

**WÄRMEÜBERTRAGUNG IM BRUTBEREICH
DER HONIGBIENE (*APIS MELLIFERA*)**

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von

Marco Kleinhenz
aus Hammelburg

Würzburg 2008

Eingereicht am:

Mitglieder der Prüfungskommission:

Vorsitzender:

Gutachter:

Gutachter:

Tag des Promotionskolloquiums:

Doktorurkunde ausgehändigt am:

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Jürgen Tautz für die Betreuung und Finanzierung der Arbeit und für die Bereitstellung der dazu erforderlichen Messinstrumente, sowie für die Finanzierung der Literaturbeschaffung und der Teilnahme an nationalen und internationalen Kongressen.

Herrn PD Dr. Stefan Fuchs für die frühe Hinführung an die Thematik im Rahmen eines Praktikums und für die Betreuung der Arbeit sowie für die Möglichkeit, die umfangreiche Bibliothek des Bieneninstituts in Oberursel zu nutzen.

Den ehemaligen Leitern und den Mitarbeitern der Abteilung „Wärmedämmung und Wärmetransport“ im Bayerischen Zentrum für Angewandte Energieforschung e.V. (ZAE Bayern), Herrn Dr. Roland Caps, Herrn Dr. Jochen Manara, Frau Dr. Carla Arduini-Schuster, Herrn Dr. Hubert Schwab und Frau Irene Lapidus für ihr Interesse an den Bienenwaben und für die Durchführung der Messungen.

Den Imkermeistern Herrn Heinrich Demmel und Herrn Dirk Ahrens-Lagast für ihre vielseitige Hilfe bei der Arbeit an den Stöcken und für ihren fachlichen Rat.

Herrn Werner Bujok für die Vermittlung an die Firma Ahlborn, deren Datenlogger „Almemo 2290-8“ hervorragende und für die vorliegende Arbeit optimale Messinstrumente darstellten.

Frau Brigitte Bujok für die gemeinsame Durchführung von Kalibrierungsmessungen und für Diskussionen zum Thema.

Herrn Ralph Steltzer für das Ablesen von Thermometeranzeigen aus Videoaufzeichnungen.

Last, but not least, Frau Julie Schikora für ihre unverzichtbare und unermüdliche Hilfe bei der Auswertung der Wabenfotos: die Ergebnisse sind es wert!

Teile dieser Arbeit wurden durch ein Stipendium des Graduiertenkollegs „Grundlagen des Arthropodenverhaltens“ und im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 554 gefördert und auf der 48. Jahrestagung der Arbeitsgemeinschaft der Bieneninstitute in Ahrweiler mit dem Evenius-Preis für den besten studentischen Beitrag ausgezeichnet.

Inhaltsverzeichnis

1. EINLEITUNG.....	4
1.1 Verbreitung und Nistverhalten der Westlichen Honigbiene.....	4
1.2 Die Temperaturverhältnisse im Bienenvolk.....	4
1.2.1 Brutlose Völker.....	4
1.2.2 Die Temperaturen im Brutnest.....	5
1.3 Die Brutentwicklung bei der Honigbiene	5
1.3.1 Entwicklungsstadien der Arbeiterinnen	5
1.3.2 Aufbau und Entwicklung des Brutnests.....	6
1.3.3 Brutlücken	8
1.3.3.1 Entstehung und Definition.....	8
1.3.3.2 Brutverlust.....	10
1.3.4 Temperaturempfindlichkeit der Brut	11
1.3.5 Brutnesttemperatur und Krankheiten.....	12
1.4 Thermoregulatorisches Verhalten der Arbeiterinnen.....	13
1.4.1 Das Kühlen der Brut	13
1.4.2 Das Wärmen der Brut	14
1.5 Fragestellung.....	16
2. MATERIAL UND METHODEN.....	18
2.1 Haltung und Herkunft der Versuchstiere	18
2.2 Temperaturmessungen.....	18
2.2.1 Messfühler	18
2.2.2 Infrarotthermografie.....	18
2.2.2.1 Radiance PM 1.5.1/b (Raytheon-Amber)	19
2.2.2.2 ThermaCam S 40 (FLIR Systems)	19
2.2.2.3 Einfluss der Stockabdeckung auf die Messwerte.....	20
2.3 Thoraxtemperaturen (T_{Th}) beim Besuch offener Brutzellen	21
2.4 Verhalten und T_{Th} von Arbeiterinnen innerhalb von Wabenzellen.....	22
2.4.1 Temperaturverlauf und Verhalten während lang dauernder Zellbesuche	22
2.4.2 Zellbesuche in unterschiedlichen Wabenregionen.....	23
2.4.3 Häufigkeit und Dauer von Langzeitzellbesuchen	24
2.5 Wärmeübertragung und -ausbreitung in der Brutwabe.....	24
2.5.1 Wärmeleitfähigkeit der Brutwabe	24
2.5.2 Durchlässigkeit der Wabenwände für Wärmestrahlung.....	26
2.5.3 Simulation des Brutwärmeverhaltens mit künstlich erwärmtem Thorax	27
2.5.4 Brutzelltemperaturen und Zellbesuche in einem Beobachtungsstock.....	30
2.5.4.1 Aufbau.....	31
2.5.4.2 Datenerfassung und Auswertung	32
2.6 Verteilung von Lücken im Brutbereich.....	34
2.6.1 Wabenmaterial.....	34
2.6.2 Datenerfassung	37
2.6.3 Entfernungsberechnung	38
2.6.4 Ausschluss der Randeffekte und Definition des Messbereichs.....	39
2.7 Statistik.....	42

