu ermöglichen, wurden alle Versuchsbienen vor dem Versuch markiert. Mit einem Lackstift der Marke *Edding 750* wurde jeder Biene ein Farbpunkt auf den Thorax gesetzt. Die Lackfarbe ist ungefährlich für die Tiere und beeinflusste die Messung der Thoraxtemperatur nicht.

Eine neu entwickelte Apparatur half bei der Markierung der Bienen. Sie diente dazu, eine große Anzahl Tiere in kurzer Zeit zu markieren. Die Apparatur bestand aus einem Plexiglasrahmen (30cm hoch x 30cm breit x 10cm tief), dessen Frontseite mit einem grobmaschigen Plastiknetz (Maschengröße ca. 3mm) bespannt und fest mit dem Rahmen verbunden war. Eine dicke Hartschaumstoffplatte diente als verschiebbare und herausnehmbare Rückwand. Die Unterseite des Plexiglasrahmens besaß eine herausziehbare Bodenplatte.

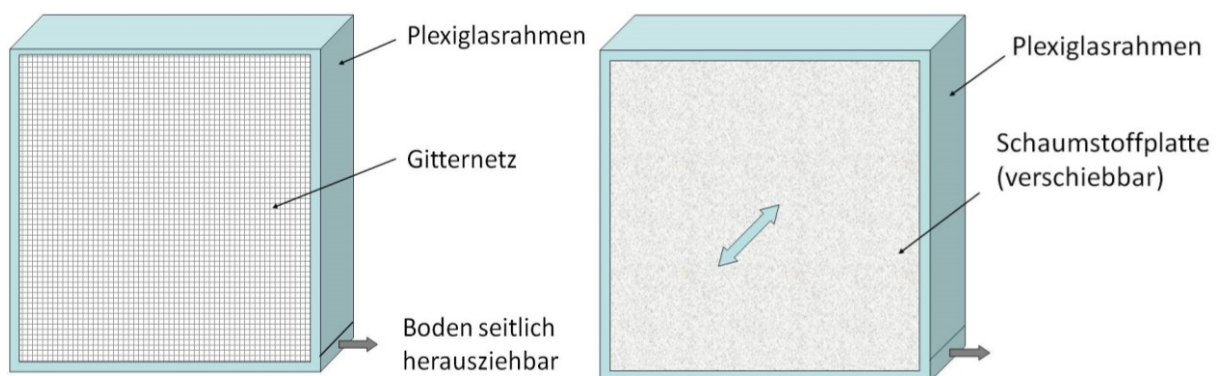


Abbildung 2.10: Vorder- und Rückansicht (rechts) der Bienenmarkierapparatur

Als erstes wurde die Hartschaumstoffplatte auf der Rückseite der Apparatur entfernt und die benötigte Anzahl Arbeiterinnen in die Markierapparatur überführt. Anschließend wartete man ein paar Sekunden, bevor man die Hartschaumstoffplatte wieder einsetzte, um den Flugbienen die Möglichkeit zu geben, zurück zur Kolonie zu fliegen. Hinterher wurde die Schaumstoffplatte in den Rahmen gesetzt und so nahe an das Netz heran geschoben, dass die Tiere in ihrer Bewegungsfreiheit eingengt wurden und sich nicht mehr bewegen konnten. Dabei musste genauestens darauf geachtet werden, dass keine Tiere verletzt wurden. War der Raum für die Bienen nur noch wenige Millimeter breit, waren die Bienen für den Prozess des Markierens fixiert. Durch die Maschen des Netzes konnte nun der Thorax mit einem Farbpunkt bemalt werden.

Da nicht alle Bienen mit dem Thorax in Richtung Netz zeigten, musste die Rückwand mehrmals ein paar Zentimeter abgezogen werden, um den Bienen Bewegungsfreiraum zu geben. Nach ein paar Minuten konnte der Markiervorgang wiederholt werden. Waren abschließend alle Bienen markiert, mussten sie in die Versuchsapparatur überführt werden. Dazu wurde ein Plexiglastrichter entwickelt, der passgenau die Markierapparatur mit der Versuchsapparatur verbinden kann. Durch den herausziehbaren Boden der Markierapparatur wurde den Bienen ein Zugang zum Trichter geschaffen, so dass sie ohne Verluste in die Versuchsapparatur überführt werden konnten.

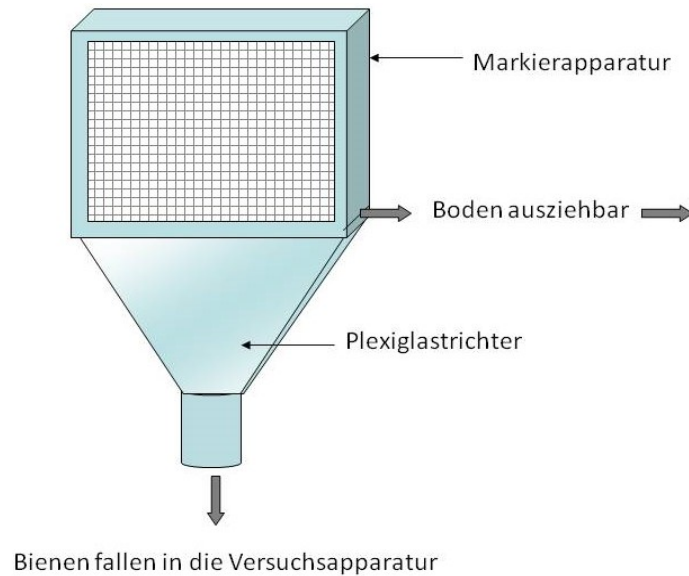


Abbildung 2.11: Der ausziehbare Boden der Markierapparatur und ein passender Plexiglastrichter dienen zum einfachen und verlustfreien Einfüllen der Bienen in die Versuchsapparatur

2.9.3 Durchführung

Am Vortag der jeweiligen Versuchsdurchführung wurde ein zugeschnittenes Brutstück in die Versuchsanordnung eingesetzt und die zuvor markierten Bienen in den Bienenraum überführt. Anschließend stellte man die Versuchsanordnung in den Kühl-Inkubator und alle Kabel angeschlossen sowie die Futterbehälter eingesetzt. Nun wurden die drei Sensoren des Digitalthermometers an die gewünschten Stellen im Inkubator und im Bienenraum platziert, bevor die Styroporplatte des Inkubators eingefügt werden konnte. Abschließend wurde der Raum abgedunkelt und die Kalkkathodenleuchten im Inkubator angeschaltet. Der Temperatur-Multiplexer wurde eingeschaltet und nahm von diesem Zeitpunkt an bis zum Versuchsende alle Temperaturdaten der Brutzellen in Endlosschleife auf. Bevor mit den Messungen am Folgetag begonnen werden konnte, wurden die Bienen über Nacht in der Versuchsanordnung bei 30°C Inkubator Temperatur eingewöhnt.

Am Versuchstag wurden vor Versuchsbeginn die Futterbehälter ersetzt und nach Bedarf Futterteig in den Bienenraum gelegt. Danach wurden die Kameras ausgerichtet und die Inkubator Temperatur auf die gewünschte Versuchstemperatur eingestellt. Anschließend wartete man mindestens 30 Minuten, bis die gewünschte Inkubator Temperatur erreicht wurde und sich die Bienen von der kurzen Störung erholt hatten.

Der Versuch begann mit einer ersten Messung. Zuerst wurden die drei Sensoren des Digitalthermometers abgelesen und in einer Tabelle mit aktueller Uhrzeit notiert. Anschließend wurde der Strom durch die Widerstände aktiviert und die Klappe in der Styroporplatte des Inkubators geöffnet. Nun wurden beide Kameras angeschaltet und zeitgleich ausgelöst. Im Abstand von ca. 10 Sekunden wurden zwei weitere Fotos pro Kamera geschossen. Anschließend wurde die Klappe des Inkubators wieder geschlossen und der Strom durch die Widerstände abgeschaltet. Dieser Messvorgang wurde alle 30 Minuten über die Dauer des gesamten Versuchs wiederholt.

2.10 Die Versuchsvarianten

Je nach Fragestellung (siehe Kapitel 1.8) wurden die Versuche in verschiedenen Varianten durchgeführt.

Regulation des Brutwärmens von Apis mellifera carnica bei konstanter Außentemperatur

In dieser Versuchsreihe wurden Arbeitsbeteiligungsprofile von Bienengruppen und die resultierenden räumlichen und zeitlichen Temperaturmuster der Brutwabe erstellt, die bei konstant bleibender Umgebungstemperatur entstehen. Dabei wurden als wechselnde Parameter die Umgebungstemperatur, die Brutflächengröße und die Anzahl der Bienen eingesetzt. Die Versuche hatten eine durchschnittliche Versuchszeit von drei bis fünf Stunden. Je nach Versuch wurden Bienenmengen zwischen 150 bis 300 Arbeiterinnen eingesetzt, um einerseits den Einfluss der Bienenmenge zu untersuchen und um andererseits eine ausreichende Arbeiterinnenanzahl zu garantieren.

Regulation des Brutwärmens von Apis mellifera carnica bei konstanter Außentemperatur über 53 Stunden

Dieser Versuch war eine Erweiterung der obigen Versuchsvariante. Über einen Zeitraum von 53 Stunden wurden ca. 300 Bienen bei 27°C gemessen. Besonderes Augenmerk wurde bei dieser Untersuchung auf das zeitliche Temperaturprofil der Brutfläche gelegt. Lassen sich langfristige Temperaturschwankungen erkennen, die bei obigen Messungen nicht sichtbar sind? Lässt sich ein Muster im zeitlichen Temperaturprofil von Bienen oder Zellen erkennen?

Regulation des Brutwärmens von Apis mellifera carnica bei einem Temperaturabfall der Außentemperatur

Diese Versuchsvariante diente dazu, die Arbeitsbeteiligungsprofile von Bienengruppen und die Temperaturmuster der Brutwabe zu erstellen, die einem Absinken der Außentemperatur um mehrere Grad Celsius innerhalb kurzer Zeit ausgesetzt waren. Dieser Abfall der Außentemperatur befand sich in einem Bereich von 22°C bis 28°C. Es soll analysiert werden, wie sich die Arbeitsbeteiligungsprofile der Tiere und der Temperaturverlauf der Brutwabe ändern, wenn sich rasch die Umgebungstemperatur ändert. Dabei werden als wechselnde Parameter zusätzlich die Brutflächengröße und die

Anzahl der Bienen eingesetzt. Die Versuche haben eine durchschnittliche Versuchszeit von drei bis vier Stunden. Je Versuch werden Bienenzahlen zwischen 150 bis 300 Arbeiterinnen eingesetzt.

Regulation des Brutwärmens von Apis mellifera mellifera bei einem Temperaturabfall der Außentemperatur

Diese Versuchsvariante ist eine Wiederholung obiger Versuchsreihe mit der Unterart *Apis mellifera mellifera*. Diese Subspezies wurde ebenfalls Temperatursprüngen der Außentemperatur im Bereich von 22°C bis 28°C ausgesetzt. Es soll festgestellt werden, ob die Tiere eine andere Reaktion auf einen extremen Temperaturabfall zeigen als Bienen der Unterart *Apis mellifera carnica*. Die Versuche verliefen ansonsten analog zu der obigen Versuchsreihe.

Regulation des Brutwärmens bei heterogen gemischten Gruppen aus zwei Subspezies von Apis mellifera L. bei einem Temperaturabfall der Außentemperatur

In dieser Versuchsreihe wurden die Arbeitsbeteiligungsprofile von gemischten Bienengruppen und die Temperaurmuster der Brutwabe erstellt, die bei konstant bleibender Umgebungstemperatur entstehen. Weiterhin wurden Arbeitsbeteiligungsprofile von gemischten Bienengruppen und Temperaurmuster der Brutwabe erstellt, die sich bei einem Temperatursprung um mehrere Grad Celsius bilden. Diese Temperatursprünge befanden sich in einem Bereich von 22°C bis 27°C. Bei dieser Versuchsreihe sollen die Auswirkungen der vergrößerten Diversität auf das Gruppenprofil der Arbeitsbeteiligungen, die Reaktion auf die Anforderungen und die erbrachten Leistungen untersucht werden.

3 Ergebnisse

Der Ergebnisteil orientiert sich in seiner Struktur an den einzelnen Messelementen des Versuchsaufbaus. Die getrennte Auswertung der Daten gibt für sich Einblicke in die Abläufe des Brutwärmens von Honigbienen. Zuerst werden die Auswertungen der Temperatursensoren im Bienenraum betrachtet, anschließend die gemessenen Brutzelltemperaturen durch den Temperatur-Multiplexer analysiert und nachfolgend die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf dem Brutstück untersucht. Erst im nächsten Schritt werden die Ergebnisse der Einzelkomponenten miteinander in Relation gesetzt, um zu untersuchen, welchen Einfluss u.a. die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf die Bienenraumtemperatur und die Temperaturverteilung der Brutwabe haben. Abschließend beschäftigt sich das Kapitel mit dem Einfluss der Brutlücken bzw. Zellrandbereiche auf die räumliche Temperaturverteilung des Wabenstücks.

Der Ergebnisteil gliedert sich dementsprechend in folgende Unterkapitel:

3.1 Übersicht über die Versuche

3.2 Die Temperatur im Bienenraum

3.3 Die Brutzelltemperaturen

3.4 Die Thoraxtemperaturen der Bienen

3.5 Zusammenhang zwischen den Brutzelltemperaturen und den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen

3.6 Brutlücken und Zellrandbereiche der Brutflächen

3.1 Übersicht über die Versuche

Im Rahmen dieser Arbeit werden zehn Versuche ausgewertet.⁴ Jeder Versuch erhält eine Versuchsnummerierung (A bis J), die im weiteren Verlauf dieser Arbeit beibehalten wird und der Zuordnung der Ergebnisse zu den einzelnen Versuchen dient.

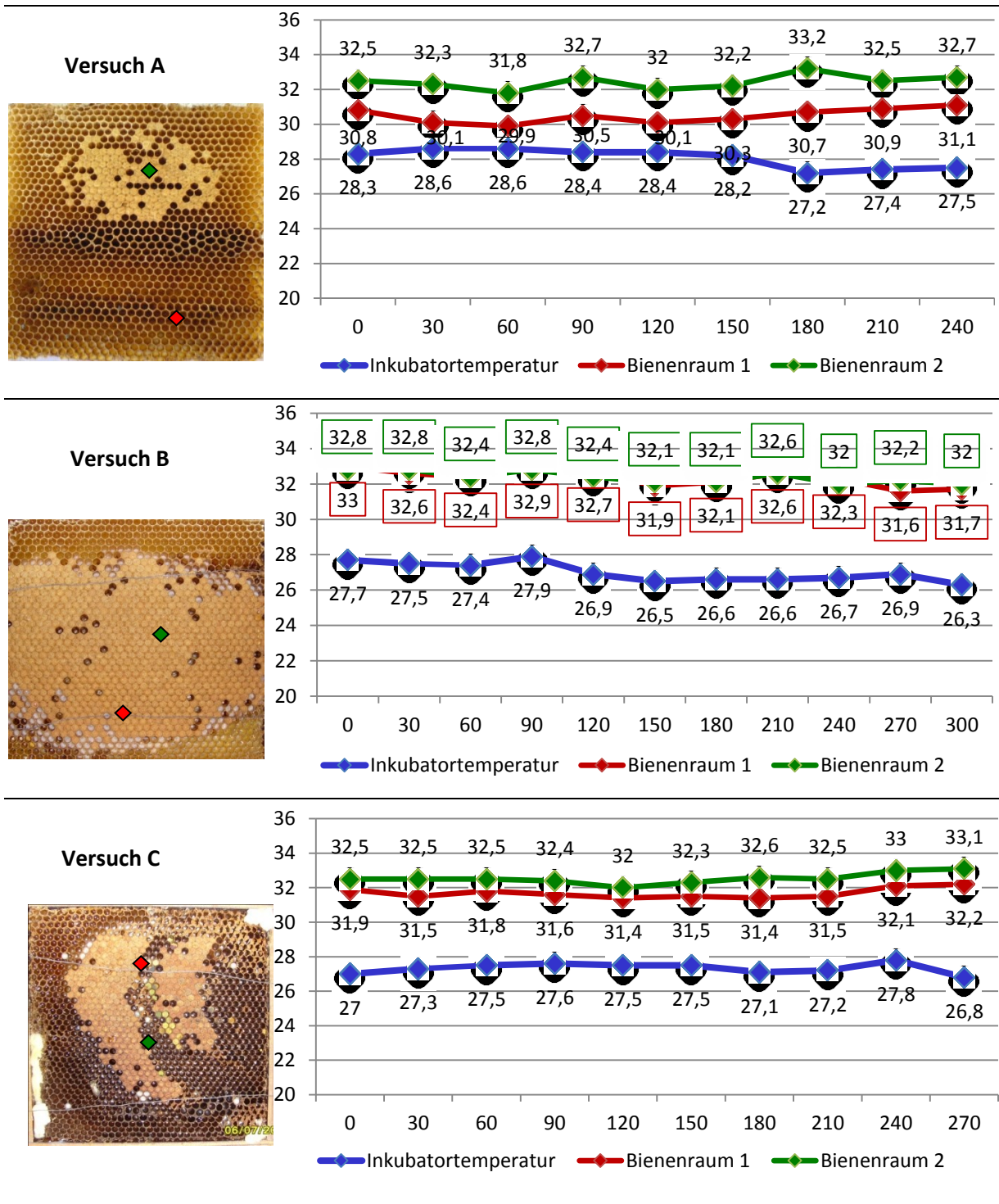
Tabelle 3.1 stellt eine detaillierte Übersicht über die Versuche dar. Jeder Versuchsnummer werden die verwendete(n) Unterart(en), das Versuchsdesign (konstanter oder abfallender Temperaturverlauf des Inkubators), die Bienenmenge, die Anzahl an verdeckelten und leeren Zellen im Messbereich der Wabe, die maximal und minimal gemessene Temperatur des Inkubators und die Versuchsdauer zugeordnet.

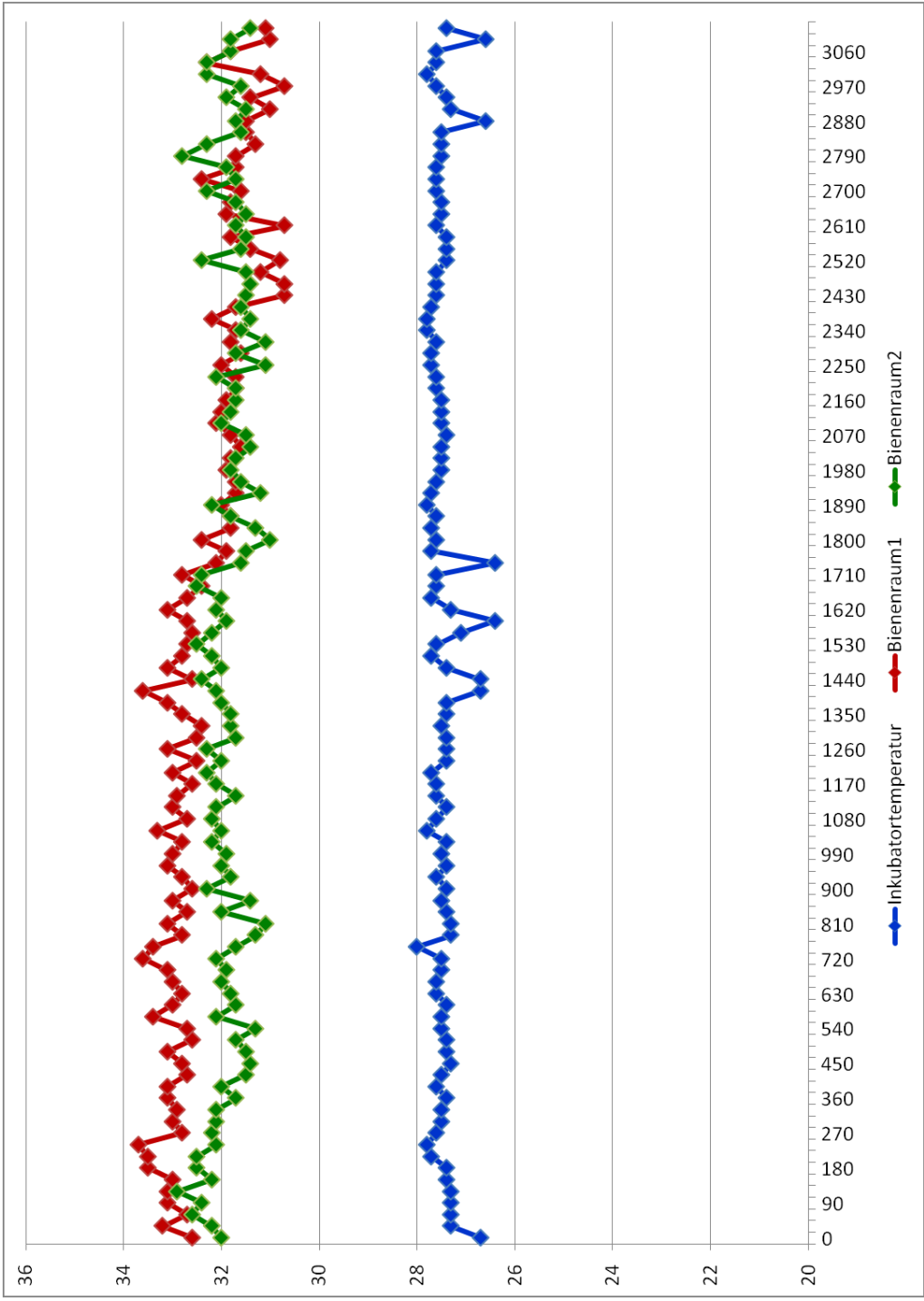
Tabelle 3.1: Übersicht über die ausgewerteten Versuche

Versuchsbezeichnung	Unterart(en)	Versuchsdesign	Bienenmenge	Anzahl verdeckelter Zellen im Messbereich	Anzahl leerer Zellen im Messbereich	max./min. Temperatur des Inkubators	Versuchsdauer
A	carnica	konstant	~ 150	159	609	28,6/27,2°C	3,5 h
B	carnica	konstant	~ 250	600	186	27,9/26,3°C	5 h
C	carnica	konstant	~ 200	296	472	27,8/26,8°C	4,5 h
D	carnica	konstant	~ 300	474	294	28/26,4°C	53 h
E	carnica	konstant	~ 300	350	418	27,5/27°C	4 h
F	carnica	abfallend	~ 150	458	310	27,5/24°C	4,5 h
G	carnica	abfallend	~ 300	301	467	28,3/23,1°C	4 h
H	mellifera	abfallend	~ 200	243	525	27,5/22,4°C	4 h
I	gemischt	konstant	~ 200	165	603	29,1/28,5°C	3,5 h
J	gemischt	abfallend	~ 250	417	351	26,9/21,4°C	4 h

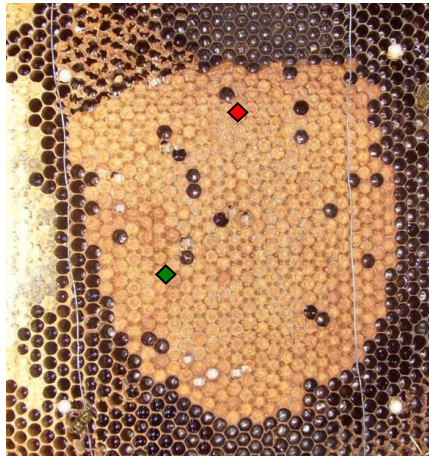
⁴ Insgesamt wurden die Versuche über einen Zeitraum von drei Jahren (2007-2009) durchgeführt. Aufgrund der begrenzten Brutzeit der Bienen konnten die Versuche dabei jeweils nur in den Monaten Mai bis Oktober durchgeführt werden. In den ersten beiden Jahren wurde der Versuchsaufbau schrittweise weiterentwickelt und verfeinert. Dabei wurden systematisch Fehlerquellen ausgeschlossen. Die 10 Versuche stellen eine repräsentative Auswahl der Versuche aus den Jahren 2008-2009 dar.

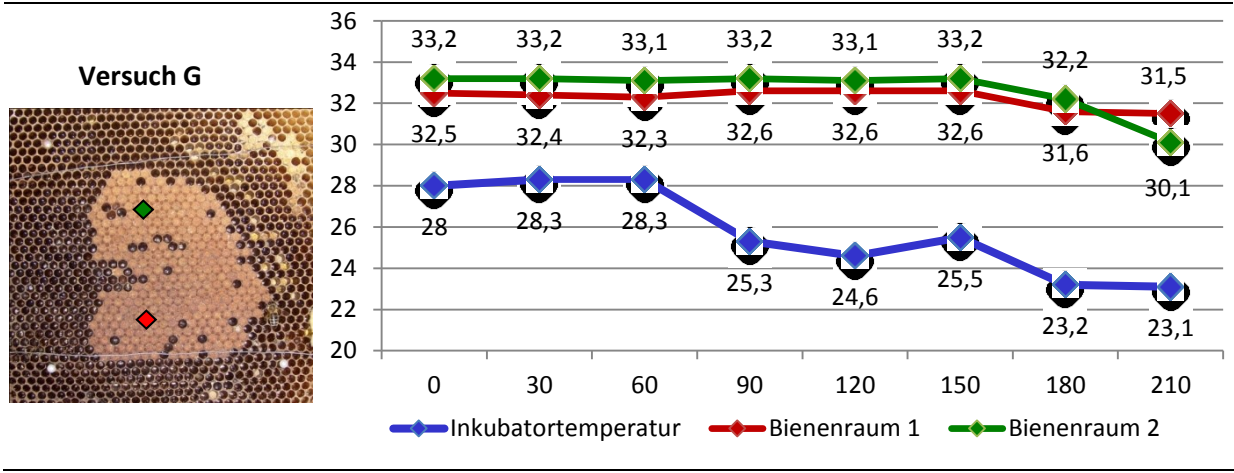
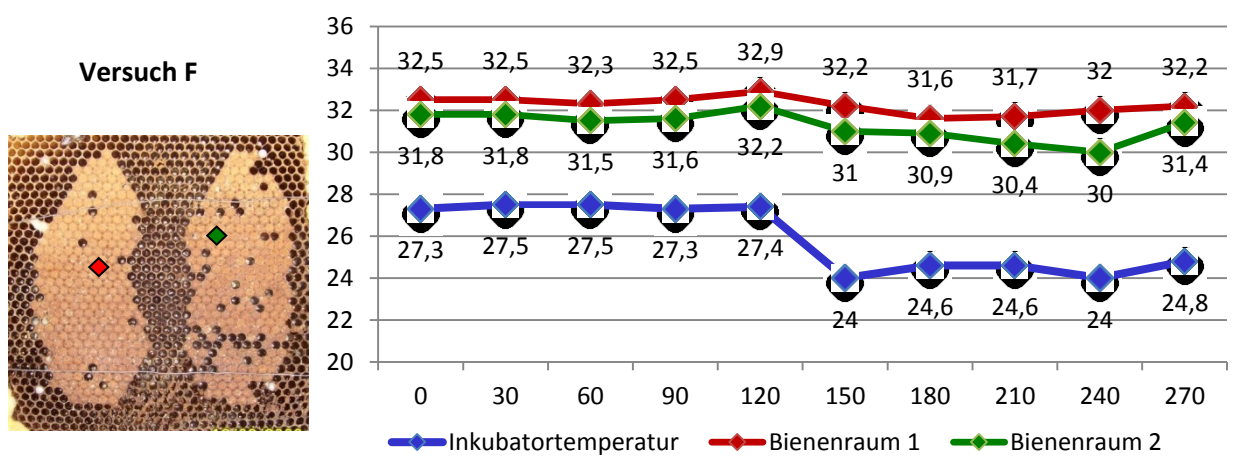
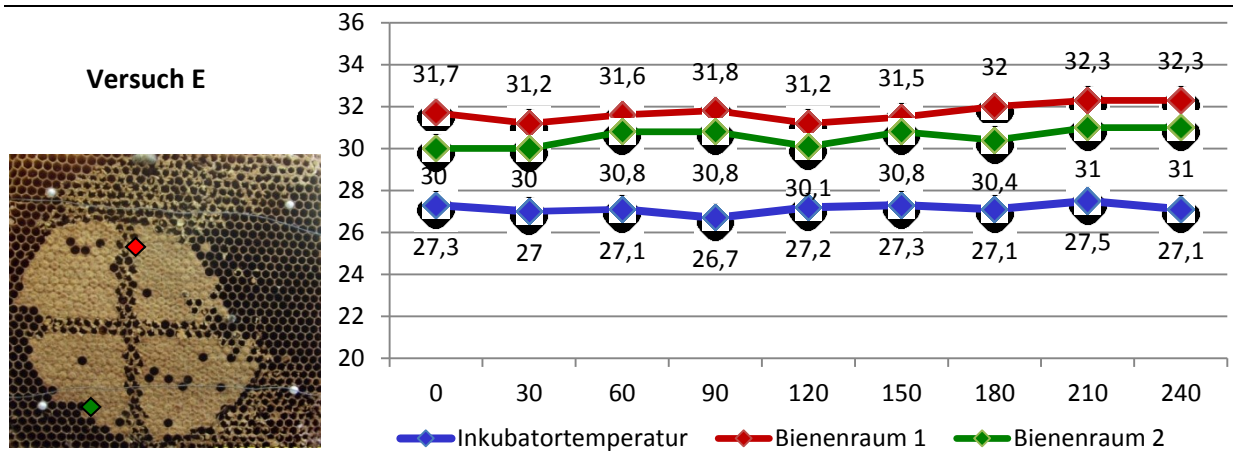
Abbildung 3.1 gibt anschließend eine grafische Übersicht über die verwendeten Waben(-formen) und über den Temperaturverlauf der Inkubator- und Bienenraumtemperatur. Die Temperaturverläufe werden anhand der drei Temperatursensoren des Digitalthermometers – im Inkubator und an zwei Stellen des Bienenraums – ausgewertet. Die X- Achse des Liniendiagramms gibt die Versuchsdauer in Minuten an, während auf der Y-Achse die Temperaturmesswerte in Grad Celsius (°C) dargestellt werden. Die Ableseorte des jeweiligen Bienenraumsensors werden durch eine grüne oder rote Markierung auf dem Foto der Wabe angezeigt.





Versuch D





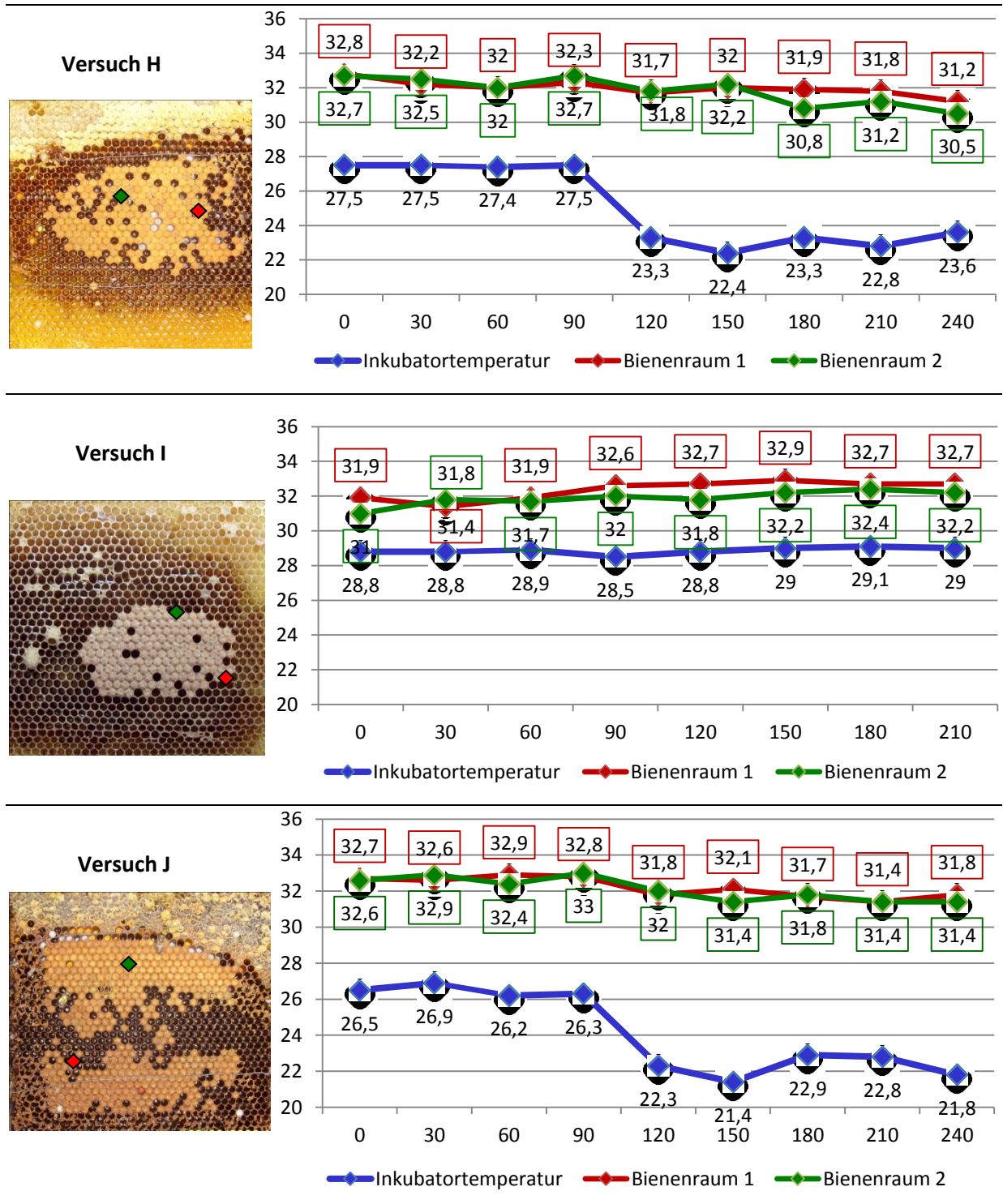


Abbildung 3.1: Grafische Übersicht über die Versuche: Fotos der verwendeten Waben inklusive Lage der zwei Bienenraumsensoren (rot/grün); Temperaturverläufe der drei Sensoren (Inkubator Temperatur/ Bienenraumtemperaturen 1 & 2); X-Achse: Versuchszeit in Minuten, Y-Achse: Temperatur in °C

3.2 Die Temperatur im Bienenraum

Der Begriff *Bienenraum* bezeichnet den schmalen Aufenthaltsraum der Bienen zwischen Brutwabe und Beobachtungsfenster (siehe Kapitel 2.1). Die Luft im Bienenraum ist das umgebende Medium der Tiere und Zellen auf der Wabenvorderseite und stellt somit eine wichtige Komponente im Koloniesystem dar, da sie den Temperatureaustausch zwischen Bienen und Zellen fördert. Pro Versuch wird an jeweils zwei Stellen auf der Wabe die Lufttemperatur gemessen.

Dieser Abschnitt gliedert sich in folgende Unterkapitel:

3.2.1 Temperaturspanne der Bienenraumtemperatur bei Versuchen mit konstanter und abfallender Inkubatortemperatur

3.2.2 Zeitlicher Verlauf der Bienenraumtemperatur bei Versuchen mit konstanter und abfallender Inkubatortemperatur

3.2.3 Die Lage der Bienenraumsensoren

3.2.4 Zusammenhang zwischen Bienenraumtemperatur und Inkubatortemperatur

3.2.5 Bienenraumtemperaturen abhängig von der Unterart

3.2.1 Temperaturspannen der Bienenraumtemperatur bei Versuchen mit konstanter und abfallender Inkubortemperatur

Die Spannweite der gemessenen Bienenraumtemperaturen in den Versuchen A bis J gibt einen ersten Überblick über die Höhe der Lufttemperatur über der Wabe. Im Rahmen einer Inkubortemperatur von 22°C bis 28°C zeigt Abbildung 3.2, dass sich die Bienenraumtemperatur in allen Versuchen vergleichsweise in einer deutlich engeren Temperaturspanne zwischen 29,9°C und 33,7°C bewegt. Die Variationsbreite der Bienenraumtemperatur liegt bei mindestens 0,8°C bis maximal 3,1°C. 90% der Messwerte zeigen einen Interquartilabstand von 31°C-33°C. Ausnahmen sind Sensor A1 und E2, welche im Bereich leerer Zellen (A1) und im Randbereich der Brutfläche (E2) messen (siehe Abbildung 3.1). Die statistische Analyse zeigt, dass die Mittelwerte aller gemessenen Bienenraumtemperaturen zwischen den beiden Versuchsansätzen (konstante/abfallende Inkubortemperatur) nicht signifikant verschieden sind ($p = 0,882$; T-Test für unabhängige Stichproben).⁵

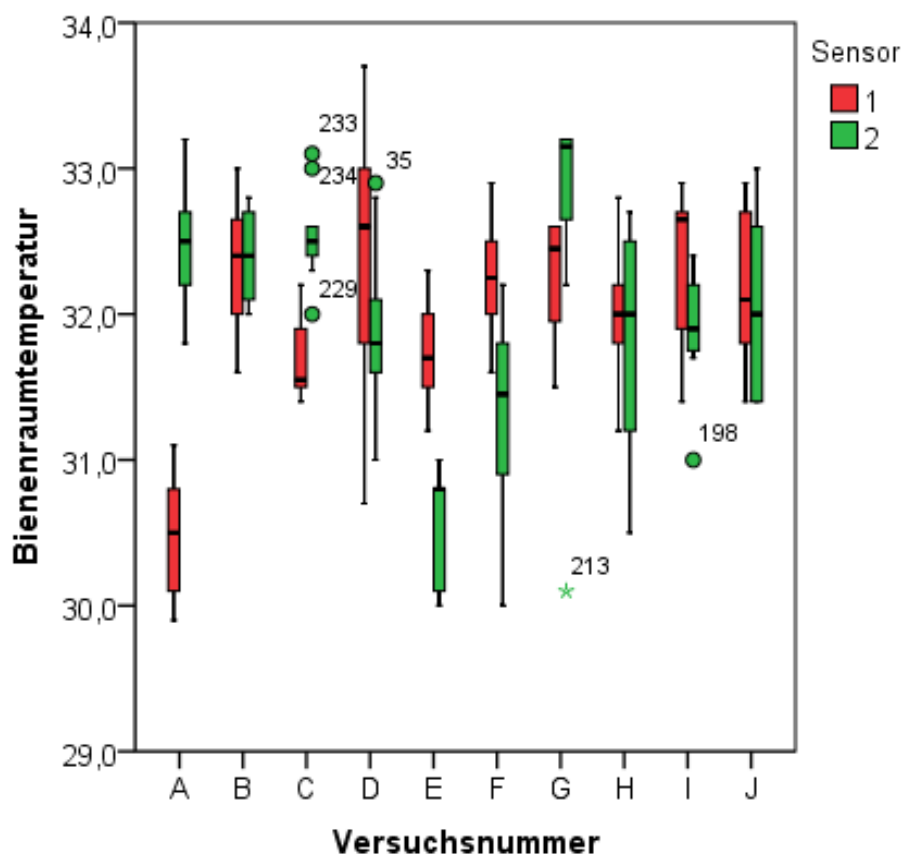


Abbildung 3.2: Temperaturspannen der Bienenraumtemperatur (°C) der Sensoren 1 & 2 aus den Versuchen A bis J

⁵ Nach sorgfältiger Prüfung der Datenverteilung und Varianzhomogenität wurde für diesen und alle folgenden Berechnungen der jeweils geeignetste statistische Test ausgewählt. Alle Tests beziehen sich auf ein Signifikanzniveau der Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%.

3.2.2 Zeitlicher Verlauf der Bienenraumtemperatur bei Versuchen mit konstanter und abfallender Inkubator­temperatur

Wie hoch ist die relative Änderung der Bienenraumtemperatur während des Versuchsverlaufs bei beiden Versuchsansätzen? Lässt sich hier einen Unterschied zwischen Versuchen mit konstantem und abfallendem Temperaturverlauf der Inkubator­temperatur finden?

Um diese Fragen zu beantworten, müssen zuerst die Messwerte aller Versuche angeglichen werden. Als Nullpunkt wird der jeweilige Temperaturmittelwert einer Messreihe gesetzt und jede Abweichung von diesem Wert gegen Null aufgetragen. Dabei werden die Versuche nach Verlauf der Inkubator­temperatur (konstant/abfallend) getrennt betrachtet.⁶

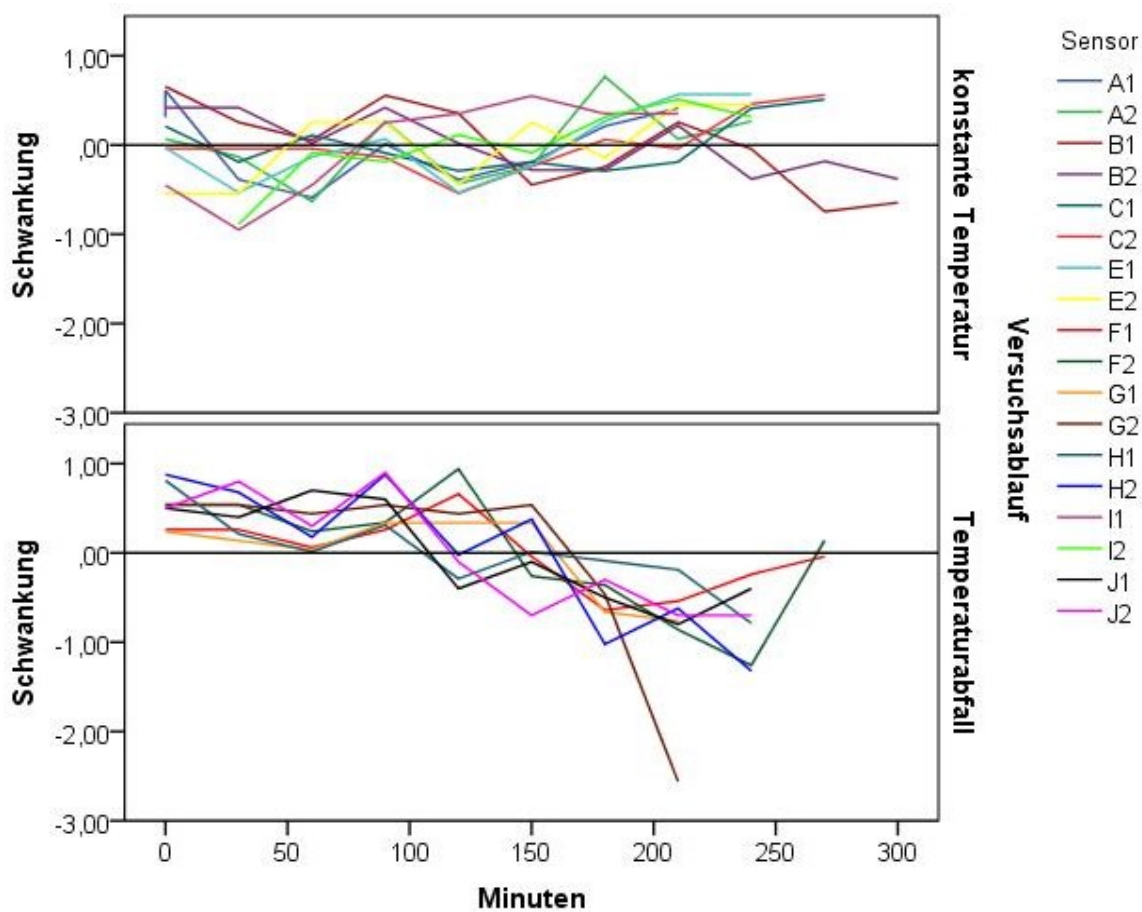


Abbildung 3.3: Zeitliche Temperaturänderung der Bienenraumtemperatur der Versuche A bis J (ohne Versuch D); X-Achse: Zeit in Minuten, Y-Achse: Temperaturänderung in °C

⁶ Versuch D wurde aus Gründen der Übersicht weggelassen (Versuchsdauer 53 Stunden). Der Verlauf der Bienenraumtemperatur aus Versuch D zeigt keine signifikanten Unterschiede zu den anderen Versuchen mit konstanter Inkubator­temperatur.

Abbildung 3.3 zeigt, dass die gemessenen Bienenraumtemperaturen in beiden Versuchsdesigns im Rahmen der Versuchsdauer von 3 bis 5 Stunden um maximal $\pm 1^\circ\text{C}$ schwanken.⁷ Während die Temperaturänderung bei den Versuchen mit stabiler Inkubator­temperatur um den Mittelwert oszilliert, zeigen die Bienenraumtemperaturen bei abfallender Inkubator­temperatur ein leichtes, aber stetiges Absinken der Bienenraumtemperatur. Trotzdem sind die mittleren Temperatur­änderungen der Bienenraumtemperatur in beiden Gruppen nicht signifikant verschieden voneinander ($p = 0,627$; Mann-Whitney U-Test).