3. ERGEBNISSE.....	43
3.1 Thoraxtemperaturen beim Besuch offener Brutzellen.....	43
3.2 Verhalten und T_{Th} von Arbeiterinnen innerhalb von Wabenzellen.....	45
3.2.1 Temperaturverlauf während langer Zellbesuche.....	45
3.2.2 Zellbesuche in unterschiedlichen Wabenbereichen	48
3.2.3 Dauer der Langzeitzellbesuche	49
3.3 Wärmeübertragung und -ausbreitung in der Brutwabe.....	50
3.3.1 Wärmeleitfähigkeit der Brutwabe.....	50
3.3.2 Durchlässigkeit der Zellwände für Wärmestrahlung	50
3.3.3 Simulation mit künstlich erwärmtem Thorax	52
3.3.3.1 Wärmeausbreitung auf derselben Wabenseite	52
3.3.3.2 Wärmeausbreitung auf der anderen Wabenseite	54
3.3.4 Bruttemperatur und Zellbesuche im Beobachtungsstock.....	55
3.3.4.1 Bienen auf der Wabenoberfläche	55
3.3.4.2 Zellbesucher	56
3.4 Häufigkeit und Verteilung der Lücken im gedeckelten Brutbereich	59
3.4.1 Anzahl der Lücken im Brutnest	59
3.4.2 Einseitige (zweidimensionale) Verteilung der Brutlücken	59
3.4.3 Beidseitige (dreidimensionale) Verteilung der Brutlücken.....	62
4. DISKUSSION.....	64
4.1 Thoraxtemperaturen beim Besuch offener Zellen.....	64
4.2 Unauffälligkeit des Brutwärmeverhaltens.....	65
4.3 Nettotemperaturunterschiede (ΔT_{Th}) _{netto} bei Zellbesuchen	66
4.4 Wärmeübertragung auf die benachbarte Brut.....	67
4.5 Wärmeausbreitung in der Brutwabe	68
4.6 Räumliche Verteilung der Brutlücken.....	69
4.7 Abschließende Bewertung.....	73
5. ZUSAMMENFASSUNG	75
6. SUMMARY	76
7. VERZEICHNISSE.....	77
7.1 Abkürzungen, Einheiten und Symbole.....	77
7.2 Geräte und Hilfsmittel.....	78
7.3 Verzeichnis der Abbildungen	79
7.4 Verzeichnis der Tabellen.....	80
8. LITERATURVERZEICHNIS.....	81

LEBENS LAUF	90
PUBLIKATIONEN	91
ERKLÄRUNGEN.....	93

1. Einleitung

1.1 Verbreitung und Nistverhalten der Westlichen Honigbiene

Das Verbreitungsgebiet der Westlichen Honigbiene (*Apis mellifera*) umfasst etwa 95 Breitengrade von der Südspitze Afrikas (*A. m. capensis*) bis ins südliche Schweden (*A. m. mellifera*), in imkerlicher Haltung sogar bis zum Polarkreis (RUTTNER 2003). Als wichtige Voraussetzung für eine so erfolgreiche Ausbreitung über das ursprüngliche tropische Verbreitungsgebiet hinaus wird von RUTTNER (2003) die Fähigkeit zur Aufrechterhaltung einer konstanten Nesttemperatur benannt, die den Honigbienen eine gewisse Unabhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen sichert.