Tabelle 3.2: Standardabweichung der Temperaturschwankungen aus Abbildung 3.3 inklusive Versuch D

Versuchsablauf	Konstante Temperatur						Temperaturabfall			
Versuchsnummer	A	B	C	D	E	I	F	G	H	J
Bienenraum 1	0,41	0,47	0,29	0,76	0,41	0,54	0,39	0,45	0,44	0,56
Bienenraum 2	0,42	0,33	0,32	0,39	0,42	0,43	0,68	1,09	0,82	0,65

Tabelle 3.2 enthält die jeweiligen Standardabweichungen der Bienenraumtemperaturen aus Abbildung 3.3. Sie liegen bei Versuchen mit konstanter Inkubator­temperatur im Bereich von $0,29^\circ\text{C}$ bis $0,76^\circ\text{C}$ und bei Versuchen mit Temperaturabfall im Bereich von $0,39^\circ\text{C}$ bis $1,09^\circ\text{C}$.

⁷ Ausnahme ist Sensor G2. Hier fällt die Temperatur in der letzten Messung um mehr als 2°C unter den Durchschnitt. Bei längerer Beobachtungsdauer wäre ein stärkerer Temperaturabfall der Bienenraumtemperatur bei allen Versuchen mit absinkender Inkubator­temperatur zu erwarten (vgl. Kapitel 3.2.5).

3.2.3 Die Lage der Bienenraumsensoren

Abbildung 3.1 zeigt, dass die Lufttemperatur im Bienenraum nicht im gesamten Bienenraum gleich hoch ist, sondern sich je nach Lage der Temperatursensoren unterscheidet. Diese Temperaturunterschiede liegen im Bereich von wenigen Zehntelgrad, wenn beide Sensoren auf einer verdeckelten Brutfläche platziert sind, können sich aber ebenfalls um mehrere Grad Celsius unterscheiden, wenn ein Sensor auf dem Brutzellbereich und ein anderer im Bereich leerer Zellen misst. Die Art der Zellen (verdeckelt/leer) hat somit einen starken (indirekten) Einfluss auf die lokale Bienenraumtemperatur. Anhand der **Versuche A & B** kann dies deutlich gemacht werden. In Versuch A wurde eine Wabe mit kleiner Brutfläche (159 Brutzellen, 609 leere Zellen) verwendet. Die Inkubator­temperatur beträgt konstant $28^{\circ}\text{C} \pm 0,6^{\circ}\text{C}$. Vergleicht man zuerst die Temperaturen der Bienenraumsensoren 1 & 2 mit den Temperaturen des Inkubators, so fällt auf, dass die Bienenraumtemperaturen deutlich über der Inkubator­temperatur liegen. Sensor 1 misst die Bienenraumtemperatur im Bereich der leeren Zellen, während Sensor 2 die Bienenraumtemperatur direkt auf der Brutfläche misst. Es zeigt sich, dass die Messwerte von Sensor 1 um $1,3^{\circ}\text{C}$ - $3,6^{\circ}\text{C}$ über der Inkubator­temperatur bei etwa $30^{\circ}\text{C} \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ liegen. Im Bereich der Brutfläche an Sensor 2 kommt eine Temperaturerhöhung von $3,2^{\circ}\text{C}$ - $5,2^{\circ}\text{C}$ zustande; die Bienenraumtemperatur liegt bei ca. $32,5^{\circ}\text{C} \pm 0,7^{\circ}\text{C}$.

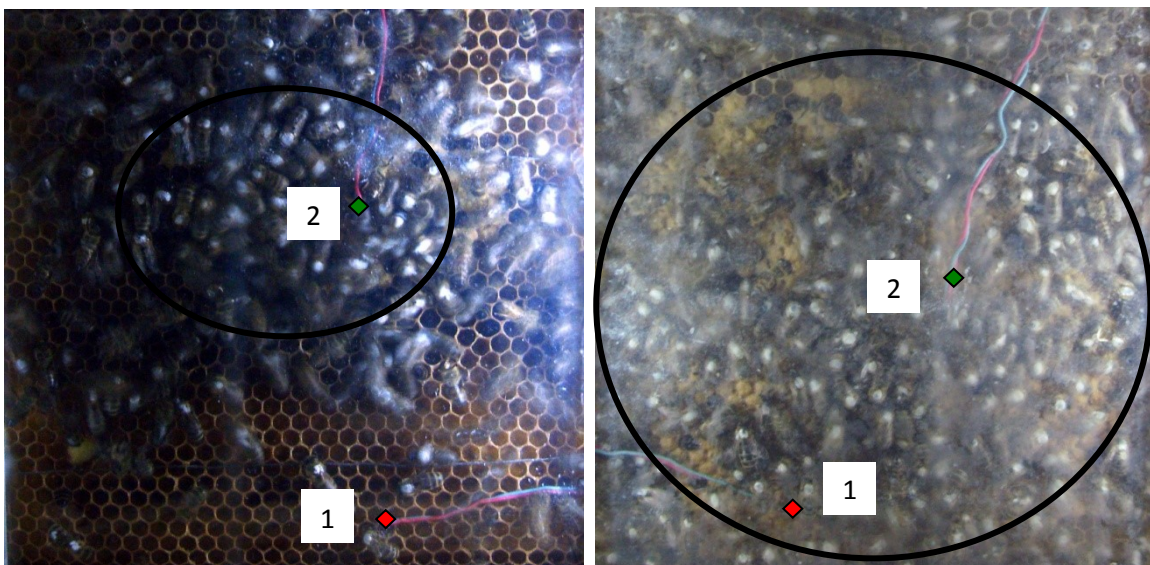


Abbildung 3.4: Original-Versuchsfotos der Versuche A (links) & B (rechts) mit schematischer Lage der Bienenraumsensoren 1 & 2; die schwarzen Kreise markieren den Brutbereich

Bei **Versuch B** handelt es sich um eine Wabe mit einer großen Brutfläche (600 Brutzellen, 186 leere Zellen). Auch hier wurde die Inkubator­temperatur konstant $27^{\circ}\text{C} \pm 0,7^{\circ}\text{C}$ gehalten. Die Messwerte der Bienenraumsensoren 1 & 2 sind annähernd gleich und liegen im Temperaturbereich von $31,6^{\circ}\text{C}$ bis 33°C . Die Minimaldifferenz zur Inkubator­temperatur beträgt somit $4,7^{\circ}\text{C}$. Abbildung 3.4 zeigt die

Original-Versuchsfotos, in denen die Lage der Sensoren 1 & 2 pro Versuch nochmals herausgehoben wird. Auf den Fotos ist zu sehen, dass beide Sensoren zwar annähernd gleiche Raumpositionen wie die Sensoren aus Versuch A haben, allerdings ausschließlich im Bereich verdeckelter Zellen messen. Ein T-Test zeigt, dass die Bienenraumtemperatur in Versuch A am Sensor 2 mit $p < 0,001$ signifikant höher ist, als an Sensor 1. Der Temperaturunterschied zwischen Sensor 1 & 2 in Versuch B ist mit $p = 0,205$ nicht signifikant verschieden (T-Test unabhängiger Stichproben). Weitere Beobachtungen unterstützen das Ergebnis, dass die Bienenraumtemperatur über Brutzellen signifikant höher ist, als über leeren Zellen.

3.2.4 Zusammenhang von Bienenraumtemperaturen und Inkubator Temperatur

Im Rahmen der Versuche mit konstanter und abfallender Inkubator Temperatur stellt sich zusätzlich die Frage, wie sich zeitgleich zur Inkubator Temperatur die Bienenraum Temperatur verhält. Wirken sich Schwankungen der Inkubator Temperatur direkt auf die Bienenraum Temperatur aus? Führt eine Abkühlung der Inkubator Temperatur beispielsweise um 1°C ebenfalls zu einer Abkühlung der Bienenraum Temperatur um den gleichen Wert?

In **allen Versuchen** wird sichtbar, dass sich der Temperaturverlauf der Inkubator Temperatur von den Temperaturverläufen der Bienenraumsensoren unterscheidet. Beobachtungen zeigen, dass es eine grundlegende Abhängigkeit zwischen beiden Temperaturverläufen gibt. Sinkt die Inkubator Temperatur, sinkt im Allgemeinen ebenfalls die Bienenraum Temperatur.

Doch wie ausgeprägt ist diese Abhängigkeit von Bienenraum- und Inkubator Temperatur? Zur Illustration der Abhängigkeit von Inkubator- und Bienenraum Temperatur kann zusätzlich die Temperaturdifferenz von Bienenraum- und Inkubator Temperatur herangezogen werden. Sie zeigt die relative Temperaturänderung zwischen beiden Faktoren an. Die Ergebnisse verdeutlichen, dass die Bienenraum Temperatur langsamer abkühlt, als die Inkubator Temperatur. Je niedriger die Inkubator Temperatur ist, desto größer wird die Temperaturdifferenz zwischen Bienenraum- und Inkubator Temperatur.

In Abbildung 3.5 werden die Bienenraum Temperaturen und die berechneten Temperaturdifferenzen der **Versuche A bis J** in einer gemeinsamen Grafik dargestellt.⁸ Auf der Y-Achse werden die Bienenraum Temperaturen (rot) und die Temperaturdifferenzen (blau) gegen die Inkubator Temperatur (X-Achse) im Bereich zwischen 20°C und 30°C aufgetragen und die Regressionsgeraden hinzugefügt. Auf der Grafik erkennt man einen hochgradig linearen Verlauf der Bienenraum Temperatur und der Temperaturdifferenzen.

⁸ Versuch D wurde ausgeschlossen, da dieser aufgrund der Versuchsdauer von 53h deutlich mehr Messwerte besitzt als die anderen Versuche zusammen und somit die Auswertung dominieren würde.

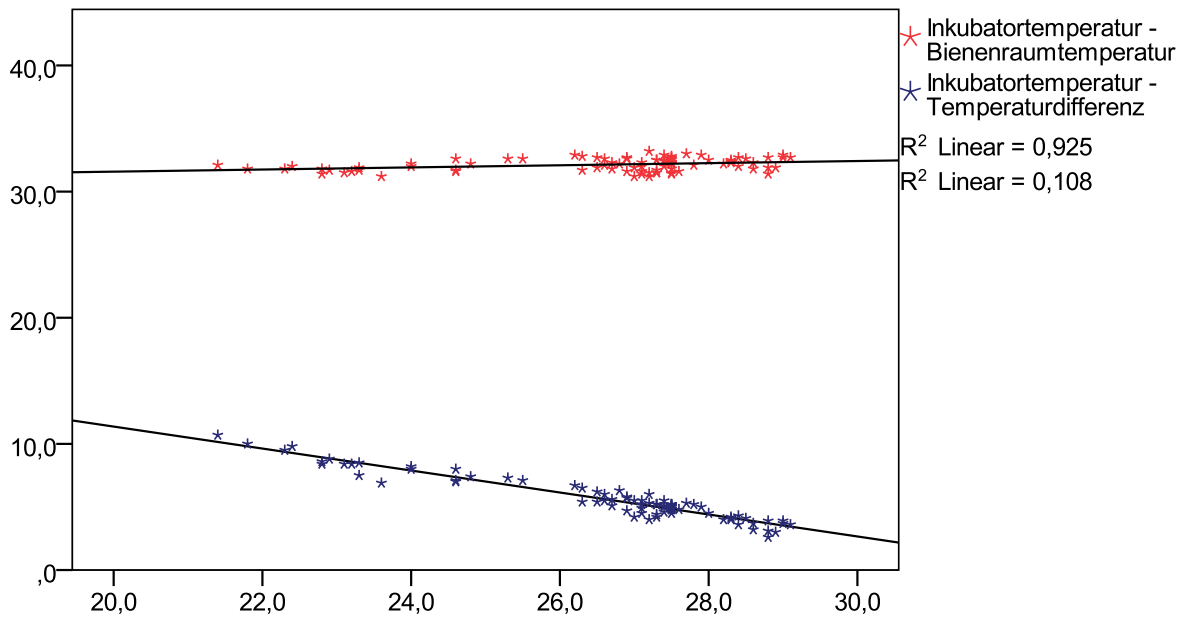


Abbildung 3.5: Bienenraumtemperatur und Temperaturdifferenz aller Versuche (außer D) mit Ausgleichsgeraden, X-Achse: Temperatur in °C; Y-Achse: Inkubator-temperatur in °C

Betrachtet man den Zusammenhang zwischen der Bienenraum- und Inkubator-temperatur (rot), so zeigt sich anhand der berechneten Regressionsgeraden, dass die Temperaturänderung der Bienenraumtemperatur im Bezug zur Temperaturänderung der Inkubator-temperatur recht gering ist. Der Regressionskoeffizient B liegt bei 0,084 (Std.-Abw. $r=0,027$); die Konstante A bei 29,895 ($r=0,719$). Die Bienenraumtemperatur ist im Rahmen der Inkubator-temperatur von 20°C bis 30°C sehr konstant und zeigt nur eine geringe Abkühlung um 1°C.

Infolgedessen ist der Verlauf der Regressionsgeraden der Temperaturdifferenz (blau) steil und zudem negativ. Je stärker die Inkubator-temperatur abkühlt, desto größer wird die Differenz der (nahezu konstanten) Bienenraumtemperatur zur Inkubator-temperatur. Der Regressionskoeffizient B liegt bei -0,871 ($r= 0,028$); die Konstante A bei 28,795 ($r=0,735$). Die Temperaturdifferenz der Bienenraumtemperatur zur Inkubator-temperatur beträgt bei 30°C Außentemperatur nur 2,8°C, bei 20°C allerdings schon 11,4°C.

3.2.5 Bienenraumtemperaturen abhängig von der Unterart

Bei den Versuchen H bis J handelt es sich um Versuche, bei denen die Subspezies *Apis mellifera mellifera* eingesetzt wurde. Während es sich bei Versuch H um eine homogene Gruppe von Tieren der norwegischen Unterart handelt, wurde in den Versuchen I & J eine gemischte Versuchstiergruppe beider Subspezies eingesetzt. Unterscheiden sich die Bienenraumtemperaturen der Unterarten voneinander, wenn man sie getrennt betrachtet? Ändern sich die Steigungen der Regressionsgeraden, wenn man die Temperaturspanne der Inkubator Temperatur erweitert?

Um diese Fragen näher zu beleuchten, müssen weitere Temperaturmessungen, als diejenigen der Versuche A bis J, betrachtet werden. Darum werden in diese Auswertung weitere Versuche eingebunden, welche nicht in 3.1 aufgeführt wurden. Tabelle 3.3 gibt einen Überblick über die Anzahl der Versuche pro Gruppenzusammensetzung und die zugehörige Datenmenge.

Tabelle 3.3: Anzahl der verwendeten Versuche und Datenpunkte pro Versuchsgruppe

	<i>Apis mellifera carnica</i>	<i>Apis mellifera mellifera</i>	Gemischte Gruppe
Anzahl Versuche	8	6	5
Anzahl Daten	63	42	47

Die Ergebnisse dieser Analyse zeigen, dass Bienen der Unterart *Apis mellifera mellifera* die Bienenraumtemperatur bei Abfall der Inkubator Temperatur sehr stabil halten können, während in der gemischten Unterartengruppe die Bienenraumtemperatur deutlich stärker abfällt. *Apis mellifera carnica* liegt im mittleren Wertebereich.

Abbildung 3.6 stellt die Ergebnisse der Analyse grafisch dar. Auf der Y-Achse wurden die Bienenraumtemperaturen (rot) und die relative Temperaturänderung (=Temperaturdifferenzen in blau) in °C gegen die Inkubator Temperatur (X-Achse in °C) aufgetragen und die linearen Regressionsgeraden berechnet.

Die Unterart *Apis mellifera mellifera* zeigt mit einem Regressionskoeffizienten B von 0,442 ($r=0,030$) den flachsten und somit konstantesten Verlauf der Bienenraumtemperatur, während die gemischte Gruppe mit einem Regressionskoeffizienten von 0,634 ($r=0,039$) den steilsten Verlauf zeigt. *Apis mellifera carnica* hat einen Regressionskoeffizienten von 0,581 ($r=0,035$).

Der Schnittpunkt der Regressionsgerade mit der Y-Achse (Konstante A) zeigt die kalkulierte Bienenraumtemperatur bei 0°C Inkubator Temperatur an. Sie ist bei *Apis mellifera mellifera* mit 19,616°C ($r=0,612$) am höchsten und bei der gemischten Gruppe mit nur 14,751 °C ($r=0,880$) am niedrigsten. *Apis mellifera carnica* liegt mit einem Wert von 16,122°C ($r=0,774$) wiederum dazwischen. Bienengruppen der Unterart *Apis mellifera mellifera* reagieren infolgedessen am

wenigsten auf Änderungen der Inkubator-temperatur und halten die Bienenraumtemperatur deutlich konstanter als die anderen beiden Versuchsgruppen.

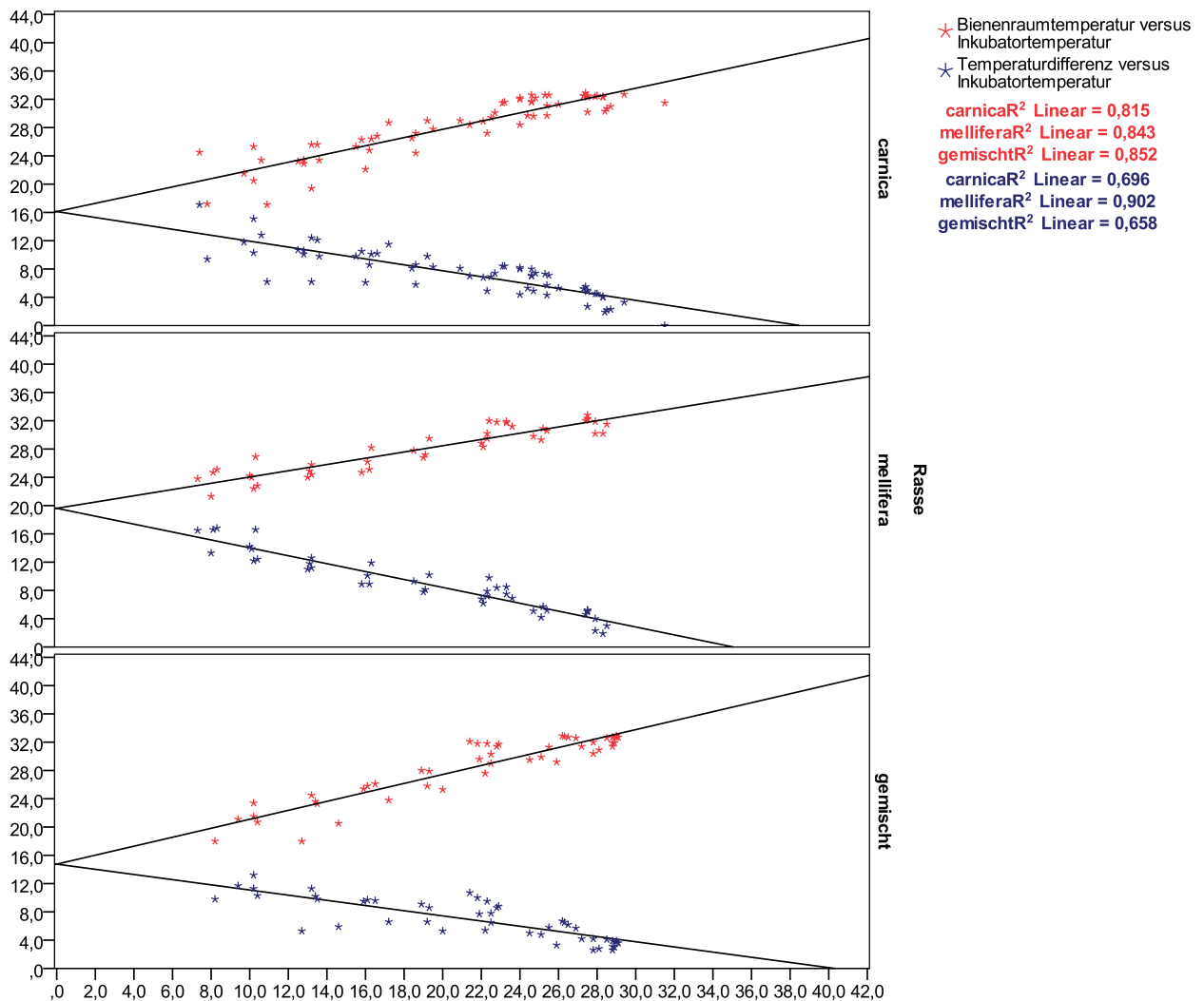


Abbildung 3.6: Bienenraumtemperatur und Temperaturdifferenz in Bezug zur Inkubator-temperatur aufgeteilt nach Versuchsgruppen; X- und Y-Achse in °C

Die Regressionsgeraden der Temperaturdifferenz aus Bienenraum- und Inkubator-temperatur aller Gruppen geben denselben Sachverhalt wieder, zeigen allerdings zusätzlich den Nettobetrag der Temperaturentwicklung auf. Der Verlauf der Regressionsgeraden von *Apis mellifera mellifera* zeigt mit $B=-0,560$ ($r=0,029$) folglich die stärkste negative Steigung. *Apis mellifera carnica* hat einen Regressionskoeffizienten von $B=-0,419$ ($r=0,035$) und die gemischte Gruppe einen Wert von $B=-0,366$ ($r=0,039$). Die berechnete Temperaturdifferenz der Bienenraumtemperatur zur Inkubator-temperatur beträgt bei 10°C Inkubator-temperatur bei *Apis mellifera mellifera* 14,0°C und bei *Apis mellifera carnica* und der gemischten Gruppe 11,1°C.

Die Gesamtbetrachtung der Ergebnisse aus Kapitel 3.2.4 und 3.2.5 zeigt abschließend den langfristigen Einfluss der Inkubator­temperatur auf die Bienenraumtemperatur an. Während bei einer Temperaturspanne der Inkubator­temperatur von 20°C bis 30°C die Bienenraumtemperatur nahezu konstant gehalten werden kann, zeigt eine Ausdehnung der Temperaturspanne auf niedrigere Werte einen stärkeren Abfall der Bienenraumtemperatur. Vergleicht man den Regressionskoeffizienten aus Abbildung 3.5 ($B=0,084$) mit dem Regressionswert der Unterart *Apis mellifera carnica* aus Abbildung 3.6 ($B=0,581$), so verdeutlicht die Änderung des Regressionskoeffizienten die zunehmende Abhängigkeit der Bienenraumtemperatur von der Inkubator­temperatur vor allem im niedrigen Temperaturbereich. Folglich wird ebenfalls die Regressionsgerade der Temperaturdifferenz in Abbildung 3.6 flacher ($B=-0,560$ zu $B=-0,871$).

Ist der Verlauf der Bienenraumtemperatur in den drei Gruppen signifikant verschieden oder sind die Bienenraumtemperaturen zwischen den Unterarten statistisch gleichwertig? Um die Frage zu beantworten, müssen die Regressionskoeffizienten der Gruppen verglichen werden. Dazu wird der Standardfehler der Regressionskoeffizienten benötigt. Dieser Standardfehler ist ein Schätzwert für Streuung der Stichprobenverteilung und kann aus der Formel der Varianz abgeleitet werden (Urban & Mayerl, 2006). Die Berechnung der Restvarianzen erfolgt anschließend nach der Formel von Sachs (2004). Die t-Werte der Regressionskoeffizienten aller drei Gruppen werden anschließend untereinander verglichen.

Tabelle 3.4: Signifikanzwerte des Vergleichs der Regressionskoeffizienten bei der Bienenraumtemperatur

	<i>A. m. carnica</i>	<i>A. m. mellifera</i>	gemischt
<i>A. m. carnica</i>	-	$p<0,001$	$p<0,001$
<i>A. m. mellifera</i>	$p<0,001$	-	$p<0,001$
gemischt	$p<0,001$	$p<0,001$	-

Tabelle 3.5: Signifikanzwerte des Vergleichs der Regressionskoeffizienten bei der Temperaturdifferenz

	<i>A. m. carnica</i>	<i>A. m. mellifera</i>	gemischt
<i>A. m. carnica</i>	-	$p<0,001$	$p<0,001$
<i>A. m. mellifera</i>	$p<0,001$	-	$p<0,001$
gemischt	$p<0,001$	$p<0,001$	-

Die statistische Auswertung zeigt, dass alle Regressionskoeffizienten untereinander mit $p<0,001$ hochsignifikant verschieden sind. Die Regulation der Bienenraumtemperatur wird folglich von allen drei Gruppen unterschiedlich ausgeführt. Da die Regressionskoeffizienten der Temperaturdifferenz ebenso hochsignifikant verschieden voneinander sind, wird dieser Regulationsunterschied der Bienenraumtemperaturen zwischen den drei Gruppen unterstützt.

3.3 Die Brutzelltemperaturen

Der Temperatur-Multiplexer misst mit Hilfe von 256 Temperatursensoren die Temperatur der Zellen auf der Vorderseite der Wabe. Dadurch kann analysiert werden, wie sich die Temperaturverteilung eines Brutstücks während des Versuchsablaufs räumlich und zeitlich ändert.

Dieser Abschnitt gliedert sich in folgende Unterkapitel:

3.3.1 Der Initialisierungsprozess des Brutwärmens

3.3.2 Der Einfluss von Bienen auf die Temperaturverteilung der Brutwabe

3.3.3 Die Abhängigkeit der Zelltemperaturen vom Zellinhalt

3.3.4 Die Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im zeitlichen Verlauf

3.3.5 Die räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe

3.3.6 Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im räumlichen Temperaturprofil

3.3.7 Zyklische Periodizität im Temperaturverlauf der Zellen via Autokorrelation

3.3.8 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei Apis mellifera carnica

3.3.9 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei Apis mellifera mellifera

3.3.10 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei gemischter Gruppe

3.3.1 Der Initialisierungsprozess des Brutwärmens

Wie findet der Initialisierungsprozess des Brutwärmens nach Zugabe von Bienen auf die Brutwabe statt? In welchem Ausmaß ändert sich die räumliche und zeitliche Temperaturverteilung des Brutstücks durch die Aktivität der Arbeiterinnen?

Betrachtet man das Temperaturmuster einer Brutwabe im zeitlichen Verlauf kurz nach Einsetzen der Bienen in die Versuchsanordnung, so zeigt sich, dass nach ca. 10 bis 15 Minuten nach Bienenzugabe verschieden hohe Temperaturzonen auf der Brutwabe sichtbar werden und im weiteren Versuchsverlauf gleichmäßig wärmer werden.

In Abbildung 3.7 sind die Messergebnisse der Brutzelltemperaturen aus **Versuch D** zu sehen. Sechs räumliche Temperaturverteilungen der Brutwabe im Abstand von je 30 Minuten zeigen die Entwicklung der Zelltemperaturen im Auswertungsbereich der Wabe kurz nach Bienenzugabe. Schon bei Messbeginn (15 Minuten nach Einsetzen der Bienen) ist ein Bereich auf der Wabe erkennbar, welcher etwas wärmer, als die umliegenden Zellen ist. Dieser Bereich ist auch in den folgenden Temperaturprofilen immer als der Bereich mit den höchsten Zelltemperaturen identifizierbar. Es wird ebenfalls deutlich, dass eine relativ gleichmäßige Aufwärmung aller Zellen bis zum Erreichen der Solltemperatur stattfindet.

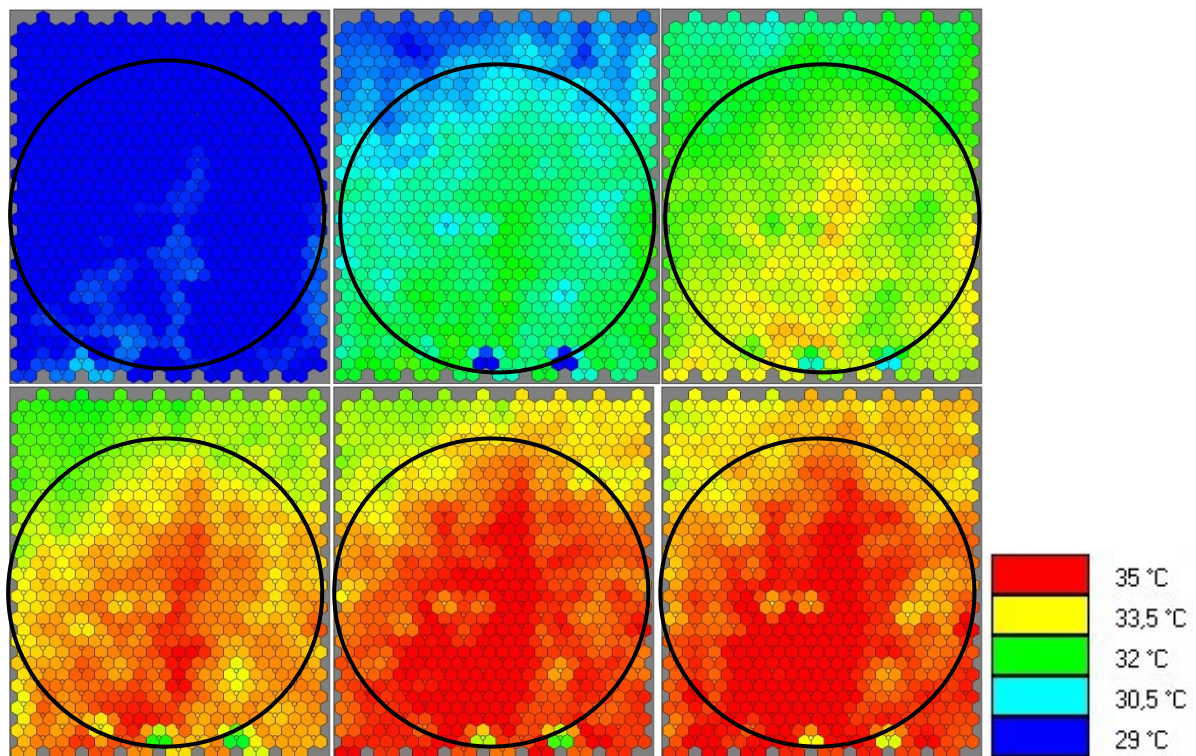


Abbildung 3.7: Räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe im Abstand von 30 Minuten; Lage des Brutbereichs durch schwarzen Kreis markiert

Abbildung 3.8 zeigt den zeitlichen Verlauf der Temperaturverteilung der Zellen nach Bienenzugabe. Die Inkubator­temperatur beträgt während der Beobachtungszeit durchgehend $27,4^{\circ}\text{C} \pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Es wird sichtbar, dass schon nach 15 Minuten die meisten Zellen höhere Temperaturen aufweisen, als die Außenluft. Ausgehend von der ersten Messung findet eine mittlere Temperaturzunahme von $2,4^{\circ}\text{C}$ (nach 45 Minuten), $1,8^{\circ}\text{C}$ (nach 75 Minuten), $1,1^{\circ}\text{C}$ (nach 105 Minuten), $0,6^{\circ}\text{C}$ (nach 135 Minuten) und $0,1^{\circ}\text{C}$ (nach 165 Minuten) statt. Es dauert somit etwa zwei bis drei Stunden, bis die Wabe Solltemperatur erreicht hat.

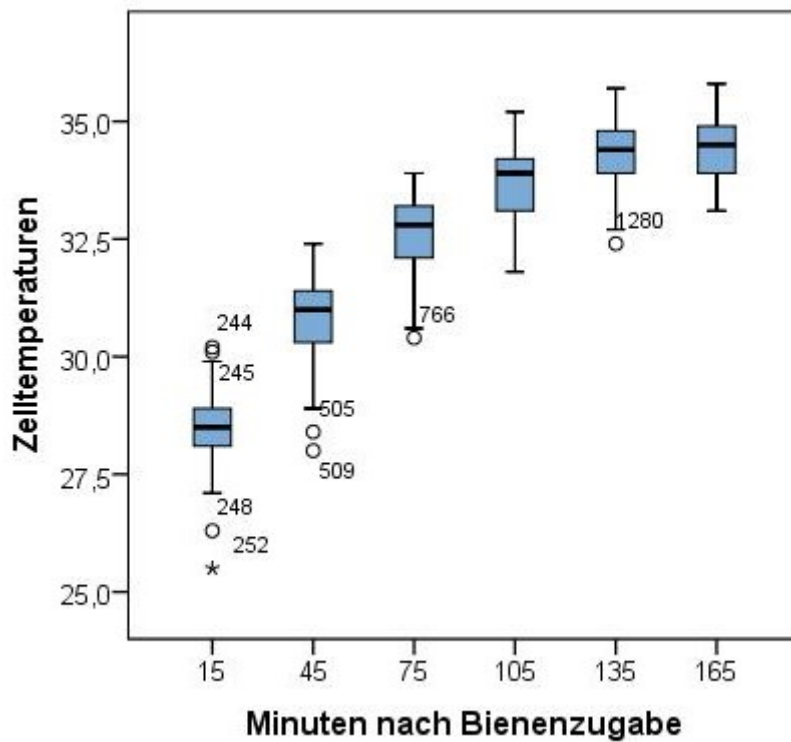


Abbildung 3.8: Zeitliche Temperaturverteilung der Zellen im Abstand von 30 Minuten; beginnend 15 Minuten nach Bienenzugabe, Y-Achse in $^{\circ}\text{C}$

3.3.2 Der Einfluss von Bienen auf die Temperaturverteilung der Brutwabe

Welchen Einfluss hat die beständige Anwesenheit von Bienen auf die Zelltemperaturen? Welcher Wärmebetrag stammt allein von der Stoffwechselaktivität der Puppen, und welcher wird durch die Arbeiterinnen auf die Brut übertragen?

Um diese Frage zu klären, wurde eine Brutwabe unter gleichen Versuchsbedingungen einmal mit und einmal ohne Bienenbesatz gemessen.⁹ Dazu wurde das Versuchsdesign aus **Versuch B** ausgewählt, da die Wabe aus einer großen Brutfläche mit 600 verdeckelten Zellen besteht, welche den Messbereich des Temperatur-Multiplexers fast komplett ausfüllt (siehe Abbildung 3.9). Die Brutwabentemperatur wurde bei konstanter Inkubator­temperatur von $27^{\circ}\text{C} \pm 0,7^{\circ}\text{C}$ einmal mit und einmal ohne Bienenbesatz gemessen und die Messwerte in Abbildung 3.9 dargestellt.

Es ist erkennbar, dass sich die Temperatur einer unbesetzten Bienenwabe im Rahmen der Inkubator­temperatur befindet ($26,8^{\circ}\text{C} \pm 0,3^{\circ}\text{C}$), während die Temperatur der Brutzellen mit Bienenbesatz ($33,6^{\circ}\text{C} \pm 0,3^{\circ}\text{C}$) deutlich höher als die Inkubator­temperatur ist. Der Unterschied ist hochsignifikant ($p < 0,001$, T-Test unabhängiger Stichproben). Der Einfluss der Stoffwechselaktivität der Puppen ist somit vernachlässigbar; die Zellwärme wird ausschließlich durch die Anwesenheit der Bienen deutlich erhöht.

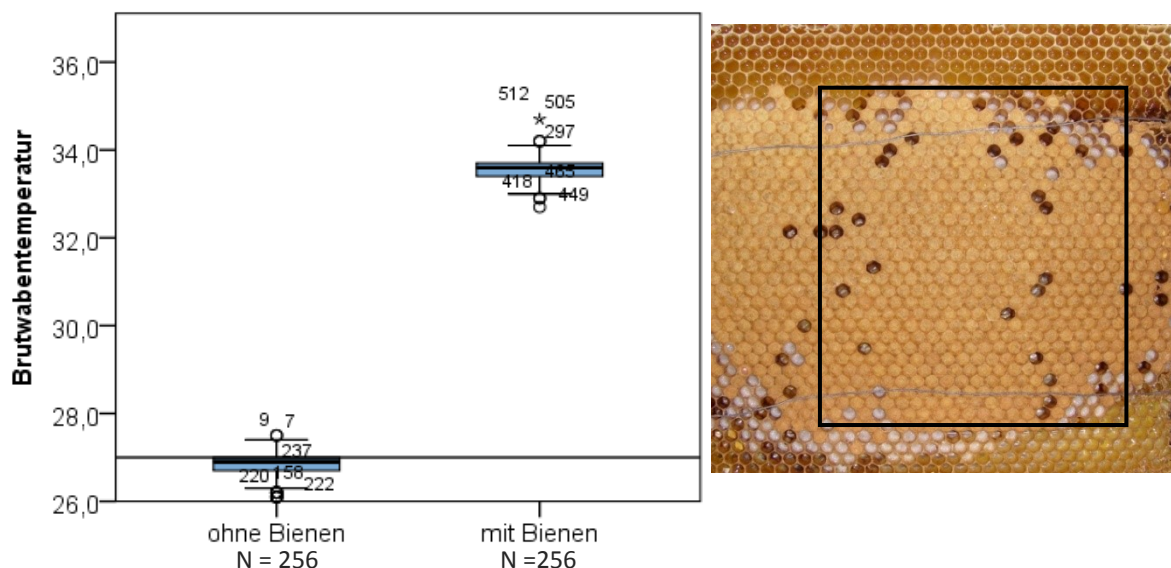


Abbildung 3.9: Zelltemperaturen [°C] einer Wabe bei $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ (Vergleichsgerade bei 27°C) Inkubator­temperatur ohne und mit Bienenbesatz; Foto der Wabe aus Versuch B mit Messbereich des Temperatur-Multiplexers (schwarzes Rechteck)

⁹ Die Bienen wurden erst kurz vor Versuchsbeginn von der Wabe entfernt, damit garantiert werden konnte, dass es sich um lebende Brut handelt.

3.3.3 Die Abhängigkeit der Zelltemperaturen vom Zellinhalt

Eine Brutwabe besteht aus verschiedenen Zelltypen. Neben Futterzellen und Larvenzellen nehmen leere Zellen und verdeckelte Brutzellen einen Großteil der Wabe ein. Unterscheiden sich die Zelltemperaturen von leeren Zellen und verdeckelten Brutzellen beim Brutwärmen voneinander oder haben alle Zellen die gleiche Temperatur?

Am Beispiel von **Versuch C** kann verdeutlicht werden, dass sich die Zelltemperaturen abhängig vom Zelltyp signifikant unterscheiden. Dieser Versuch eignet sich für diese Untersuchung, da auf der Wabe eine annähernd gleiche Anzahl von leeren Zellen und Brutzellen vorhanden ist. Abbildung 3.10 zeigt die Verteilung der Zelltemperaturen für die Bereiche *leere Zellen* und *Brutflächenbereich* über den gesamten Zeitraum der Versuchsdurchführung.¹⁰ Die Zelltemperaturen der leeren Zellen liegen mit $\bar{x}=32,2^{\circ}\text{C} \pm 0,7^{\circ}\text{C}$ unter den Brutzelltemperaturen mit $\bar{x}=32,8^{\circ}\text{C} \pm 0,4^{\circ}\text{C}$. Dieser Unterschied ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,001$ hochsignifikant (Mann-Whitney U-Test).¹¹

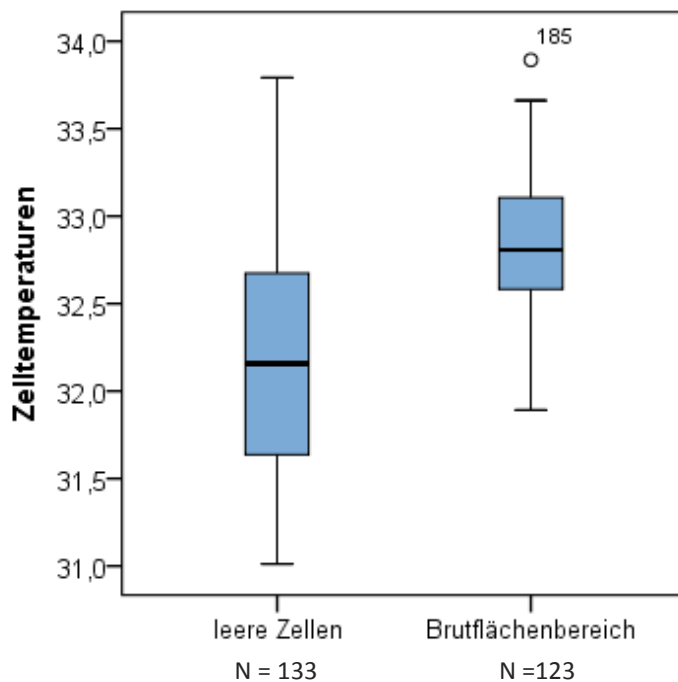


Abbildung 3.10: Verteilung der Zelltemperaturen von leeren und verdeckelten Zellen bei Versuch C; Y-Achse in °C

¹⁰ Der Bereich *leere Zellen* beinhaltet Sensoren ohne umgebende Brutzellen, während der *Brutflächenbereich* Sensoren mit 1,2 oder 3 umgebenden Brutzellen beinhaltet.

¹¹ Die Erklärung dafür, dass in Versuch C leere Zellen höhere Maximaltemperaturen erreichen als Brutzellen befindet sich in Kapitel 3.6.

3.3.4 Die Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im zeitlichen Verlauf

Wie verändern sich die Temperaturen der verdeckelten Brutzellen im zeitlichen Verlauf, wenn die Inkubator Temperatur stabil gehalten wird?

Um diese Frage zu beantworten, werden die Brutzelltemperaturen in **Versuch D** mit Hilfe des Temperatur-Multiplexers über eine Zeitspanne von 11 Stunden alle 4:16 Minuten gemessen. Die Daten zeigen, dass die Temperaturen der verdeckelten Zellen kontinuierlich im Zehntel Grad-Bereich schwanken. Abbildung 3.11 zeigt die Temperaturverläufe von vier Messsensoren aus dem Brutbereich über 11 Stunden. Sie befinden sich im Zentrum der Brutfläche und sind jeweils auf der Vorderseite von drei verdeckelten Zellen umgeben. Die Standardabweichung der beobachteten Temperaturschwankungen liegt zwischen 0,28°C bis 0,40°C.

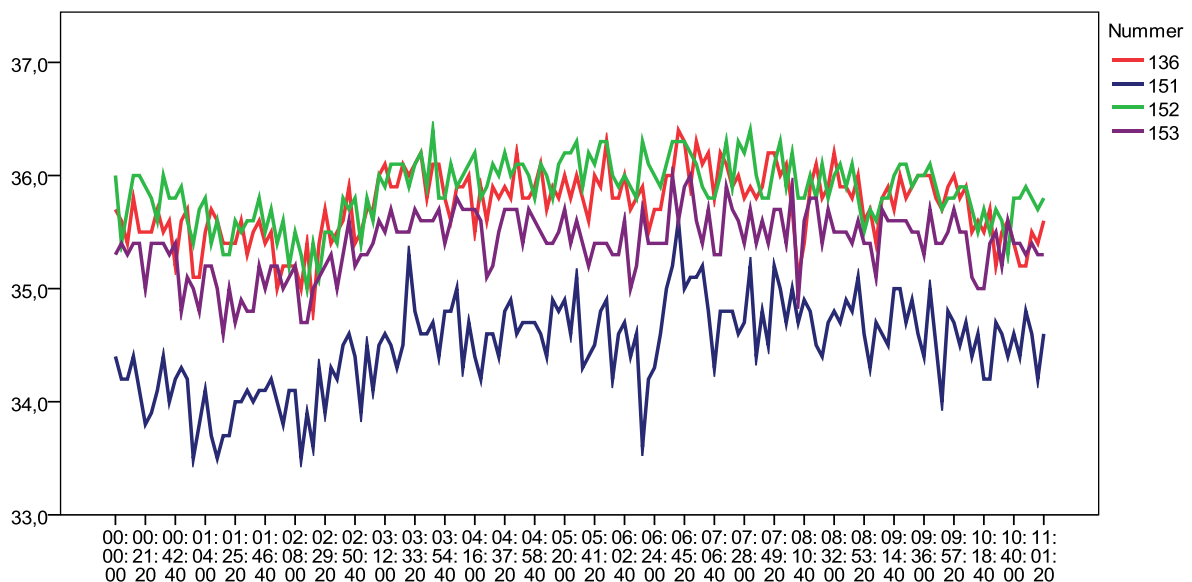


Abbildung 3.11: Vier Sensoren aus dem Brutbereich über einen Zeitraum von 11 Stunden; X-Achse: hh:mm:ss (Zeitachse); Y-Achse: Temperatur in °C

Der Variationskoeffizient demonstriert, dass die Streuung der Temperaturen sehr gering ist. Die relative Streuung am Sensor 152 ist am niedrigsten und beträgt nur 0,8% vom Mittelwert, während die relative Streuung am Sensor 151 mit 1,2% vom Mittelwert am höchsten ist.

Ein grosser Teil dieser Temperaturschwankungen ist allerdings auf längerfristige Temperaturänderungen im Bereich von Stunden zurückzuführen. Die Temperaturen der Brutzellen bleiben aber auch über kurze Zeiträume hindurch nicht stabil, sondern schwanken kontinuierlich. Bei den oben betrachteten Sensoren liegen die Standardabweichungen der Schwankungen während einer Zeitspanne von 40 Minuten bei nur 0,14°C bis 0,20 °C.

Für die Auswertung von Versuchen mit konstanter Inkubator­temperatur sind diese langfristigen Schwankungen der Zelltemperaturen weniger interessant als die kurzfristigen Temperatur­schwankungen der Zellen. Diese kurzfristigen, um wenige Minuten schwankenden Temperatur­änderungen sind auf die direkte Wärmeaktivität der Bienen zurückzuführen, während die langfristigen Schwankungen ein Konglomerat aus verschiedenen Einflüssen sind.¹² Um die kurzfristigen Schwankungen für die Analyse auswertbar zu machen, müssen die längerfristigen Temperatur­änderungen aus den Datensätzen entfernt werden. Anhand von **Versuch D** können, mit Hilfe des zentrierten gleitenden Mittelwerts, die langfristigen Schwankungen bei einem Versuchszeitraum von etwa 53 Stunden herausgefiltert werden. Durch die Berechnung des gleitenden Mittelwerts erhält man die Temperaturwerte der langfristigen Schwankungen. Diese Werte können anschließend von den Originaldaten abgezogen werden, so dass die kurzfristigen Temperatur­änderungen der Zellen übrig bleiben. Die erhaltenen Schwankungswerte werden danach mit den Mittelwerten der Originaltemperaturen summiert, um die Temperaturen wieder auf die Höhe der Ausgangsdaten zu setzen. Dieses bereinigte, zeitliche Temperaturprofil der Zellen kann anschließend für weitere Untersuchungen mit konstanter Inkubator­temperatur zugrundegelegt werden.

¹² Neben der Heizaktivität der Bienen spielen hier auch die Schwankungen der Inkubator­temperatur und die Wärmeleitfähigkeit des Waxes eine Rolle.

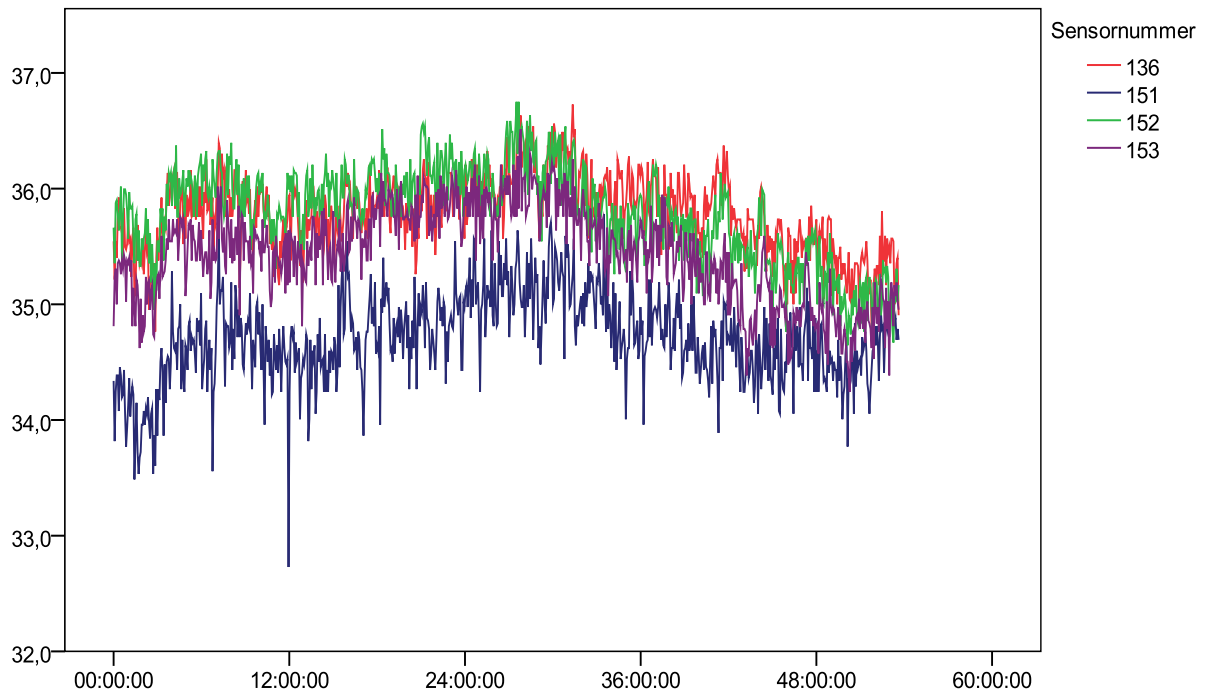


Abbildung 3.12: Originalmesswerte aus Versuch D über 53 Stunden; X-Achse: hh:mm:ss (Zeitachse); Y-Achse: Temperatur in °C

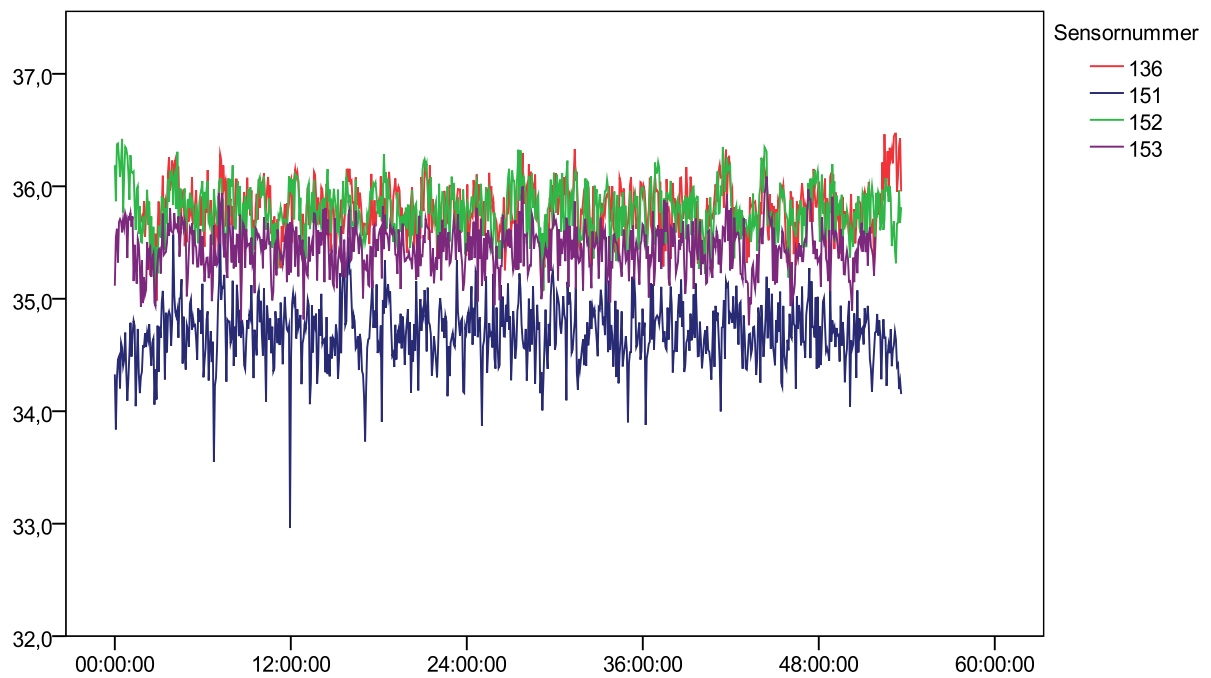


Abbildung 3.13: Bereinigte Daten aus Versuch D über 53 Stunden; X-Achse: hh:mm:ss (Zeitachse); Y-Achse: Temperatur in °C

3.3.5 Die räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe

Um zu analysieren, in welchen Bereichen einer Brutfläche die größte Heizaktivität der aufsitzenden Arbeiterinnen stattfindet, wird die räumliche Temperaturverteilung eines Brutstücks ausgewertet. Durch die Verwendung der Temperaturmittelwerte aus allen Messungen werden Fluktuationen in den Zelltemperaturen minimiert. Die mittlere Temperaturverteilung der Wabe aus **Versuch D** ist in Abbildung 3.14a dargestellt. Mit Hilfe einer Falschfarbendarstellung werden die Mittelwerte der Zelltemperaturen eines Zeitrahmens von vier Stunden auf die Brutfläche projiziert. Die Spannweite der mittleren Zelltemperaturen beläuft sich auf 33,0°C bis 35,8°C.

Man erkennt, dass es eine Zone auf der Brutfläche gibt, welche mit Zelltemperaturen von 35,5°C bis 35,8°C am wärmsten ist (Pfeil 1). Bis zum Randbereich der Brutfläche findet eine fortlaufende Abkühlung der Zelltemperaturen auf etwa 34,0°C statt (Pfeile 2). Leere Zellen sind mit ca. 33,5°C die kältesten Zellen auf der Brutwabe (Pfeil 3).¹³ Als besonders interessant stellen sich die Brutlücken dar. Einerseits gibt es Brutlücken, die im Durchschnitt ebenso warm wie die umgebende Temperaturzone sind (Pfeil 5), andererseits existieren Brutlücken, welche deutlich niedrigere Temperaturen als die umgebenden Brutzellen besitzen (Pfeil 6). Auffällig ist zusätzlich der untere Randbereich der Brutfläche (Pfeil 7). Im Grenzbereich zwischen den Brutzellen und den leeren Zellen fällt ein Temperaturbereich auf, welcher mit 35,0°C deutlich wärmer ist als die anderen Randbereiche. Diese sind mit einer mittleren Temperatur von etwa 34,0°C kühler.¹⁴ Pfeil 8 markiert zwei Zellen, die zu noch nicht vollständig verdeckelt waren. Sie sind mit 34,5°C ebenfalls kühler als die umgebenden Brutzellen mit 35,0°C.

¹³ Pfeil 4 markiert zwei Sensoren, die aufgrund eines Fehlers im Versuchsaufbau nicht in den Zellen der Wabenrückseite platziert waren und dadurch nur die Bienenraumtemperatur gemessen haben.

¹⁴ Mehr Ergebnisse zu den Randbereichen und Brutlücken finden sich in Kapitel 3.6.

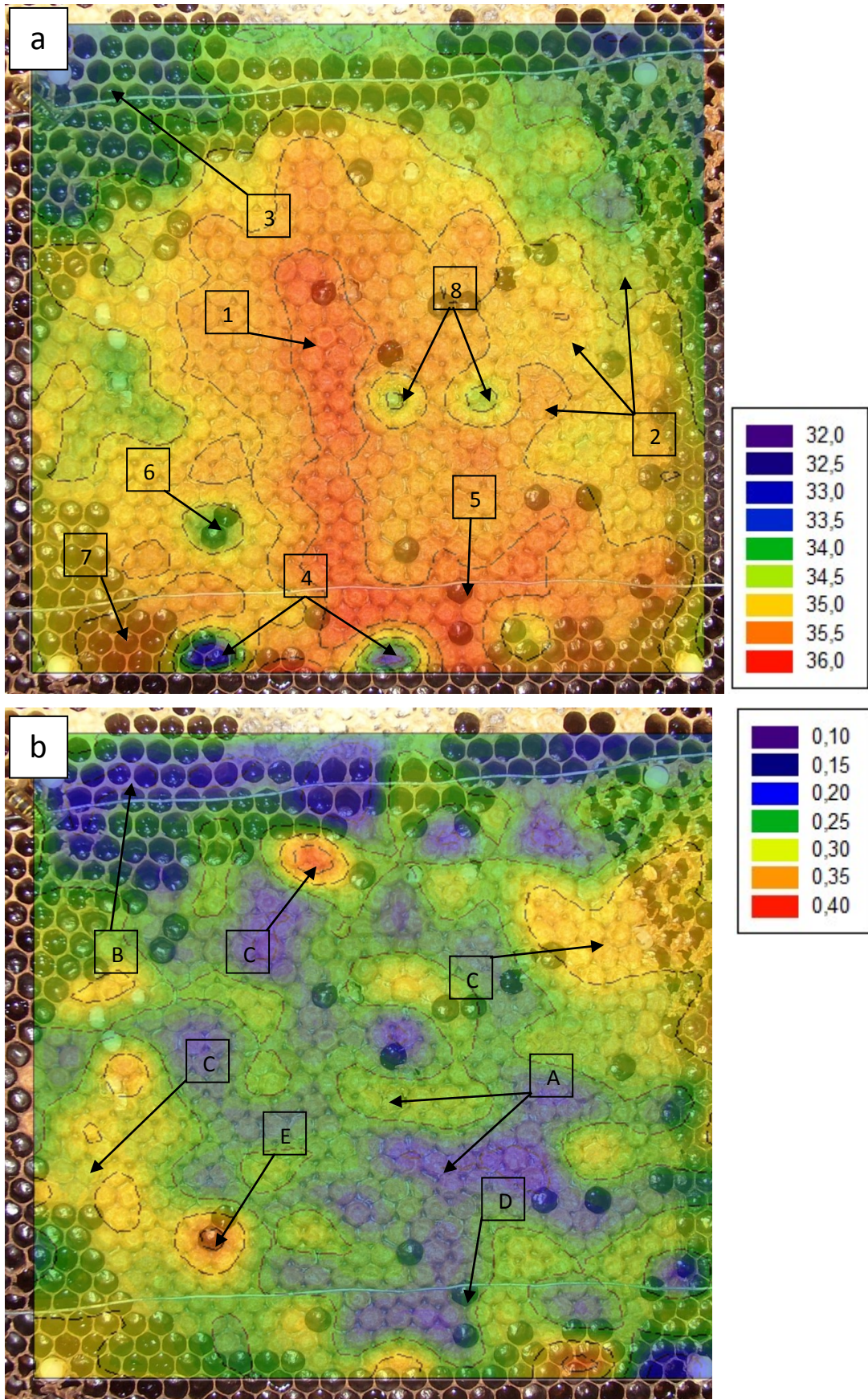


Abbildung 3.14: Falschfarbendarstellung der Mittelwerte (a) und Standardabweichungen (b) der Zelltemperaturen [°C] über 4 Stunden

Abbildung 3.15 gibt nun einen Überblick über die Temperaturverteilung der Zellen in den verschiedenen Zellbereichen. Für die Auswertung wurden diese folgendermaßen definiert. Der Bereich *leere Zellen* beinhaltet die Mittelwerte der Temperatursensoren des Multiplexers mit 0 umgebenden Brutzellen, der *Randbereich* wird durch 1-2 umgebende Brutzellen auf der Wabenvorderseite definiert und im *Brutbereich* ist jeder Sensor von drei Brutzellen umgeben. Sensoren, welche an Brutlücken messen, wurden nicht in die Auswertung einbezogen, um das Ergebnis des Randbereichs nicht zu verfälschen. Die Ergebnisse zeigen, dass die mittleren Zelltemperaturen im Brutbereich mit $\bar{x}=34,9^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ signifikant höher sind, als die Zelltemperaturen im Randbereich ($\bar{x}=34,5^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$) und den leeren Zellen ($\bar{x}=34,3^{\circ}\text{C} \pm 0,7^{\circ}\text{C}$).

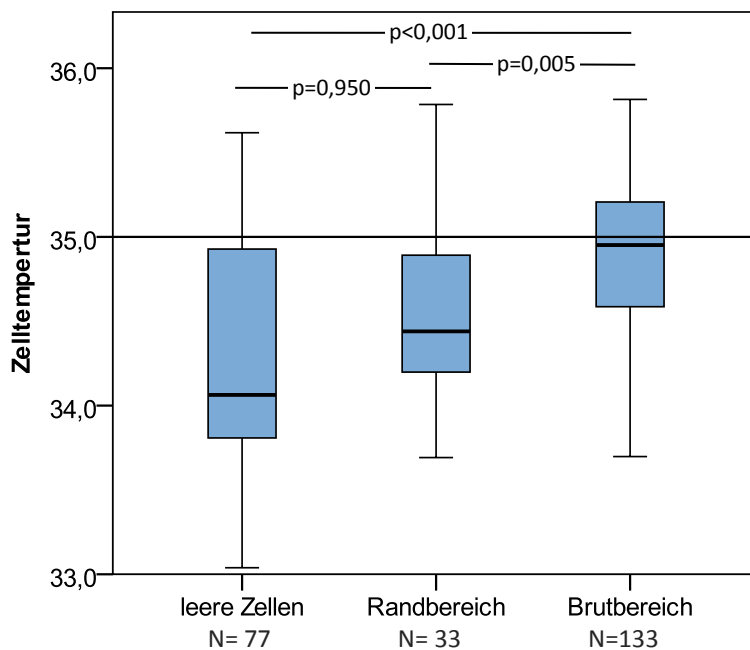


Abbildung 3.15: Überblick über die Verteilung der Zelltemperaturen [°C] der drei Zelltypen; Signifikanzwerte nach Kruskal-Wallis-Test

3.3.6 Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im räumlichen Temperaturprofil

Wie hoch ist die Schwankungsbreite der Zelltemperaturen im obigen, räumlichen Temperaturprofil? Welche Zellbereiche zeichnen sich durch besonders geringe bzw. hohe Schwankungen im Temperaturprofil aus? Die Ergebnisse dieses Kapitels geben einen Überblick über die Temperaturänderungen einer Brutwabe unter konstanten Außenbedingungen. Durch die Betrachtung der Standardabweichungen des Temperaturmusters lassen sich vor allen die Zellbereiche identifizieren, welche starken oder schwachen Fluktuationen im Temperaturverlauf ausgesetzt sind.

Abbildung 3.14b zeigt die Brutwabe aus **Versuch D**. Mit Hilfe der Falschfarbendarstellung werden die Standardabweichungen der Zelltemperaturen aus Kapitel 3.3.5 auf die Brutfläche projiziert. Die Spannweite der Standardabweichungen beläuft sich über einen Versuchszeitraum von 4 Stunden auf $0,17^{\circ}\text{C}$ bis $0,39^{\circ}\text{C}$. Ein Großteil der Brutfläche zeichnet sich durch niedrige Standardabweichungen im Bereich von $0,17$ bis $0,25^{\circ}\text{C}$ aus (Pfeil A). Auch leere Zellen zeigen mit Standardabweichungen um $0,20$ bis $0,25^{\circ}\text{C}$ eher niedrige Temperaturschwankungen an (Pfeil B). Die Schwankungen in den Randbereichen der Brutfläche sind mit $0,20^{\circ}\text{C}$ bis $0,39^{\circ}\text{C}$ am höchsten (Pfeil C); die Zellen sind dort starken Temperaturfluktuationen ausgesetzt. Sehr variabel im Schwankungsverlauf sind wiederum die Brutlücken. Einerseits gibt es sehr konstant gehaltene Brutlücken (Pfeil D), andererseits zeigt Pfeil E eine deutlich schwankende Brutlücke mit einer Standardabweichung von $0,35^{\circ}\text{C}$ an.

3.3.7 Zyklische Periodizität im Temperaturverlauf der Zellen via Autokorrelation

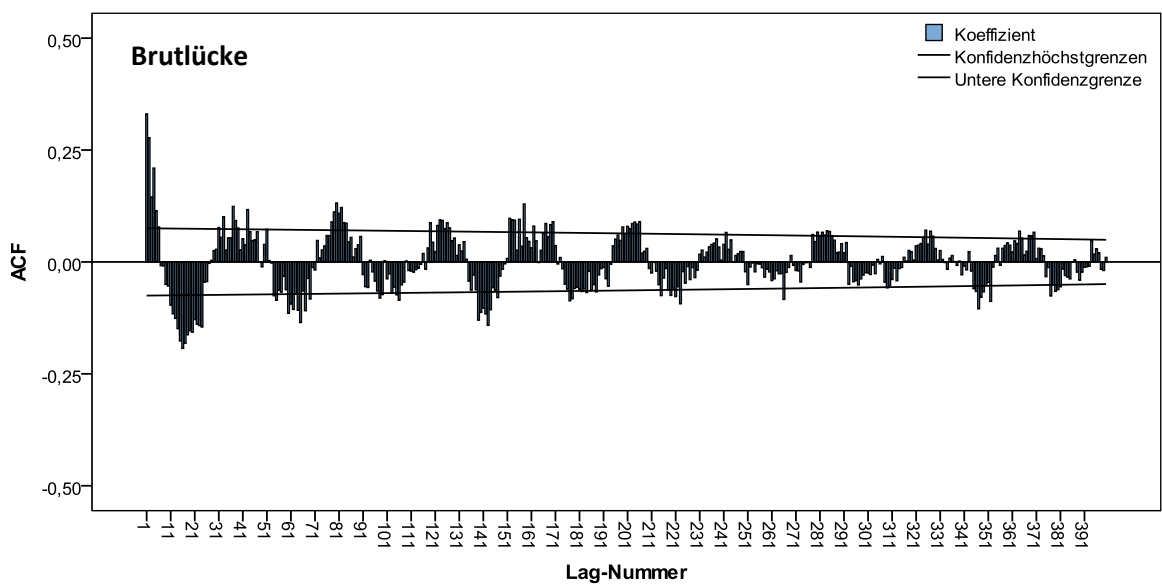
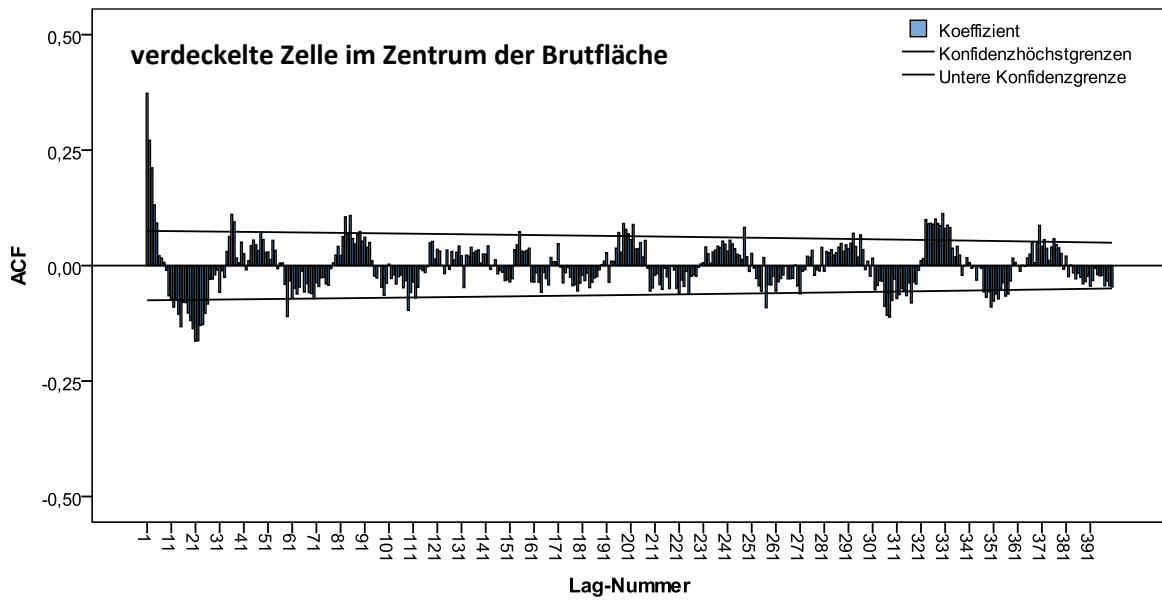
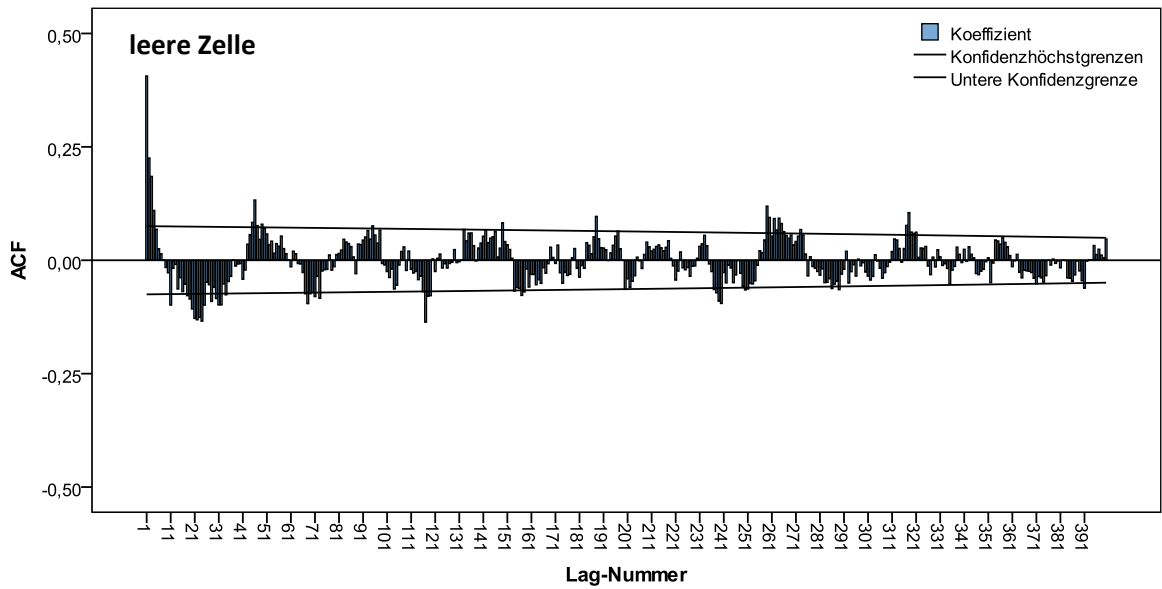
Lässt sich eine Periodizität im Temperaturverlauf der Zellen finden, die auf ein rhythmisches Brutwärmen der Arbeiterinnen schließen lässt?

Mit Hilfe der Autokorrelation soll diese Fragestellung näher beleuchtet werden. Sie dient dazu, eine Funktion (hier: der zeitliche Temperaturverlauf von Zellen) mit sich selbst zu vergleichen, um Zusammenhänge zwischen den Messwerten zu verschiedenen Beobachtungszeitpunkten festzustellen. Die Messwerte sind autokorreliert, wenn zwischen den Temperaturwerten der Zellen eine Beziehung besteht, die nicht mehr zufällig ist. Dies ist der Fall, wenn die Korrelation der Ursprungsfolge mit der verschobenen Folge einen Wert annimmt, der signifikant von Null abweicht. Als Verzögerungszeit (Lag) wird die Zeit eines kompletten Messdurchgangs des Temperatur-Multiplexers von 04:16 Minuten verwendet. Für die Autokorrelation wird das Unabhängigkeitsmodell mit einer Einheitengröße von 400 Lags (28h 22min) gewählt. Die Konfidenzgrenzen liegen bei 95%, d.h. dass für Lags, bei denen die berechnete Korrelation über diesen Grenzen liegt, mit einer 95%igen Wahrscheinlichkeit eine tatsächliche Autokorrelation vorliegt (Brosius, 2008).

Die Ergebnisse zeigen, dass eine zyklische Periodizität innerhalb des Temperaturverlaufs der Zellen beobachtbar ist.¹⁵ Je nach Lage dieser Zellen ist sie mehr oder weniger stark ausgeprägt. Besonders ausgeprägt ist die Periodizität bei Zellen, die starken Temperaturschwankungen (siehe Kapitel 3.3.6) ausgesetzt sind. Darunter fallen Zellen im Randbereich der Brutfläche sowie Brutlücken. Sie zeigen eine deutlich stärkere Autokorrelation als leere Zellen oder verdeckelte Brutzellen. Die Autokorrelation ergibt bei einer Vielzahl der ausgewerteten Sensoren eine approximative Lagdauer von etwa 12-22 Zeiteinheiten (47-90 Minuten), nach der sich das Vorzeichen der Autokorrelation ändert. Diese zyklische Periodizität ist über den gesamten hier dargestellten Lagbereich sichtbar, wenn auch später undeutlicher und nicht mehr signifikant.

Weitere Auswertungen der Versuche E, G, und H unterstützen diese Aussagen. Auch hier zeigt sich eine deutlich stärker ausgeprägte zyklische Periodizität bei Brutlücken und Zellen im Randbereich der Brutfläche als bei leeren Zellen und verdeckelten Zellen im Brutbereich.

¹⁵ Durch die Verwendung der Daten, bei denen durch den gleitenden Mittelwert die Langzeitschwankungen entfernt wurden (siehe Kapitel 3.3.4), können Fluktuationen durch äußere Einflüsse minimiert werden.



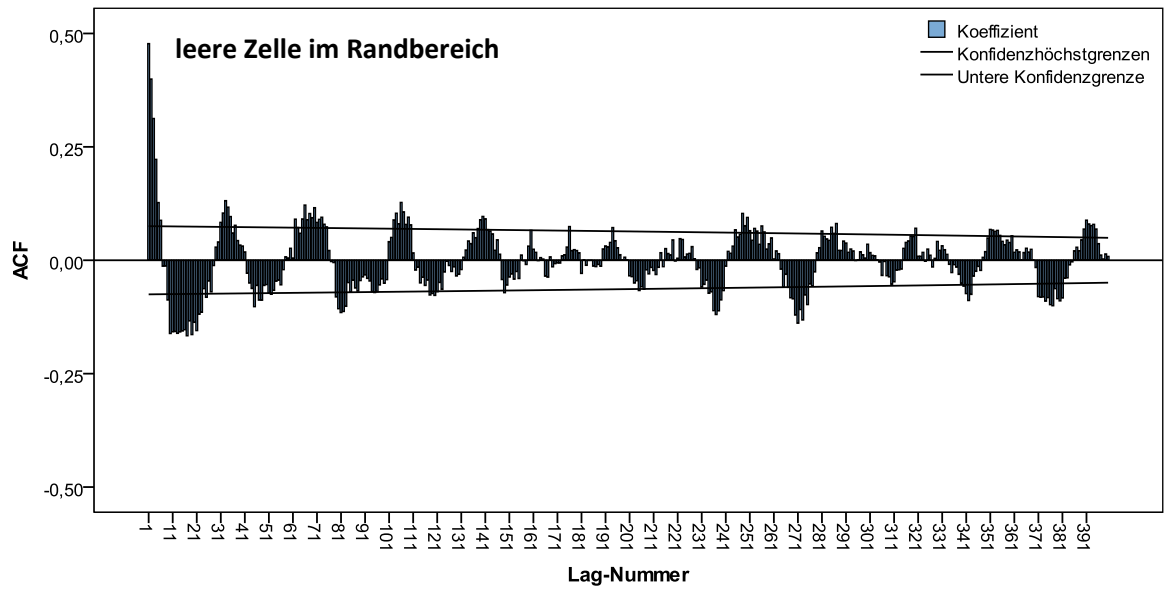


Abbildung 3.16: Autokorrelationsdiagramme diverser Zelltypen mit einer Lag-Dauer von 400 Zeiteinheiten

3.3.8 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei *Apis mellifera carnica*

Was passiert mit den Zelltemperaturen, wenn die Inkubatorortemperatur in kurzer Zeit um mehrere Grad Celsius abfällt? Wie stark ist die Temperaturänderung der drei Zellbereiche (leere Zellen, Randbereich, Brutbereich) im Vergleich zur Temperaturänderung der Inkubatorortemperatur? Wie groß ist die Standardabweichung der Temperaturbereiche vor und nach der Abkühlung?

Die Auswertung mehrerer Versuche zeigt, dass sich im Falle einer zusammenhängenden Brutfläche die mittleren Temperaturen der Zellen relativ gleichmäßig ändern. Findet eine Abkühlung der Inkubatorortemperatur statt, so ist die Abkühlung in allen drei Zellbereichen gleich hoch, allerdings niedriger als der Temperaturabfall der Inkubatorortemperatur. Abbildung 3.17 zeigt die Verteilung der Zelltemperaturen der drei Zellbereiche aus **Versuch G** bei verschiedenen Außentemperaturen. Durch einen Temperaturabfall der Inkubatorortemperatur in zwei Stufen findet – ausgehend von einer Temperatur um 28°C – eine Abkühlung auf 25°C und anschließend auf 23°C statt (siehe Abb. 3.1G). Die Ergebnisse zeigen, dass sich die drei Zellbereiche schon anhand ihrer Ausgangstemperatur bei 28°C Inkubatorortemperatur unterscheiden. Die Temperaturverteilung des Brutbereichs hat mit einem Mittelwert von 35,0°C ± 0,4°C die höchste Ausgangstemperatur, der Randbereich liegt mit einer mittleren Temperatur von 34,9°C ± 0,5°C annähernd im selben Temperaturbereich und die leeren Zellen sind mit 34,2°C ± 0,6°C signifikant ($p < 0,001$, Kruskal-Wallis-Test) kühler.

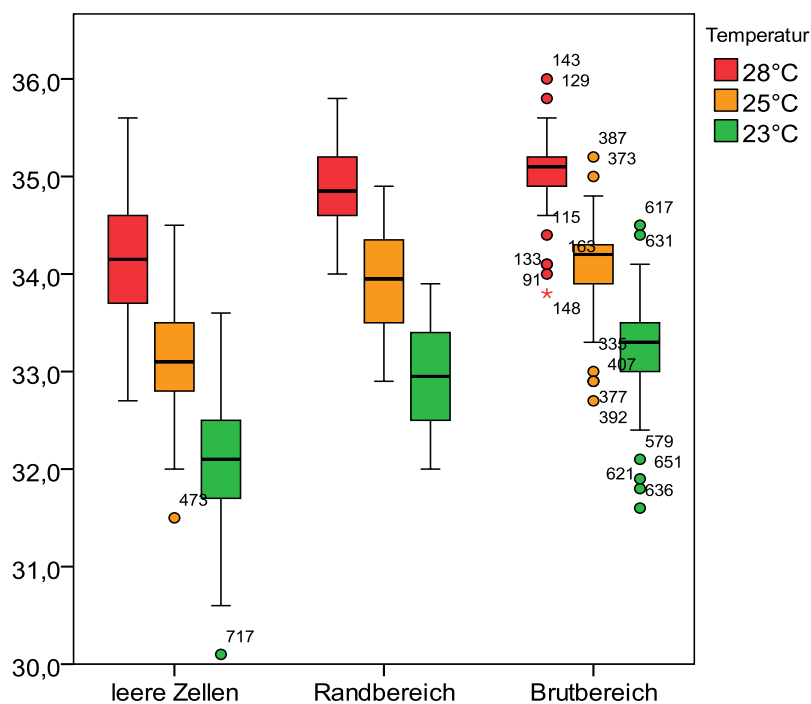


Abbildung 3.17: Verteilung der Zelltemperaturen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 28°C, 25°C & 23°C Inkubatorortemperatur, Y-Achse in °C

Nach Abkühlung der Inkubortemperatur um 3°C beziehungsweise weiteren 2°C findet bei allen drei Zellbereichen jeweils eine Abkühlung der Zelltemperaturen um etwa 1°C statt. Nach Absinken der Inkubortemperatur auf 25°C beträgt die Temperaturverteilung des Brutbereichs $\bar{x}= 34,1^{\circ}\text{C} \pm 0,4^{\circ}\text{C}$, des Randbereichs $\bar{x}= 33,9^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ und die Temperaturverteilung der leeren Zellen $\bar{x}= 33,1^{\circ}\text{C} \pm 0,6^{\circ}\text{C}$. Sie sind somit signifikant kälter, als die anderen Zelltypen ($p < 0,001$, Kruskal-Wallis-Test). Nach Absinken der Inkubortemperatur auf 23°C beträgt die Temperaturverteilung des Brutbereichs $\bar{x}= 33,2^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, des Randbereichs $\bar{x}= 32,9^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ und die Temperaturverteilung der leeren Zellen ist mit $\bar{x}= 32,1^{\circ}\text{C} \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ wiederum signifikant kühler ($p < 0,001$, Kruskal-Wallis-Test). Somit ist die Abkühlung aller drei Bereiche deutlich schwächer als die Abkühlung der Inkubortemperatur. In Abbildung 3.18 sind die Temperaturdifferenzen zwischen den drei Temperaturstufen der Inkubortemperatur aller Zellkategorien zu sehen. Die Grafik zeigt, dass die leeren Zellen zusammengenommen die größte Spannweite der Temperaturänderung zeigen (0,4°C-1,7°C), während der Brutbereich die kleinste Spannweite der Temperaturänderung zeigt (0,6°C-1,2°C). Der Randbereich liegt mit einer Temperaturabnahme von 0,6°C-1,5°C dazwischen. Die Temperaturabnahme der Zellen pro Zellkategorie ist zwischen den Temperaturstufen gleich.

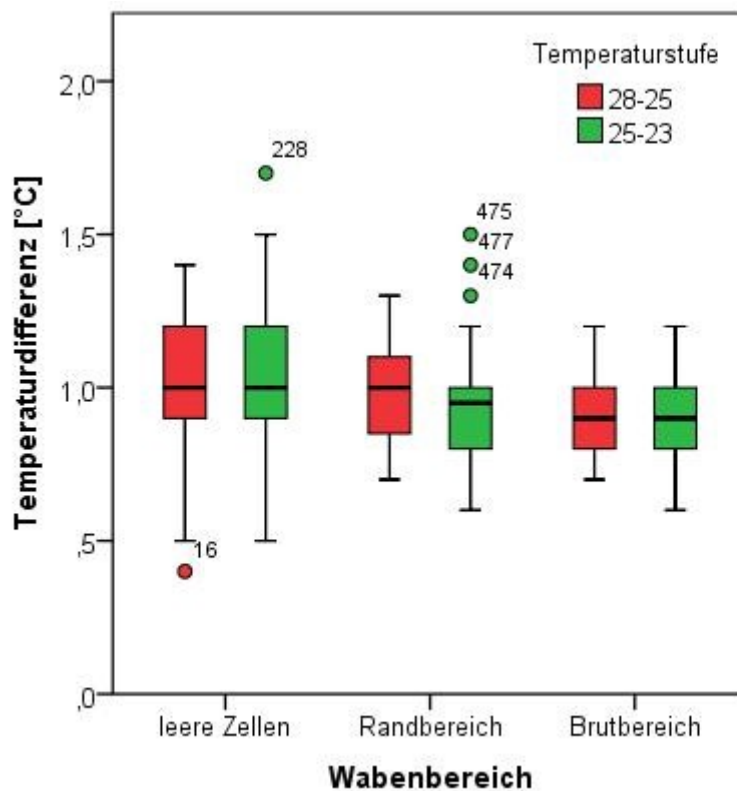


Abbildung 3.18: Verteilung der Temperaturdifferenzen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei Temperaturabfall der Inkubortemperatur von 28°C auf 25°C & 25°C auf 23°C, Y-Achse in °C

Abbildung 3.19 zeigt zusätzlich die Verteilung der Standardabweichungen der Zelltemperaturen in den drei Zellbereichen bei Temperaturabnahme der Inkubortemperatur. Auch in dieser Grafik wird deutlich, dass es keine Unterschiede zwischen den drei Temperaturstufen gibt. In jeder der drei Temperaturstufen (28°C, 25°C, 23°C) ist die Verteilung der Standardabweichungen sehr ähnlich. Die Unterschiede der Verteilung liegen im Bereich von maximal 0,1°C. Allerdings wird auch hier die Tendenz sichtbar, dass leere Zellen eine geringfügig höhere Standardabweichung zeigen als Zellen im Brutbereich. Somit wird die Temperatur der Brutzellen geringfügig stabiler gehalten als die Temperatur der leeren Zellen, die etwas stärkeren Temperaturschwankungen ausgesetzt sind.

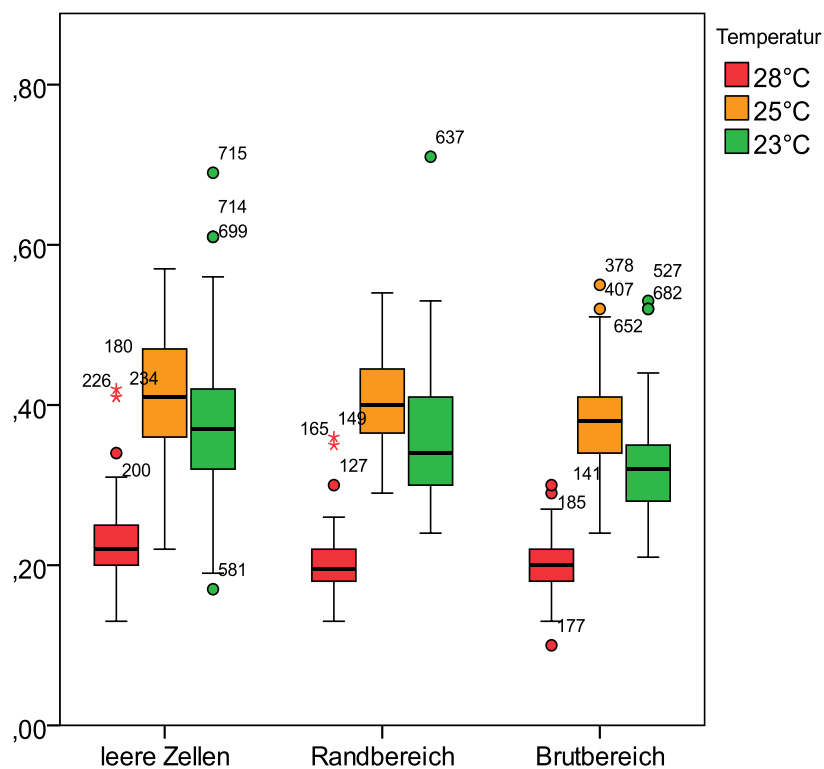


Abbildung 3.19: Verteilung der zugehörigen Standardabweichungen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 28°C, 25°C & 23°C Inkubortemperatur, Y-Achse in °C

Abbildung 3.20 stellt die räumliche Temperaturverteilung der Zellen pro Temperaturstufe dar. Dazu werden die mittleren Zelltemperaturen jeder Stufe in einer Falschfarbendarstellung auf die Brutwabe projiziert. Die Bilder geben obige Ergebnisse grafisch wider. Es ist zu erkennen, dass der Brutbereich insgesamt etwas wärmer ist, als der Randbereich oder die leeren Zellen. Nach Abkühlung auf 25°C und anschließend auf 23°C ist zu erkennen, dass die räumlichen Temperaturzonen weiterhin sichtbar sind, so dass von einer gleichmäßigen Abkühlung aller Zellen ausgegangen werden kann. Somit lassen sich die Ergebnisse aus Kapitel 3.3.5 unterstützen.

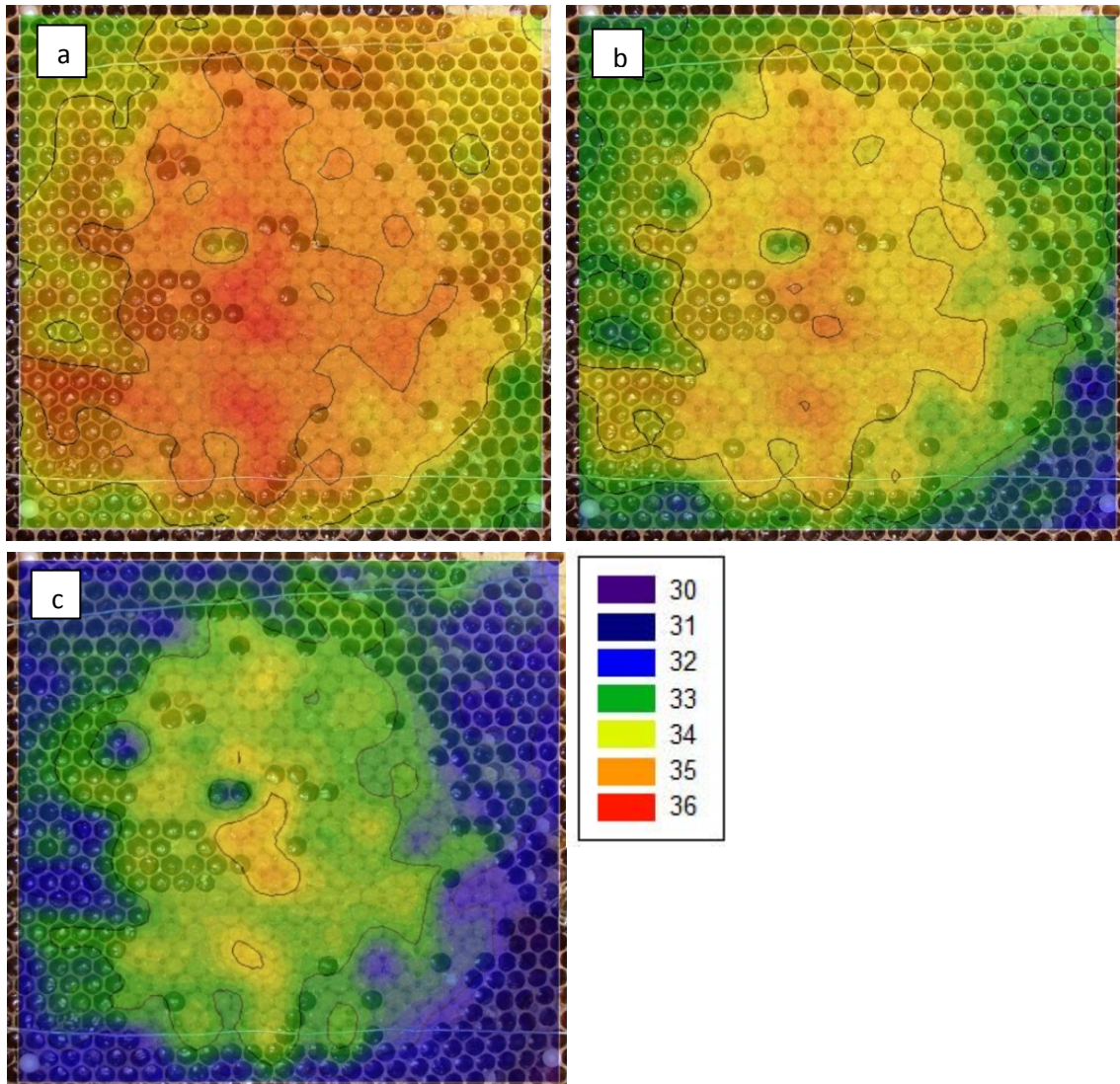


Abbildung 3.20: Falschfarbendarstellung der Temperaturmittelwerte der Zellen projiziert auf die Brutwabe bei a) 28°C, b) 25°C & c) 23°C

3.3.9 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei *Apis mellifera mellifera*

Welchen Einfluss hat die Subspezies *Apis mellifera mellifera* auf das räumliche und zeitliche Temperaturprofil einer Brutwabe? Lassen sich Unterschiede zu einer von *Apis mellifera carnica* besetzten Brutwabe finden?