Als typische Höhlenbrüter leben die Völker von *Apis mellifera* natürlicherweise in Hohlräumen im Innern von alten Bäumen (SEELEY & MORSE 1976), Felshöhlen (TABER 1979) und alten Mauern (M. KLEINHENZ, persönl. Beobachtungen). Die Auswahl eines geeigneten Nistplatzes nach bestimmten Kriterien (SEELEY 1977), dessen bauliche Veränderung (z.B. die Abdichtung ungeeigneter Stellen mit dem an Pflanzen gesammelten und auch als „Kittharz“ bezeichneten Propolis) und thermoregulatorisches Verhalten der Bienen ermöglichen die Schaffung und langfristige Aufrechterhaltung eines günstigen Mikroklimas im Bienenstock. Die Temperatur im Innern der Nisthöhle wird mit einer Genauigkeit reguliert, die mit der Homöostase von Säugetieren und Vögeln verglichen wird (SOUTHWICK & MUGAAS 1971).

1.2 Die Temperaturverhältnisse im Bienenvolk

Bei der Betrachtung der Temperaturverhältnisse im Bienenstock ist zwischen den Bedürfnissen der adulten Tiere (Imagines, Kap. 1.2.1) und jenen der Brut (Kap. 1.2.2) zu unterscheiden.

1.2.1 Brutlose Völker

Im Gegensatz zu den heimischen Hummeln (*Bombus* spp.) und Faltenwespen (Vespidae) bilden Honigbienen mehrjährige, potentiell unsterbliche (TAUTZ & HEILMANN 2007) Kolonien an einem bestimmten Nistplatz aus. Anders als bei den Hummeln und Wespen überwintert bei Bienen nicht nur die Königin in einer Kältestarre im Boden, sondern das gesamte Volk überdauert die ungünstige Jahreszeit in der einmal bezogenen Wohnhöhle. Neben den niedrigen Außentemperaturen ist diese Zeit durch einen starken Rückgang des Nahrungsangebots (Pollen und Nektar) geprägt, den die Bienen aus ihren Vorräten kompensieren müssen. Im brutlos überwinterten Volk wird die Temperatur auf niedrigem Niveau (ca. 20-21 °C im Zentrum der Bienentraube) und mit tageszeitlichen Schwankungen bis zu 10 °C reguliert (GATES 1914; HESS 1926; FAHRENHOLZ *et al.* 1989). Trotz der Notwendigkeit zum Energiesparen dürfen gewisse Mindesttemperaturen nicht unterschritten werden. Bei Umgebungstemperaturen von 9-11 °C fallen die Bienen, je nach Akklimatisierungsgrad, zunehmend in eine Kältestarre (FREE & SPENCER-BOOTH 1960; SOUTHWICK & HELDMAIER 1987). Bei diesen niedrigen Temperaturen können die Flugmuskeln keine Aktionspotentiale mehr generieren (HOSLER *et al.* 2000), so dass auch das erneute aktive Aufwärmen des Körpers durch Muskelzittern unmöglich wird.

1.2.2 Die Temperaturen im Brutnest

Apis mellifera reguliert die Temperatur des Brutbereichs zwischen 33 und 36 °C (GATES 1914; OWENS 1971; SEELEY 1985; ROSENKRANZ 1988; SASAKI *et al.* 1990; HEINRICH 1993; STARKS *et al.* 2000). Unter experimentellen Bedingungen wird dieser Temperaturbereich auch bei extrem ungünstigen Außentemperaturen von -20 °C noch mehrere Tage, bei -80 °C noch mehrere Stunden aufrechterhalten (OWENS 1971; SOUTHWICK 1987; SOUTHWICK & HELDMAIER 1987). Die von den Bienen eingesetzten Verhaltensweisen zur Einhaltung dieses Temperaturbereichs werden, soweit sie zu Beginn dieser Arbeit bekannt sind, in Kap. 1.4 besprochen.

1.3 Die Brutentwicklung bei der Honigbiene

1.3.1 Entwicklungsstadien der Arbeiterinnen

Honigbienen sind holometabole Insekten mit vollkommener Verwandlung. Die Entwicklung der Arbeiterinnenbrut dauert ca. 21 Tage. Die Brutzelle ist während der ersten 8 bis 9 Tage „offen“, d. h. ohne Wachsdeckel. In dieser Zeit werden die Larven von Ammenbienen besucht und mit Futtersaft versorgt. Etwa am 8. – 9. Tag nach der Eiablage verschließen Arbeiterinnen die Zelle mit einem porösen Wachsdeckel, so dass der verbleibende und längere Teil der Entwicklung (ca. 9. bis 21. Tag) in einer „gedeckelten“ Zelle erfolgt. Unter Bezug auf den Zustand der jeweiligen Brutzelle wird die in den Zellen befindlichen Entwicklungsstadien als „offene Brut“ (Eier und Larven) oder „gedeckelte Brut“ (Vorpuppen und Puppen) angesprochen.