Um diese Frage untersuchen zu können, werden zwei Versuchsdesigns untersucht. Einerseits werden Brutwaben ausgewertet, welche ausschließlich von *Apis mellifera mellifera* besetzt sind, andererseits werden Brutwaben analysiert, welche einen Bienenbesatz aus beiden Rassen aufweisen (siehe Kapitel 3.3.10). **Versuch H** zeichnet sich durch eine homogene Bienenzusammensetzung aus der Unterart *Apis mellifera mellifera* aus. Die Tiere wurden in der Versuchsdurchführung mit einem Abfall der Inkubatorortemperatur von 27,5°C auf 23°C konfrontiert. Für jede Temperaturstufe der Inkubator-temperatur wird die Verteilung der Zelltemperaturen in den drei Zellkategorien (leere Zellen, Randbereich, Brutbereich) in Abbildung 3.21 grafisch dargestellt.

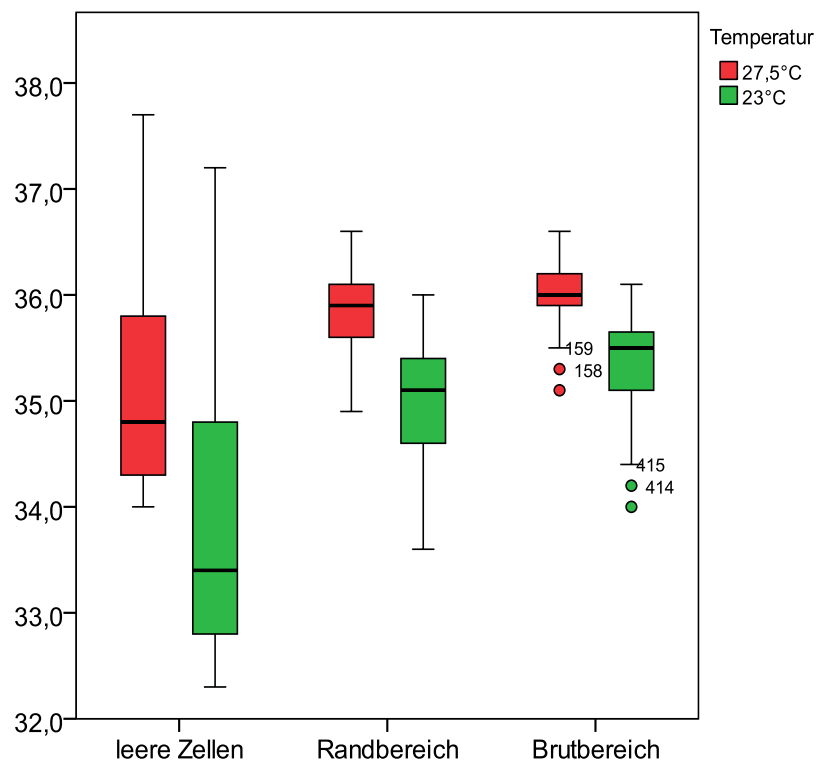


Abbildung 3.21: Verteilung der Zelltemperaturen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 27,5°C & 23°C Inkubator-temperatur, Y-Achse in °C

Die Ergebnisse in Abbildung 3.21 zeigen, dass sich die Zelltemperaturen in den drei Zellbereichen vor und nach Abkühlung der Inkubator­temperatur ähnlich verhalten wie die Zellen aus Versuch G. Auch hier haben leere Zellen die größte, und Zellen des Brutbereichs die kleinste Spannweite in der Temperaturverteilung. Allerdings fällt auf, dass alle Zellen aus Versuch H eine höhere Ausgangstemperatur aufweisen als die Zellen, die von *Apis mellifera carnica* gewärmt werden. Vergleicht man die verschiedenen Zellbereiche aus Versuch H untereinander, so zeigt sich, dass die Temperaturverteilung des Brutbereichs mit einem Mittelwert von $\bar{x} = 36,0^{\circ}\text{C} \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ die höchste Ausgangstemperatur hat. Der Randbereich liegt mit einer mittleren Temperatur von $\bar{x} = 35,9^{\circ}\text{C} \pm 0,4^{\circ}\text{C}$ annähernd im selben Temperaturbereich und die leeren Zellen sind mit $\bar{x} = 35,1^{\circ}\text{C} \pm 0,9^{\circ}\text{C}$ signifikant kühler ($p < 0,001$, Kruskal-Wallis-Test). Somit sind die Ausgangstemperaturen im Vergleich zu Versuch G um ca. 1°C höher. Nach Absinken der Inkubator­temperatur auf 23°C beträgt die Temperaturverteilung des Brutbereichs $\bar{x} = 35,3^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, der Randbereich liegt mit einer mittleren Temperatur von $\bar{x} = 35,0^{\circ}\text{C} \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ annähernd im selben Temperaturbereich und die leeren Zellen sind mit $\bar{x} = 33,8^{\circ}\text{C} \pm 1,2^{\circ}\text{C}$ wieder signifikant kühler ($p < 0,001$, Kruskal-Wallis-Test). Die Abkühlung dieser Zellen ist somit nach einem Abfall der Inkubator­temperatur um etwa $4,5^{\circ}\text{C}$ deutlich geringer, als die Abkühlung der Zellen aus Versuch G mit der Unterart *Apis mellifera carnica* nach Abfall der Inkubator­temperatur um 5°C . Während in Versuch G die Zellen insgesamt um ca. 2°C abkühlen, kühlen die Zellbereiche von *Apis mellifera mellifera* im Mittel nur um $0,7^{\circ}\text{C}$ bis $1,3^{\circ}\text{C}$ ab.

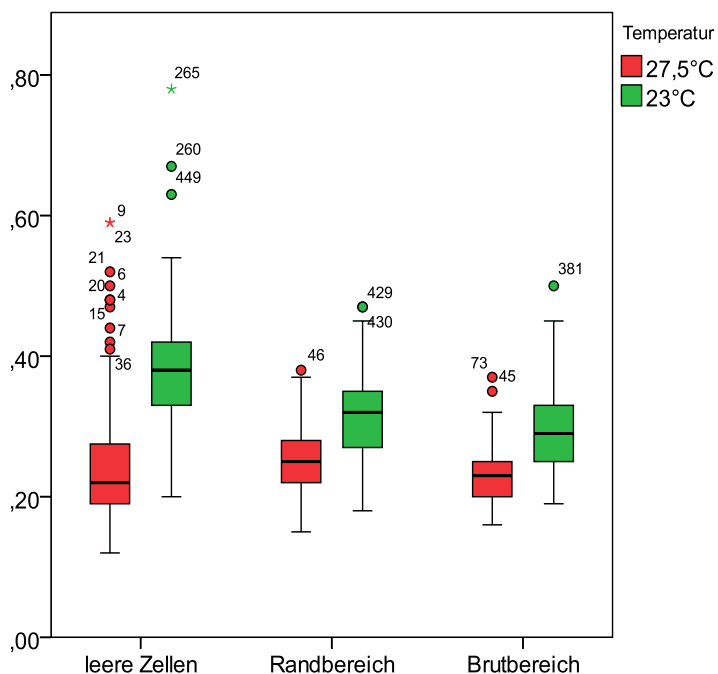


Abbildung 3.22: Verteilung der zugehörigen Standardabweichungen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei $27,5^{\circ}\text{C}$ & 23°C Inkubator­temperatur, Y-Achse in $^{\circ}\text{C}$

Abbildung 3.22 zeigt die zugehörigen Standardabweichungen der Zelltemperaturen. Auch diese sind nach Zellkategorien und Temperaturstufen unterteilt. In den zwei Temperaturstufen wird sichtbar, dass sich bei 27,5°C die Standardabweichungen aller drei Zellkategorien recht ähnlich sind, wobei wiederum sichtbar wird, dass leere Zellen eine höhere Spannweite in der Standardabweichung aufweisen. Bei einer Inkubator Temperatur von 23°C wird diese Beobachtung deutlicher. Die Standardabweichungen der leeren Zellen weisen deutlich höhere Werte auf als Zellen im Rand- oder Brutbereich. Somit sind die Temperaturschwankungen in leeren Zellen bei niedrigen Außentemperaturen insgesamt eindeutig größer als bei Zellen des Rand- oder Brutbereichs.

Abbildung 3.23 zeigt die die räumliche und zeitliche Temperaturverteilung der Zellen pro Temperaturstufe. Dazu werden die mittleren Zelltemperaturen wiederum in einer Falschfarbendarstellung auf die Brutwabe projiziert. Es ist zu erkennen, dass der Brutbereich im Mittel wärmer ist als der Randbereich oder die leeren Zellen. Allerdings wird ebenfalls sichtbar, dass es Zellen im Randbereich und im Bereich der leeren Zellen gibt, welche außergewöhnlich warm sind (maximale Zelltemperaturen: 37,7°C bei 27,5°C Inkubator Temperatur sowie 37,2°C bei 23°C Inkubator Temperatur). Somit lässt sich die große Spannweite der Mittelwerte und Standardabweichungen bei den leeren Zellen erklären.¹⁶ Auffällig ist, dass die Brutwabe von *Apis mellifera mellifera* insgesamt sehr viel wärmer ist als die Brutwabe von *Apis mellifera carnica*. Auch nach dem Temperaturabfall der Inkubator Temperatur zeigt die räumliche Temperaturverteilung höhere Temperaturen auf der gesamten Brutfläche als bei *Apis mellifera carnica* bei vergleichbarer Inkubator Temperatur.

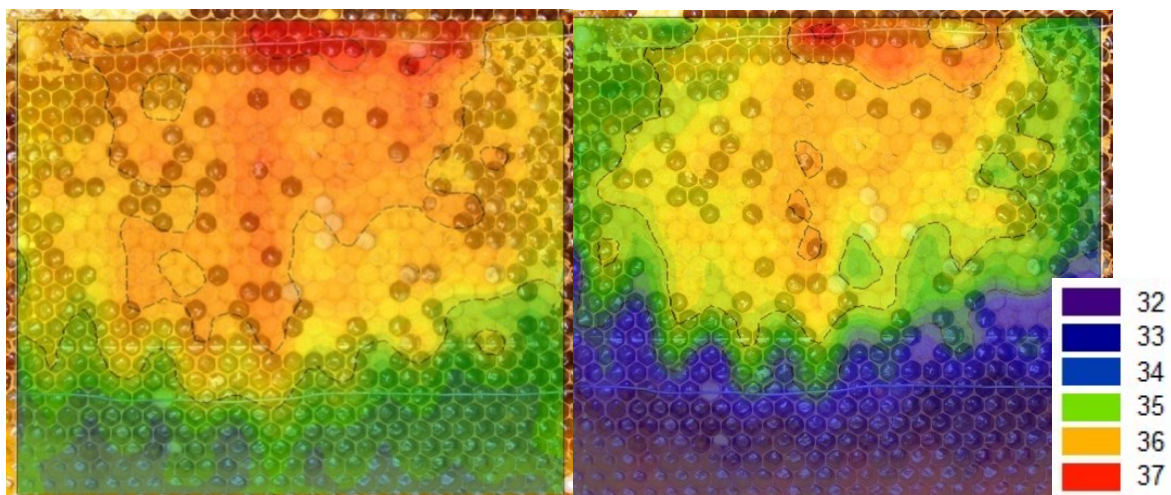


Abbildung 3.23: Falschfarbendarstellung der Temperaturmittelwerte projiziert auf die Brutwabe bei 27,5°C (links) & 23°C

¹⁶ Mehr zum Thema Temperaturen im Randbereich der Brutfläche siehe auch Kapitel 3.6.

3.3.10 Änderung der Brutwabentemperatur nach Absinken der Umgebungstemperatur bei gemischter Gruppe

Welchen Einfluss hat die Zusammensetzung der Unterarten innerhalb einer Bienengruppe auf das räumliche und zeitliche Temperaturprofil einer Brutwabe? Lassen sich Unterschiede zu den homogenen Bienengruppen für die Verteilung der Zelltemperaturen finden?

In **Versuch J** wurde eine heterogen gemischte Bienengruppe aus beiden Unterarten analysiert. In der Versuchsdurchführung wird ein Abfall der Inkubator­temperatur von 26,5°C auf 22,5°C erzeugt. Für beide Temperaturstufen der Inkubator­temperatur wird die Verteilung der Zelltemperaturen in den drei Zellbereichen (leere Zellen, Randbereich, Brutbereich) ausgewertet. Die Ergebnisse aus Versuch J zeigen eine andere Temperaturverteilung der Zellen als in Versuch G & H. Die Ausgangstemperaturen der drei Zellbereiche bei einer Inkubator­temperatur von 26,5°C liegen mit einem Mittelwert von 35,6°C ± 0,3°C im Brutbereich, 35,6°C ± 0,4°C im Randbereich sowie 35,6°C ± 0,3°C bei den leeren Zellen gleichauf. Nach Absinken der Inkubator­temperatur auf 22,5°C beträgt die Temperaturverteilung des Brutbereichs $\bar{x} = 35,1^\circ\text{C} \pm 0,4^\circ\text{C}$; die Temperaturverteilung des Randbereichs ($\bar{x} = 35,1^\circ\text{C} \pm 0,5^\circ\text{C}$) sowie der leeren Zellen ($\bar{x} = 35,1^\circ\text{C} \pm 0,4^\circ\text{C}$) liegen im selben Temperaturbereich und sind nicht signifikant verschieden. Die Abkühlung dieser Zellen ist nach einem Abfall der Inkubator­temperatur um etwa 4°C deutlich geringer als die Abkühlung der Zellen aus Versuch G & H nach Abfall der Inkubator­temperatur um 5°C bzw. 4,5°C. Alle Zellbereiche der heterogen gemischten Gruppe kühlen im Mittel um nur 0,5°C ab. Weiterhin fällt auf, dass die Spannweite der Zelltemperaturen in diesem Versuch im Randbereich deutlich größer ist als bei leeren Zellen oder im Brutbereich.

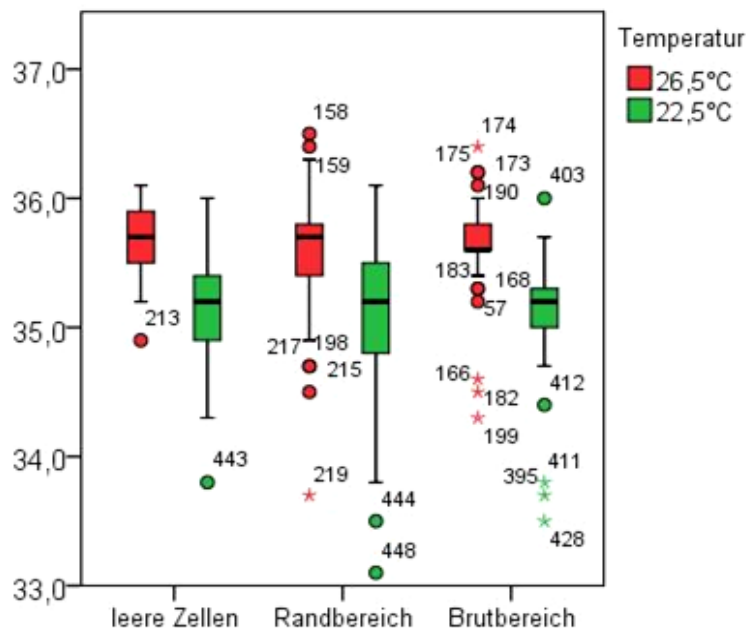


Abbildung 3.24: Verteilung der Zelltemperaturen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 26,5°C & 22,5°C Inkubator­temperatur, Y-Achse in °C

Abbildung 3.25 zeigt die zugehörigen Standardabweichungen der Zelltemperaturen. Sie sind nach Zellkategorien und Temperaturstufe unterteilt. Die Grafik zeigt, dass pro Temperaturstufe der Inkubator Temperatur die Standardabweichungen für jede Zellkategorie gleich sind.

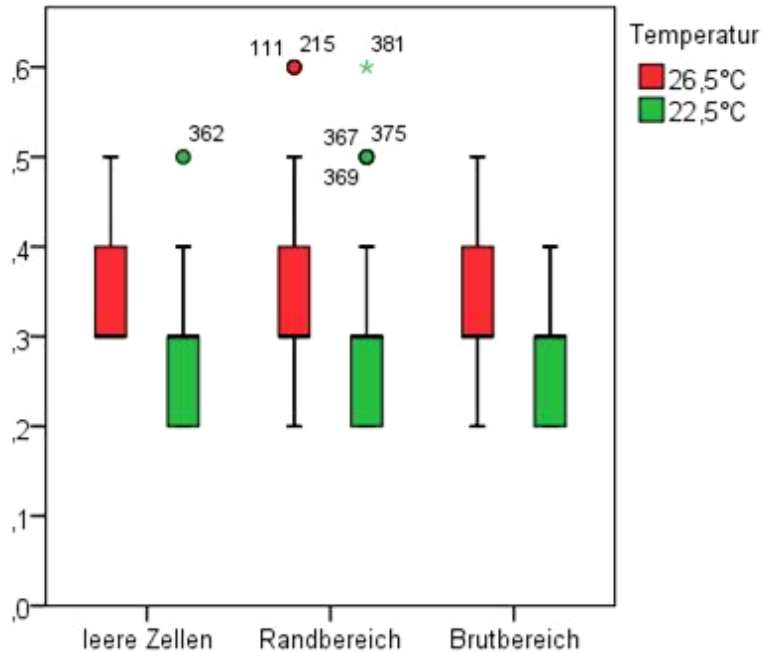


Abbildung 3.25: Verteilung der zugehörigen Standardabweichungen in den Bereichen leerer Zellen, Randbereich & Brutbereich bei 26,5°C & 22,5°C Inkubator Temperatur, Y-Achse in °C

Abbildung 3.26 zeigt die die räumliche und zeitliche Temperaturverteilung der Zellen pro Temperaturstufe, indem die mittleren Zelltemperaturen in einer Falschfarbendarstellung auf die Brutwabe projiziert werden. Es ist zu erkennen, dass sich die verwendete Brutwabe durch eine horizontale Teilung in zwei Brutflächen auszeichnet. Ein Großteil der leeren Zellen liegt somit im Bereich zwischen den zwei Brutflächen. Diese Zellen sind deutlich wärmer als die leeren Zellen am äußeren Rand der zwei Brutflächen. Ebenfalls liegt folglich auch ein Großteil der Zellen des Randbereichs zentral zwischen den Bruthälften. Die Lage der Zellen hat somit einen großen Einfluss auf ihre Temperaturentwicklung, so dass nicht ausschließlich die Zellkategorie die Temperatur einer Zelle bestimmt. Nach Absinken der Inkubator Temperatur von 26,5°C auf 22,5°C ist nur eine geringfügige Abkühlung der mittleren Zelltemperaturen zu beobachten.¹⁷

¹⁷ Mehr über den Einfluss der Brutlücken und Randbereiche auf die Temperaturverteilung der Zellen siehe Kapitel 3.6.

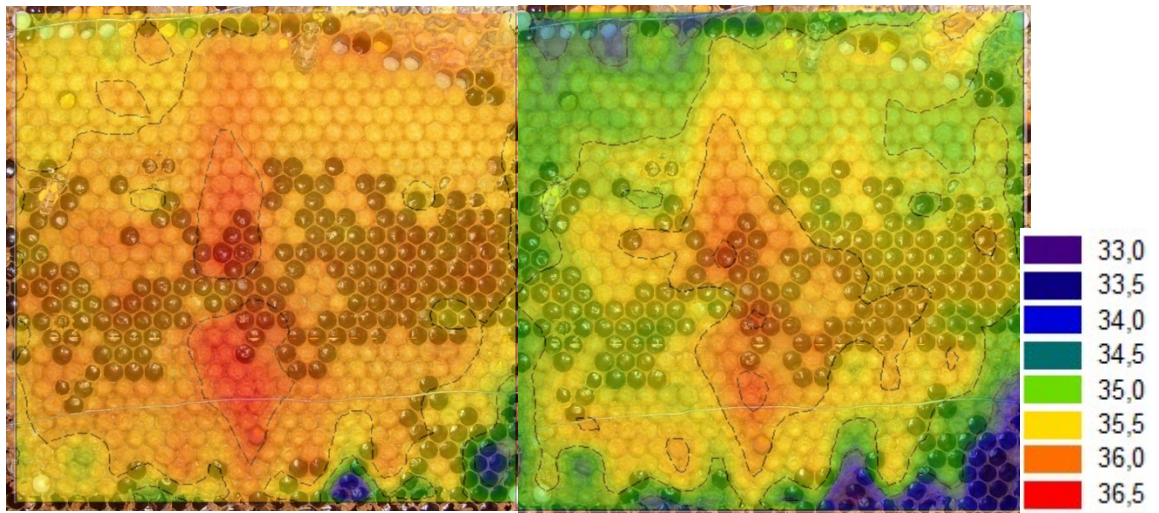


Abbildung 3.26: Falschfarbendarstellung der Temperaturmittelwerte projiziert auf die Brutwabe bei a) 26,5°C und b) 22,5°C

3.4 Die Thoraxtemperaturen der Bienen

Dieses Kapitel beschäftigt sich mit den Thoraxtemperaturen der Arbeiterrinnen. Mit Hilfe einer Thermografiekamera wurden die Körpertemperaturen der Bienen gemessen und anschließend ausgewertet.

Dieses Kapitel gliedert sich in folgende Unterkapitel:

- 3.4.1 Die Bienendichte auf der Brutfläche*
- 3.4.2 Die Verteilung der Thoraxtemperaturen*
- 3.4.3 Die Thoraxtemperaturen in Abhängigkeit vom Zelltyp*
- 3.4.4 Die Temperaturverteilung der Thoraxtemperaturen auf einer Brutfläche und ihre Beziehung zur Bienenraumtemperatur*
- 3.4.5 Die Thoraxtemperaturen in Abhängigkeit zur Lage im Brutbereich*
- 3.4.6 Schwankungen der Thoraxtemperaturen und Bienendichte im zeitlichen Verlauf*
- 3.4.7 Änderung der Thoraxtemperaturen nach Abfall der Inkubatortemperatur*
- 3.4.8 Änderung der Thoraxtemperaturen bei Bienen der Unterart *Apis mellifera mellifera**
- 3.4.9 Änderung der Thoraxtemperaturen bei einer gemischten Gruppe*
- 3.4.10 Unterschiede in der Thoraxtemperatur zwischen den Unterarten innerhalb einer Versuchsgruppe*
- 3.4.11 Thoraxtemperaturen bei zwei unverbundenen Brutflächen*

3.4.1 Die Bienendichte auf der Brutfläche

Wie viele Bienen befinden sich bei einer Außentemperatur von $27^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$ im Durchschnitt bei einlagigem Bienenbesatz auf dem Brutbereich einer Wabe? Um die relative Bienendichte auf einer Brutfläche berechnen zu können, muss als erstes die Anzahl der verdeckelten Brutzellen gezählt werden. Anschließend wird die mittlere Bienenmenge pro Versuch berechnet.¹⁸

Abbildung 3.27 & Tabelle 3.6 zeigen anhand von sieben Versuchen, dass bei einlagigem Bienenbesatz das Verhältnis von Bienen zu Brutzellen bei Umgebungstemperaturen von 26°C bis 28°C bei $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ liegt. Die Anzahl an Bienen auf leeren Zellen beträgt im Vergleich zum Brutbereich bei Umgebungstemperaturen von 26°C bis 28°C vergleichsweise weniger als $\frac{1}{10}$.¹⁹

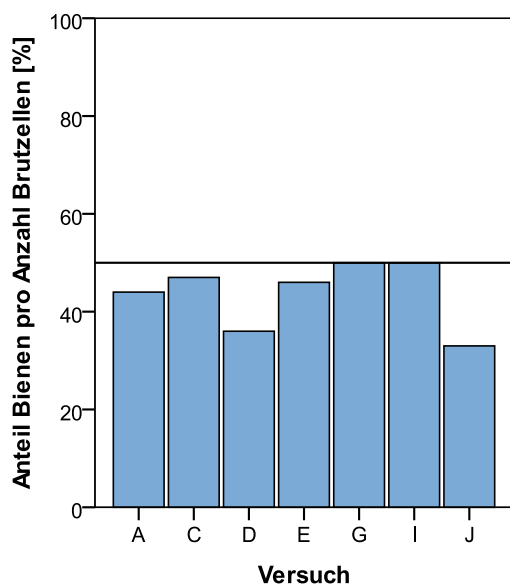


Abbildung 3.27: Verhältnis der Bienen zu Brutzellen

Tabelle 3.6: Prozentwerte Bienen/Brutzellen der einzelnen Versuche

	A	C	D	E	G	I	J
Anteil Bienen/Brutzellen	44%	47%	36%	46%	50%	50%	33%

¹⁸ Bei Versuchen mit Temperaturabfall wurde nur die Bienenmenge im Zeitraum vor dem Absinken der Inkubatorortemperatur ausgewertet.

¹⁹ Die Bienenmenge zwischen den einzelnen Messungen eines Versuchs kann allerdings stark variieren (siehe Kapitel 3.4.6).

3.4.2 Die Verteilung der Thoraxtemperaturen

Abbildung 3.28 gibt einen Überblick über die Verteilung der Thoraxtemperaturen der Versuche A bis J. In dieser Darstellung wurden pro Versuch die Thoraxtemperaturen aller Messungen in die Analyse involviert.²⁰

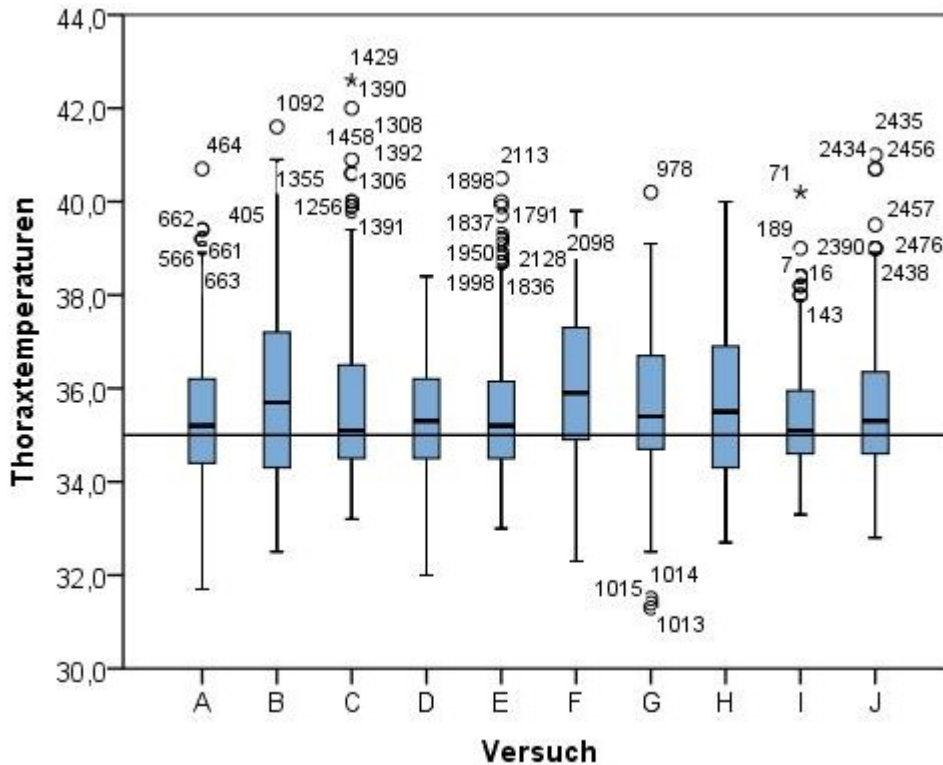


Abbildung 3.28: Überblick über die Verteilung der Thoraxtemperaturen der Versuche A bis J, Y-Achse in °C

Die Grafik zeigt, dass sich die Thoraxtemperaturen der ausgewerteten Arbeiterinnen in einem Temperaturbereich von 31,3°C bis 42,6°C bewegen. Die Mittelwerte der Thoraxtemperaturen liegen in allen Versuchen bei $35,7^{\circ}\text{C} \pm 0,4^{\circ}\text{C}$. Zusätzlich ist erkennbar, dass es sehr viele Extremwerte im oberen Temperaturbereich gibt. Die Verteilung der Thoraxtemperaturen aller Versuche ist, bis auf Versuch F, untereinander nicht signifikant verschieden.²¹

²⁰ Versuch D wurde aufgrund der Versuchsdauer von 53h auf 15 Messungen beschränkt.

²¹ Signifikanzwerte der Versuche A-F $p < 0,001$; C-F $p = 0,028$; D-F $p < 0,001$; E-F $p = 0,001$; I-F $p = 0,001$ nach Kruskal-Wallis; alle anderen Vergleiche mit Versuch F sind nicht signifikant.

3.4.3 Die Thoraxtemperaturen in Abhängigkeit vom Zelltyp

Unterscheiden sich die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen, die auf leeren bzw. verdeckelten Zellen sitzen?

Die Auswertung zeigt, dass die Thoraxtemperaturen von Bienen auf verdeckelten Brutzellen signifikant höher sind als die Thoraxtemperaturen von Bienen auf leeren Zellen. Als Beispiel hierfür kann **Versuch A** herangezogen werden. In Abbildung 3.29 wird sichtbar, dass sich die mittleren Thoraxtemperaturen von Bienen auf leeren Zellen im Durchschnitt bei $32,9^{\circ}\text{C} \pm 1,2^{\circ}\text{C}$ befinden, während die Thoraxtemperaturen von Bienen auf dem Brutbereich einen Mittelwert von $35,6^{\circ}\text{C} \pm 1,4^{\circ}\text{C}$ besitzen. Dieser Unterschied ist hochsignifikant ($p < 0,001$, Mann-Whitney U-Test).

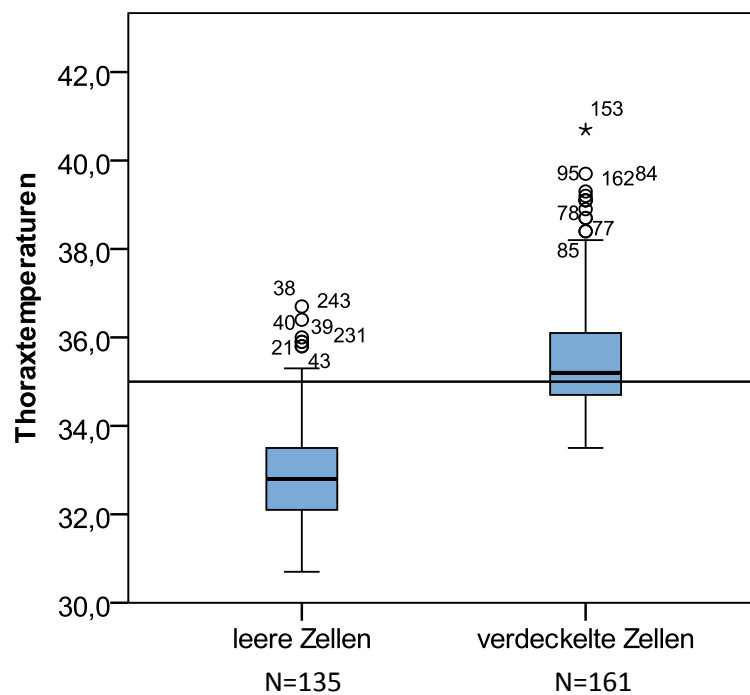


Abbildung 3.29: Thoraxtemperaturen von Bienen auf leeren und verdeckelten Zellen (Vergleichsgerade bei 35°C), Y-Achse in $^{\circ}\text{C}$

3.4.4 Die Temperaturverteilung der Thoraxtemperaturen auf einer Brutfläche und ihre Beziehung zur Bienenraumtemperatur

Wie verteilen sich Thoraxtemperaturen der Bienen, die auf dem Brutbereich einer Wabe sitzen?

Abbildung 3.30 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Thoraxtemperaturen aller Arbeiterinnen in **Versuch D** über sechs Stichproben. Der schwarze Pfeil gibt die Spannweite der Bienenraumtemperatur an. Das Histogramm zeigt, dass die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen größtenteils über der Bienenraumtemperatur liegen. Nur ein kleiner Teil der Thoraxtemperaturen befindet sich im Bereich der Bienenraumtemperatur (< 5%). Der Mittelwert der Thoraxtemperaturen liegt bei $35,3^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$.

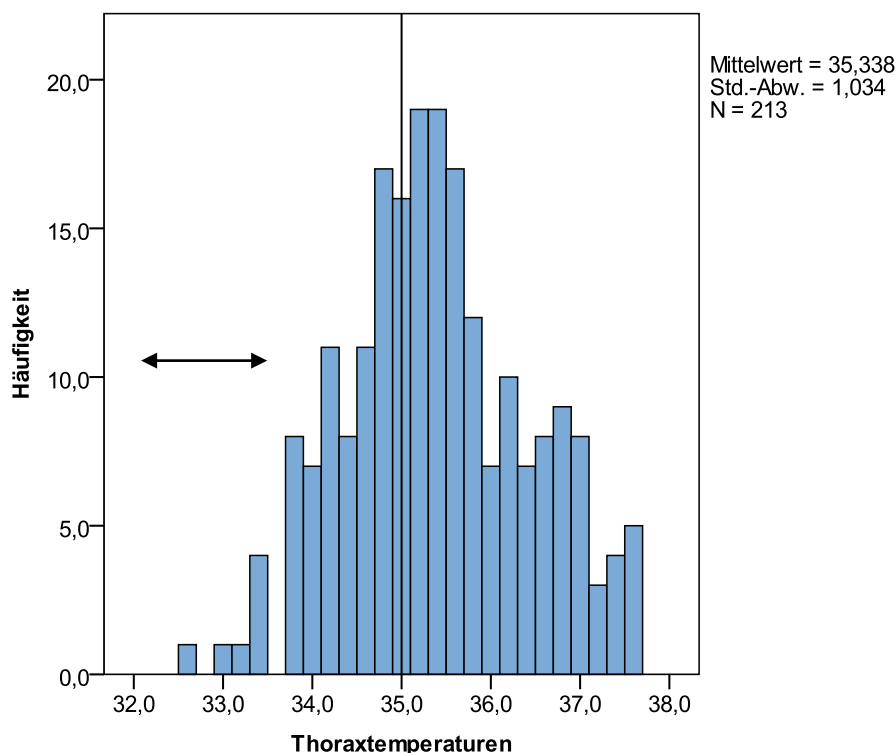


Abbildung 3.30: Histogramm der Thoraxtemperaturen über 6 Messungen aus Versuch D mit Bezugslinie bei 35°C (horizontaler Pfeil: Spannbreite der Bienenraumtemperatur), X-Achse in $^{\circ}\text{C}$

Doch wie verhalten sich die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf einer Brutfläche relativ zur Bienenraumtemperatur? Um diese Frage zu beantworten, wurde bei Versuchen mit konstanter Inkubatortemperatur²² jeweils die Differenz der Thoraxtemperatur zur Bienenraumtemperatur berechnet.

²² Versuche A, C, E, I

Abbildung 3.31 zeigt die Ergebnisse dieser Auswertung. Auch hier wird sichtbar, dass fast alle Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen höher sind als die lokale Bienenraumtemperatur. Nur ein sehr geringer Anteil an Arbeiterinnen hat Thoraxtemperaturen im Bereich der Bientemperatur. Im Durchschnitt sind die Thoraxtemperaturen $3,2\text{ °C} \pm 1,5\text{ °C}$ höher als die vorherrschende Bienenraumtemperatur.

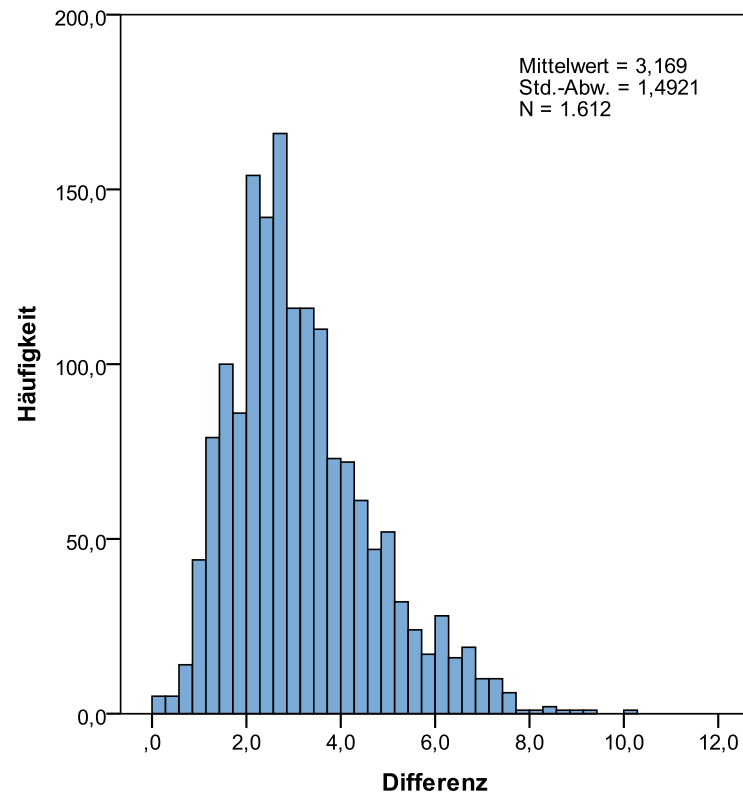


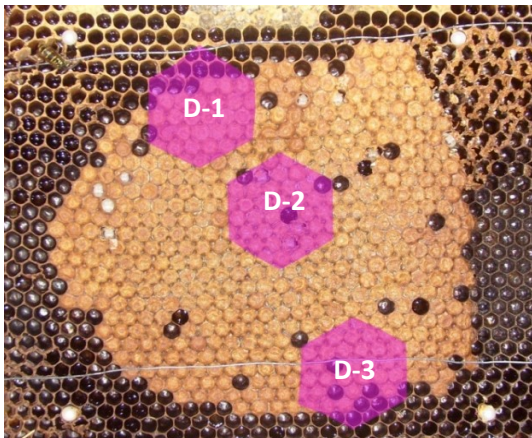
Abbildung 3.31: Differenz der Thoraxtemperaturen zur Bienenraumtemperatur der Versuche A, C, E und I; X-Achse in °C

3.4.5 Die Thoraxtemperaturen in Abhängigkeit zur Lage im Brutbereich

Unterscheiden sich die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen an verschiedenen Stellen auf dem Brutbereich?

Um diese Frage zu beantworten, wurden unterschiedliche Areale einer Brutwabe ausgewählt und die aufsitzenden Thoraxtemperaturen der Bienen ausgewertet. Die Ergebnisse mehrerer Analysen zeigen, dass sich die Thoraxtemperaturen lokal unterscheiden können.

Am Beispiel von **Versuch D** kann gezeigt werden, dass die Thoraxtemperaturen von Bienen im Randbereich der Brutfläche im Durchschnitt etwas kühler sind als die Thoraxtemperaturen von



Bienen im Zentrum der Brutfläche. Für diese Auswertung wurden die Thoraxtemperaturen der Tiere auf den drei Arealen D-1, D-2 und D-3 etwa zehn Stunden lang im Abstand von 30 Minuten gemessen. Abbildung 3.32 zeigt ein Foto der Wabe mit den eingezeichneten Arealen. D-1 und D-3 befinden sich im oberen bzw. unteren Randbereich der Brutfläche, während D-2 im Zentrum der Brutfläche liegt.

Abbildung 3.32: Foto der Brutwabe mit den drei Auswertungsarealen D-1, D-2 & D-3

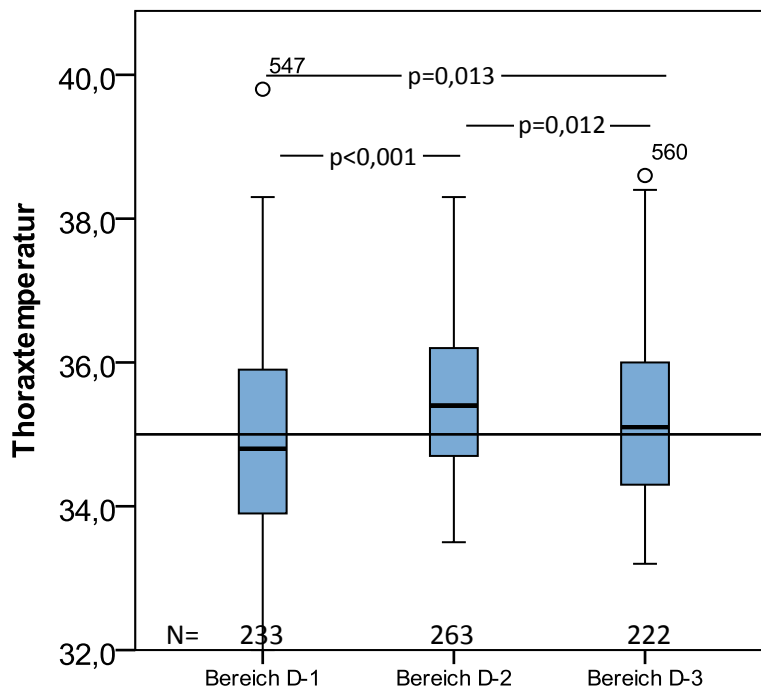


Abbildung 3.33: Verteilung der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den drei Bereichen D-1, D-2 & D-3 mit Angabe der Anzahl und Signifikanzwerte nach Kruskal-Wallis-Test; Y-Achse in °C

Abbildung 3.33 stellt die Verteilung der Thoraxtemperaturen auf den drei Bereichen grafisch dar. Die Thoraxtemperaturen auf dem Bereich D-2 sind mit $\bar{x}=35,5^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$ signifikant höher als die Thoraxtemperaturen auf den Bereichen D-1 ($\bar{x}=34,9^{\circ}\text{C} \pm 1,3^{\circ}\text{C}$; $p<0,001$) und D-3 ($\bar{x}=35,2^{\circ}\text{C} \pm 1,1^{\circ}\text{C}$; $p=0,012$). Die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen D-1 und D-3 unterscheiden sich ebenfalls signifikant voneinander ($p=0,013$).²³

²³ Kruskal-Wallis-Test unabhängiger Stichproben, paarweise Vergleiche

3.4.6 Schwankungen der Thoraxtemperaturen und Bienendichte im zeitlichen Verlauf

Wie ändern sich im zeitlichen Verlauf die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen und die Bienendichte an verschiedenen Stellen auf der Brutfläche?

Im zeitlichen Verlauf der Versuche zeigt sich, dass die Höhe der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen und die Bienendichte bei jeder Messung variieren. Wie groß diese Schwankungen sind, kann am Beispiel von **Versuch D** verdeutlicht werden. Abbildung 3.34 zeigt die Auswertung der Areale D-1, D-2 und D-3 über 20 Messungen bei konstanter Inkubator­temperatur von $27,1^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ im Abstand von jeweils 30 Minuten.