Die wichtigsten Stationen der Entwicklung von Arbeiterinnen sind nachfolgend aufgeführt (nach MYSER 1954 und JAY 1963):

Ungedeckelte Entwicklungsphasen (in offenen Wabenzellen), „offene Brut“

- Ei (1.-3. Tag),
- Larve (ab dem 3. Tag). Fütterung durch Ammenbienen, dabei Gewichtszunahme um das 500-fache.
- Verschluss der Zelle mit einem Wachsdeckel (8. Tag)

Verdeckelte Entwicklungsphasen:

- Vorpuppe (9. – 11. Tag),
- Puppe (ab dem 11. Tag),
- Letzte Häutung (20. Tag),
- Aufbeißen des Zelldeckels und Schlupf der Imago aus der Wabenzelle am 21. Tag nach der Eiablage.

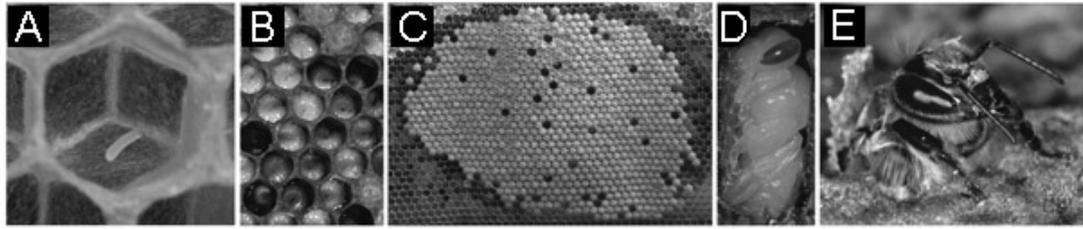


Abb. 1 Stadien der Entwicklung von Arbeiterinnenbrut: (A) Ei in Wabenzelle, (B) offene Brut verschiedener Altersstufen, (C) gedeckelter Brutbereich, (D) Puppe in gedeckelter Zelle (längs geöffnet), (E) schlüpfende Arbeiterin. Die einzelnen Abbildungen sind in unterschiedlichem Maßstab aufgenommen.

Abb. 1 zeigt einige Stadien der Brutentwicklung. Zu Abweichungen der Gesamtdauer der Entwicklung um bis zu drei Tage (im optimalen Temperaturbereich) sowie zu temperaturbedingten Unterschieden siehe MILUM (1925, 1930), SOOSE (1954) und GROH *et al.* (2004).

1.3.2 Aufbau und Entwicklung des Brutnests

Im vorhergehenden Abschnitt wurde die Entwicklung der Arbeiterinnenbrut vom Ei bis zum Schlüpfen der Imago und somit die Vorgänge im Innern einer einzelnen Brutzelle beschrieben. Im Folgenden wird das Brutnest als Ganzes oder zumindest eine ganze Wabe betrachtet, die einen räumlichen Brutnestquerschnitt darstellt. Für alle Betrachtungen dieser Art ist vorab anzumerken, dass das Erscheinungsbild der Waben mit ihren vielfältigen Zellinhalten nicht statisch, sondern hochdynamisch ist: Vorräte werden eingelagert, verbraucht oder umgelagert. Brut wird angelegt, sie entwickelt sich (Ei, offene Larvenstadien, gedeckelte Stadien, s. Kap. 1.3.1) und schlüpft schließlich oder wird vorzeitig ausgeräumt. Diese Vorgänge spielen sich im Innern des Stocks kontinuierlich ab. Eine herausgezogene Wabe liefert dem Betrachter eine Momentaufnahme dieser Entwicklungen. Die für das momentane Erscheinungsbild der Wabe maßgeblichen Ereignisse können einige Tage bis Wochen (z.B. die Ablage eines Eis in einer bestimmten Zelle) zurückliegen.

In dem aus mehreren parallel angeordneten Waben bestehenden Bau wird der Brutbereich kompakt angelegt. Nach außen, besonders zu den Seiten und nach oben, folgen unterschiedlich stark ausgeprägte Vorratsbereiche mit Zellen voller Pollen, Nektar und reifem Honig (Abb. 2 D und E). Bei etwa gleichmäßiger Vorratseinlagerung auf allen Seiten des Brutbereichs liegt dieser schließlich zentral (Abb. 2 E), bei stark asymmetrischer Vorratseinlagerung mitunter auch dezentral, im mittleren und unteren Abschnitt des Wabenbaus (Abb. 2 D und TABER 1979).

Das Aussehen des Brutbereichs zu einem bestimmten Zeitpunkt ist das Ergebnis mehrerer, sich zum Teil gegenseitig beeinflussender Faktoren:

- das zeitlich-räumliche Eiablageverhalten der Königin (Kap. 1.3.3.1),
- die Dauer der Brutentwicklung in jeder einzelnen Zelle (MILUM 1925, 1930; MYSER 1954; SOOSE 1954; JAY 1963; GROH *et al.* 2004),
- das vorzeitige Ausräumen von Brut durch die Arbeiterinnen (Kap. 1.3.3.2).

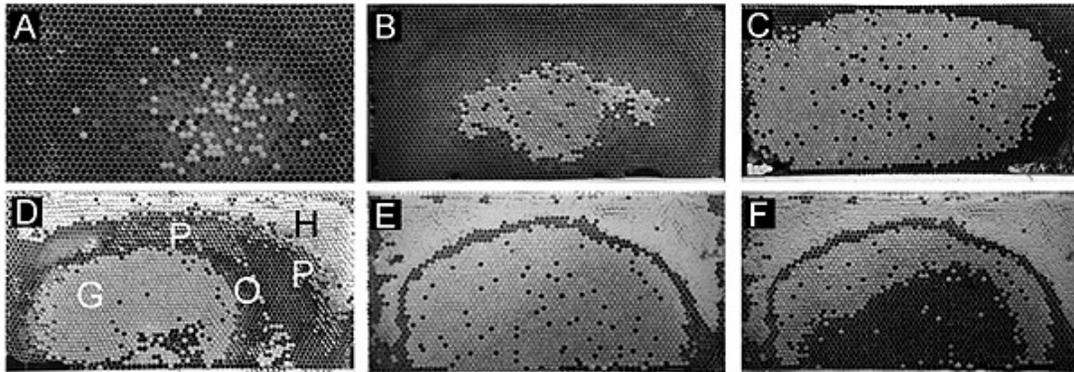


Abb. 2 Einige Stadien der Brutnestentwicklung und Beispiele für das Aussehen von Brutwaben.

(A) Beginnende Verdeckelung der ältesten Larven im zentralen Bereich. Nach außen sind zunehmend kleinere (jüngere) Larven in den Zellen zu sehen. Man beachte die vereinzelt vorkommenden verdeckelten Zellen in der Peripherie, die Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit oder Ungenauigkeiten in der Bestiftungsreihenfolge andeuten (s. Text).

(B) Zentral angelegter Brutbereich mit fortschreitender Verdeckelung.

(C) Großflächiger Brutbereich im Zustand der nahezu maximalen Verdeckelung mit nur noch wenigen großen, verdeckelungsbereiten Larven.

(D) Dezentral liegender Brutbereich; G = gedeckelte Brut, O = offene Brut (diese auch am linken Rand der gedeckelten Fläche), P = Pollenansammlungen, H = gedeckelter Honig.

(E) Großflächig verdeckelter Bereich, dem sich nach außen ein schmaler Bereich mit offenen Vorratszellen und (oben und seitlich) gedeckelte Zellen mit reifem Honig anschließen.

(F) Dieselbe Wabe wie zuvor, nachdem im zentralen unteren Bereich die Brut bereits geschlüpft ist.

Die Königin kann innerhalb kurzer Zeit große Mengen an Eiern legen, zur Hauptbrutzeit ca. 500-800 Eier täglich, mit Spitzenwerten zwischen 1000 und 2000 Eiern pro Tag¹ (BRÜNNICH 1922; ZANDER & BÖTTCHER 1971; GERIG & WILLE 1975; LAIDLAW & PAGE 1997). Auch wenn die Königin bei der Eiablage nicht streng systematisch vorgeht (Kap. 1.3.3.1), können innerhalb relativ kurzer Zeit trotzdem nahezu alle Zellen einer zunächst leeren Wabe bestiftet werden, wodurch die Brut in zueinander benachbarten Zellen und in bestimmten Wabenabschnitten in den meisten Fällen ein *ähnliches* Alter aufweist.

Am deutlichsten wird dies beim Übergang von der offenen zur gedeckelten Entwicklungsphase am 8. oder 9. Tag nach der Eiablage, bei dem sich das Erscheinungsbild der Brutwabe stark verändert (Abb. 2 A-C). Zunächst werden die im zentralen Wabenbereich liegenden Zellen verdeckelt, die als erste von der Königin bestiftet wurden, während nach außen hin große, verdeckelungsbereite Larven in offenen Zellen und zum Rand hin immer kleinere (jüngere) Larven und Eier zu finden sind (Abb. 2 A). Im Laufe einiger Tage werden auch die Zellen mit den inzwischen älter gewordenen Larven gedeckelt, während die ältesten Larven im zentralen Wabenbereich noch nicht geschlüpft sind, so dass sich die gedeckelte Fläche über die ganze Wabe erstrecken kann (Abb. 2 C, E und Abb. 21 A).