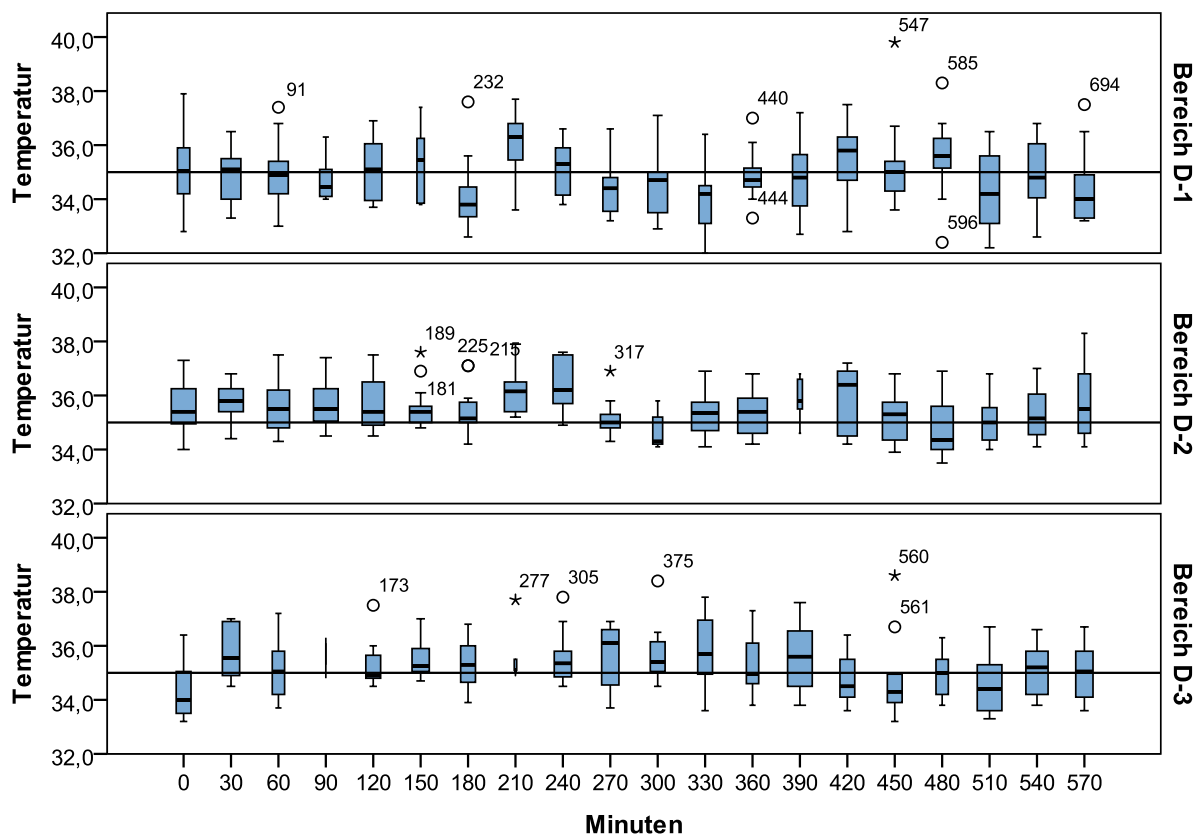


Abbildung 3.34: Zeitlicher Verlauf der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den drei Bereichen D-1, D-2 & D-3 (Messabstand: 30 Minuten); Balkenbreite gibt relative Bienendichte an; Y-Achse in $^{\circ}\text{C}$

Auf Areal D-1 wurden 32,5%, auf Areal D-2 36,6% und auf Areal D-3 30,9% aller ausgewerteten Bienen gezählt. Die Bienendichte schwankt im Areal D-1 zwischen 8 und 13 Bienen, im Areal D-2 zwischen 7 und 17 Arbeiterinnen und im Areal D-3 zwischen 5 und 15 Bienen.

Der Gesamtmittelwert der Thoraxtemperaturen im Bereich D-1 beträgt $34,9^{\circ}\text{C} \pm 1,3^{\circ}\text{C}$. Die Verteilung der Thoraxtemperaturen ist zwischen den Messungen signifikant verschieden voneinander.

Der Gesamtmittelwert der Thoraxtemperaturen im Bereich D-2 beträgt $35,5^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$. Die Verteilung der Thoraxtemperaturen ist zwischen den Messungen wiederum signifikant verschieden voneinander.

Der Gesamtmittelwert der Thoraxtemperaturen im Bereich D-3 beträgt $35,2^{\circ}\text{C} \pm 1,1^{\circ}\text{C}$. Auch hier ist die Verteilung der Thoraxtemperaturen zwischen den Messungen signifikant verschieden voneinander.²⁴

²⁴ Für die statistische Auswertung wurde jeweils ein ANOVA-Test durchgeführt.

3.4.7 Änderung der Thoraxtemperaturen nach Abfall der Inkubator­temperatur

Wie ändern sich die Thoraxtemperaturen von Arbeiterinnen nach dem Absinken der Inkubator­temperatur?

Um diese Fragestellung zu untersuchen, wurden die Thoraxtemperaturen von Arbeiterinnen aus **Versuch G** vor und nach dem Temperaturabfall der Außenluft gemessen und anschließend analysiert. Der Temperaturabfall der Inkubator­temperatur findet in zwei Stufen statt. Ausgehend von einer Temperatur um 28°C findet eine Abkühlung auf 25°C und anschließend auf 23°C statt (siehe Abbildung 3.1-Versuch G). Aus Gründen der leichteren Auswertbarkeit wurden zwei gleich große Areale auf dem Brutbereich ausgewählt und die dort aufsitzenden Arbeiterinnen vermessen. Das Areal G-1 befindet sich im Randbereich der Brutfläche und besteht aus verdeckelten und leeren Zellen; das Areal G-2 ist dagegen zentral auf dem Brutbereich gelegen.

Abbildung 3.35 zeigt ein Foto der Wabe mit den eingezeichneten Arealen G-1 und G-2. In Abbildung 3.30 sind die Ergebnisse der Auswertung zu sehen.

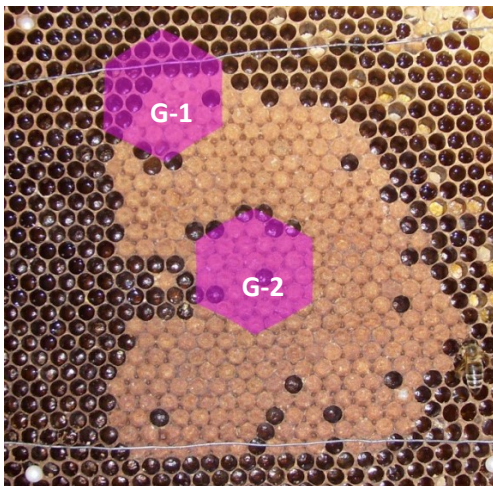


Abbildung 3.35: Foto der verwendeten Wabe mit den zwei Arealen G-1 & G-2

Die Ergebnisse der Untersuchung zeigen, dass die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen bei einer Inkubator­temperatur von 28°C auf dem Areal G-2 im Durchschnitt mit $35,7^{\circ}\text{C} \pm 1,3^{\circ}\text{C}$ signifikant höher sind als die Thoraxtemperaturen auf Areal G-1 ($\bar{x}=35,0^{\circ}\text{C} \pm 0,8^{\circ}\text{C}$). Nach Abfall der Inkubator­temperatur auf 25°C steigen die Thoraxtemperaturen der Bienen auf beiden Arealen an. Dieser Anstieg ist im Areal G-1 signifikant. Der Mittelwert der Thoraxtemperaturen beträgt auf Areal G-2 nun $36,2^{\circ}\text{C} \pm 1,3^{\circ}\text{C}$ und ist damit insignifikant höher als der Mittelwert auf Areal G-1 mit $36,0^{\circ}\text{C} \pm 1,3^{\circ}\text{C}$.

Nach einem weiteren Absinken der Inkubator­temperatur auf 23°C steigen die Thoraxtemperaturen der aufsitzenden Arbeiterinnen im Areal G-2 weiterhin an; der Mittelwert beträgt nun $36,2^{\circ}\text{C} \pm$

1,9°C. Im Areal G-1 kommt es dagegen zu einem signifikanten Abfall der Thoraxtemperaturen. Der Mittelwert beträgt nur noch $33,8^{\circ}\text{C} \pm 1,6^{\circ}\text{C}$.

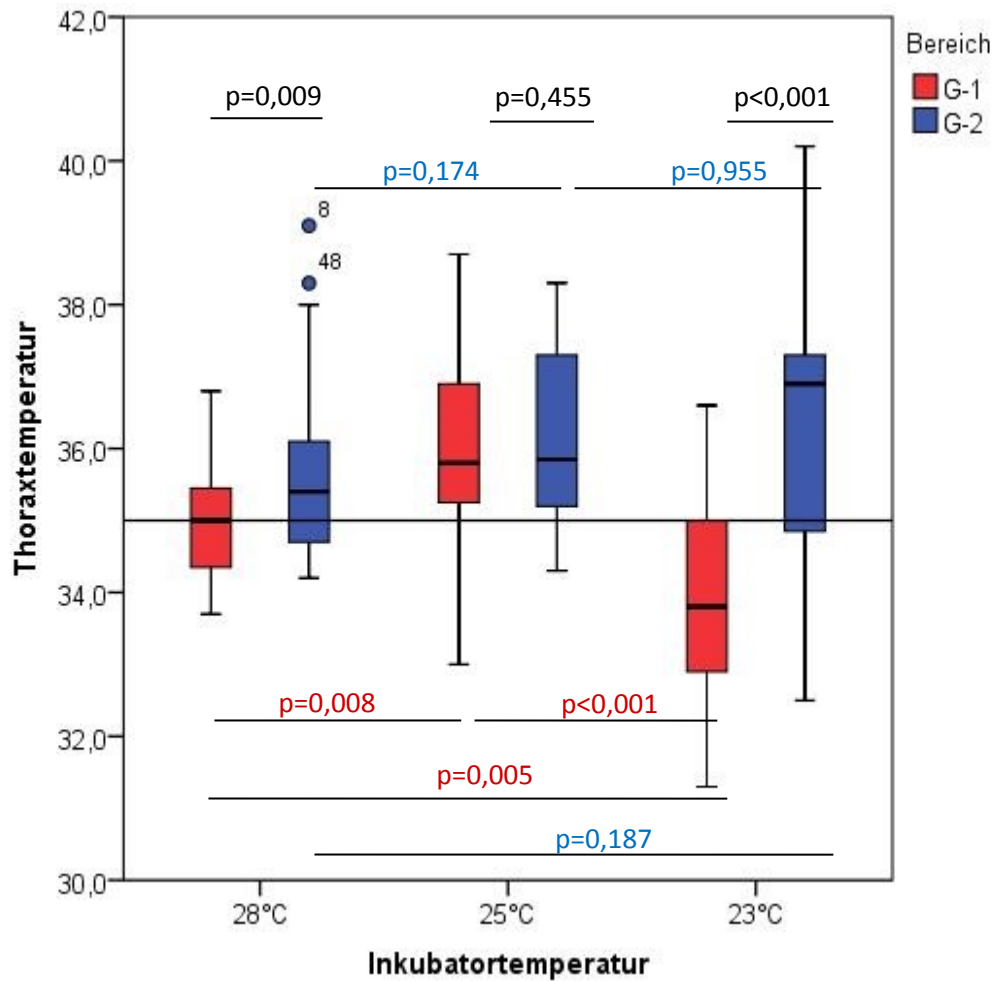


Abb. 3.36: Thoraxtemperaturen [°C] der Arbeiterinnen auf den Bereichen G-1 & G-2 bei 28°C, 25°C & 23°C Inkubatortemperatur; Signifikanzwerte pro Areal nach ANOVA, Post Hoc-Test LSD; Signifikanzwerte pro Temperaturstufe nach T-Test unabhängiger Stichproben

3.4.8 Änderung der Thoraxtemperaturen bei Bienen der Unterart *Apis mellifera mellifera*

Wie reagieren Bienen der Subspezies *Apis mellifera mellifera* auf einen Temperaturabfall der Inkubator­temperatur? Lassen sich Unterschiede in den Thoraxtemperaturen im Vergleich zu *Apis mellifera carnica* (siehe Kapitel 3.4.7) finden?

Als Beispiel für diese Fragestellung wurde **Versuch H** ausgewählt. Während der Versuchsdurchführung wurde ein Absinken der Inkubator­temperatur von ca. 27,5°C auf 23°C erzeugt. Es wurden zwei gleich große Areale auf dem Brutbereich ausgewählt und die dort aufsitzenden Arbeiterinnen vermessen. Das Areal H-1 befindet sich dezentral auf dem Brutbereich und befindet sich in der Nähe des linken Randbereichs; das Areal H-2 ist dagegen zentral auf dem Brutbereich gelegen.

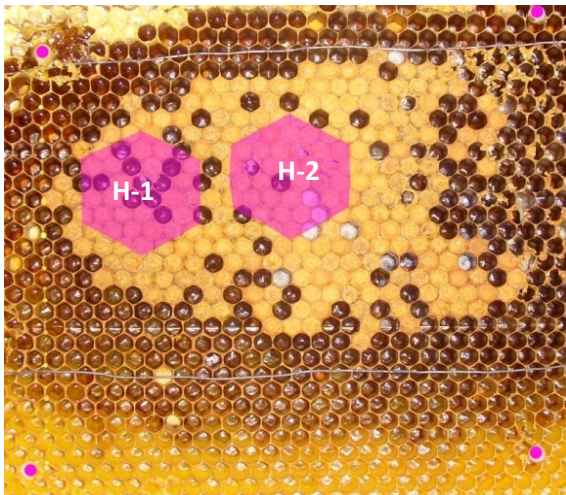


Abbildung 3.37: Foto der verwendeten Wabe mit den zwei Arealen G-1 & G-2

Die Ergebnisse zeigen, dass die Thoraxtemperaturen der aufsitzenden Bienen bei einer Inkubator­temperatur von 27,5°C im Areal H-2 mit $\bar{x} = 36,3 \text{ °C} \pm 1,5 \text{ °C}$ signifikant höher sind als im Areal H-1 mit $\bar{x} = 35,7 \text{ °C} \pm 1,6 \text{ °C}$. Nach Absinken der Inkubator­temperatur findet in beiden Arealen eine leichte Abkühlung der mittleren Thoraxtemperaturen statt. Der Mittelwert der Thorax­temperaturen im Areal H-2 ist allerdings mit $\bar{x} = 35,8 \text{ °C} \pm 1,6 \text{ °C}$ weiterhin signifikant höher als der Mittelwert in Areal H-1 mit $\bar{x} = 35,1 \text{ °C} \pm 1,5 \text{ °C}$. Das Absinken der Thorax­temperaturen in H-2 nach dem Abfall der Inkubator­temperatur ist mit $p=0,021$ ebenfalls signifikant.

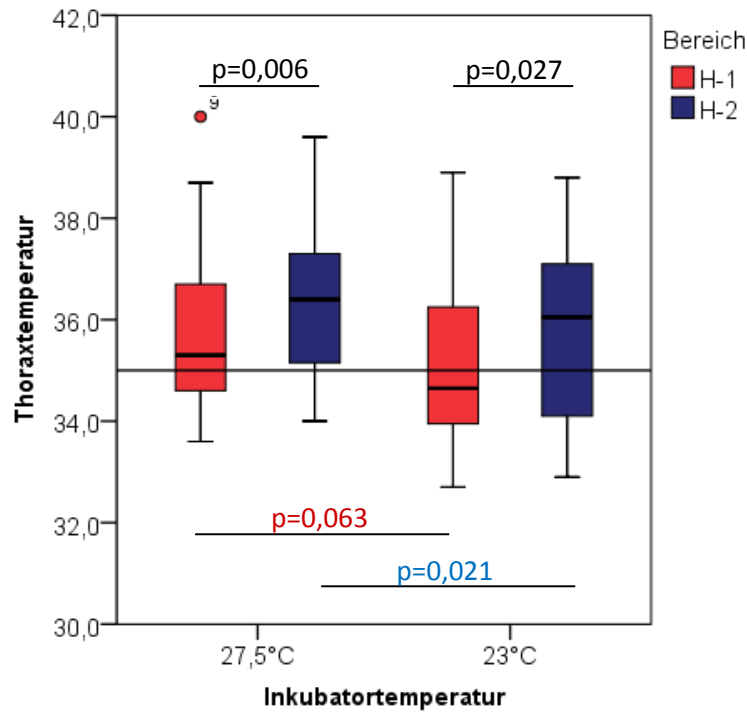


Abbildung 3.38: Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen H-1 & H-2 bei 27,5°C & 23°C Inkubortemperatur (T-Test unabhängige Stichproben); Y-Achse in °C

Im Vergleich zu Versuch G zeigt sich, dass die Thoraxtemperaturen von Arbeiterinnen der Unterart *Apis mellifera mellifera* bei einer Inkubortemperatur von 27,5°C über den Thoraxtemperaturen von Bienen der Unterart *Apis mellifera carnica* bei einer Inkubortemperatur von 28°C liegen. Während die Arbeiterinnen von *Apis mellifera mellifera* im zentralen Bereich der Brutfläche (H-2) eine mittlere Thoraxtemperatur von $36,3 \text{ °C} \pm 1,5\text{°C}$ aufweisen, haben die Bienen der Subspezies *Apis mellifera carnica* im zentralen Areal G-2 eine mittlere Thoraxtemperatur von $35,7\text{°C} \pm 1,3\text{°C}$. Während nach Abkühlung der Inkubortemperatur die Thoraxtemperaturen der Unterart *Apis mellifera mellifera* im Schnitt etwas sinken, steigen die Thoraxtemperaturen von Arbeiterinnen der Subspezies *Apis mellifera carnica* dagegen im zentralen Brutbereich an.

3.4.9 Änderung der Thoraxtemperaturen bei einer gemischten Gruppe

Wie reagieren Bienen einer gemischten Gruppe aus den Unterarten *Apis mellifera carnica* und *Apis mellifera mellifera* auf einen Temperaturabfall der Inkubator­temperatur? Lassen sich Unterschiede in den Thorax­temperaturen im Vergleich zu den Gruppen mit nur einer Unterart finden?

Für die Analyse wurde **Versuch J** ausgewählt, in welchem eine heterogen gemischte Bienengruppe beider Unterarten analysiert wurde. Während der Versuchsdurchführung fand ein Absinken der Inkubator­temperatur von 26,5°C auf 22,5°C statt. Es wurden drei gleich große Areale auf dem Brutbereich ausgewählt und die dort aufsitzenden Arbeiterinnen vermessen. Bei der Brutwabe handelt es sich um eine horizontal geteilte Brutfläche. Das Areal J-1 befindet sich auf der oberen Brutflächen­hälfte; das Areal J-2 liegt im Zentrum des Brutbereichs und das Areal J-3 misst im Randbereich der unteren Brutflächen­hälfte.

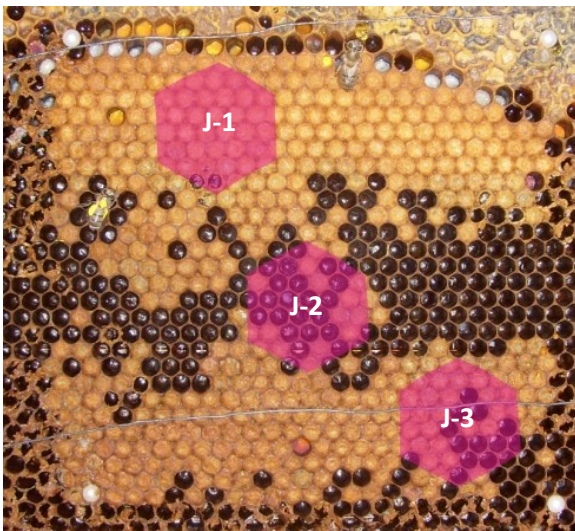


Abbildung 3.39: Foto der verwendeten Wabe mit den drei Bereichen J-1, J-2 & J-3

Die Auswertung zeigt, dass die Thorax­temperaturen der aufsitzenden Bienen bei einer Inkubator­temperatur von 26,5°C im Areal J-1 mit $\bar{x} = 35,8 \text{ °C} \pm 1,1\text{°C}$ und im Areal J-2 mit $\bar{x} = 35,8 \text{ °C} \pm 1,0\text{°C}$ annähernd gleich hoch sind, während die Thorax­temperaturen im Areal J-3 mit $\bar{x} = 35,2 \text{ °C} \pm 1,3\text{°C}$ signifikant niedriger sind. Nach Absinken der Inkubator­temperatur auf 22,5°C findet im Areal J-1 eine Zunahme der mittleren Thorax­temperaturen ($\bar{x} = 36,2 \text{ °C} \pm 1,9\text{°C}$) statt, während in den Arealen J-2 und J-3 eine leichte Abkühlung der mittleren Thorax­temperaturen zu verzeichnen ist. Der Mittelwert der Thorax­temperaturen im Areal J-2 liegt mit $\bar{x} = 35,6 \text{ °C} \pm 1,4\text{°C}$ dabei insignifikant höher als der Mittelwert in Areal J-3 mit $\bar{x} = 35,1 \text{ °C} \pm 1,3\text{°C}$. Die Verteilung der Thorax­temperaturen zwischen Areal J-1 und J-3 sind wiederum signifikant verschieden.

Die statistische Auswertung zeigt ebenfalls, dass vor und nach Abkühlung der Inkubator­temperatur kein signifikanter Unterschied zwischen den Thorax­temperaturen in den einzelnen Auswertungs-

bereichen besteht. Es kommt also nach Absinken der Inkubator­temperatur in den einzelnen Arealen weder zu einer Zu- bzw. Abnahme der mittleren Thorax­temperaturen.

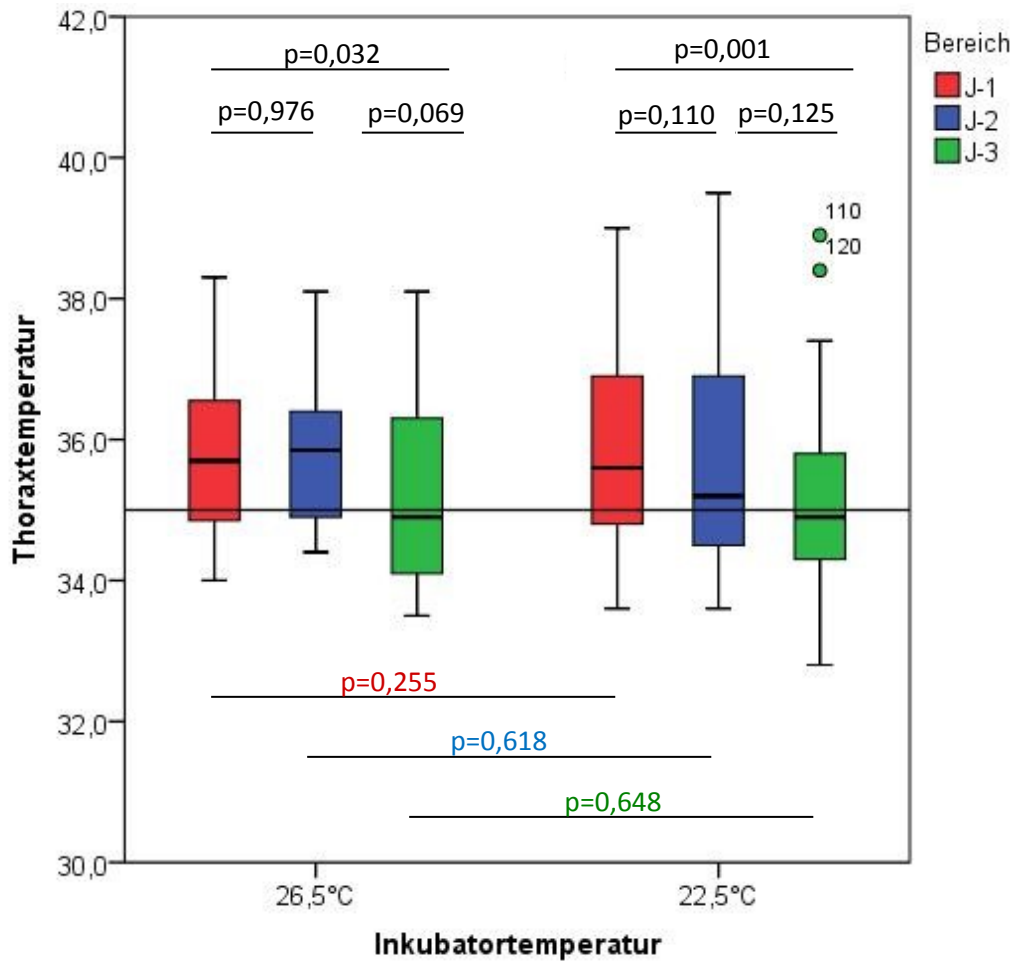


Abbildung 3.40: Thorax­temperaturen [°C] der Arbeiterinnen auf den Bereichen J-1, J-2 & J-3 bei 26,5°C & 22,5°C Inkubator­temperatur; Signifikanzwerte pro Temperaturstufe nach ANOVA, Post Hoc-Test LSD; Signifikanzwerte pro Areal nach T-Test unabhängiger Stichproben

Im Vergleich zu Versuch G und Versuch H zeigt sich, dass die mittleren Thorax­temperaturen von Bienen der gemischten Gruppe bei einer Inkubator­temperatur von 26,5°C im Bereich der Thorax­temperaturen von *Apis mellifera carnica* und *Apis mellifera mellifera* liegen. Vergleicht man die Verteilung der Thorax­temperaturen in den zentralen Arealen G-2, H-2 und J-2 bei einer Inkubator­temperatur von etwa 27°C miteinander, so zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen H-2 und J-2 ($p=0,120$; ANOVA, Post Hoc-Test LSD) sowie zwischen G-2 und J-2 ($p=0,879$). Zwischen G-2 und H-2 zeigt sich die Tendenz, für eine Verteilung mit signifikant höheren Thorax­temperaturen im Zentralbereich ($p=0,056$). Vergleicht man die Verteilung der Thorax­temperaturen in den zentralen Arealen G-2, H-2 und J-2 bei einer Inkubator­temperatur von rund 23°C miteinander, so zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen G-2 und H-2 ($p=0,313$; ANOVA, Post Hoc-Test LSD), H-2 und J-2 ($p=0,551$) sowie zwischen G-2 und J-2 ($p=0,147$).

Vergleicht man die Häufigkeitsverteilung der Thoraxtemperaturen in den Arealen G-2, H-2 und J-2 vor und nach Absinken der Inkubator Temperatur miteinander, so lassen sich allerdings geringe Unterschiede in den Temperaturprofilen feststellen (siehe Abbildung 3.41).

Bei einer Inkubator Temperatur von rund 27°C weisen alle drei Bienengruppen unterschiedliche Häufigkeitsprofile der Thoraxtemperaturen auf. Während G-2 eine stark linksgipflige Verteilung mit einem Mittelwert bei 35,7°C ± 1,3°C hat, zeichnet sich H-2 durch eine eher bimodale Verteilung mit Gipfeln bei ca. 35°C und 37°C aus (36,3 °C ± 1,5°C). Areal J-2 zeigt ebenfalls eine linksgipflige Verteilung der Thoraxtemperaturen (\bar{x} = 35,8 °C ± 1,0°C); allerdings mit einer geringeren Streuung als G-2.

Nach Absinken der Inkubator Temperatur auf Werte um 23°C, zeigen die Temperaturprofile der Bienenthoraxe der Versuche G, H und J teilweise Verschiebungen in der Temperaturverteilung.

In Areal G-2 verschiebt sich der Gipfel der Verteilung zu Temperaturen im Bereich von 37°C. Die Verteilung erscheint nun glockenförmig. Die Streuung erhöht sich an beiden Polen.

Areal H-2 zeigt kaum Änderungen im Verteilungsprofil der Thoraxtemperaturen. Auch nach Absinken der Inkubator Temperatur bleibt der bimodale Charakter des Profils bestehen. Allerdings verschiebt sich der linke Gipfel geringfügig weiter nach links zu Temperaturwerten um 34°C.

Areal J-2 zeigt bei einer Inkubator Temperatur von 22,5°C eine deutliche Zunahme der Streuung der Thoraxtemperaturen am rechten Pol.

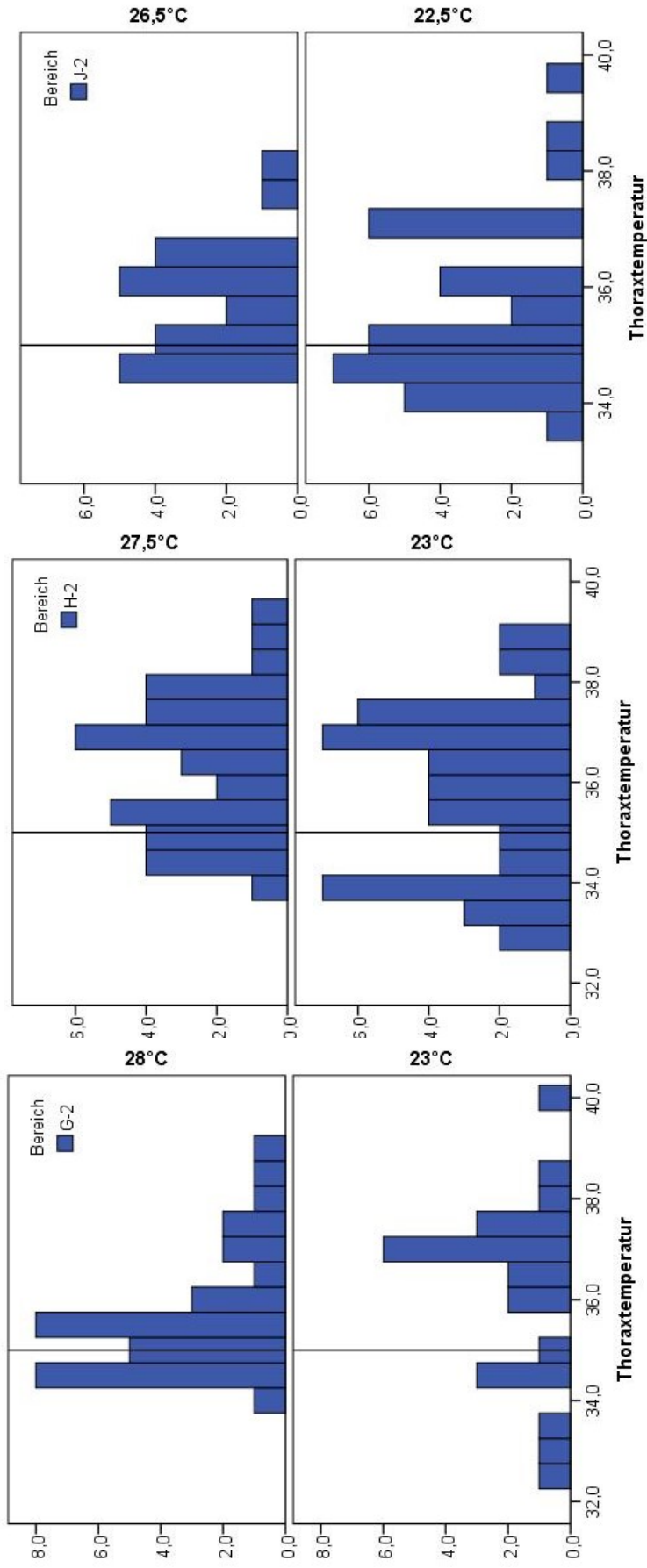


Abbildung 3.41: Häufigkeitsprofile der Thoraxtemperaturen der Versuche G, H & J bei ca. 27°C & ca. 23°C; X-Achse in °C

3.4.10 Unterschiede in der Thoraxtemperatur zwischen den Unterarten innerhalb einer Versuchsgruppe

Lassen sich direkte Unterschiede in den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen innerhalb einer gemischten Versuchsbiengruppe aufzeigen?

Es wurde ein Versuch mit konstanter Inkubator Temperatur ausgewählt, in dem die Bienen je Unterart spezifisch markiert wurden. Bei **Versuch I** handelt es sich um einen Versuch mit konstantem Verlauf der Inkubator Temperatur bei rund 29°C. Da es sich um ein Brutstück mit kleiner Brutfläche handelt (165 verdeckelten Brutzellen), wurden die Arbeiterinnen auf dem gesamten Brutbereich ausgewertet. Abbildung 3.42 zeigt die Verteilung der Thoraxtemperaturen beider Unterarten in Versuch I in 30minütigen Zeitabständen. Die Verteilung der Thoraxtemperaturen ist im Mittel zwischen den Unterarten nicht signifikant verschieden (Mann-Whitney-U-Test: 0 Minuten $p=0,882$; 30 Minuten $p=0,667$; 60 Minuten $p=0,101$; 90 Minuten $p=0,709$; 120 Minuten $p=0,480$; 150 Minuten $p=0,117$; 180 Minuten $p=0,705$; 210 Minuten $p=0,276$). Die Zunahme der Thoraxtemperaturen in den letzten drei Messungen steht im Zusammenhang mit der Zunahme der Inkubator Temperatur in der gleichen Zeitspanne (siehe Abbildung 3.1- Versuch I).

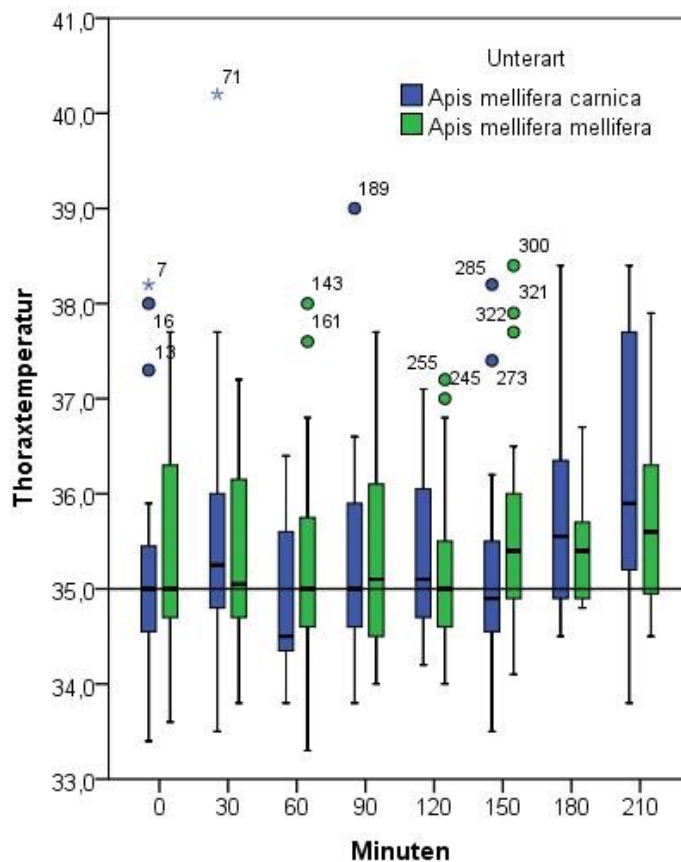


Abbildung 3.42: Unterartenspezifische Verteilung der Thoraxtemperaturen pro Messung des Versuches I; Y-Achse in °C

3.4.11 Thoraxtemperaturen bei zwei unverbundenen Brutflächen

Wie verteilen sich die Arbeiterinnen auf einer zweigeteilten Brutfläche, wenn die Bienendichte zu gering ist, um beide Flächen vollständig zu bedecken? Welchen Einfluss hat dies auf die Verteilung der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen?

Am Beispiel von **Versuch F** kann gezeigt werden, dass sich die Bienen bei gemäßigter Inkubator-temperatur auf beide Flächen verteilen. Bei niedrigen Außentemperaturen kommt es zu einer Konzentration der Arbeiterinnen auf eine der zwei Bruthälften. Versuch F zeichnet sich durch einen Temperaturabfall der Inkubator-temperatur von $27,4^{\circ}\text{C} \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ auf $24,4^{\circ}\text{C} \pm 0,4^{\circ}\text{C}$ nach der Hälfte der Versuchszeit aus (siehe Abbildung 3.1-Versuch F). Auf jeder Bruthälfte wurde ein gleich großes Areal (F-1 & F-2) ausgewählt und die dort aufsitzenden Arbeiterinnen vermessen.

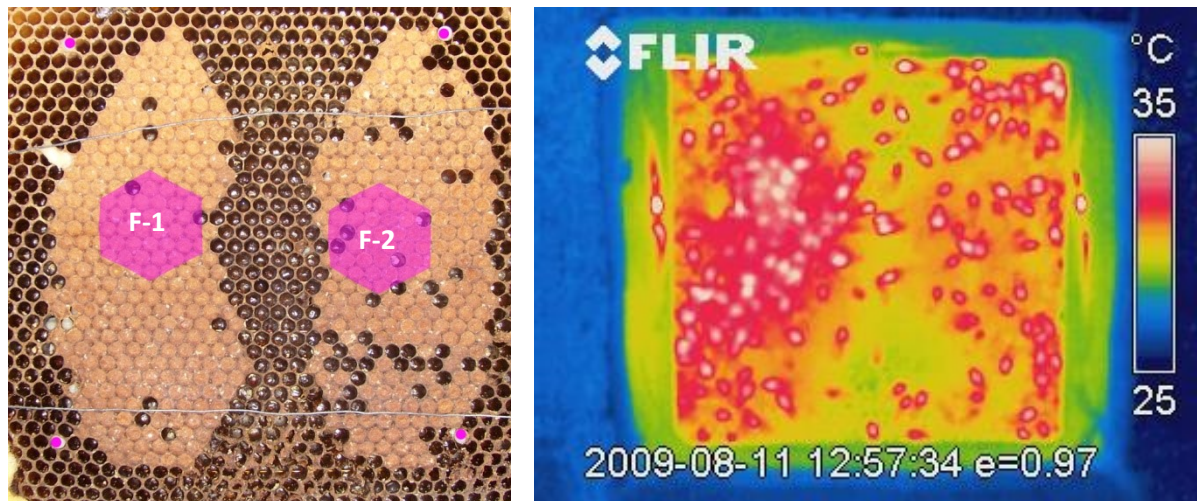


Abbildung 3.43: Foto der Wabe mit den zwei Arealen F-1 & F-2; Thermografiefoto der Wabe während des Versuchs bei $24,5^{\circ}\text{C}$ Inkubator-temperatur

Abbildung 3.44 zeigt die Anzahl der Bienen und die Verteilung der Thoraxtemperaturen im zeitlichen Verlauf der Temperaturdurchführung auf Areal F-1 und F-2. Die Auswertung ergibt, dass sich bei einer Inkubator-temperatur von rund $27,5^{\circ}\text{C}$ die Arbeiterinnen auf beide Bruthälften verteilen. Diese Verteilung ist allerdings nicht gleichmäßig; es wird eine Präferenz der Bienen zu Areal F-1 sichtbar. In Areal F-1 beträgt der Mittelwert der Thoraxtemperaturen $36,5^{\circ}\text{C} \pm 1,6^{\circ}\text{C}$, in Areal F-2 dagegen nur $35,7^{\circ}\text{C} \pm 1,8^{\circ}\text{C}$. Die Bienendichte beträgt auf F-1 insgesamt 39 ausgewertete Bienen, in Areal F-2 nur 33 Arbeiterinnen.

Nach Abfall der Inkubator­temperatur auf Werte um 24,5°C wird eine Umverteilung der Arbeiterinnen sichtbar. Die Bienen verlassen die rechte Bruthälfte und wandern auf die linke Brutfläche. In Areal F-1 findet in der Summe eine Zunahme der Bienenanzahl von 39 auf 44 Arbeiterinnen statt (+13%). In Areal F-2 ist parallel dazu eine Abnahme der Bienenmenge von 31 auf 16 Arbeiterinnen (-48%) zu verzeichnen. Die Thorax­temperaturen auf Areal F-1 bleiben insgesamt mit 36,4°C ± 1,4°C konstant hoch, während die Thorax­temperaturen auf Areal F-2 deutlich abnehmen (\bar{x} = 35,0 °C ± 1,6°C).

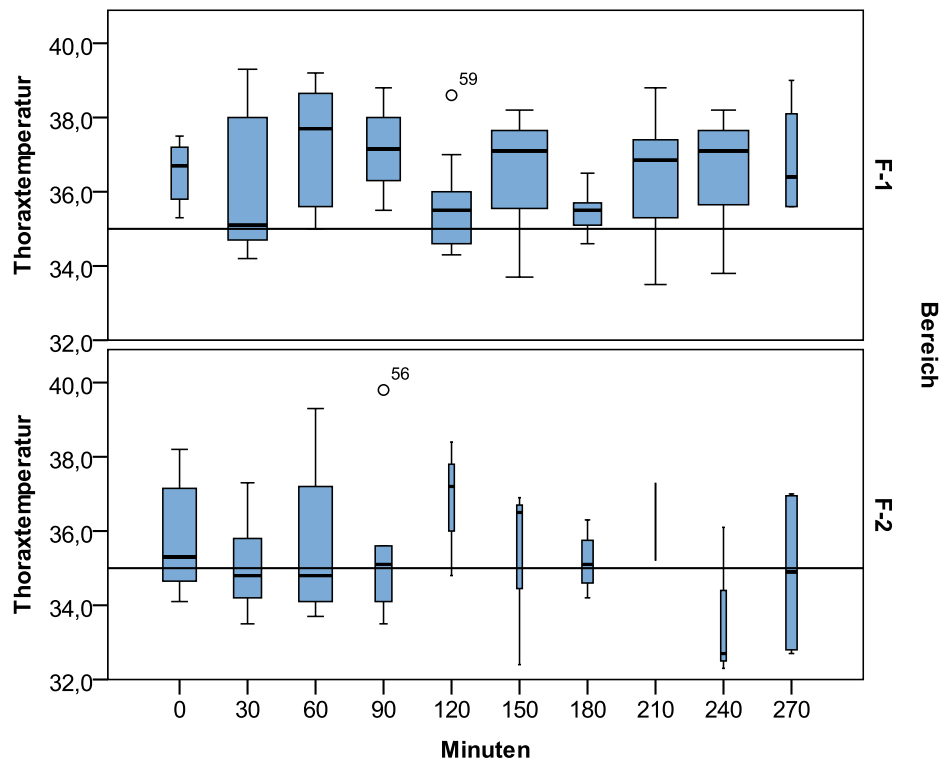


Abbildung 3.44: Zeitlicher Verlauf der Thorax­temperaturen der Arbeiterinnen auf den Bereichen F-1 & F2 bei abfallender Inkubator­temperatur (Messabstand: 30 Minuten), Balkenbreite gibt relative Bienen­dichte an; Y-Achse in °C

3.5 Zusammenhang zwischen den Brutzelltemperaturen und den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen

Welche neuen Erkenntnisse lassen sich durch das Zusammenführen der Einzelergebnisse aus den vorangegangenen Kapiteln für das Verständnis des Zusammenspiels zwischen Bienenverhalten und räumlicher sowie zeitlicher Temperaturverteilung der Brutwabe während des Brutwärmens finden?

Wie reagiert eine kleine Bienengruppe auf schwankende Außentemperaturen und in welchem Zusammenhang steht die Wärmeantwort der Gruppe mit dem zeitlichen und räumlichen Temperaturprofil der Brutwabe?

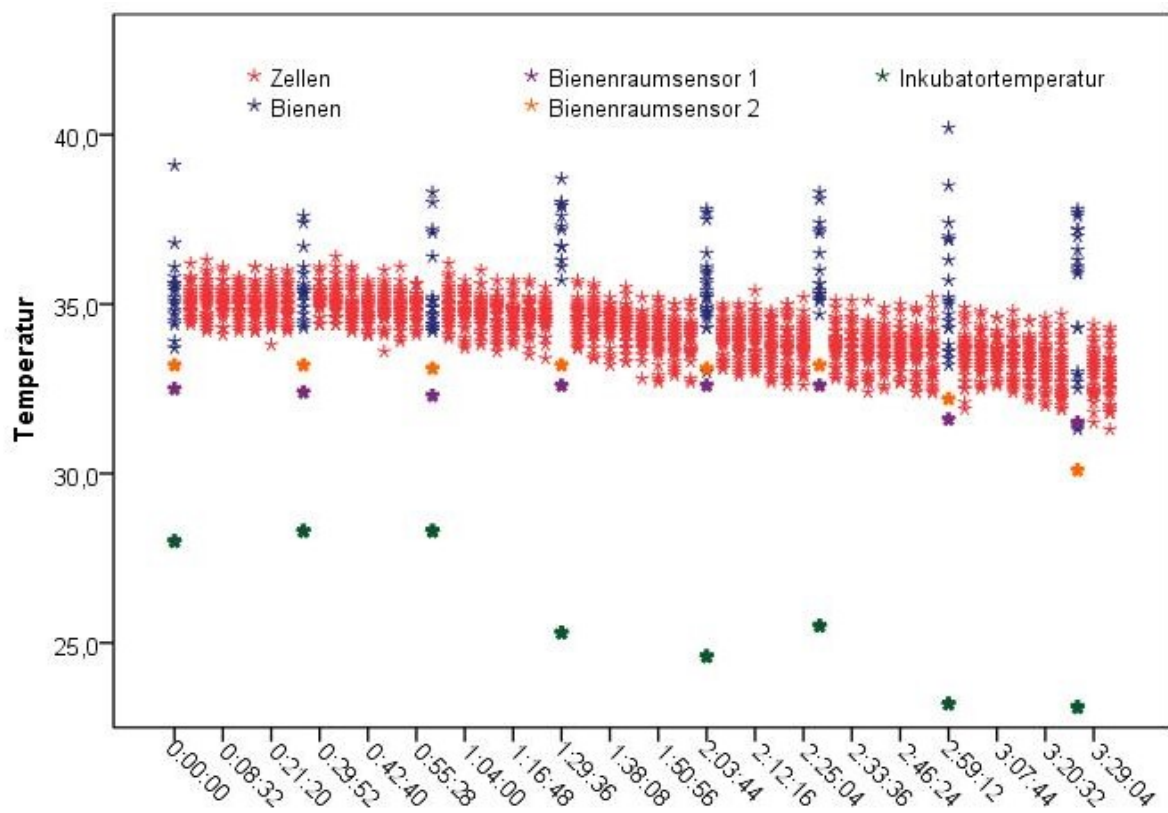


Abbildung 3.45: Messdaten der Inkubator-, Bienenraum-, Thorax- und Zelltemperaturen aus Versuch G; X-Achse: Zeit in h:mm:ss, Y-Achse in °C

Abbildung 3.45 gibt einen Überblick über die Messergebnisse der einzelnen Komponenten aus **Versuch G**. Alle Daten der Inkubator-, Bienenraum-, Thorax- und Zelltemperaturen wurden in dieser Grafik vereint. Die Abbildung zeigt, dass die Bienenraumtemperatur trotz starker Abkühlung der Inkubatorluft relativ stabil bleibt. Sie bildet die untere Temperaturgrenze der Zell- und Thoraxtemperaturen. Keine Zelle oder Biene sinkt im Laufe der Versuchsdurchführung in ihrer Temperatur unter den Temperaturwert der Luft im Bienenraum. Während die Zelltemperaturen allerdings bei einer Inkubatorortemperatur von 28°C deutlich über der Bienenraumtemperatur gehalten werden können, kommt es nach Absinken auf 25°C bzw. 23°C der Außenluft zu einem Abfall

der Zelltemperaturen bis an diese Grenztemperatur. Ebenfalls ist zu erkennen, dass die Arbeiterinnen bei einer Inkubortemperatur um 28°C Thoraxtemperaturen im Bereich der Zelltemperaturen besitzen. Auf den Abfall der Inkubortemperatur von 28°C auf 25°C (und einer resultierenden geringen Abkühlung der Zelltemperaturen) reagieren sie mit steigenden Thoraxtemperaturen (siehe Kapitel 3.4.7). Die Spannweite der gemessenen Thoraxtemperaturen steigt mit zunehmender Abkühlung der Inkubortemperatur an.

Doch welchen Einfluss haben die Thoraxtemperaturen der Bienen auf die Temperaturverteilung der Brutwabe? Am Beispiel der Daten aus **Versuch D** kann ein Zusammenhang zwischen den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen und der räumlichen Temperaturverteilung der Brutzellen hergestellt werden. Abbildung 3.46 zeigt eine Gegenüberstellung der Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen zu dem räumlichen Temperaturprofil des Brutstücks. Es wird deutlich, dass die Brutzellen in den Bereichen am wärmsten sind, an denen sich auch die Bienen mit den höchsten Thoraxtemperaturen aufhalten. Vergleicht man die Ergebnisse aus Kapitel 3.3.5 mit den Ergebnissen aus Kapitel 3.4.5, so zeigt sich, dass die Arbeiterinnen mit den höchsten mittleren Thoraxtemperaturen auf dem Areal mit den höchsten mittleren Zelltemperaturen sitzen. Im Randbereich der Brutfläche befinden sich Arbeiterinnen mit etwas niedrigeren mittleren Thoraxtemperaturen bzw. ist eine geringere Bienendichte zu verzeichnen (siehe Abbildung 3.46). Somit sind auch die Zelltemperaturen im Randbereich etwas kühler als im Zentrum des Brutbereichs. Im Bereich der leeren Zellen sind fast keine Bienen zu finden; hier haben die Zellen Temperaturen im Bereich der Bienenraumtemperatur.

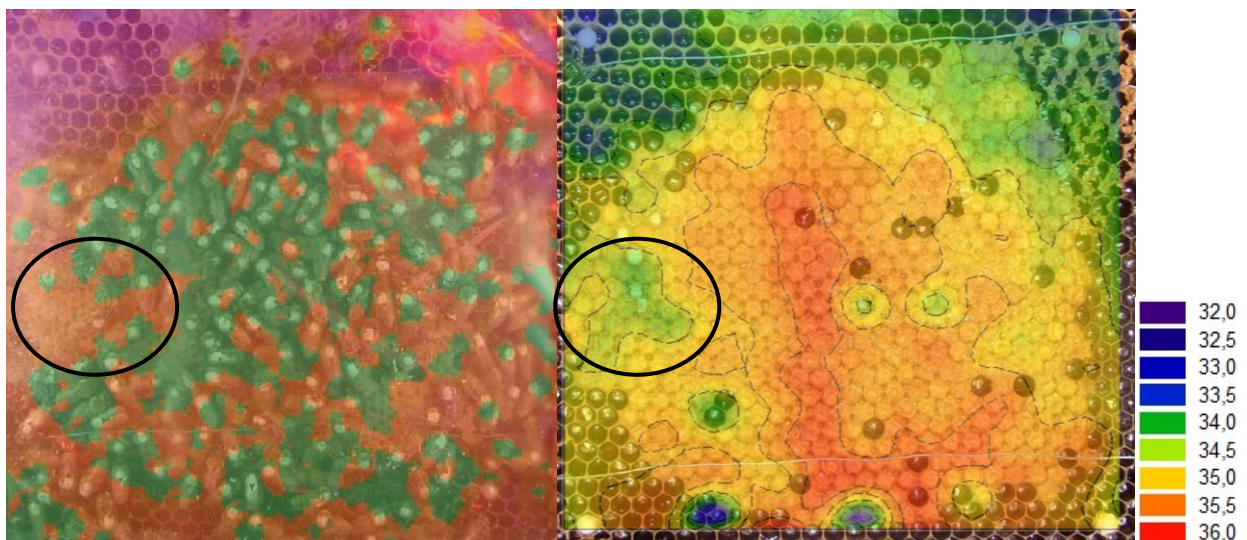


Abbildung 3.46: Foto der Brutwabe mit aufsitzenden Bienen (Einzelmessung), grünmarkierte Bienen besitzen Thoraxtemperaturen über 35°C; Foto der Brutwabe mit Temperaturprofil der Brutzellen in Falschfarbendarstellung (siehe Kapitel 3.3.5); schwarze Ellipse markiert kühle Temperaturzone im Randbereich und vergleichend eine geringe Bienendichte auf dem Wabenstück

Die Kreuzkorrelation ist eine effiziente Methode, Zusammenhänge zwischen verschiedenen Messreihen zu finden. Dabei wird eine Messreihe in festgelegten Zeitabständen (Lags) verschoben und mit der zweiten Messreihe verglichen, um zeitverzögerte Korrelationen in den Daten aufzudecken. Dabei ist die Richtung der Verschiebung von großer Bedeutung. Verschiebt man die Messreihe um X Zeitpunkte nach rechts, so ist sie die spätere Messreihe, verschiebt man sie um $-X$ Zeitabschnitte nach links, ist sie die frühere Messreihe. Zu jeder dieser Verschiebungen lässt sich nun eine Kreuzkorrelation berechnen.

Versuch D eignet sich auf Grund seiner Versuchsdauer von 53 Stunden gut für eine Kreuzkorrelationsanalyse. Für die Auswertung wurden die Messdaten der einzelnen Versuchskomponenten miteinander verglichen. Die Messwerte sind kreuzkorreliert, wenn zwischen den Temperaturwerten der Daten eine Beziehung besteht, die nicht mehr zufällig ist. Dies ist der Fall, wenn die Korrelation der Ursprungsfolge mit der verschobenen Folge einen Wert annimmt, der signifikant von Null abweicht. Als Verzögerungszeit (Lag) wird eine Zeiteinheit von 30 Minuten verwendet. Die Konfidenzgrenzen liegen bei 95%, d.h. dass für Lags, bei denen die berechnete Korrelation über diesen Grenzen existiert, mit einer 95%igen Wahrscheinlichkeit eine tatsächliche Kreuzkorrelation besteht.

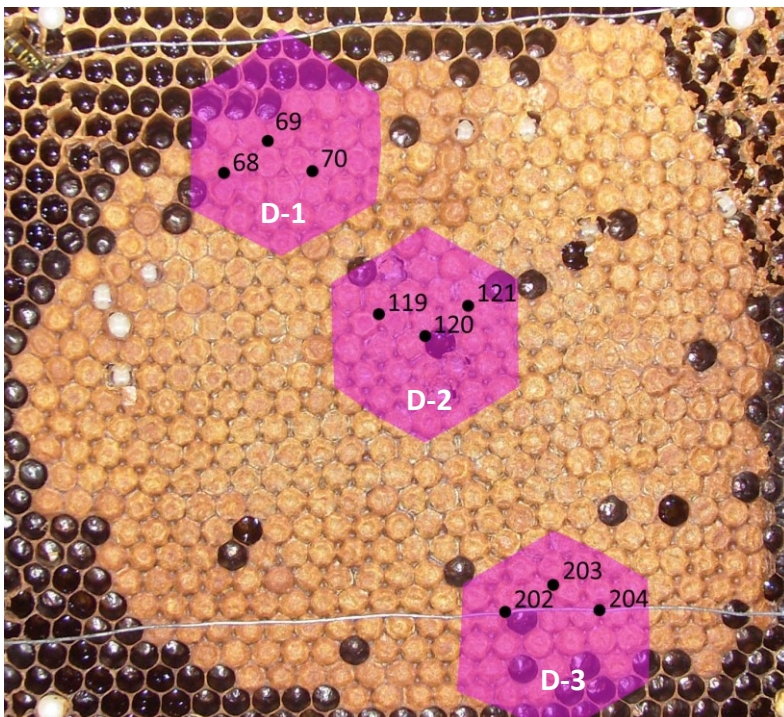


Abbildung 3.47: Lage der Areale D-1, D-2 & D-3 sowie Lage der ausgewerteten Sensoren auf der Brutwabe

Vergleicht man die gemessene Inkubator Temperatur mit den Bienenraumtemperaturen, so zeigt sich, dass es eine leicht negative Korrelation zwischen der **Inkubator Temperatur** und der Bienenraumtemperatur (Sensor 1&2) gibt. Diese Korrelation ist im Bereich von 1 ½ bis 3 Stunden verzögert (siehe Abbildung 3.48). Es besteht also die Tendenz, dass eine Änderung der Inkubator Temperatur zu einer entgegengesetzten Änderung der Bienenraumtemperatur führt. Weiterhin werden ebenfalls geringfügig signifikante, negative Korrelationen zwischen der Inkubator Temperatur und den Thoraxtemperaturen der Bienen sowie den Zelltemperaturen im zentralen Areal D-2 und D-3 gefunden. Auch diese sind um 1 ½ bis 4 Stunden zeitverzögert.

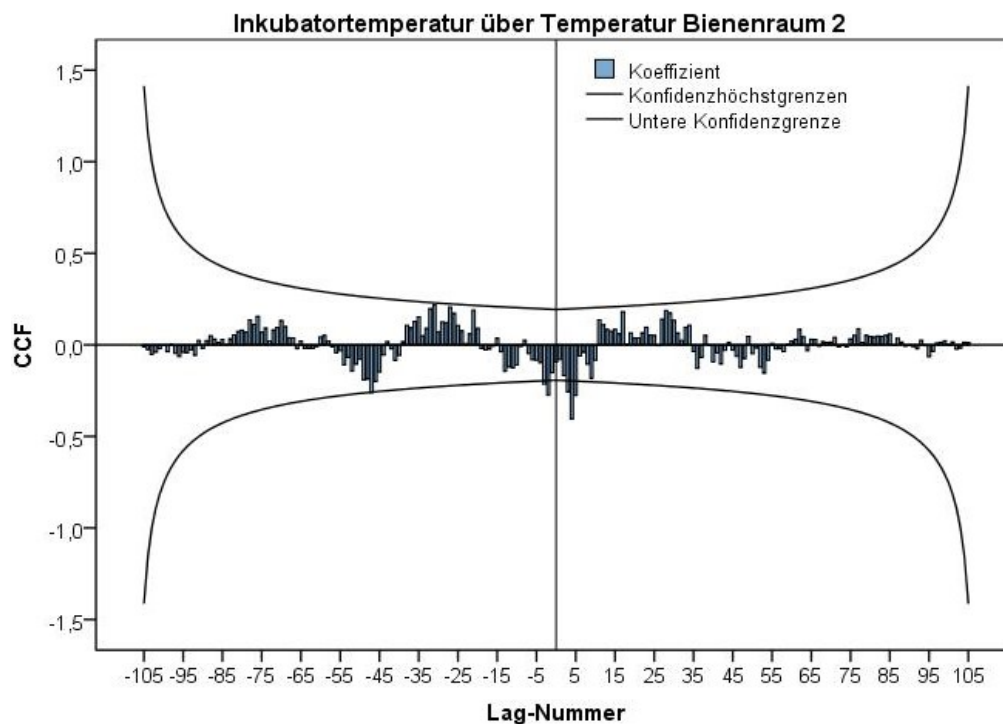


Abbildung 3.48: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Inkubator Temperatur und Bienenraumsensor 2

Es wurde eine starke positive Korrelation zwischen der lokalen **Bienenraumtemperatur** und den **Thoraxtemperaturen** der Arbeiterinnen gefunden. Diese Korrelation ist nicht zeitverzögert und lässt somit auf einen direkten, gleichgerichteten Einfluss der Bienen auf die Lufttemperatur im Bienenraum schließen (siehe Abbildung 3.49).

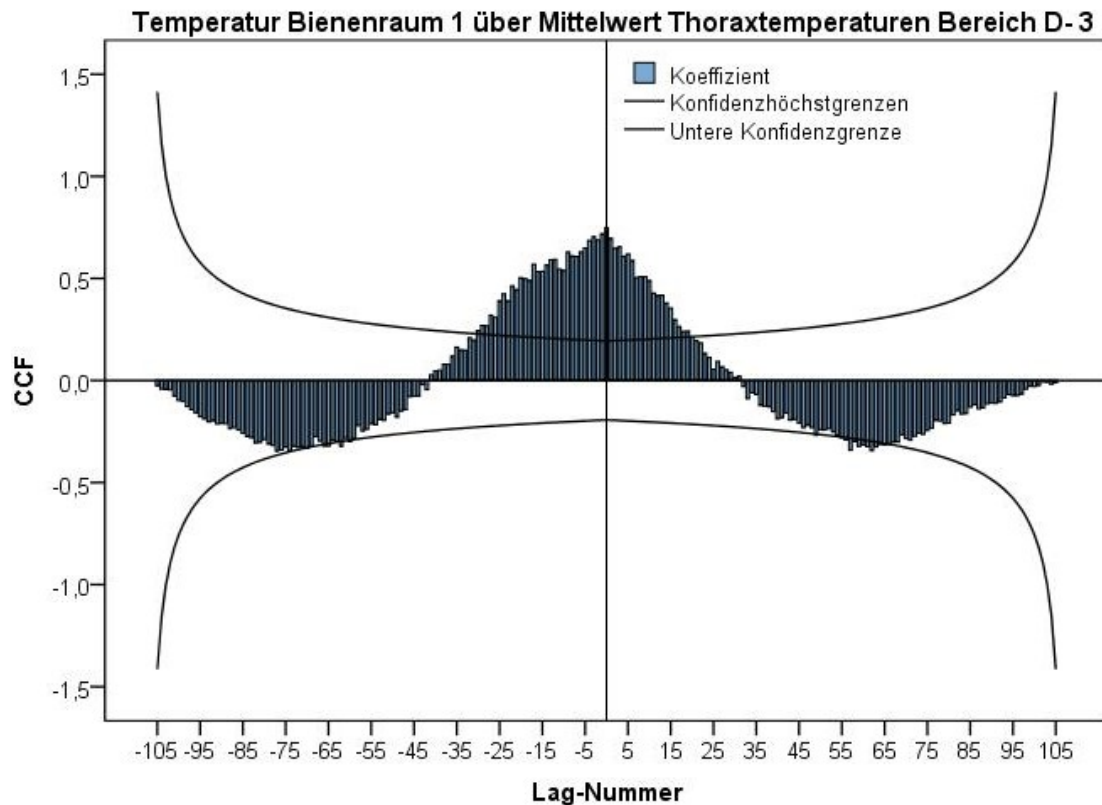


Abbildung 3.49: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und dem Mittelwert der Thoraxtemperaturen aus Areal D-3

Vergleicht man die Bienenraumtemperatur mit den Temperaturverläufen verschiedener Sensoren des Temperatur-Multiplexers, so zeigen sich je nach Lage der vermessenen Zellen stark positive oder sogar stark negative Korrelationen zwischen der **Bienenraumtemperatur** und den Zelltemperaturen. Hier wird der lokale Charakter der Bienenraumtemperatur deutlich. Je näher sich die ausgewerteten Zellen an der Messstelle der Bienenraumtemperatur befinden, desto stärker positiv ist die Korrelation. Der Bienenraumsensor 1 liegt am rechten Randbereich der Brutfläche nahe den Arealen D-2 & D-3 (vgl. Abbildung 3.1-Versuch D mit Abbildung 3.47). Im Bereich D-3 ist die Korrelation zwischen Bienenraumtemperatur und Zelltemperaturen stark positiv und annähernd nicht zeitversetzt. Eine Änderung der Bienenraumtemperatur führt relativ kurzfristig zu einer gleichgerichteten Änderung der Zelltemperaturen.

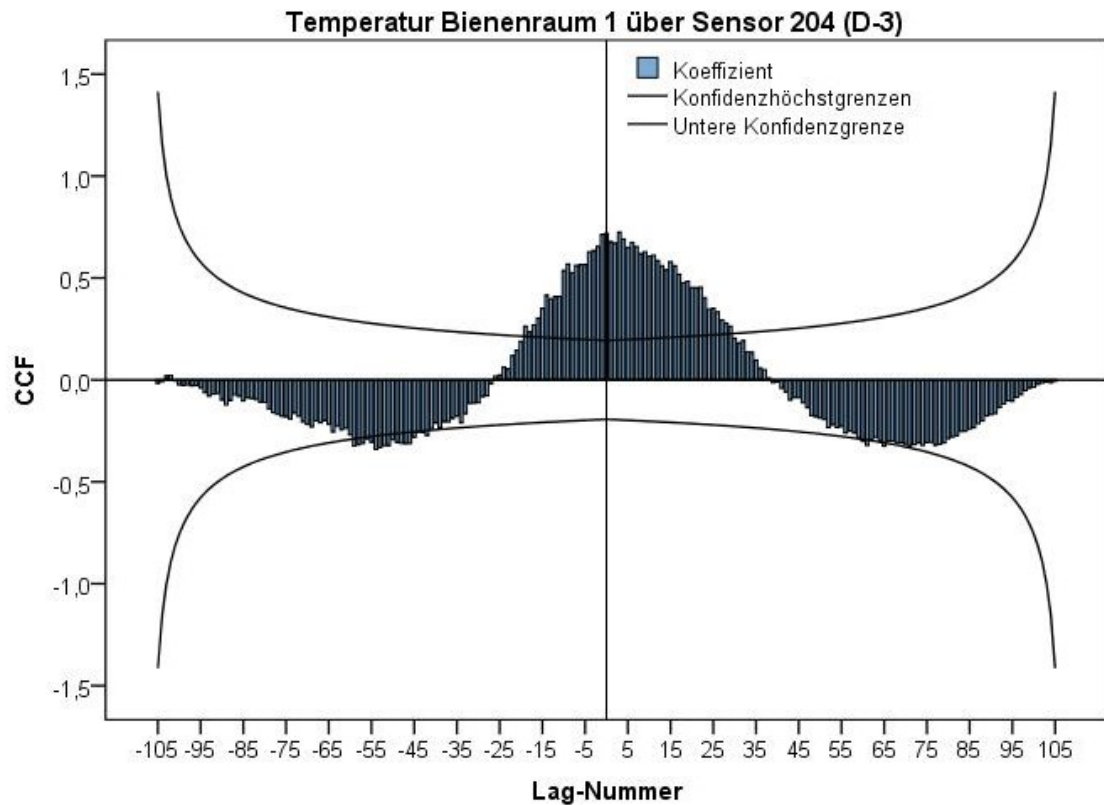


Abbildung 3.50: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und Sensor 204 aus Areal D-3

Im Bereich D-2 ist die Korrelation zwischen Bienenraumtemperatur und Zelltemperaturen stark positiv, aber deutlich zeitversetzt (siehe Abbildung 3.51). Eine Änderung der Bienenraumtemperatur führt zwar ebenfalls rasch zu einer gleichgerichteten Änderung der Zelltemperaturen, allerdings nimmt die Korrelation nach einer Zeitverzögerung von mehreren Stunden sichtbar zu. Ebenfalls wird eine rückwirkende negative Korrelation sichtbar. Damit besteht die Tendenz, dass eine Temperaturänderung am Sensor 121 zeitverzögert zu einer entgegengesetzten Änderung der Bienenraumtemperatur führt.

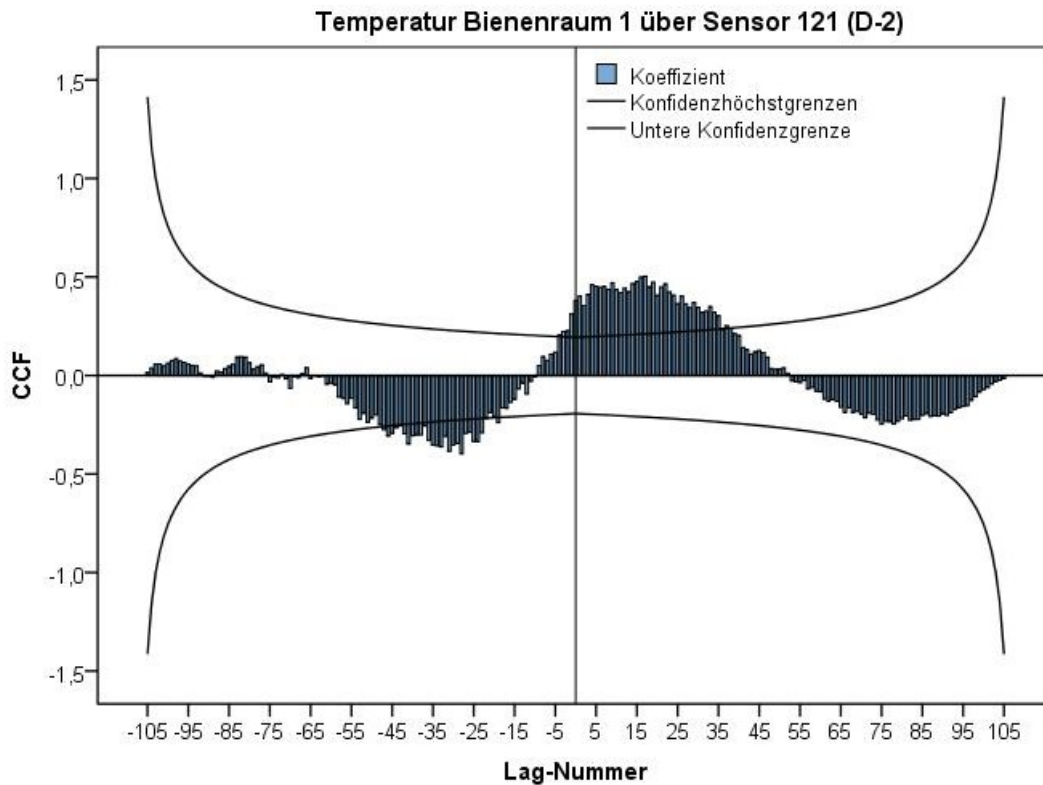


Abbildung 3.51: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und Sensor 121 aus Areal D-2

Im Bereich D-1 ist die Korrelation zwischen Bienenraumtemperatur und Zelltemperaturen stark negativ und leicht zeitverzögert. Die Änderung der Zelltemperaturen korreliert mit einer gegengerichteten Änderung der Bienenraumtemperatur am Sensor 1 (siehe Abbildung 3.52).

Betrachtet man die mittleren Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen im Vergleich zu den Zelltemperaturen, so fallen ebenfalls interessante Korrelationen auf (siehe Abbildung 3.53). Im Bereich D-3 korrelieren die Thoraxtemperaturen der Bienen mit den Zelltemperaturen stark positiv und zeitverzögert miteinander. Nach Änderung der mittleren Thoraxtemperaturen findet hier eine zunehmende gleichgerichtete Änderung der Zelltemperaturen statt. Die Korrelation zwischen den Thorax- und Zelltemperaturen aus Bereich D-2 ist vergleichbar.

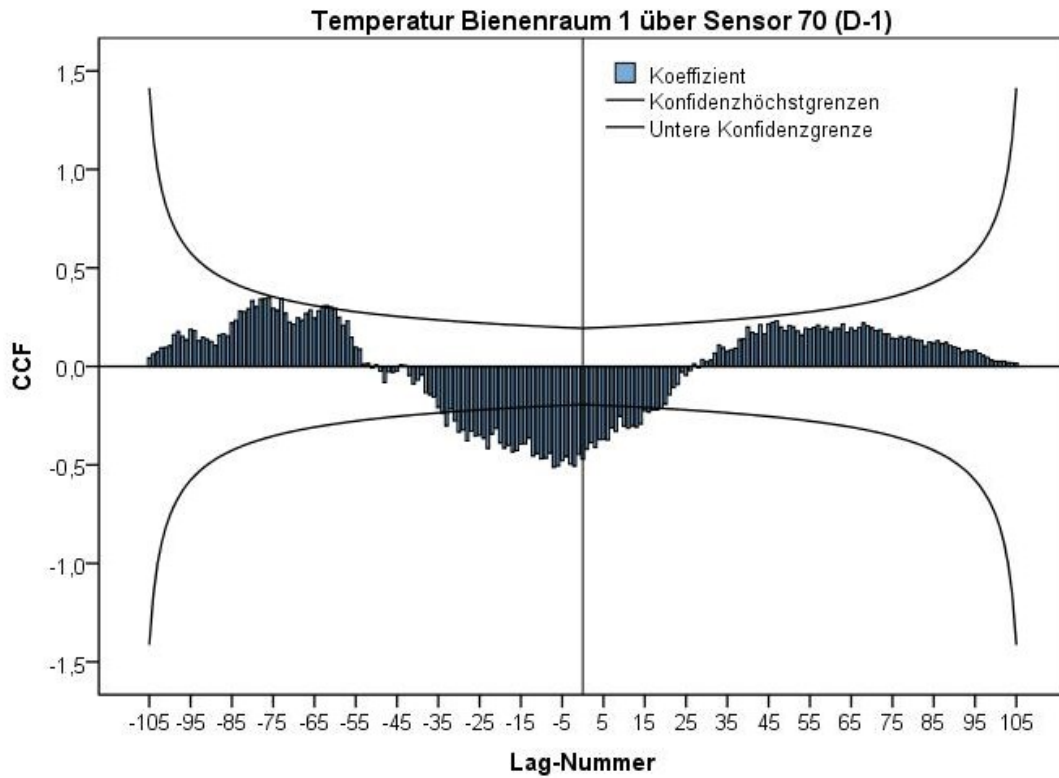


Abbildung 3.52: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen Bienenraumsensor 1 und Sensor 70 aus Areal D-1

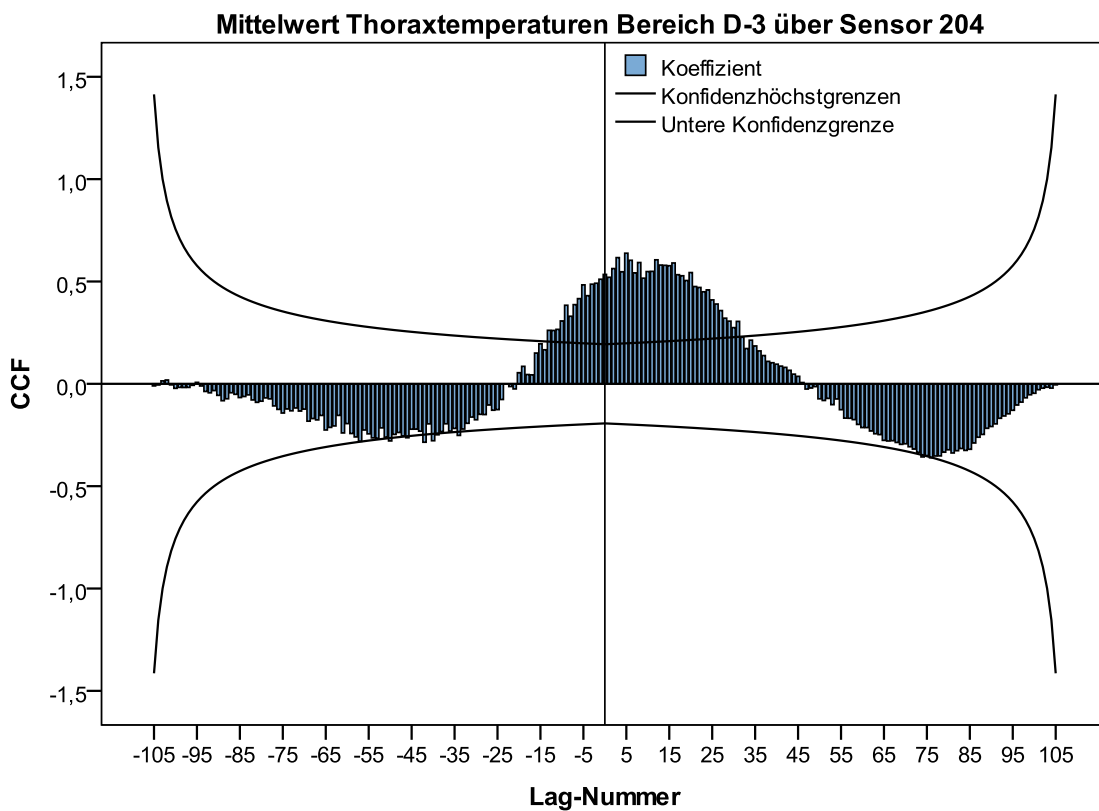


Abbildung 3.53: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Mittelwert der Thoraxtemperaturen aus dem Areal D-3 und dem Sensor 204 (D-3)

Vergleicht man die mittleren Thoraxtemperaturen des Areals D-3 mit den Zelltemperaturen aus Areal D-1, so zeigt sich eine negative Korrelation (siehe Abbildung 3.54).

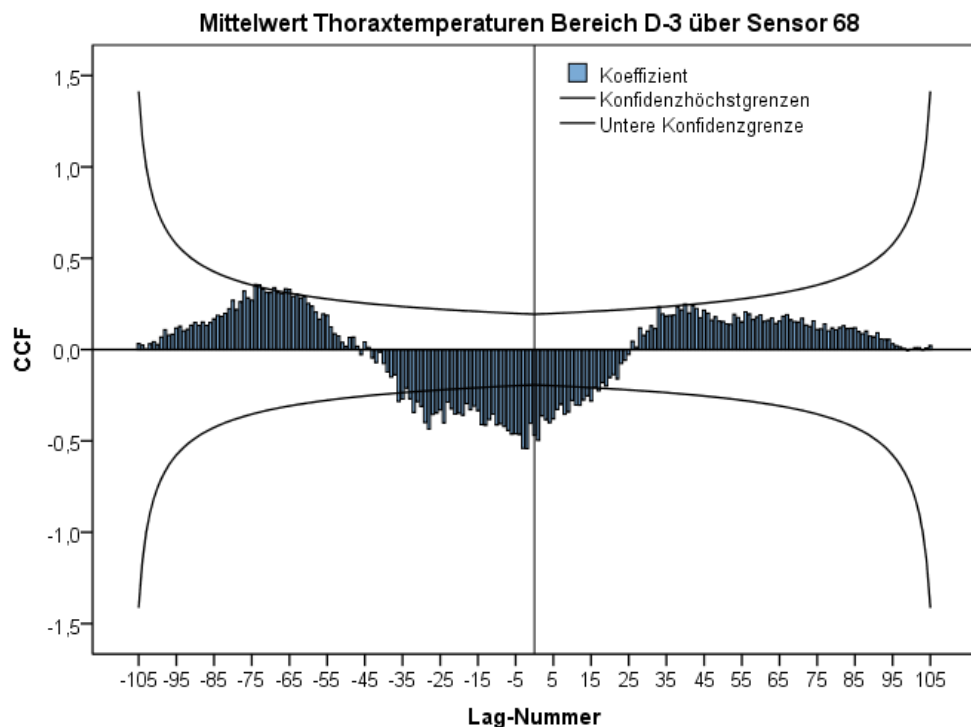


Abbildung 3.54: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Mittelwert der Thoraxtemperaturen aus dem Areal D-3 und dem Sensor 68 (D-1)

Vergleicht man die Zelltemperaturen der verschiedenen Areale untereinander, finden sich ebenfalls signifikante Korrelationen zwischen den Zellen. Am Beispiel von Sensor 202 aus dem Areal D-3 kann gezeigt werden, dass verschiedene Bereiche auf dem Brutstück unterschiedlich stark miteinander korrelieren. Sensor 68 aus Areal D-1 zeigt eine zeitverzögerte negative Korrelation mit Sensor 202. Sensor 120 aus Areal D-2 zeigt ebenfalls eine zeitverzögerte negative Korrelation mit Sensor 202, allerdings ebenfalls eine rückwirkende positive Korrelation. Damit besteht die Tendenz, dass eine Temperaturänderung am Sensor 120, zeitverzögert zu einer gleichgerichteten Änderung am Sensor 202 führt. Weitere Kreuzkorrelationsanalysen unterstützen die Aussage, dass Zellen der gleichen Temperaturzone tendenziell stärker positiv miteinander korrelieren als Zellen verschiedener Temperaturzonen. Je weiter die Zellen gleichzeitig voneinander entfernt sind, desto geringer wird die positive Korrelation, bis sie erst insignifikant und anschließend sogar signifikant negativ wird.

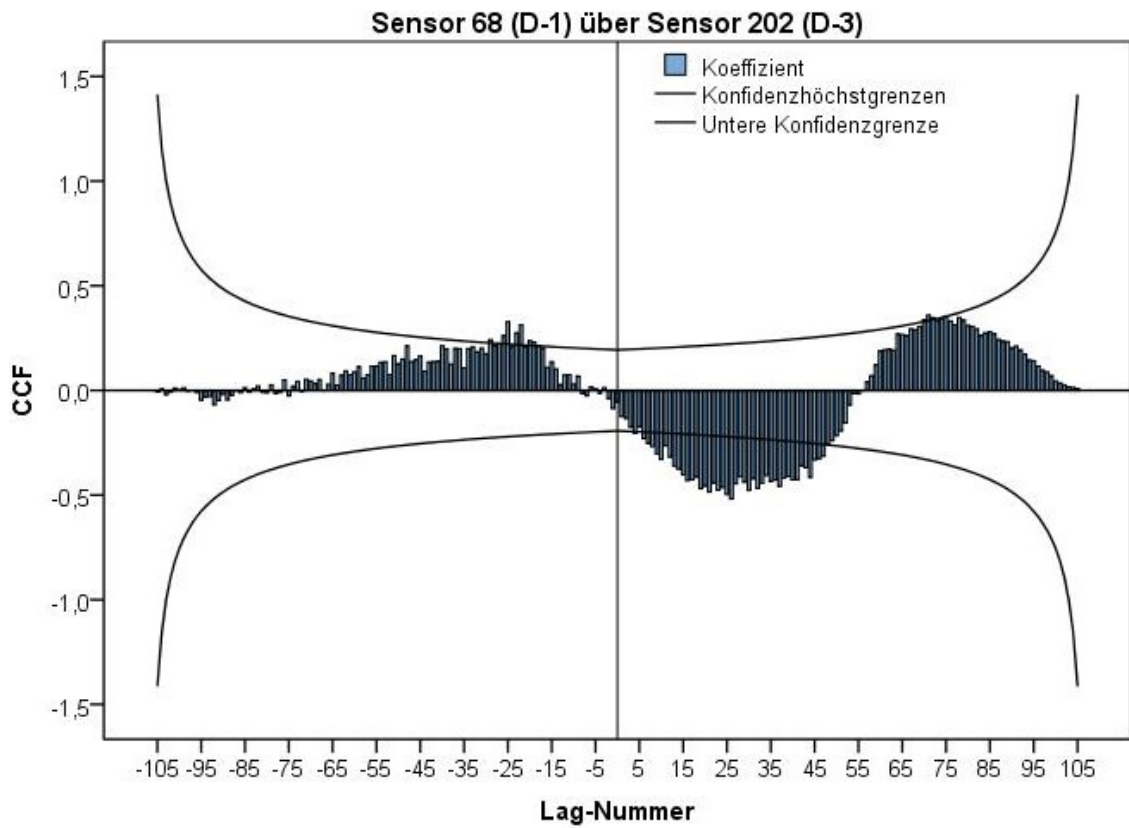


Abbildung 3.55: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Sensor 68 (D-1) und dem Sensor 202 (D-3)

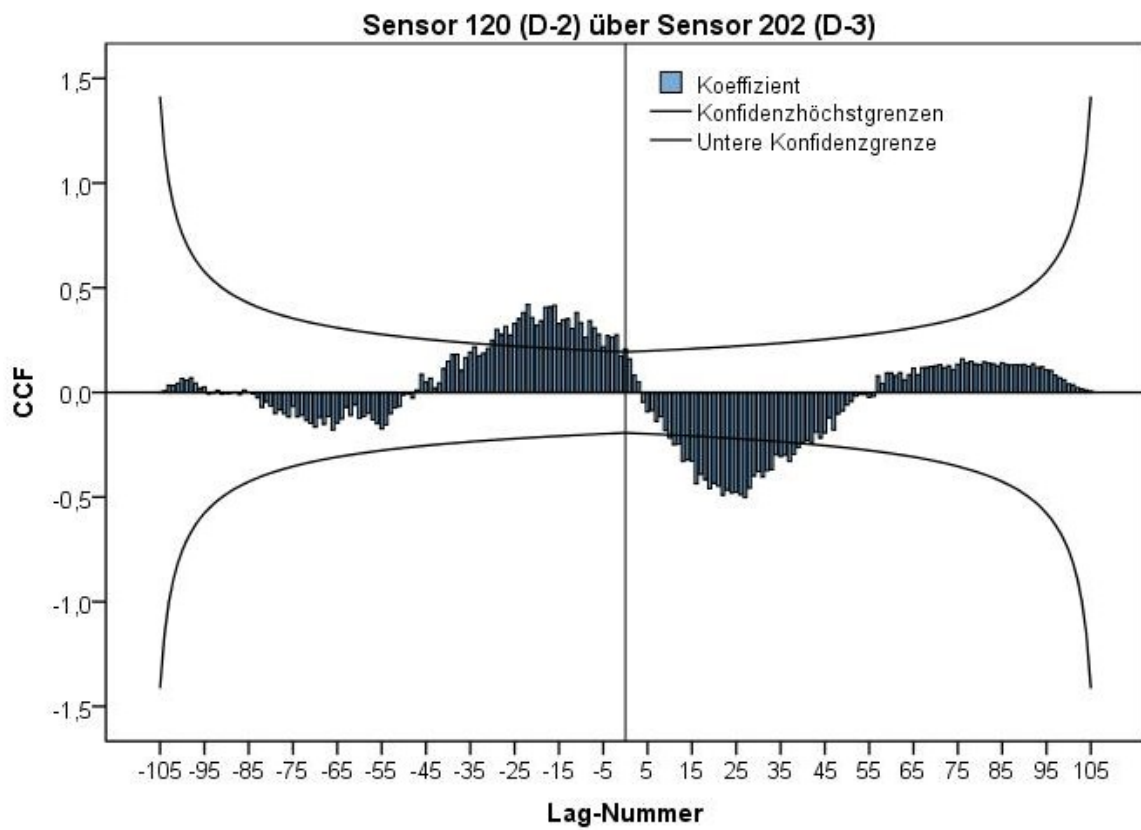


Abbildung 3.56: Kreuzkorrelationsdiagramm zwischen dem Sensor 120 (D-2) und dem Sensor 202 (D-3)

3.6 Brutlücken und Zellrandbereiche der Brutflächen

Dieses Kapitel beschäftigt sich mit der Frage, welchen Einfluss Brutlücken und Zellrandbereiche des Brutbereichs für die räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe haben. Bei Brutlücken handelt es sich um vereinzelte leere Zellen im Brutzellbereich. Der Begriff *Zellrandbereich* definiert hier die leeren Zellen, welche direkt an die Ränder des Brutzellbereichs anschließen. Die Thoraxwärme der Arbeiterinnen kann in beiden Zelltypen direkt durch die Zellwand an die umliegenden Brutzellen abgegeben werden.

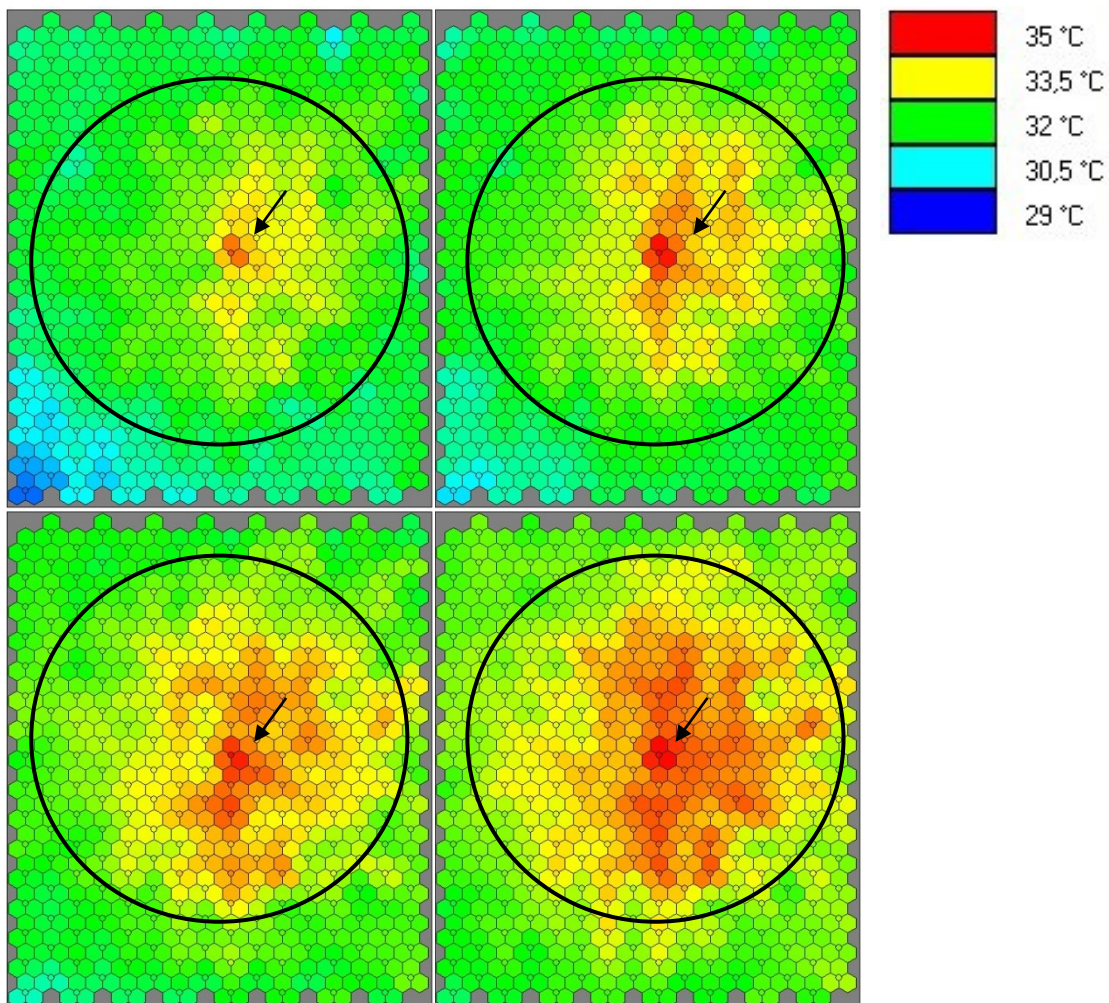


Abbildung 3.57: Falschfarbendarstellung des Temperaturprofils einer Brutwabe im zeitlichen Verlauf (Bildabstand: 13min); der markierte Sensor (Pfeil) misst an einer Brutlücke; schwarzer Kreis markiert die Lage des Brutbereichs

Abbildung 3.57 gibt einen ersten Überblick über die Bedeutung von Brutlücken für das Brutwärmen. Während der Temperaturzunahme eines Brutstücks wird eine Brutlücke im Zentrum des Brutbereichs von den Arbeiterinnen zum Wärmen der umliegenden Brutzellen benutzt. Im zeitlichen Verlauf

(Bildabstand: 13 Minuten) ist zu erkennen, dass die Brutlücke während der gesamten Dauer die wärmste Zelle in der Brutfläche bleibt.²⁵

In Abbildung 3.58 ist die Verteilung der Zelltemperaturen – unterteilt in die Zelltypen *leere Zellen*, *verdeckelte Zellen* und *Brutlücken* – aus **Versuch D** dargestellt. Dabei wurden die Mittelwerte der gemessenen Temperaturen jedes Sensors über 53h verwendet. Die Grafik zeigt, dass die Brutlücken mit $\bar{x} = 35,2 \text{ °C} \pm 0,5\text{°C}$ geringfügig wärmer sind als die verdeckelten Zellen ($\bar{x} = 35,0 \text{ °C} \pm 0,5\text{°C}$). Die leeren Zellen sind mit $\bar{x} = 34,3 \text{ °C} \pm 0,5\text{°C}$ signifikant kühler als die anderen zwei Zelltypen. Die Spannweite der Brutlücken-Temperatur ist mit nur $1,7\text{°C}$ etwas geringer als die Temperatur-Spannweite der verdeckelten ($2,2\text{°C}$) und der leeren Zellen ($2,6\text{°C}$).