Das Schlüpfen der Bienen beginnt folglich im zentralen Bereich mit der ältesten Brut, so dass der verbleibende gedeckelte Bereich eine ring- oder ringsektorartige Ausdehnung hat (Abb. 2 F; vgl. Abb. 98 in LAIDLAW & PAGE 1997). Die offenen, zunächst leeren Zellen im Wabeninnern können von der Königin erneut bestiftet oder bei plötzlich einsetzender guter Tracht zur Einlagerung von Vorräten verwendet werden (GOETZE 1949; ZANDER & BÖTTCHER 1971).

¹ Zum Vergleich: Waben im Zandermaß (ca. 40 × 20 cm) bestehen aus etwa 3000 Zellen auf jeder Wabenseite.

1.3.3 Brutlücken

Die vorstehend beschriebene idealisierte Entwicklung des Brutnestes trifft für die überwiegende Anzahl von Zellen auf einer Wabe zu, aber nicht für alle: Obwohl das Brutnest kompakt angelegt wird und Brut in benachbarten Zellen ein ähnliches Alter aufweist (s. o.), finden sich im Brutnest auch einzelne Zellen, deren Inhalt von dem der umgebenden Zellen abweicht. Die Erfassung solcher Zellen erfolgt üblicherweise innerhalb der gedeckelten Brutfläche (RUTTNER 1996; TIESLER o. J.), in der die abweichenden offenen Zellen leicht erkennbar sind. Die ansonsten eher homogen aussehende gedeckelte Brutfläche erscheint durch diese offenen Zellen lückenhaft, so dass im Folgenden die Bezeichnung *Brutlücken* verwendet wird. Brutbereiche mit „wenigen“ Lücken werden als „geschlossene“ Brutnester bezeichnet (RUTTNER 1996; TIESLER o. J.).

Aufgrund von Vorkenntnissen (KLEINHENZ 2000) wird das Vorkommen von Lücken und ihre Verwendung durch Arbeiterinnen im Kontext des Brutwärmens in der vorliegenden Arbeit untersucht. Darüber hinaus ist die Anzahl der Brutlücken bei der Abschätzung der Populationsentwicklung und bei der Beurteilung der Qualität von Königinnen im Rahmen der Bienenzucht von Bedeutung: Völker mit stark lückenhaftem Brutnest werden in der Regel nicht zur Weiterzucht verwendet, entweder weil das Aussehen des Brutnests nicht den Zuchtzielen entspricht, einen hohen Inzuchtgrad oder das Altern der Königin andeutet (GOETZE 1949; ZANDER & BÖTTCHER 1971; RUTTNER 1977, 1996; STIGEN 2000) oder weil durch die relativ schwächere Volksentwicklung die Honigleistung (ein weiteres Zuchtauswahlkriterium) ebenfalls gering ist (D. AHRENS-LAGAST, pers. Mitteilung).

In der Literatur und unter Bienenforschern gibt es keine einheitliche Meinung darüber, wie viele % Lücken in einem Brutnest „normal“ oder „unbedenklich“ seien. LAIDLAW & PAGE (1997) nennen 3-5 % Lücken im gedeckelten Bereich der „besseren Waben“ des Volkes als Richtwert. STIGEN (2000) dagegen legt den Ausschluss von Königinnen für die Weiterzucht erst ab 15 % Brutverlust nahe.

Insgesamt finden sich zur Zahl der Brutlücken überwiegend unscharfe Formulierungen (vgl. Tab. 1) wie „möglichst lückenlos“ (ZANDER & BÖTTCHER 1971), „geschlossen, fast lückenlos“ (TIESLER o. J.) oder „very few empty cells scattered among the sealed brood“ (LAIDLAW & PAGE 1997) und offensichtliche Widersprüche, z.B. wenn eine mindestens 5 % Lücken aufweisende Brutwabe als „lückenlos“ bezeichnet wird (TSCHUMI & BRÄGGER 2006) oder wenn die Brutwabe einer kontrolliert besamten Königin Brut mit „100% Überlebensrate“ enthält und dennoch ca. 8 % Lücken aufweist (WOYKE 1984).

1.3.3.1 Entstehung und Definition

In der Praxis werden die Lücken im gedeckelten Brutbereich erfasst, da sie dort durch das Fehlen des Zeldeckels leicht zu erkennen sind (Abb. 2 B-E). Dazu wird eine rhombische, 100 Zellen umfassende Schablone an mehrere Stellen des Brutbereichs aufgelegt und die Anzahl der ungedeckelten Zellen gezählt und gemittelt. RUTTNER (1996) schlägt für die standardisierte und praxisnahe Erfassung der Brutlücken den 12. Tag nach dem Zugeben einer leeren Wabe vor. Da die Verdeckelung normalerweise am 8. oder 9. Tag der Entwicklung erfolgt (MILUM 1925; MYSER 1954; JAY 1963), werden somit unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten und kleinere Ungenauigkeiten in der Bestiftungsreihenfolge teilweise kompensiert.