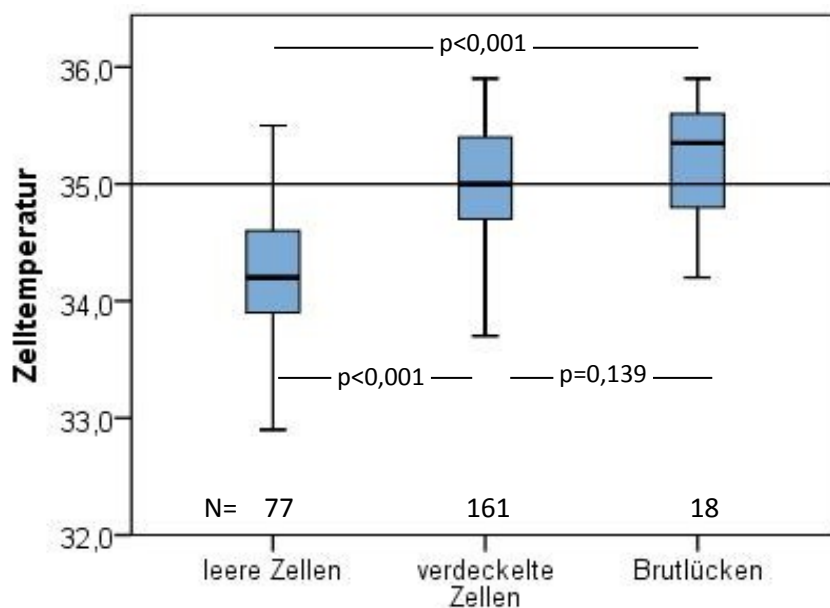


Abbildung 3.58: Zelltemperaturen von leeren Zellen, verdeckelten Zellen und Brutlücken aus Versuch D über 53h; Statistik nach ANOVA, Post-Hoc-Test LSD; Y-Achse in °C

Doch zeigen Analysen der räumlichen Temperaturverteilung des Brutstücks ebenfalls, dass nicht alle Brutlücken von den Arbeiterinnen zum Brutwärmen genutzt werden. Unbesetzte Brutlücken sind infolgedessen deutlich kälter als die umgebenden verdeckelten Zellen (siehe Abbildung 3.14a [Pfeil 6]), da die Brutfläche an diesen Stellen leichter Wärme verliert.

Leere Zellen am Randbereich einer Brutfläche ähneln in ihrer Funktion den Brutlücken und tragen ebenfalls zur Temperaturregulation der Brutwabe bei. Um eine abgegrenzte Brutfläche herum

²⁵ Hier ist allerdings zu vermuten, dass die Brutlücke nur deshalb deutlich wärmer als die umliegenden Zellen erscheint, da die Sensoren des Temperatur-Multiplexers an der Wabenrückseite messen und somit näher an die brutwärmenden Biene in der Brutlücke heranreichen. Bei Bienen, welche auf verdeckelten Zellen sitzen, findet die Wärmeverteilung sofort an die umliegenden Brutzellen statt, ohne dass die abgegebene Temperatur den Sensor direkt erreicht. Nichtsdestotrotz kann gezeigt werden, dass die Brutlücke ein wichtiger Faktor für die Wärmeverteilung des Brutbereichs ist.

werden rund ein bis drei Zellreihen mit Arbeiterinnen besetzt und zum Isolieren oder Wärmen der umgebenden Brutzellen genutzt. Der Wärmeverlust der Brutfläche kann somit ebenfalls in den Zellrandbereichen beschränkt werden. Allerdings nutzen die Arbeiterinnen oftmals nicht alle Zellen des Zellrandbereichs, sondern nur die Zellrandbereiche, welche an Brutzellen mit einer Mindesttemperatur von ca. 33°C bis 34°C angrenzen. Somit wird gesichert, dass Arbeiterinnen bei kühler Außentemperatur zentral gelegeneren Brutzellen Priorität einräumen. Als Ausnahme sind hierbei allerdings Zellrandbereiche zu nennen, welche deutlich in eine Brutfläche hineinreichen.

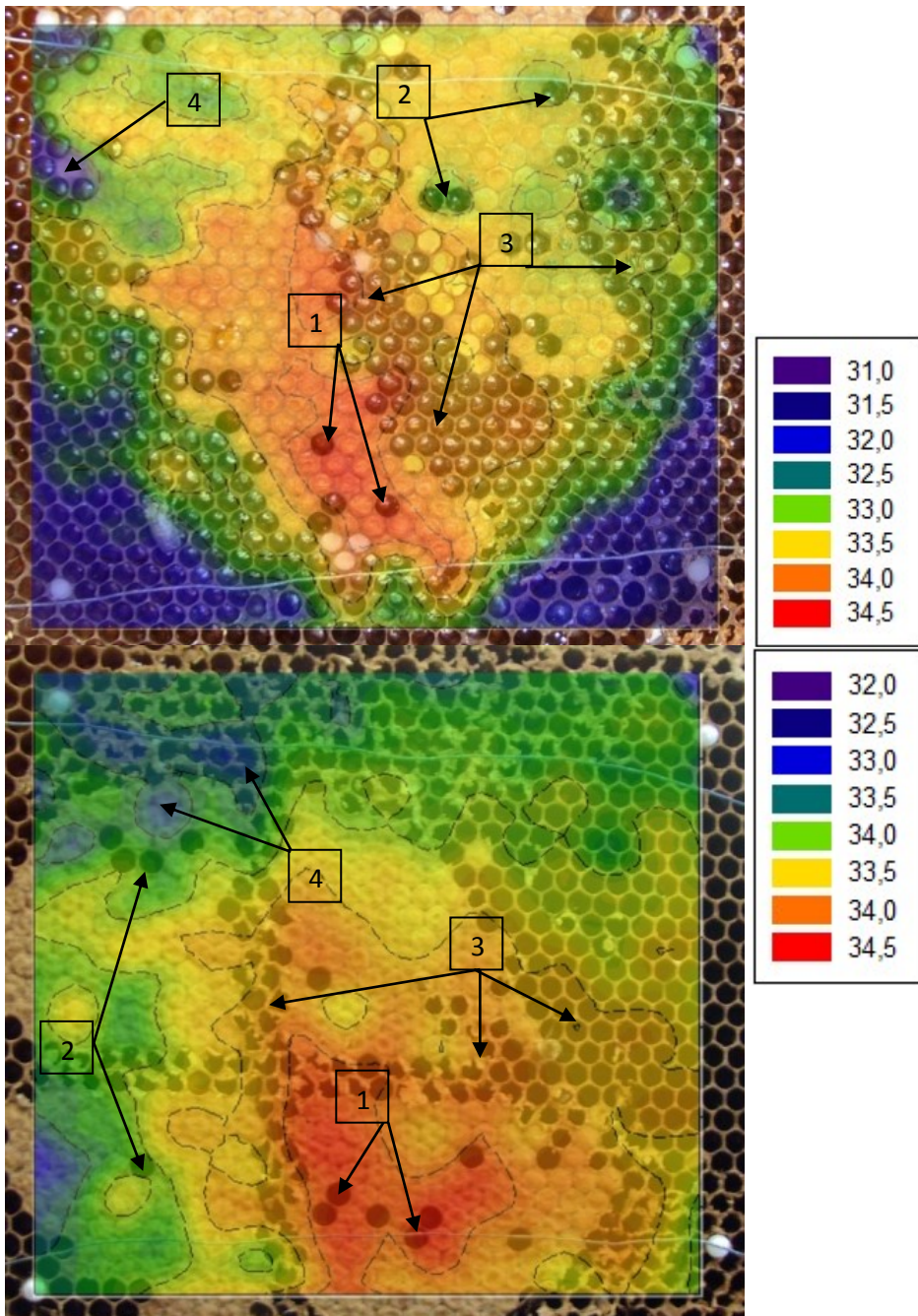


Abbildung 3.59: Falschfarbendarstellung der Mittelwerte der Zelltemperaturen [°C] aus Versuch C (oben) & E (unten)

In Abbildung 3.59 sind zwei Overlay-Fotos zu sehen, welche die obigen Folgerungen unterstützen. Bei den Versuchen C und E handelt es sich um zwei Versuchsdesigns mit konstantem Temperaturverlauf der Inkubator Temperatur und einer Wabe mit geteilter Brutfläche. Durch die Überlagerung der Brutwabe mit dem räumlichen Temperaturprofil der Zellen ist zu erkennen, dass es einerseits Brutlücken gibt, welche von den Arbeiterinnen zum Brutwärmen genutzt werden (Pfeil 1) und andererseits Brutlücken erkennbar sind, die nicht von den Bienen isoliert wurden (Pfeil 2). Weiterhin ist erkennbar, dass Zellrandbereiche der Brutfläche durch wärmende oder isolierende Bienen genutzt werden (Pfeil 3), aber auch Zellrandbereiche sichtbar sind, an denen Wärmeverlust der Brutfläche auftritt (Pfeil 4).

Interessant ist hier vor allem die Beobachtung, dass Zellrandbereiche der Brutflächen besonders häufig von den Arbeiterinnen zum Brutwärmen genutzt werden, wenn sie zwischen zwei geteilten Bruthälften liegen (siehe auch Abbildung 3.26). Die gemessenen Temperaturen in diesen Zellen liegen oftmals über dem Temperaturmittelwert der verdeckelten Brutzellen, so dass eine Isolation und Wärmezufuhr an die umliegenden Zellen gesichert ist.

4 Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde die soziale Arbeitsteilung von Honigbienen anhand der Kolonietätigkeit des Brutwärmens untersucht. Die gewonnenen Erkenntnisse werden in den folgenden Abschnitten ausführlich diskutiert.

- In Kapitel 4.3 kann gezeigt werden, dass die Brutwaben­temperatur durch spezifische Verhaltensweisen der Arbeiterinnen reguliert werden kann.
 - Die Traubenbildung der Arbeiterinnen auf einer Brutfläche ist die schnellste Möglichkeit der Bienen, die Zelltemperaturen vor Auskühlung zu schützen (Kapitel 4.3.1).
 - Die Aufrechterhaltung der Lufttemperatur im Innenraum eines Bienenstocks ist ein wichtiger Faktor in der Temperaturregulierung des Brutnestes, da sie die untere Temperaturgrenze in der Kolonie bildet (siehe Kapitel 4.3.2).
 - Es wird der Einfluss der brutwärmenden Arbeiterinnen auf die Temperaturentwicklung einer Brutfläche sichtbar, da der zeitliche und räumliche Verlauf der Brutwaben­temperatur auf der Basis der erfolgten Experimente erstmals in Bezug zu den individuellen Thorax­temperaturen der Arbeiterinnen gesetzt werden kann. Die Ergebnisse zeigen, dass verschiedene Zellareale auf der Wabe von den Bienen nicht alle gleichzeitig gewärmt werden. Es gibt sogar Hinweise auf eine zyklische Periodizität im zeitlichen Temperaturverlauf der Brutzellen, welche auf einen Brutwärmrhythmus durch die Bienen schließen lässt (siehe Kapitel 4.3.3).
- Die Untersuchungen konnten Verhaltensunterschiede zwischen den Unterarten *Apis mellifera carnica* und *Apis mellifera mellifera* bei der Thermoregulation der Brut finden (siehe Kapitel 4.4).
- Der Einfluss verschiedener Wabenformen sowie die Bedeutung der Brutlücken und Zellrandbereichen auf die räumliche Temperaturverteilung der Brutwabe wird sichtbar (siehe Kapitel 4.5).
- Die Ergebnisse unterstützen das *Response Threshold Model* (siehe Kapitel 4.6).

4.1 Ein Blick ins Bienenvolk

Ein Bienenvolk besteht in den Sommermonaten aus bis zu 70.000 Arbeiterinnen, die für die Nestsarbeiten innerhalb und außerhalb des Stockes zuständig sind (Winston, 1987). Dadurch befindet sich auf den Waben eine heterogene Mischung an verschiedenen Altersstadien der Arbeiterinnen. Diese intrakoloniale Variabilität führt dazu, dass ein Bienenvolk schnell und flexibel auf anfallende Nestsarbeiten reagieren kann. Obwohl die Thermoregulation des Brutnestes nur teilweise dem temporären Polyethismus unterliegt, ist sie ebenfalls den Gesetzmäßigkeiten der sozialen Arbeitsteilung unterworfen (Hölldobler & Wilson, 2009; Lindauer, 1952).

Die Regulierung der Brutzelltemperaturen ist ein hochkomplexer Prozess, da bei voller Volksstärke Zehntausende von Arbeiterinnen in diesen – aktiv oder passiv – involviert sind. Dieser Prozess kann als offenes System interpretiert werden, da die Regulation der Brutnesttemperatur einem festen Verhaltensmuster der Tiere unterliegt, allerdings durch die Flexibilität der Koloniereigenschaften variabel bleibt. Somit ist die Aufklärung der Verhaltensmuster ein wichtiger Gesichtspunkt im Verständnis der Regulation des Brutwärmens.

Es wurde versucht, die natürlichen Verhaltensweisen der Tiere in einer künstlichen Umgebung zu erzeugen und zu beeinflussen, um sie detaillierter analysieren zu können, als es in einem intakten Volk möglich wäre. Niemals sollte man aus den Augen verlieren, dass die Versuche nicht die Situation einer ganzen Kolonie mit Zehntausenden von Individuen darstellen können. Sie können nur einen begrenzten Einblick in das Verhalten einer kleinen Bienengruppe vermitteln. Diese müssen im Kontext des Versuchsaufbaus jedoch auf Einflüsse reagieren, die ihnen in ähnlicher Weise auch in ihrer natürlichen Umwelt begegnen. Anhand der gewonnenen Ergebnisse lassen sich somit Rückschlüsse auf die Regulationsmechanismen im Bienenvolk ziehen und mit theoretischen Überlegungen über das Brutwärmens und die soziale Arbeitsteilung konfrontieren.

4.2 Die Herausforderungen des Versuchsaufbaus

Das Brutnest eines Bienenvolkes wird, falls es der Standort zulässt, kugelförmig angelegt (Ruttner, 1992). Die Kugel hat von allen Körpern die kleinste Oberfläche im Vergleich zum Volumen, so dass die Bienen mit geringem Energieaufwand ihre Brutzellen auf die notwendige konstante Brutnesttemperatur erwärmen können. Da sich der Brutbereich auf mehrere Waben verteilt, kann man ihn sich modellhaft als in Scheiben geschnittene Kugel vorstellen. Die Versuche dieser Arbeit untersuchen das Brutwärmen von Bienen auf *einer Seite einer Scheibe*.

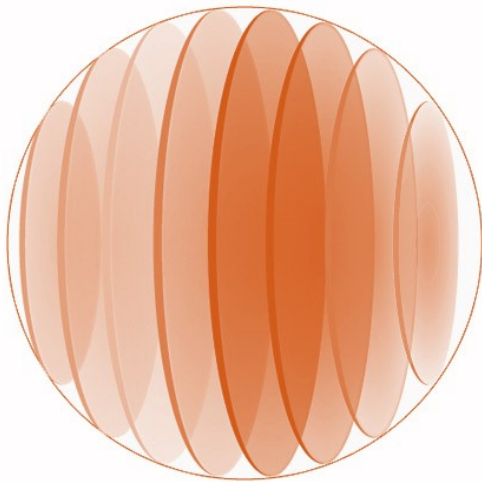


Abbildung 4.1: Modell eines kugelförmigen Brutnestes mit scheibenförmiger Einteilung der Waben

Aufgrund des gewählten Versuchsaufbaus und der Begrenzung des Versuchssettings auf einen kleinen Brutwabenbereich mit wenigen Bienen entstanden Vor- und Nachteile für die Versuche.

Durch die Beschränkung auf eine kleine Wabenfläche (ca. $\frac{1}{2}$ Fläche eines Zander-Rahmens) konnte der komplette Versuchsaufbau in einen handelsüblichen Kühl-Inkubator gestellt werden. Der Brutbereich wurde dadurch vollständig von der Thermografiekamera erfasst. Dies war bedeutend, da die verwendete Kamera keinen Zoom besaß und die erzeugten Thermografiefotos nur eine relativ geringe Auflösung hatten. Eine Vergrößerung der Brutfläche wäre folglich zu Lasten des Auflösungsvermögens der Fotos und damit auch zu Lasten der Genauigkeit der Temperaturmessungen gegangen.

Die Anpassung der Bienenmenge auf 150 bis 300 Arbeiterinnen ermöglichte es, mit der verschiebbaren Wabenvorrichtung eine einlagige Bienenschicht zur Messung der Thoraxtemperaturen zu erzeugen, ohne die Tiere in ihrem Bewegungsdrang zu stark einzuschränken. So konnte das Verhalten der Tiere direkt auf der Wabe beobachtet und die Auswertungsdauer der Thoraxtemperaturen reduziert werden. Dadurch stieg jedoch der Wärmeverlust der Zellen etwas an, da durch die einlagige Bienenschicht auf der Brutwabe der Isolationseffekt der Bienenkörper

verringert wurde. Wie Becher (2009) feststellte, kann die gemessene Brutzelltemperatur bei einseitigem Bienenbesatz einer Brutwabe zusätzlich im Vergleich zu einem doppelseitigem Bienenbesatz etwa 1,4°C geringer sein, da die Zellen an der Rückseite leicht auskühlen können.

Durch den geschlossenen Versuchsaufbau konnte eine gleichbleibende Anzahl an Bienen über die gesamte Versuchsdauer hinweg garantiert werden, allerdings konnten Flugbienen den Versuchsaufbau nicht verlassen. Um die Anzahl von Sammlerinnen im Versuchsaufbau so gering wie möglich zu halten, wurde den Versuchstieren ein kurzer Zeitraum vor dem Einfüllen in den Bienenraum eingeräumt, um zurück zum Stock zu fliegen, bevor die übriggebliebenen Bienen in die Versuchsvorrichtung gekehrt wurden (siehe Kapitel 2.9.1). Dadurch gab es, bis auf die Belüftungsschlitze des Bienenraums, für die Bienen keine Möglichkeit, Schmutz und Leichen aus der Apparatur zu entfernen. Dies hatte allerdings aufgrund eines Maximalaufenthalts der Bienen in der Apparatur von 3 Tagen keinen sichtbaren Einfluss auf die Ergebnisse.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Inkubatortemperatur bei konstanten Versuchen nicht unter $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ reguliert, da eine dauerhaft niedrigere Außentemperatur für die kleine Bienengruppe eine zu starke Anforderung gewesen wäre. In den Vorversuchen konnten die Versuchsbienengruppen eine Abkühlung auf unter 26°C Inkubatortemperatur nur etwa 2 Stunden ausgleichen, da das Aufrechterhalten der Zelltemperaturen einen großen Energieaufwand für kleine Bienengruppen bedeutet. Eine Überforderung der Arbeiterinnen führte in der Regel dazu, dass die Bienen das Wärmen der Brut insgesamt oder teilweise aufgaben. Ein Austausch von Bienen war aufgrund des geschlossenen Versuchssystems nicht möglich.

Der Einsatz zweier Unterarten führte zu folgenden Problemen bei der Versuchsdurchführung: Im Institut für Bienenkunde gab es keine Völker der Subspezies *Apis mellifera mellifera*. Die Königinnen mussten demzufolge gekauft und eingeweiselt werden. Da die Völker den Winter nicht überstanden, musste die Prozedur im Folgejahr wiederholt werden. Infolge dieser Verzögerung konnte mit den Versuchen dieser Subspezies erst in den Monaten Juli bzw. August begonnen werden. Dadurch waren nur verhältnismäßig wenige Versuche mit dieser Unterart möglich, da die Brutleistung von *Apis mellifera mellifera* schon Ende September deutlich nachgelassen hatte. Weiterhin kam es bei den gemischten Versuchsansätzen trotz eintägiger Eingewöhnung zu Konkurrenz- und Aggressionsverhalten unterhalb der Subspezies, so dass ca. $\frac{1}{3}$ der Tiere vor Versuchsbeginn starben. Der Verlust musste schon im Vorhinein einkalkuliert werden, so dass die Versuche mit den überlebenden Bienen durchgeführt werden konnten. Allerdings konnte eine 1:1 Verteilung der Unterarten nicht mehr garantiert werden.

4.3 Die Regulation der Brutwabentemperatur

Die Regulation der Brutwabentemperatur erfolgt durch die Arbeiterinnen des Bienenvolks.

Die Arbeiterinnen verfügen über ein umfassendes Verhaltensrepertoire, mit dem sie auf Temperaturänderungen innerhalb des Stocks und besonders auf Temperaturschwankungen der Brutzellen reagieren können. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Arbeiterinnen durch spezifische Verhaltensweisen regulierend auf die Brutnesttemperatur einwirken können.

4.3.1 Traubenbildung

Öffnet man in den Sommermonaten einen gesunden Bienenstock, so sieht man eine Fülle von Arbeiterinnen und ein mehrere Waben überspannendes Brutnest. Es fällt auf, dass die Bienen nicht dichtgedrängt auf den Brutbereichen sitzen, sondern meist locker verteilt auf der Wabenoberfläche platziert sind. Kurze Zeit nach Stocköffnung beginnen sich die Tiere allerdings auf dem Brutbereich zu versammeln und eine Traube um die verdeckelten Brutzellen zu bilden.

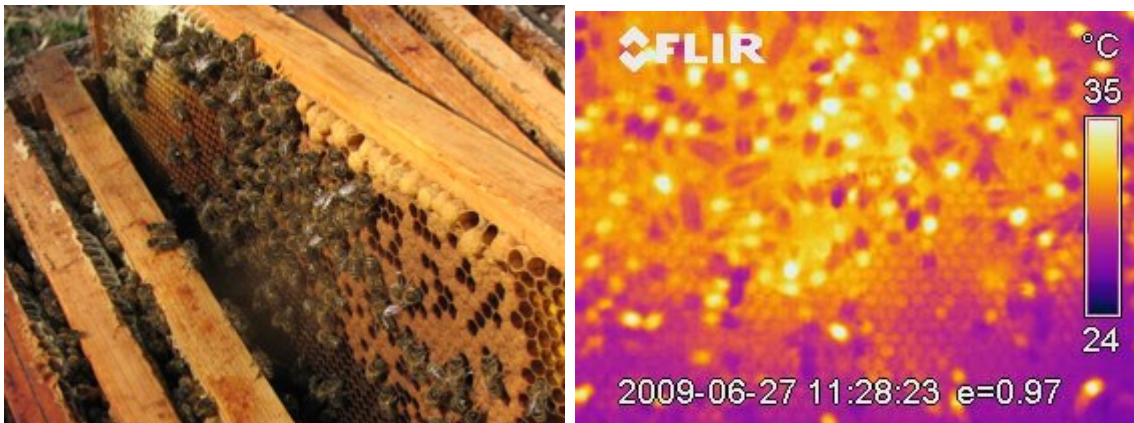


Abbildung 4.2: Bienen auf einer Brutwabe²⁶ (links) sowie Thermografiefoto von Bienen auf einer Brutwabe (rechts)

Die Traubenbildung ist als Wärmeisolierung die *schnellste* Möglichkeit der Arbeiterinnen, ein Auskühlen der Brut zu verhindern. Die Anzahl an Arbeiterinnen auf der Brutfläche bestimmt den Wärmeaustausch der Zellen mit der Umgebungstemperatur. Je mehr Bienen auf den Brutzellen platziert sind, desto größer ist der Isolationseffekt durch die Bienenkörper; je größer die Lücken zwischen den Bienen sind, desto mehr Wärme kann entweichen. Da die Wärmeleitfähigkeit von verdeckelten Brutwaben mit $0,14-0,16 \text{ J s}^{-1}\text{m}^{-1}\text{K}^{-1}$ recht gering ist (Kleinhenz, 2008), bleibt die Zelltemperatur lokal bestehen und diffundiert nur langsam in die angrenzenden Zellen.

²⁶ Quelle: http://www.imkershop-seip.de/online/templatemedia/all_lang/resources/5bis7brutwaben.png

Beobachtungen zeigen, dass auch frisch geschlüpfte Bienen in den ersten Stunden häufig in direkter Nähe des Schlupfortes in oder außerhalb der nun leeren Zellen verbleiben. Sie fungieren auf diese Weise ebenfalls als Isolierung, um den Temperaturverlust der umliegenden Zellen zu verringern.



Abbildung 4.3.: Frisch geschlüpfte Bienen (ohne weißen Punkt auf dem Thorax) nahe des Schlupfortes isolieren in und auf den leeren Zellen die verbliebenen Brutzellen vor Wärmeverlust

Die Bienenmenge wird grundsätzlich durch die Anzahl der verdeckelten Brutzellen bestimmt; auf einer großen Brutfläche können sich deutlich mehr Tiere aufhalten als auf einer kleinen Brutfläche. Relativ gesehen konnte allerdings ermittelt werden, dass bei einlagigem Bienenbesatz das Verhältnis von Bienen zu Brutzellen bei Umgebungstemperaturen von 26°C-28°C bei $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ liegt (siehe Kapitel 3.4.1). Diese Werte sind wenig überraschend, da eine Arbeiterin eine Körperlänge von ca. 13mm hat, das Zellenmaß einer Brutzelle allerdings nur ca. 5,3mm beträgt. Das bedeutet, dass eine Biene mit ihrer Körpergröße rund 2-3 Zellen abdeckt.²⁷ Die Arbeiterinnen bilden somit eine lockere Schicht auf der Wabenoberfläche, welche die Brut isolierend bedeckt und trotzdem Bewegungsfreiheit ermöglicht. Eigene Beobachtungen unterstützen die gewonnenen Ergebnisse dahingehend, dass die Bienen bei konstanter Umgebungstemperatur innerhalb obiger Temperaturspanne recht beweglich sind. Diese Variabilität in der Bienenmenge ermöglicht es den Bienen, die Wärmeisolation der Zellen zu beeinflussen. Im zeitlichen Versuchsverlauf ist somit keine konstante Bienenmenge, sondern eine schwankende Anzahl an Tieren auf einem Wabenareal zu beobachten (siehe Kapitel 3.4.6). In unregelmäßigen Abständen treten demzufolge auch immer wieder Lücken in der Bienenschicht auf, so dass bei Bedarf eine Abkühlung der unterliegenden Zellen möglich ist.

²⁷ Bujok (2000) gibt in ihrer Diplomarbeit Werte von ca. 74% bis 88% Bienenichte an, wertet aber nur ein sehr kleines Brutstück aus. Diese Werte erscheinen nur bei Traubenbildung der Tiere sinnvoll.

Die Anzahl an Bienen auf leeren Zellen beträgt im Vergleich zum Brutbereich bei Umgebungstemperaturen von 26°C-28°C vergleichsweise weniger als 10%, wodurch hier eine Regulation der Zelltemperaturen durch die Tiere ausgeschlossen werden kann. Diese Ergebnisse dieser Arbeit unterstützen die Aussagen von Koeniger (1978), dass brutwärmende Arbeiterinnen eine Präferenz für verdeckelte Brutzellen aufweisen und leere Zellen nicht gewärmt werden.

Nach einem raschen Temperaturabfall der Außenluft ist eine signifikante Zunahme der Bienenmenge auf dem Brutbereich zu verzeichnen. Die Bienen rücken enger auf der Brutwabe zusammen und isolieren die Brutzellen durch ihre Körper. Anhand von Versuch F (Abbildung 3.38) lässt sich dies deutlich machen. Betrachtet man die Summe aller Bienen auf dem Areal F-1 einmal bei einer Inkubator Temperatur von 27,5°C und anschließend bei 24,5°C (je fünf Zählungen), so ist eine Zunahme der Bienenanzahl von 39 auf 44 zu verzeichnen. Dies ist ein Wachstum von ca. 13%. Mit der Zunahme der Bienenanzahl auf der Brutwabe ist ebenfalls eine Abnahme der Bienenbeweglichkeit verbunden,²⁸ da die Traubenbildung der Arbeiterinnen durch die Raumbeschränkung des Bienenraums auf eine einlagige Bienenschicht begrenzt ist. Dadurch können die Bienen auf der Brut keine mehrlagige Schicht bilden, sondern müssen stattdessen enger zusammenrücken und sich platzsparend anordnen. Somit nimmt die Zahl an Arbeiterinnen auf dem Brutbereich zwar geringfügig zu, kann allerdings nicht die Zahl an Bienen unter natürlichen Bedingungen erreichen.

²⁸ In dem Versuch G ist diese Zunahme nicht zu beobachten, bei den Versuchen H und J dagegen konnte eine mittlere Zunahme der Bienenmenge um je 4% festgestellt werden.

4.3.2 Die Bienenraumtemperatur als untere Temperaturgrenze

Die Bienenraumtemperatur ist eine stark vernachlässigte Komponente in den Analysen über das Brutwärmen bei Bienen. Sie ist jedoch, wie diese Arbeit zeigen konnte, ein weiterer wichtiger Faktor in der Regulation der Brutzelltemperaturen. Während der Analysefokus bei der Beobachtung des Brutwärmens häufig nur auf einzelne Bienen mit hohen Thoraxtemperaturen oder allein auf die Zelltemperaturen gelegt wurde, blieb die umgebende Lufttemperatur der Bienen und Brutzellen in neueren Arbeiten meist unberücksichtigt.

Jedoch ist die Lufttemperatur über der Wabe als direkte Umgebungstemperatur der Bienen und Zellen deutlich höher als die Außentemperatur. Sie wird hauptsächlich durch die Abstrahlung von Körperwärme der Bienengruppe reguliert und durch die Außentemperatur beeinflusst. In einer gesamten Kolonie kann sie als Stockinnentemperatur angesehen werden.²⁹

Die Bienenraumtemperatur variiert lokal, da sie stark von der umgebenden Bienenmenge und den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen abhängig ist. In den Randbereichen und den Arealen aus leeren Zellen ist die Bienenraumtemperatur etwa 1°C bis 2°C niedriger als im Bereich der Brutfläche. Dort liegt sie in den Versuchen bei etwa 31°C bis 33°C. Die Schwankungsbreite ist mit 0,3°C bis 0,6°C gering.

Die Bienenraumtemperatur bildet die untere Temperaturgrenze im Versuchsstock.

Durch passive Wärmeübertragung gleichen sich die Körpertemperaturen inaktiver Bienen und unbeheizter Zellen der Bienenraumtemperatur an. Damit ist die Temperaturdifferenz der Zellen und Bienen zur Bienenraumtemperatur deutlich geringer als zur Außentemperatur, wodurch ebenfalls der Energieverbrauch zur Aufrechterhaltung der Zelltemperaturen vermindert wird, da diese nicht unter diese Temperaturgrenze fallen können.³⁰ Es ist zu vermuten, dass die Tiere durch ihre Temperaturrezeptoren an den Antennen nicht nur die Temperaturen der Zelldeckel (Bujok, 2005), sondern ebenfalls die lokal vorherrschende Bienenraumtemperatur messen können. Auf diese Weise können Temperaturschwankungen im Volk rasch erfasst werden, da kalte Luftströmungen von den Bienen sofort wahrgenommen werden. Somit könnten die Tiere nicht erst auf ein Abkühlen der Brutzellen, sondern schon auf geringfügige Änderungen der lokal vorherrschenden Lufttemperatur reagieren und diese zügig ausgleichen.

²⁹ Allerdings hat die gesamte Stockinnentemperatur eine größere Temperaturspannweite als die Bienenraumtemperatur in den Versuchen, da diese nicht nur direkt über der Brutfläche, sondern auch über Honigwaben präsent ist. Aus den Ergebnissen zur Bienenraumtemperatur lassen sich gleichwohl Analogien zur Stockinnenluft über der Brutfläche ziehen.

³⁰ Anhand von Abbildung 3.6 ist zu sehen, dass die Bienenraumtemperatur auch bei kalten Außentemperaturen nur langsam abfällt. Ein großer Teil der von den Arbeiterinnen erzeugten Stoffwechselwärme muss folglich an die Luft abgegeben werden, um diese Temperatur derart stabil zu halten.

Die Ergebnisse der Kreuzkorrelationsanalyse zeigen, dass es eine direkte, positive Korrelation zwischen der Bienenraumtemperatur und den Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen gibt. Bei einem Ansteigen/Abfall der mittleren Thoraxtemperaturen ist ein sofortiges Ansteigen/Absinken der Bienenraumtemperatur zu erkennen. Durch die Einbeziehung der Bienenraumtemperatur in die Betrachtungen des Brutwärmens kann auch die Frage beantwortet werden, ab wann sich Arbeiterinnen am Brutwärmern beteiligen (Bujok, 2005). Denn sobald ihre Thoraxtemperatur höher als die lokale Bienenraumtemperatur ist, findet ein Temperaturfluss an die umgebende Luft bzw. Brutzellen statt. Abbildung 3.31, zeigt eindrucksvoll, dass dies einen Großteil aller Bienen auf einem Brutbereich einschließt, denn nur ein Bruchteil der Tiere besitzt Thoraxtemperaturen im Bereich der Bienenraumtemperatur. Die meisten Bienen liegen in den Versuchen 1°C bis 5°C höher als die umgebende Lufttemperatur.

Sinkt die Inkubatortemperatur in kurzer Zeit um mehrere Grad Celsius ab, kann ebenfalls ein geringfügiger Abfall der Bienenraumtemperatur festgestellt werden. Allerdings ist dieses Absinken deutlich geringer als der Abfall der Inkubatortemperatur. Im Rahmen der Versuchsdauer von 3 bis 5 Stunden liegt die Standardabweichung der Bienenraumtemperatur in den ausgewerteten Versuchen bei maximal $\pm 1,09^{\circ}\text{C}$ und unterscheidet sich damit nur geringfügig von der Standardabweichung der Versuche bei konstanter Umgebungstemperatur (max. $\pm 0,76^{\circ}\text{C}$), während die Inkubatortemperatur um mindestens 3°C abfällt.

Eine detaillierte Analyse beweist, dass die Bienenraumtemperatur bei einer Spanne von 20°C bis 30°C im Inkubator nahezu konstant gehalten werden kann (Regression: $B= 0,084$). Bildet man die Differenz aus Bienenraum- und Inkubatortemperatur, so wird dieses Konstanthalten der Bienenraumtemperatur anhand der negativen Steigung der Temperaturdifferenz von Bienenraumtemperatur und Inkubatortemperatur illustriert (Regression: $B= -0,871$).

Erst bei Betrachtung einer größeren Temperaturspanne der Inkubatortemperatur (0°C bis 30°C) wird erkennbar, dass die Bienenraumtemperatur in der vorliegenden Versuchsanordnung nicht dauerhaft aufrechterhalten werden kann (siehe Abbildung 3.6). Allerdings wird deutlich, dass auch bei sehr niedrigen Außentemperaturen eine langsame Abkühlung der Bienenraumtemperatur stattfindet. Durch die Stabilität der Bienenraumtemperatur sinkt der Energieverbrauch der Bienen, die Temperatur der Brutzellen aufrechtzuerhalten. Hier zeigt sich erneut, dass die Stabilität der Bienenraumtemperatur ein wichtiger Faktor in der Regulation der Brutzelltemperaturen ist.

4.3.3 Aktives Wärmen der Brutzellen durch die Arbeiterinnen

Ein weiterer wichtiger Faktor in der Regulation der Brutwaben­temperatur sind, neben der variierenden Bienenmenge und der Bienenraumtemperatur, die Thorax­temperaturen der auf­sit­zenden Arbeiterinnen. Um die Regulation der Zelltemperaturen zu ermöglichen, muss nicht nur Wärme gespeichert oder abgegeben, sondern bei Bedarf auch wieder zugeführt werden können.

Durch die gewählten Temperaturanforderungen der Versuche benötigen die Brutzellen einen ständigen Zufluss von Wärme, um Solltemperatur zu erreichen und zu halten.³¹ Die Arbeiterinnen lösen diese Aufgabe durch Erwärmung der Flugmuskeln im Thorax (Heinrich, 1980b). Infolgedessen bewirkt der Aufenthalt von Arbeiterinnen auf verdeckelten Brutzellen ein Ansteigen der mittleren Thorax­temperaturen um etwa 2°C-4°C (Versuch A: 35,6°C ± 1,4°C) im Vergleich zu Arbeiterinnen auf leeren Zellen (Versuch A: 32,9°C ± 1,2°C). Die Thorax­temperaturen der Bienen im Brutbereich sind damit signifikant höher als die lokal vorherrschende Lufttemperatur (32,4°C ± 0,4°C), wodurch ein stetiger Wärmezuf­fluss an die Zellen und die Bienenraumtemperatur stattfindet. Dadurch können die Brutzellen höhere Werte annehmen, als dies durch eine passive Erwärmung durch die umgebende Luft möglich wäre. In den vorliegenden Versuchen wurden Maximalwerte der Thorax­temperaturen von Arbeiterinnen auf Brutzellen von 38°C bis 42°C gemessen, die Mittelwerte der Thorax­temperaturen liegen bei 35°C bis 36°C.

Kurzfristige Wetteränderungen führen dazu, dass sich die Außentemperatur eines Bienenstocks rasch um mehrere Grad Celsius verändern kann und dadurch die Gefahr besteht, dass das Innere des Stocks auskühlt. Ebenso führt das Öffnen eines Bienenstocks durch den Imker zu einer raschen Abkühlung der Stockinnentemperatur, da die warme Innenraumluft schnell entweicht und durch die Außentemperatur ersetzt wird. Wie reagiert ein Bienenvolk auf einen Temperaturabfall in ihrer Umgebungstemperatur und welchen Einfluss hat dies auf die Brutwaben­temperatur?

Ein rascher Abfall der Außentemperatur führt zu einem signifikanten Anstieg der mittleren Thorax­temperaturen der Arbeiterinnen in zentralen Brutbereichen. Diese Wärme wird einerseits den Brutzellen direkt, andererseits aber auch der Bienenraumtemperatur zugeführt. Kreuz­korrelationsanalysen zeigen, dass die Thorax­temperaturen von Bienen direkt positiv mit der lokalen

³¹ Die Betrachtung der Zelltemperaturen zeigt im Rahmen der Inkubator­temperatur von 27°C ± 1°C oftmals ein Nichterreichen der Solltemperatur in den Versuchen. Die Zelltemperaturen bewegen sich im Durchschnitt im Temperaturbereich von 32°C bis 34°C. Diese Beobachtungen bestätigte auch Becher (2009). Als Erklärung ist der starke Wärmeverlust der Zellen durch den einseitigen, einlagigen Bienenbesatz zu nennen. Beobachtungen durch fehlerhafte Versuche – Bienen bissen sich durch die Waben und saßen auch auf der Rückseite – zeigten, dass die Zelltemperaturen bei beidseitigem Bienenbesatz die Solltemperatur von 35°C erreichten und diese auch problemlos aufrecht erhalten konnten. Für die Versuche war dieses Nichterreichen der Solltemperatur keine Störgröße, da die Bienen dadurch eine konstante, leichte Anforderung erhielten.

Bienenraumtemperatur und zeitverzögert positiv mit den Brutzellen korrelieren. Eine Änderung der mittleren Thoraxtemperaturen führt somit zu einer sofortigen gleichgerichteten Änderung der Bienenraumtemperatur und einer zeitverzögerten gleichgerichteten Änderung der Zelltemperaturen. Da die lokale Bienenraumtemperatur in Kreuzkorrelationsanalysen ebenfalls eine zeitverzögerte positive Korrelation mit den Zelltemperaturen aufweist, scheint die Änderung der Zelltemperaturen von beiden Faktoren (Bienenraum- und Thoraxtemperaturen) beeinflusst zu sein.

Interessanterweise haben die Bienenraum- und Thoraxtemperaturen eine starke lokale Komponente. Je weiter ein Brutzellareal von den Messorten dieser zwei Faktoren entfernt liegt, desto schwächer werden die Korrelationen, bis sie sogar ins Negative umschlagen können (siehe Kapitel 3.5). Daraus lässt sich folgern, dass verschiedene Zellareale auf der Wabe von den Bienen nicht alle gleichzeitig gewärmt werden. Unterstützend zeigen Kreuzkorrelationen von Brutzelltemperaturen an verschiedenen Stellen auf der Wabe ebenfalls stark negative Korrelationen. Wird ein Brutzellareal wärmer, sinken an einer anderen Stelle zeitverzögert die Brutzelltemperaturen ab. Die Arbeiterinnen scheinen folglich verschiedene Zellareale alternierend zu wärmen. Diese Flexibilität in der Temperaturregulierung der Brutzellen bedingt eine Konzentration der Bienen auf die relevanten Brutbereiche sowie ein Abwandern von weniger bedeutenden oder ausreichend warmen Zellbereichen.

Die räumliche Temperaturverteilung der Brutfläche (siehe Abbildung 3.14) zeigt, dass es verschiedene Temperaturzonen auf einer Brutwabe gibt. Die mittleren Brutzelltemperaturen sind in den Bereichen am höchsten, auf denen sich auch die Bienen mit den höchsten mittleren Thoraxtemperaturen aufhalten. Die Temperaturunterschiede zwischen den im Durchschnitt wärmsten und kältesten Brutzelltemperaturen betragen in Versuch D jedoch lediglich max. 1°C bis 2°C. Die Spannweite der Brutzelltemperaturen liegt zwischen 33°C und 35°C. Die zum Randbereich hin abnehmenden Brutzelltemperaturen zeichnen sich zusätzlich durch steigende Standardabweichungen und somit durch stärkere Temperaturschwankungen aus. Damit unterstützen diese Ergebnisse die Untersuchungen von Becher & Moritz, 2009 sowie Kraus et al., 1998.

Die Analyse der Zelltemperaturen mit Autokorrelation (siehe Kapitel 3.3.7) zeigt zusätzlich eine zyklische Periodizität in den Temperaturdaten verschiedener Zelltypen. Zellen, welche starken Schwankungen unterliegen (Brutlücken und Zellrandbereiche) lassen deutlich ausgeprägtere Zyklen erkennen als Zellen mit einer geringen Schwankungsbreite (zentral gelegene Brutzellen und leere Zellen). Daraus kann gefolgert werden, dass konstant warme oder kalte Zellen weniger starken Regulationsmechanismen der Arbeiterinnen unterliegen als stark fluktuierende Zellen. Der Temperaturzu- bzw. -abfluss ist bei letzteren Zellen deutlich stärker ausgeprägt, da der Wärmeverlust durch Brutlücken rasch erfolgt und dadurch in höherem Maß wieder zugeführt werden muss. Somit

wird auch hierdurch die Flexibilität der Arbeiterinnen in der Regulation der Brutzelltemperaturen aufgezeigt. Während zentrale Bereiche der Brutfläche permanenter Wärmezufuhr ausgesetzt sind,³² sind die Randbereiche der Brutfläche stärker dem alternierenden Heizverhalten der Arbeiterinnen unterworfen.

Interessanterweise kommt es in Versuchen mit einem Absinken der Inkubator Temperatur im Mittel zu einer gleichmäßigen Abkühlung in allen Bereichen. Es konnte kein Zellbereich gefunden werden, welcher nach Temperaturabfall deutlich höhere oder niedrigere Werte angenommen hatte. In den ausgewerteten Versuchen verlieren alle Zellbereiche (leere Zellen, Randbereiche und Brutzellen) den gleichen Temperaturbetrag und unterscheiden sich nur in der Höhe der Ausgangstemperatur. Allerdings ist auch diese Abkühlung stark gebremst und verläuft signifikant langsamer als die Abkühlung der Inkubator Temperatur, was unter anderem auf den starken Einfluss der Bienenraumtemperatur zurückzuführen ist.³³

Eine zu starke Abkühlung der Inkubator Temperatur in kurzer Zeit führt zur Aufgabe des Brutwärmens in den Randbereichen der Brutfläche. Wenn die Arbeiterinnen den Anforderungen der Thermoregulation der kompletten Brutwabe nicht mehr gewachsen sind, geben sie die Thermoregulation der randständigen Brutzellen auf und konzentrieren sich auf ein zentraler gelegenes Brutareal. In dieser Situation ist eine ungleichmäßige Abkühlung der Brutzelltemperaturen festzustellen (siehe Kapitel 3.4.7).

³² Leere Zellen weisen ebenfalls eine geringe zyklische Periodizität auf, da sie von den Arbeiterinnen nicht gewärmt werden und nur passiv über die lokale Bienenraumtemperatur reguliert werden.

³³ Die Bienenraumtemperatur dient auch hier als untere Temperaturgrenze für die Zellen und Bienen.

4.4 Unterartunterschiede bei der Regulation der Wabentemperatur

Im Rahmen dieser Arbeit wurden vergleichende Untersuchungen mit homogenen und heterogenen Bienengruppen zweier Unterarten durchgeführt. Es wurde geprüft, ob Unterschiede im Verhalten zwischen *Apis mellifera carnica* und *Apis mellifera mellifera* beim Brutwärmen sichtbar werden.

Erste Unterschiede fallen bei der Aufrechterhaltung der Bienenraumtemperatur bei abfallender Inkubator-temperatur auf. Der Direktvergleich zwischen den Unterarten zeigt, dass bei einer Inkubator-temperatur zwischen 0°C und 30° signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen in der Regulierung der Bienenraumtemperatur bestehen. Bienen der Subspezies *Apis mellifera mellifera* halten die Bienenraumtemperatur bei Absinken der Außentemperatur deutlich stabiler als Bienen der Unterart *Apis mellifera carnica*. Gemischte Gruppen aus beiden Unterarten können die Bienenraumtemperatur am wenigsten stabil halten. Indem die Bienenraumtemperatur auch bei niedrigen Außentemperaturen von den Arbeiterinnen stabil gehalten werden kann, sinkt für das Bienenkollektiv die Wärmeanforderung zur Aufrechterhaltung der Zelltemperaturen. Als untere Temperaturgrenze für die Brutzellen stellt die Bienenraumtemperatur einen wichtigen Faktor in der Thermoregulation des Brutnestes dar. *Apis mellifera mellifera* braucht somit bei niedrigen Außentemperaturen weniger Energie als die anderen Versuchsgruppen, um die Brutzellen auf Solltemperatur zu halten, da die Temperaturdifferenz der Bienenraumtemperatur zur Solltemperatur der Zellen geringer ist. In kalten Lebensräumen stellt dies einen lebenswichtigen Faktor im Überleben der Kolonie dar.

Folglich stellt sich die Frage, wie Arbeiterinnen der Subspezies *Apis mellifera mellifera* die Bienenraum- und die Brutzelltemperaturen im Vergleich zu den anderen zwei Gruppen regulieren.

Tabelle 4.1: Übersicht über die mittleren Thoraxtemperaturen der Versuche G, H & J

Inkubator-temperatur	<i>Apis mellifera carnica</i> (G-2)	<i>Apis mellifera mellifera</i> (H-2)	Gemischte Gruppe (J-1)
26,5°C – 28°C	35,7°C	36,3°C	35,7°C
22,5°C – 23°C	36,2°C	35,8°C	36,1°C

Betrachtet man vergleichend die Thoraxtemperaturen von *Apis mellifera mellifera* aus Versuch H mit den Thoraxtemperaturen aus Versuch G (*Apis mellifera carnica*) und Versuch J (gemischte Gruppe), so fällt auf, dass die mittlere Thoraxtemperatur von *Apis mellifera mellifera* bei einer Inkubator-temperatur von ca. 27°C um 0,5°C höher liegt, als bei den anderen beiden Gruppen. Bei einer Inkubator-temperatur von ca. 23°C ist sie allerdings um 0,3°C-0,5°C niedriger, als bei *Apis mellifera carnica* und der gemischten Gruppe. Eventuell führen höhere Thoraxtemperaturen in einem

moderaten Temperaturbereich (27°C) bei *Apis mellifera mellifera* zu einer erleichterten Aufrechterhaltung der Bienenraumtemperatur, so dass bei kühleren Außentemperaturen (23°C) von den Arbeiterinnen nicht mehr so viel Energie in Form von Thoraxwärme benötigt wird, um die Solltemperaturen der Brutzellen aufrecht zu halten.³⁴ Die Brutzelltemperaturen können zumindest in beiden Versuchen, in denen *Apis mellifera mellifera* anwesend ist (Versuch H & J) aufrecht erhalten werden, während die Brutzelltemperaturen von *Apis mellifera carnica* (Versuch G) unter die Solltemperatur fallen.

Eine Mittelwertanalyse zeigt jedoch im Anschluss, dass die mittleren Thoraxtemperaturen der Versuche G, H und J nicht signifikant verschieden sind. Diese Beobachtung schließt allerdings nicht aus, dass die vereinzelt höheren Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen für die signifikant höhere Bienenraumtemperatur von *Apis mellifera mellifera* verantwortlich sind. Da sich die Analyse der Thoraxtemperaturen nur auf ein bis maximal drei Areale stützt, ist ebenfalls nicht auszuschließen, dass ein nicht identifiziertes Verhalten der Arbeiterinnen zu den Temperaturunterschieden der Brutzellen- und Bienenraumtemperaturen führt.

Eine Analyse der Thoraxtemperaturen der beiden Unterarten innerhalb einer gemischten Gruppe lässt ebenfalls keine Unterschiede zwischen den Gruppen erkennen. Innerhalb der Beteiligungsprofile der Subspezies ist keine räumliche oder zeitliche Trennung der Unterarten zu beobachten, noch führt die Situation zur einer internen Polarisierung in der Arbeitsausführung.

Michel (1995) konnte in ihrer Dissertation zeigen, dass Arbeiterinnen von *Apis mellifera mellifera* beim Brutwärmen eine engere Traube um die Brut bilden als Tiere der Unterart *Apis mellifera carnica*. Dies konnte anhand der Bienenzählung von Versuch H nicht bestätigt werden. Hier lag die Zunahme der Bienenmenge nach Temperaturabfall im Mittel bei nur 4% während z.B. in Versuch F (*Apis mellifera carnica*) eine Zunahme der Bienenmenge um 13% stattfand. Durch die Raumbegrenzung im Bienenraum kann allerdings keine signifikante Aussage über die Traubenbildung der zwei Unterarten getroffen werden.

Im ökologischen Kontext gesehen, ist der Überlebenserfolg der Unterart *Apis mellifera mellifera* in kalten Regionen ein Resultat aus einer hohen Bienenraumtemperatur (senkt den Energieaufwand der Kolonie) und dem flexiblen Verhalten der brutwärmenden Arbeiterinnen bei thermischer Belastung.

³⁴ Die Wabe aus Versuch H zeichnet sich allerdings durch eine große Anzahl an Brutlücken aus. Arbeiterinnen in diesen leeren Zellen fließen nicht in die Auswertung der Thoraxtemperaturen ein. Messungen zeigen allerdings, dass vor allem in diesen Brutlücken Arbeiterinnen mit besonders hohen Thoraxtemperaturen sitzen.

4.5 Wabenformen, Brutlücken und Zellrandbereiche

In den Versuchen wurden verschiedene Wabengrößen und -formen eingesetzt. Diese Variationsbreite lässt sich dazu benutzen, detailliertere Aussagen über das räumliche Temperaturprofil einer Wabe zu treffen.

Brutlücken und Zellrandbereiche der Brutfläche sind die variabelsten Zelltypen einer Wabe. Nicht jede Brutlücke bzw. an die Brutfläche grenzende leere Zelle wird von den Arbeiterinnen zum Brutwärmen verwendet, doch je näher sie am Wärmezentrum der Brutfläche liegen, desto häufiger werden sie von den Arbeiterinnen zum Brutwärmen ausgewählt. Brutlücken dienen als exzellente Wärmequellen für die Brut. Die Thoraxwärme kann besser an die umgebenden Zellen abgegeben werden, als dies bei oberflächlich geheizten Zellen der Fall ist (Bujok et al., 2002). Die Ergebnisse zeigen, dass die gemessene Temperatur in den Brutlücken geringfügig höher ist als die Temperaturen der verdeckelten Zellen, da die Bienen näher am Sensor lokalisiert sind.

Zellrandbereiche ähneln in ihrer Funktion den Brutlücken, da sie ebenfalls zur seitlichen Abgabe von Wärme an Brutzellen genutzt werden können. Arbeiterinnen sitzen in den randständigen leeren Zellen und heizen anschließende Brutzellen. Dadurch werden auch einige leere Zellen beheizt. Dies fällt in der großen Spannweite der Temperaturverteilung leerer Zellen auf (siehe beispielsweise Abbildung 3.10). Vor allem zusammenhängende leere Zellen zwischen zwei Wabenflächen dienen als bevorzugte Heizzellen. Das Beheizen der Zellrandbereiche führt dazu, dass Brutzellen keine Wärme an den Rändern der Brutfläche verlieren. Betrachtet man Abbildung 3.26, so zeigt sich hier der Einfluss der Zellrandbereiche bei einer zweigeteilten Brutfläche. Die Bienen nutzen hier die leeren Zellen als eine Art Wärmebrücke zwischen den zwei Wabenflächen. Wärme geht dadurch nicht verloren, sondern wird im Zentrum der Wabe aktiv zugeführt.

Bei einer zweigeteilten Brutfläche und einer unzureichenden Bienenmenge zeigt sich dagegen ein anderes Verhalten. Die Arbeiterinnen versuchen nicht mehr alle Brutzellen zu wärmen, sondern entscheiden sich für eine der zwei Brutflächen. Dadurch kann auf der gewählten Brutfläche die Solltemperatur der Brutzellen gewährleistet werden, während die andere Seite auskühlt. Man kann sehen, dass die Bienenanzahl auf der verwaisten Seite bei einem Temperaturabfall deutlich abnimmt und die Zelltemperaturen signifikant niedriger waren als auf der gewählten Seite. Ein wichtiger Faktor im Selektionsprozess scheint hierbei die Abgrenzbarkeit der Brutareale zu sein.

4.6 Response Threshold Model

Die gewonnenen Ergebnisse lassen sich gut mit der Modellvorstellung des *Response Threshold Models* vereinbaren. Das Modell geht davon aus, dass die Arbeiterinnen individuell verschiedene Schwellenwerte für aufgabenspezifische Reize besitzen (siehe Kapitel 1.4). Darunter fallen im Bezug zum Brutwärmen somit Reize wie die Höhe der umgebenden Luft- und Zelltemperaturen. Die Temperaturrezeption dieser Faktoren findet nach Bujok (2005) vermutlich mit Hilfe bestimmter Sensillen an den Antennen der Arbeiterinnen statt.

Eine Abkühlung der Außentemperatur führt früher oder später in einem Bienenstock zu einem Absinken der Stockinnen- und Zelltemperaturen. Die anwesenden Arbeiterinnen mit dem niedrigsten Schwellenwert für die Temperaturempfindlichkeit beginnen nach Überschreiten einer kritischen Temperaturgrenze mit der Traubenbildung beziehungsweise einer Temperaturerhöhung der Flugmuskulatur. Durch die Isolation der Brut sowie der Zuführung von Wärme reduzieren sie die Reizintensität für die weniger rezeptiven Arbeiterinnen auf der Wabe. Steigende Reizintensität infolge zunehmender Abkühlung löst hingegen eine Aufnahme weiterer Arbeiterinnen in die traubenbildende und brutwärmende Bienengruppe aus.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass ein thermischer Reiz in einer kleinen Bienengruppe zu Verhaltensäußerungen führt, die das Response-Threshold-Model unterstützen. Die Flexibilität in den Verhaltensäußerungen der Arbeiterinnen wird vor allem anhand der schwankenden Bienenmenge und in der Variabilität der mittleren Thoraxtemperaturen auf einer Brutfläche bei stabiler Inkubator Temperatur deutlich. Durch die Regulation der Bienendichte kann auf der Brutwabe ein flexibles System des Wärmeaustausches in den Brutzellen entstehen. Dementsprechend führt eine leichte Zunahme der Bienenanzahl nach Absinken der Inkubator Temperatur einerseits zu einer besseren Isolation der Zellen, andererseits auch zu einer Zunahme an arbeitsbereiten Arbeiterinnen. Die zeitlichen Schwankungen in den mittleren Brutzelltemperaturen in verschiedenen Zellarealen lassen ebenfalls auf eine Plastizität im Verhalten der Tiere schließen. Um Brutzelltemperaturen präzise regulieren zu können, müssen sich eine wechselnde Anzahl an Arbeiterinnen am Brutwärmen beteiligen. Diese Variabilität in der Arbeitsbereitschaft der Arbeiterinnen könnte für die schwankenden mittleren Thoraxtemperaturen verantwortlich sein. Unterstützend hierzu lässt sich die zyklische Periodizität im zeitlichen Temperaturverlauf der Zelltemperaturen interpretieren: Brutlücken und randständige Zellen zeichnen sich durch eine starke zyklische Periodizität aus. Da diese Zellen im Vergleich zu zentral gelegenen, verdeckelten Brutzellen leichter Wärme verlieren, findet hier ein stärkerer regulatorischer Eingriff durch die Bienen statt. Der relativ gleichmäßige Temperaturzyklus lässt sich dadurch erklären, dass aufgrund der konstant gehaltenen Inkubator Temperatur der Temperaturverlust der Zellen recht gleichmäßig verläuft; fallen diese Zellen

unter eine kritische Temperaturgrenze, beginnen die Arbeiterinnen mit den niedrigsten Schwellenwerten für diesen Reiz zyklisch mit dem Brutwärmen.

4.7 Aussicht

Die Regulation der Brutwabentemperatur bei Honigbienen ist ein faszinierendes und forschungsintensives Feld der Apidologie. Trotz zahlreicher Publikationen in jüngerer Zeit ist es nicht ausreichend erforscht. Ich hoffe, mit dieser Arbeit einen weiteren Teil zur Aufklärung dieses spannenden Themas beitragen zu können. Für zukünftige Untersuchungen zur Regulation des Brutwärmens bei Honigbienen möchte ich zum Abschluss folgende Vorschläge und Anregungen machen.

Messen die Arbeiterinnen die Temperatur der Zelleckel oder findet die Reizquelle hauptsächlich anhand der Temperaturschwankungen der lokal umgebenden Lufttemperatur statt?

Da die direkt umgebende Lufttemperatur der Arbeiterinnen einen großen Einfluss auf das regulatorische Verhalten der Bienen hat, muss ein Versuchsdesign entwickelt werden, welches die Temperatur der Brutzellen und die umgebende Lufttemperatur entkoppelt. Vorstellbar wäre ein kurzfristiges, rückseitiges Abkühlen der Brutzellen durch eine speziell angefertigte Kühlvorrichtung, während die Bienenraumtemperatur unbehandelt bleibt. Parallel werden die Thorax-, Brutzell- und Bienenraumtemperaturen gemessen.

Lassen sich Temperaturprofile der Thoraxtemperaturen gleichzeitig mit Temperaturmustern der Brutzellen in Beziehung setzen?

Für diese Forschungsfrage sind parallel durchgeführte Videoaufnahmen von Digital- und Thermografiekamera unumgänglich, da sie eine kontinuierliche Auswertung des Bildmaterials ermöglichen. Durch den Einsatz des Temperatur-Multiplexers könnte zusätzlich die zyklische Periodizität in den Zellen genauer analysiert werden. Individuelle Markierungen der Bienen könnten außerdem die Analyse des Verhaltens einzelner Tiere sichtbar machen. Durch kontinuierliche Videoaufnahmen ließe sich somit eine Verfolgung einzelner Tiere ermöglichen, und ihre Heizaktivität mit dem Wärmeerfolg der gegenüberliegenden Brutzellen in Verbindung setzen.

Lassen sich Verhaltensunterschiede verschiedener Honigbienenrassen anhand der Regulation der Brutwabentemperatur erkennen?

Die Versuche zu den zwei Unterarten konnten als eines der zahlreichen Projekte dieser Arbeit nur im Ansatz bearbeitet werden. Hier wäre es sinnvoll, deutlich mehr Versuche unter vergleichbaren Bedingungen durchzuführen. Interessant wäre neben den gewählten Subspezies auch die Analyse weiterer Unterarten. Als Vergleichsobjekte wären zum Beispiel Bienen aus tropischen Regionen eine sinnvolle Ergänzung.

Literaturverzeichnis

- Adams, J., Rothman, E. D., Kerr, W. E., & Paulino, Z. L. (1977). Estimation of the number of sex alleles and queen matings from diploid male frequencies in a population of *Apis mellifera*. *Genetics*, *86*, 583–596.
- Aristotle (2002). *Historia Animalium: Volume 1, Books I-X: Text*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Basile, R. (2009). *Thermoregulation and resource management in the honeybee (Apis mellifera)*. Dissertation. Würzburg.
- Becher, M. A., & Moritz, R. F. A. (2009). A new device for continuous temperature measurement in brood cells of honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, *40*, 577–584.
- Becher, M. A., Scharpenberg, H., & Moritz, R. F. A. (2009). Pupal developmental temperature and behavioral specialization of honeybee workers (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *195*, 673–679.
- Beshers, S. N., & Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, *46*, 413–440.
- Bock, F. (2006). *Untersuchungen zu natürlicher und manipulierter Aufzucht von Apis mellifera: Morphologie, Kognition und Verhalten*. Dissertation. Würzburg.
- Bodenheimer, F. S. (1937). Studies in animal populations, II. Seasonal population-trends of the honey-bee. *The Quarterly Review of Biology*, *12*, 406–425.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., & Deneubourg, J.-L. (1998). Fixed response thresholds and the regulation of division of labor in insect societies // Fixed Response Thresholds and the Regulation of Division of Labor in Insect Societies. *Bulletin of Mathematical Biology*, *60*, 753–807.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., Aron, S., & Camazine, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends in Ecology and Evolution*, *12*, 188–193.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Schatz, B., & Deneubourg, J.-L. (1999). Response threshold model of division of labor in a ponerine ant. <http://www.santafe.edu/media/workingpapers/99-01-006.pdf>. Geprüft: 16.12.2012.
- Brosius, F. (2008). *SPSS 16*. (1. Auflage). Heidelberg: Verlagsgruppe Hüthig Jehle Rehm.
- Brückner, D. (1975). Die Abhängigkeit der Temperaturregulierung von der genetischen Variabilität der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Apidologie*, *6*, 361–380.
- Bujok, B. (2000). *Regulierung der Brutnesttemperatur bei der Honigbiene Apis mellifera*. Diplomarbeit. Würzburg.
- Bujok, B. (2005). *Thermoregulation im Brutbereich der Honigbiene Apis mellifera carnica*. Dissertation. Würzburg.

- Bujok, B., Kleinhenz, M., Fuchs, S., & Tautz, J. (2002). Hot spots in the bee hive. *Naturwissenschaften*, *89*, 299–301.
- Calderone, N. W., & Page Jr., R. E. (1988). Genotypic variability in age polyethism and task specialization in the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *22*, 17–25.
- Calderone, N. W., & Page Jr., R. E. (1992). Effects of interactions among genotypically diverse nestmates on task specialization by foraging honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *30*, 219–226.
- Calderone, N. W., Robinson, G. E., & Page Jr., R. E. (1989). Genetic structure and division of labor in honeybee societies. *Experientia*, *45*, 765–767.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G., & Bonabeau, E. (2003). *Self-Organization in Biological Systems*. (2. Auflage) Princeton, Oxford: The University Press Group Ltd.
- Crozier, R. H., & Pamilo, P. (1996). *Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection: Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Detrain, C., Deneubourg, J.-L., & Pasteels, J. M. (Hg.) (1999). *Information Processing in Social Insects*. Basel: Birkhäuser Verlag.
- Duong, N., & Dornhaus, A. (2012). Ventilation response thresholds do not change with age or self-reinforcement in workers of the bumble bee *Bombus impatiens*. *Insectes Sociaux*, *59*, 25–32.
- Durkheim, É. (1960). *De la division du travail social*. (7. Auflage). Paris: Presses Université de France.
- Elekovich, M. M. (2009). Extreme thermotolerance and behavioral induction of 70-kDa heat shock proteins and their encoding genes in honey bees. *Cell Stress & Chaperones*, *14*, 219–226.
- Elekovich, M. M., Schulz, D. J., Bloch, G., & Robinson, G. E. (2001). Juvenile hormone levels in honey bee (*Apis mellifera* L.) foragers: foraging experience and diurnal variation. *Journal of Insect Physiology*, *47*, 1119–1125.
- Esch, H. (1960). Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica* von *Apis mellifica*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *43*, 305–335.
- Esch, H., Goller, F., & Heinrich, B. (1991). How do bees shiver? *Naturwissenschaften*, *78*, 325–328.
- Fahrenholz, L., Lamprecht, I., & Schricker, B. (1989). Thermal investigations of a honey bee colony: thermoregulation of the hive during summer and winter and heat production of members of different bee castes. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, *159*, 551–560.
- Fehler, M., Kleinhenz, M., Klügl, F., Puppe, F., & Tautz, J. (2007). Caps and gaps a computer model for studies on brood incubation strategies in honeybees (*Apis mellifera carnica*). *Naturwissenschaften*, *94*, 675–680.

- Fewell, J. H., & Bertram, S. M. (1999). Division of labor in a dynamic environment: response by honeybees (*Apis mellifera*) to graded changes in colony pollen stores. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *46*, 171–179.
- Fewell, J. H., & Page Jr., R. E. (1993). Genotypic variation in foraging responses to environmental stimuli by honey bees, *Apis mellifera*. *Experientia*, *49*, 1106–1112.
- Fewell, J. H., & Page Jr., R. E. (2000). Colony-level selection effects on individual and colony foraging task performance in honeybees, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *48*, 173–181.
- FLIR Systems Inc. Wie funktioniert eine Infrarotkamera? <http://www.flir.com/cs/emea/de/view/?id=41523>.
Geprüft: 16.12.2012.
- Free, J. B., & Spencer Booth, Y. (1960). Chill-coma and cold death temperatures of *Apis mellifera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *3*, 222–230.
- Free, J. B., & Spencer Booth, Y. (1962). The upper lethal temperatures of honeybees. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *5*, 249–254.
- Fuchs, S., & Schade, V. (1994). Lower performance in honeybee colonies of uniform paternity. *Apidologie*, *25*, 155–168.
- Fukuda, H. (1983). The relationship between work efficiency and population size in a honeybee colony. *Researches on Population Ecology*, *25*, 249–263.
- Gardner, K., Foster, R. L., & O'Donnell, S. (2007). Experimental analysis of worker division of labor in bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, Hymenoptera: Apidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*, 783–792.
- Gates, B. N. (1914). The temperature of the bee-colony. *Bulletin U.S. Department of Agriculture*, *96*.
- Graham, S., Myerscough, M. R., Jones, J. C., & Oldroyd, B. P. (2006). Modelling the role of intracolony genetic diversity on regulation of brood temperature in honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *Insectes Sociaux*, *53*, 226–232.
- Groh, C., Tautz, J., & Rössler, W. (2004). Synaptic organization in the adult honey bee brain is influenced by brood-temperature control during pupal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 4268–4273.
- Harrison, J. M. (1987). Roles of individual honeybee workers and drones in colonial thermogenesis. *Journal of Experimental Biology*, *129*, 53–61.
- Heinrich, B. (1979). Keeping a Cool Head: Honeybee Thermoregulation. *Science*, *205*, 1269–1271.
- Heinrich, B. (1980a). Mechanisms of Body-Temperature Regulation in Honeybees, *Apis Mellifera*: I. Regulation of Head Temperature. *Journal of Experimental Biology*, *85*, 61–72.
- Heinrich, B. (1980b). Mechanisms of Body-Temperature Regulation in Honeybees, *Apis Mellifera*: II. Regulation of Thoracic Temperature at High Air Temperatures. *Journal of Experimental Biology*, *85*, 73–87.

- Heinrich, B. (1981a). Energetics of Honeybee Swarm Thermoregulation. *Science*, 212, 565–566.
- Heinrich, B. (1981b). *Insect Thermoregulation*. New York: John Wiley and Sons Ltd.
- Heinrich, B. (1993). *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Cambridge Mass.: Harvard University Press.
- Heran, H. (1952). Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 34, 179–206.
- Hess, W. R. (1926). Die Temperaturregulierung im Bienenvolk. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 4, 465–487.
- Himmer, A. (1926). Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene: I. Die Wärme im nicht-brütenden Wintervolk. *Erlanger Jahrbuch der Bienenkunde*, 4, 1–51.
- Himmer, A. (1927). Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushalts im Nestbau sozialer Hautflügler. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 5, 375–389.
- Himmer, A. (1930). Von der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Leipziger Bienen-Zeitung*, 45, 39–43.
- Himmer, A. (1932). Die Temperaturverhältnisse bei den sozialen Hymenopteren. *Biological Reviews*, 7, 224–253.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (2009). *Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect*. New York: W. W. Norton & Company.
- Howe, R. W. (1967). Temperature Effects on Embryonic Development in Insects. *Annual Review of Entomology*, 12, 15–42.
- Humphrey, J. A. C., & Dykes, E. S. (2008). Thermal energy conduction in a honey bee comb due to cell-heating bees. *Journal of Theoretical Biology*, 250, 194–208.
- Johnson, B. R. (2008). Within-nest temporal polyethism in the honey bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 777–784.
- Johnson, B. R., & Frost, E. (2012). Individual-level patterns of division of labor in honeybees highlight flexibility in colony-level developmental mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 923–930.
- Jones, J. C., Helliwell, P., Beekman, M., Maleszka, R., & Oldroyd, B. P. (2005). The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 191, 1121–1129.
- Jones, J. C., Myerscough, M. R., Graham, S., & Oldroyd, B. P. (2004). Honey Bee Nest Thermoregulation: Diversity Promotes Stability. *Science*, 305, 402–404.

- Jones, J. C., & Oldroyd, B. P. (2007). Nest thermoregulation in social insects. *Advances in Insect Physiology* 33:153-191, 153–191.
- Kleinhenz, M. (2000). *Arbeitsteilung beim Brutwärmen der Honigbiene (Apis mellifera)*. Diplomarbeit. Würzburg.
- Kleinhenz, M. (2008). *Wärmeübertragung im Brutbereich der Honigbiene (Apis mellifera)*. Dissertation. Würzburg.
- Kleinhenz, M., Bujok, B., Fuchs, S., & Tautz, J. (2003). Hot bees in empty broodnest cells: heating from within. *Journal of Experimental Biology*, 206, 4217–4231.
- Koeniger, N. (1978). Das Wärmen der Brut bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.): Le chauffage du couvain par les abeilles (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 9, 305–320.
- Kraus, B., Velthuis, H. H. W., & Tingek, S. (1998). Temperature profiles of the brood nests of *Apis cerana* and *Apis mellifera* colonies and their relation to varroosis. *Journal of Apicultural Research*, 37, 175–181.
- Kronenberg, F., & Heller, H. C. (1982). Colonial thermoregulation in honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 148, 65–76.
- Krug, B., & Fuchs, S. (1997). Belastbarkeit der Bruttemperaturregulierung von Honigbienen geographisch unterschiedlichen Herkunft im Biotest. *Apidologie*, 28, 197.
- Laidlaw, H. H., & Page Jr., R. E. (1998). *Queen Rearing and Bee Breeding*. Kalamazoo: Wicwas Press Beekeeping Education Service.
- Lemke, M., & Lamprecht, I. (1990). A model for heat production and thermoregulation in winter clusters of honey bees using differential heat conduction equations. *Journal of Theoretical Biology*, 142, 261–273.
- Lindauer, M. (1951). Die Temperaturregulierung der Bienen bei Stocküberhitzung. *Naturwissenschaften*, 38, 308–309.
- Lindauer, M. (1952). Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 34, 299–345.
- Lindauer, M. (1954). Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 36, 391–432.
- Martin, H., & Lindauer, M. (1966). Sinnesphysiologische Leistungen beim Wabenbau der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 53, 372–404.
- Mattila, H. R., & Seeley, T. D. (2007). Genetic Diversity in Honey Bee Colonies Enhances Productivity and Fitness. *Science*, 317, 362–364.
- Mattila, H. R., & Seeley, T. D. (2011). Does a polyandrous honeybee queen improve through patriline diversity the activity of her colony's scouting foragers? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 799–811.

- Michel, C. (1995). *Vergleichende stoffwechselphysiologische Untersuchungen zur Thermoregulation an Bienen verschiedener Rassen (Apis mellifera)*. Dissertation. Edition Wissenschaft, Reihe Biologie, Marburg: Tectum Verlag.
- Michener, C. D. (1969). Comparative Social Behavior of Bees. *Annual Review of Entomology*, *14*, 299–342.
- Mittmann, T. (1990). *Thermoregulation bei der Honigbiene (Apis mellifera L.): Kältetoleranz von Einzeltieren und Clustern*. Diplomarbeit. Marburg.
- Moritz, R. F. A. (2010). Brood temperature: Measurement of brood-temperature in honeybee colonies. http://www.mol-ecol.uni-halle.de/research/behavioural_ecology/brood_temperature/. Geprüft: 16.12.2012.
- Nagy, K. A., & Stallone, J. N. (1976). Temperature maintenance and CO₂ concentration in a swarm cluster of honey bees, *Apis mellifera*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, *55*, 169–171.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., & Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, *466*, 1057–1062.
- O'Donnell, S., & Foster R. L. (2001). Thresholds of response in nest thermoregulation by worker bumble bees, *Bombus bifarius nearcticus* (Hymenoptera: Apidae). *Ethology*, *107*, 387–399.
- Omholt, S. W. (1987). Thermoregulation in the winter cluster of the honeybee, *Apis Mellifera*. *Journal of Theoretical Biology*, *128*, 219–231.
- Oster, G. F., & Wilson, E. O. (1979). *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton, Oxford: The University Press Group Ltd.
- Page Jr., R. E., Erber, J., & Fondrk, M. K. (1998). The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *182*, 489–500.
- Page Jr., R. E., & Mitchell, S. D. (1990). Self Organization and Adaptation in Insect Societies. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, *1990*, 289–298.
- Page Jr., R. E., & Mitchell, S. D. (1998). Self-organization and the evolution of division of labor. *Apidologie*, *29*, 171–190.
- Pankiw, T., & Page Jr., R. E. (1999). The effect of genotype, age, sex, and caste on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *185*, 207–213.
- Pankiw, T., & Page Jr., R. E. (2000). Response thresholds to sucrose predict foraging division of labor in honeybees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *47*, 265–267.
- Pinter-Wollman, N. (2012). Personality in social insects: How does worker personality determine colony personality? *Current Zoology*, *58*.
- Pirsch, G. B. (1923). Studies on the Temperature of Individual Insects, with Special Reference to the Honey Bee, *24*, 275–288.

- Réaumur, R. A. de (1742). *Mémoires Pour Servir A L'Histoire Des Insectes*, 6. Paris: Imprimerie Royale.
- Ritter, W. (1982). Experimenteller Beitrag zur Thermoregulation des Bienenvolks (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 13, 169–195.
- Roberts, W. C. (1944). Multiple mating of queen bees proved by progeny and flight tests. *Gleanings in Bee Culture*, 72, 281–283.
- Robinson, G. E. (1992). Regulation of Division of Labor in Insect Societies. *Annual Review of Entomology*, 37, 637–665.
- Robinson, G. E., & Huang, Z. Y. (1998). Colony integration in honey bees: genetic, endocrine and social control of division of labor. *Apidologie*, 29, 159–170.
- Robinson, G. E., & Page Jr., R. E. (Eds.) (1989). *Genetic basis for division of labor in an insect society*. Westview studies in insect biology. Boulder & London: Westview Press.
- Robinson, G. E., Page Jr., R. E., & Arensen, N. (1994). Genotypic differences in brood rearing in honey bee colonies: context-specific? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34, 125–137.
- Rösch, G. A. (1925). Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat: 1. Teil: Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 2, 571–631.
- Rösch, G. A. (1927). Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 6, 264–298.
- Rösch, G. A. (1930). Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat: 2. Teil: Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 12, 1–71.
- Ruttner, F. (1992). *Naturgeschichte der Honigbienen*. München: Ehrenwirth.
- Ruttner, F., Milner, E., & Dews, J. E. (2004). *The Dark European Honeybee: Apis mellifera mellifera Linnaeus 1758*. London: WritersPrintShop.
- Sachs, L. (2004). *Angewandte Statistik*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Schlüns, H., Moritz, R. F. A., Neumann, P., Kryger, P., & Koeniger, G. (2005). Multiple nuptial flights, sperm transfer and the evolution of extreme polyandry in honeybee queens. *Animal Behaviour*, 70, 125–131.
- Schmaranzer, S., Stabentheiner, A., Heran, H., Oesterreich. Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz, & Institut für Zoologie Abteilung für Vergleichende Physiologie und Neuroethologie (1987). *Das Temperaturverhalten der Honigbiene (Apis mellifera carnica) bei verschiedenen Aktivitäten als Bioindikator für subletale Wirkungen verabreichter Pestizide: Ein Forschungsvorhaben*. Graz: Institut für Zoologie der Karl-Franzens-Universität Graz.
- Schmid-Hempel, P. (1992). Worker castes and adaptive demography. *Journal of Evolutionary Biology*, 5, 1–12.

- Seeley, T. D. (1982). Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11.
- Seeley, T. D. (1985). *Honeybee Ecology: A Study of Adaptation in Social Life (Monographs in Behavior and Ecology)*. (First Edition). Princeton, Oxford: Princeton University Press.
- Southwick, E. E. (1983). The honey bee cluster as a homeothermic superorganism. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 75, 641–646 // 641–645.
- Southwick, E. E. (1985a). Allometric relations, metabolism and heart conductance in clusters of honey bees at cool temperatures. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 156, 143–149.
- Southwick, E. E. (1985b). Bee hair structure and the effect of hair on metabolism at low temperature. *Journal of Apicultural Research*, 24, 144–149.
- Southwick, E. E., & Heldmaier, G. (1987). Temperature Control in Honey Bee Colonies - Precise social cooperation permits adaptation to temperate climates. *BioScience*, 37, 395–399.
- Southwick, E. E., & Moritz, R. F. A. (1987). Social control of air ventilation in colonies of honey bees, *Apis mellifera*. *Journal of Insect Physiology*, 33, 623–626.
- Stabentheiner, A., Pressl, H., Papst, T., Hrassnigg, N., & Crailsheim, K. (2003). Endothermic heat production in honeybee winter clusters. *Journal of Experimental Biology*, 206, 353–358.
- Starks, P. T., & Gilley, D. C. (1999). Heat Shielding: A Novel Method of Colonial Thermoregulation in Honey Bees. *Naturwissenschaften*, 86, 438–440.
- Tan, K., Yang, S., Wang, Z.-W., Radloff, S. E., & Oldroyd, B. P. (2012). Differences in foraging and broodnest temperature in the honey bees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Apidologie*.
- Tautz, J., & Heilmann, H. R. (2007). *Phänomen Honigbiene*. (1. Auflage, 2., korr. Nachdruck). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Tautz, J., Maier, S., Groh, C., Rössler, W., & Brockmann, A. (2003). Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 7343–7347.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J.-L. (1998). Response Threshold Reinforcement and Division of Labour in Insect Societies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265, 327–332.
- Theraulaz, G., Gautrais, J., Camazine, S., & Deneubourg, J.-L. (2003). The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 361, 1263–1282.
- Tipler, P. A. (2000). *Physik*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Urban, D., & Mayerl, J. (2006). *Regressionsanalyse: Theorie, Technik und Anwendung*. Wiesbaden: VS Verlag für Sozialwissenschaften.

- Watmough, J., & Camazine, S. (1995). Self-Organized Thermoregulation of Honeybee Clusters. *Journal of Theoretical Biology*, 176, 391–402.
- Weidenmüller, A. (2001). *From individual behavior to collectiv structure: Pollen collection and nest climate control in social bees*. Dissertation. Würzburg.
- Weidenmüller, A. (2004). The control of nest climate in bumblebee (*Bombus terrestris*) colonies: interindividual variability and self reinforcement in fanning response. *Behavioral Ecology*, 15, 120–128.
- Weidenmüller, A., Kleineidam, C., & Tautz, J. (2002). Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. *Animal Behaviour*, 63, 1065–1072 // 1065–1071.
- Weinstock, G. M., Robinson, G. E., Gibbs, R. A., Worley, K. C., Evans, J. D., Maleszka, R., Robertson, H. M., Weaver, D. B., Beye, M., Bork, P., Elsik, C. G., Hartfelder, K., Hunt, G. J., Zdobnov, E. M., Amdam, G. V., Bitondi, M. M. G., Collins, A. M., Cristino, A. S., Michael, H., Lattorff, G., Lobo, C. H., Moritz, R. F. A., Nunes, F. M. F., Page Jr., R. E., Simes, Z. L. P., Wheeler, D., Carninci, P., Fukuda, S., Hayashizaki, Y., Kai, C., Kawai, J., Sakazume, N., Sasaki, D., Tagami, M., Albert, S., Baggerman, G., Beggs, K. T., Bloch, G., Cazzamali, G., Cohen, M., Drapeau, M. D., Eisenhardt, D., Emore, C., Ewing, M. A., Fahrbach, S. E., Fort, S., Grimmelikhuijzen, C. J. P., Hauser, F., Hummon, A. B., Huybrechts, J., Jones, A. K., Kadowaki, T., Kaplan, N., Kucharski, R., Lebouille, G., Linial, M., Littleton, J. T., Mercer, A. R., Richmond, T. A., Rodriguez Zas, S., Rubin, E. B., Sattelle, D. B., Schlipalius, D., Schoofs, L., Shemesh, Y., Sweedler, J. V., Velarde, R., Verleyen, P., Vierstraete, E., Williamson, M. R., Ament, S. A., Brown, S. J., Corona, M., Dearden, P. K., Dunn, W. A., Elekonich, M. M., Fujiyuki, T., Gattermeier, I., Gempe, T., Hasselmann, M., Kage, E., Kamikouchi, A., Kubo, T., Kunieda, T., Lorenzen, M., Milshina, N. V., Morioka, M., Ohashi, K., Overbeek, R., Ross, C. A., Schioett, M., Shippy, T., Takeuchi, H., Toth, A. L., Willis, J. H., Wilson, M. J., Gordon, K. H. J., Letunic, I., Hackett, K., Peterson, J., Felsenfeld, A., Guyer, M., Solignac, M., Agarwala, R., Cornuet, J. M., Monnerot, M., Mougél, F., Reese, J. T., Vautrin, D., Gillespie, J. J., Cannone, J. J., Gutell, R. R., Johnston, J. S., Eisen, M. B., Iyer, V. N., Iyer, V., Kosarev, P., Mackey, A. J., Solovyev, V., Souvorov, A., Aronstein, K. A., Bilikova, K., Chen, Y. P., Clark, A. G., Decanini, L. I., Gelbart, W. M., Hetru, C., Hultmark, D., Imler, J.-L., Jiang, H., Kanost, M., Kimura, K., Lazzaro, B. P., Lopez, D. L., Simuth, J., Thompson, G. J., Zou, Z., Jong, P. de, Sodergren, E., Csürös, M., Milosavljevic, A., Osoegawa, K., Richards, S., Shu, C.-L., Duret, L., Elhaik, E., Graur, D., Anzola, J. M., Campbell, K. S., Childs, K. L., Collinge, D., Crosby, M. A., Dickens, C. M., Grametes, L. S., Grozinger, C. M., Jones, P. L., Jorda, M., Ling, X., Matthews, B. B., Miller, J., Mizzen, C., Peinado, M. A., Reid, J. G., Russo, S. M., Schroeder, A. J., St Pierre, S. E., Wang, Y., Zhou, P., Jiang, H., Kitts, P., Ruef, B., Venkatraman, A., Zhang, L., Aquino-Perez, G., Whitfield, C. W., Behura, S. K., Berlocher, S. H., Sheppard, W. S., Smith, D. R., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D., Wei, X., Wheeler, D., Havlak, P., Li, B., Liu, Y., Jolivet, A., Lee, S., Nazareth, L. V., Pu, L.-L., Thorn, R., Stolc, V., Newman, T., Samanta, M., Tongprasit, W. A., Claudianos, C., Berenbaum, M. R., Biswas, S., Graaf, D. C. de, Feyereisen, R., Johnson, R. M., Oakeshott, J. G., Ranson, H., Schuler, M. A., Muzny, D., Chacko, J., Davis, C., Dinh, H., Gill, R., Hernandez, J., Hines, S., Hume, J., Jackson, L., Kovar, C., Lewis, L., Miner, G., Morgan, M., Nguyen, N., Okwuonu, G., Paul, H., Santibanez, J., Savery, G., Svatek, A., Villasana, D., & Wright, R. (2006). Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature*, 443, 931–949.
- Weiβ, K. (1962). Über die Lebensfähigkeit von offener und gedeckelter Brut ausserhalb des Bienenvolkes. *Zeitschrift für Bienenforschung*, 104–114.

- Wilson, E. O. (1972). *Insect Societies*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Winston, M. L. (1987). *The Biology of the Honeybee*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Wohlgemuth, R. (1957). Die Temperaturregulation des Bienenvolkes unter regeltheoretischen Gesichtspunkten. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 40.
- Wuketits, F. M. (1997). *Soziobiologie: Die Macht der Gene und die Evolution sozialen Verhaltens*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Yang, M.-X., Wang, Z.-W., Li, H., Zhang, Z.-Y., Tan, K., Radloff, S. E., & Hepburn, H. R. (2010). Thermoregulation in mixed-species colonies of honeybees (*Apis cerana* and *Apis mellifera*). *Journal of Insect Physiology*, 56, 706–709.

Zusammenfassung

Die soziale Arbeitsteilung bei Honigbienen ist ein komplexes selbstorganisatorisches System, welches auf zwei Ebenen der biologischen Organisation zu verorten ist: dem Individuum und der Kolonie. Die Regulation der Bruttemperatur ist ebenfalls diesen Gesetzmäßigkeiten unterworfen. Die Arbeitsbereitschaft einzelner Bienen bildet die Grundlage für die Temperaturregulierung des kolonialen Brutnestes (Oster & Wilson, 1979; Wilson, 1972).

In dieser Arbeit wird dieses Zusammenspiel aus individuellen Beteiligungen der Arbeiterinnen sowie der erbrachten Gesamtleistung der Kolonie während des Brutwärmens untersucht. Dazu wird eine kleine Bienengruppe auf einer Brutwabe einer thermischen Belastung ausgesetzt. Ein speziell für diese Untersuchungen entwickelter Versuchsaufbau integriert erstmals die Infrarot-Thermografie mit den Temperaturmessungen einer Brutfläche. Somit ist es möglich, die Thoraxtemperaturen der einzelnen, am Brutwärmern beteiligten Arbeiterinnen störungsfrei zu messen und gleichzeitig das erzeugte räumliche und zeitliche Temperaturmuster der Brutwabe zu ermitteln. Zusätzlich wird der Temperaturverlauf der Außentemperatur sowie der zellumgebenden Luft untersucht.

Es kann gezeigt werden, dass die Lufttemperatur im Innenraum eines Bienenstocks ein wichtiger Faktor in der Temperaturregulierung des Brutnestes ist, da sie die untere Temperaturgrenze im Bienenstock bildet. Weiterhin wird der Einfluss der brutwärmenden Arbeiterinnen auf die Temperaturentwicklung einer Brutfläche sichtbar. Durch das flexible Verhalten der Arbeiterinnen kann einer Brutfläche bei thermischer Belastung durch lokal wechselndes Brutwärmern optimal Wärme zugeführt werden. Es gibt es Hinweise auf eine zyklische Periodizität im zeitlichen Temperaturverlauf der Brutzellen, welche auf einen Brutwärmrhythmus durch die Bienen schließen lässt. Durch den Einsatz zweier Unterarten (*Apis mellifera carnica* & *Apis mellifera mellifera*) wird sichtbar, dass es zwischen den Gruppen Unterschiede in der Aufrechterhaltung der Lufttemperatur über der Wabe gibt.

Anhang

Abkürzungen und Symbole

v. Chr.	vor Christus
°C	Grad Celsius
h/hh	Stunden
m/min	Minuten
s/sec	Sekunden
vgl.	vergleiche
bzw.	beziehungsweise
&	und
cm	Zentimeter
mm	Millimeter
%	Prozent
\bar{x}	arithmetischer Mittelwert
Std.-Abw./r	Standardabweichung
N	Größe der Stichprobe

Geräte und Materialien

Thermografiekamera ThermaCam B2 (FLIR)

- Brennweite 17 mm
- Thermische Empfindlichkeit 0,1°C bei 30°C
- Spektralbereich 7,5 bis 13 μm
- Temperaturbereich -20°C bis +100°C

Digitalkamera i85 (Samsung)

- randständige Linse
- 8,1 Megapixel
- 5-fach optischer Zoom
- Brennweite 6~30 mm

Temperatur-Multiplexer (Point Electronic GmbH)

- 1 Platine mit 256 Sensoren
- Externe Mikroprozessorplatine mit ADC 12 Bit, 8 Kanal
- Serielle Kommunikation 57600 Baud

Kühl-Inkubator KB115 (Binder)

- Temperaturbereich -5 °C bis 100 °C
- räumliche Temperaturabweichung bei 25°C sind 0,1°C
- zeitliche Temperaturabweichung maximal 0,1°C

Kaltkathoden Lampe mit Inverter (Conrad-Electronics)

- weiß, 150mm x 4mm Röhrenmaße
- Betriebsspannung: 12V DC
- Stromaufnahme: ca. 250 mA
- Ausgangsspannung: 600 Volt AC

Digitalthermometer

Polyethylenfolie (Aldi-Süd)

Silica-Gel

Perlnadeln

Parafilm

Lackstift Edding 750

Zentrifugenröhrchen Eco 15ml (Roth)

Kohleschicht-Widerstände (Conrad-Electronics)

Labornetzgerät TNG 235 (Voltcraft)

Danksagung

[Die Seite 149 enthält persönliche Daten. Sie sind deshalb kein Bestandteil dieser Online-Publikation.]

Lebenslauf

[Die Seite 150 enthält persönliche Daten. Sie sind deshalb kein Bestandteil dieser Online-Publikation.]

Erklärung und eidesstattliche Versicherung

Ich erkläre hiermit, dass ich mich bisher keiner Doktorprüfung unterzogen habe.

Frankfurt am Main, den 19.12.2012

Ich erkläre hiermit an Eides Statt, dass ich die vorgelegte Dissertation

Untersuchungen zur sozialen Arbeitsteilung am Beispiel des Brutwärmens von Honigbienen (*Apis mellifera* L.)

selbständig angefertigt und mich anderer Hilfsmittel als der in ihr angegebenen nicht bedient habe, insbesondere, dass alle Entlehnungen aus anderen Schriften mit Angabe der betreffenden Schrift gekennzeichnet sind.

Ich versichere, nicht die Hilfe einer kommerziellen Promotionsvermittlung in Anspruch genommen zu haben.

Frankfurt am Main, den 19.12.2012