Es erscheint zunächst paradox, dass die auf diese Weise erfassten „Brutlücken“ durchaus Brut enthalten können. Hierbei handelt es sich nach der Methode von RUTTNER (1996) aber um mindestens 3 Tage jüngere Brut, die erst durch Nachbestiftung bei späteren Besuchen der Königin in diesem Wabenbereich angelegt wurde.

Darüber hinaus können diese Lücken als temporäre Vorratzzellen (GOETZE 1949; ZANDER & BÖTTCHER 1971) verwendet werden oder vorübergehend leer bleiben. Durch die Möglichkeit zur Anlagerung leicht verdunstender Wassertropfchen an der Innenwand solcher Zellen kommt ihnen auch eine Rolle bei der Temperaturregelung (hier: Kühlung) im Bienenstock zu (PARK 1925; LINDAUER 1954; MARTIN & LINDAUER 1966).

Für das Auftreten von Brutlücken gibt es zahlreiche Faktoren, die sich kausal auf eine der folgenden Ursachen zurückführen lassen:

1. Die Königin hat an der betreffenden Stelle kein Ei gelegt.
2. Die Zelle wurde in großem zeitlichem Abstand im Vergleich zu den umliegenden Zellen bestiftet, so dass jene Zellen bereits verdeckelt sind während die betroffene Zelle Brut im Ei- oder jungen Larvenstadium enthält. Dies trifft z.B. auf die „Nachbestiftung“ (RUTTNER 1996) zwischenzeitlich ausgeräumter (siehe Punkt 4) oder zunächst übersehener Zellen zu.
3. Die Zelle wurde bestiftet, aber die Brut ist aufgrund von Unterschieden in der Entwicklungsgeschwindigkeit (MILUM 1925, 1930; SOOSE 1954; JAY 1963; GROH *et al.* 2004) früher geschlüpft als die Brut aus zeitnah gelegten Eiern.
4. Die Zelle wurde bestiftet, aber die Brut wurde vorzeitig ausgeräumt (Brutverlust, s. Kap. 1.3.3.2). Zum Zeitpunkt der Beobachtung ist die Zelle leer oder sie wurde nachbestiftet (siehe Punkt 2) und enthält jüngere, offene Brut.

Für die Nichtbestiftung einer Zelle zu einem bestimmten Zeitpunkt (Punkt 1 in obiger Aufzählung) kann es mehrere Gründe geben:

- Die Königin hat die betreffende Zelle bei ihrer Bewegung über die Wabe nicht erreicht (s. Text).
- Die Königin hat eine leere Zelle erreicht und inspiziert, aber kein Ei hineingelegt. Als Erklärung für eine solche Ablehnung wird oft ein ungenügender Reinigungszustand der Zelle angenommen (z. B. PARK 1946b).
- Die Eiablage war nicht möglich, da die Zelle zum Zeitpunkt des Königinnenbesuchs bereits Brut oder Vorräte enthielt. Obwohl die Speicherung von Pollen und Honig außerhalb des Brutbereichs erfolgt (TABER 1979; SEELEY & MORSE 1976; SEELEY 1985), können bei übermäßiger Tracht und Platzmangel (GOETZE 1949; ZANDER & BÖTTCHER 1971) die Lücken und frei werdende Brutzellen zur Zwischenspeicherung von Vorräten genutzt werden.

Beobachtungen von PARK (1946b), FISCHER *et al.* (1974) und CAMAZINE (1991) deuten übereinstimmend an, dass der Brutbereich nur selten wirklich lückenlos bestiftet wird. Demnach ist das Eilegeverhalten der Königin eher unsystematisch. Sie wechselt häufig von einer Wabenseite zur anderen oder auf andere Waben und bestiftet die zuvor übergangenen Zellen bei ihrer Rückkehr nur unvollständig: Nur etwa die Hälfte der von CAMAZINE (1991) beobachteten Eiablagen erfolgten in direkter Nachbarschaft zu einer bereits Brut enthaltenden

Zelle. Die andere Hälfte der Eiablagen erfolgte mit mindestens einer Zwischenzelle, bei 5% der gelegten Eier sogar mit 3 bis 6 Zwischenzellen zur nächsten Brutzelle.

Nach FISCHER *et al.* (1974) können sich Ungenauigkeiten in der Bestiftungsreihenfolge im Laufe mehrerer Brutgenerationen, d. h. im Jahresverlauf, anhäufen, so dass das Brutnest zunehmend vom vorstehend beschriebenen Idealbild abweicht. ZANDER & BÖTTCHER (1971) weisen darauf hin, dass äußere Umstände (z.B. Wasser- oder Pollenmangel) die Bruttätigkeit negativ beeinflussen: „(...) Königinnen mit lückenhaftem Brutbestand (...) muss man ausscheiden. Doch darf man das Urteil über sie nicht zu rasch sprechen. Äußere Umstände können sie hindern, ihren wirklichen Wert zu zeigen.“

Die oben beschriebene Auszählmethode liefert als Ergebnis die Anzahl der *Brutlücken*. Im weitesten Sinne sind darunter solche Zellen zu verstehen, die keine Brut enthalten (diese Zellen können leer sein oder der Zwischenspeicherung von Vorräten dienen) und Zellen, die sich aufgrund des zeitlichen Entwicklungsstands der enthaltenen Brut deutlich von den sie umgebenden gedeckelten Brutzellen unterscheiden. Letztere zeigen Ungenauigkeiten in der Bestiftungsreihenfolge oder ein zwischenzeitliches Brutausräumen und eine spätere Nachbestiftung an (s. o.).

1.3.3.2 Brutverlust

Brutverlust, d. h. das Ausräumen von Brut durch die Arbeiterinnen, ist einer der Faktoren die zu Brutlücken führen (s. Kap. 1.3.3.1). Gelegentlich werden die Bezeichnungen *Brutverlust* und *Brutlückenanzahl* fälschlicherweise synonym verwendet. Der Begriff „Brutverlust“ suggeriert, dass eine als Lücke erfasste Zelle zuvor Brut enthalten habe, die vor dem erwarteten Schlupfzeitpunkt von Arbeiterinnen entfernt wurde. Diese Bewertung setzt beim Beobachter die Kenntnis des früheren Zellinhalts von exakt dieser Zelle voraus. Zum Zeitpunkt des Lückenzählens lässt sich die Vorgeschichte einer solchen Zelle jedoch nicht mehr rekonstruieren, wenn vorher keine entsprechenden Daten erhoben wurden. Dies ist bei den Standardmethoden zur Bruterfassung nicht der Fall (s. u.).

Bestimmte ungünstige Umstände führen nachweislich zu einer erhöhten Zahl von Brutlücken aufgrund von Brutverlust, z.B. das Ausräumen diploider Drohnenlarven bei hohem Inzuchtgrad der Verpaarung (WOYKE 1984), das Ausräumen von entwicklungsgestörter, toter oder kranker Brut (FYG 1959a, 1959b; MEYERHOFF 1961; ZANDER & BÖTTCHER 1984; RITTER 1994, 1996), sowie das Proteinrecycling bei schlechter Pollenversorgung (WEISS 1984). GERIG & WILLE (1975) berichten außerdem vom großflächigen (dm²-weise) Verschwinden von Brut aus ungeklärten Gründen.

Das Ausräumen von diploiden Drohnenlarven (WOYKE 1984) ist ein Faktor, der selbst in ansonsten gesunden und ausreichend mit Nahrung versorgten Kolonien zu einer beträchtlichen Zahl von Lücken führen kann. Ihr Entstehen ist auf Besonderheiten im Geschlechtsbestimmungssystem der Honigbiene begründet:

Genetisch gesehen ist eine Biene männlich, wenn sie am geschlechtsbestimmenden *csd*-Gen homo- oder hemizygot ist (*csd* = complementary sex determiner; HASSELMANN & BEYE 2004). Drohnen entstehen normalerweise aus einem unbefruchteten Ei und sind deshalb haploid bzw. hemizygot. Weibliche Bienen (Arbeiterinnen und Königinnen) entstehen aus befruchteten Eiern und sind diploid. Normalerweise besitzen sie zwei verschiedene Ausführungen (Allele) des geschlechtsbestimmenden Gens, d. h. sie sind heterozygot am betreffenden Genort.

Da die Anzahl der in einer Population verfügbaren verschiedenen Allele des *csd*-Gens begrenzt ist (RUTTNER 1996; HOLM 1997; HASSELMANN & BEYE 2004), kann ein diploider Organismus auch zweimal dasselbe Allel besitzen. Dieser Organismus ist dann am Geschlechtslocus homozygot und genetisch gesehen männlich, d. h. ein Drohn.

Obwohl diese diploiden Drohnen vital sind (WOYKE 1963a-c; HOLM 1997), werden sie von den Arbeiterinnen innerhalb weniger Stunden nach dem Schlüpfen der Larve aus dem Ei (am 3. oder 4. Tag nach der Eiablage) gefressen. Das Erkennen dieser besonderen Larven durch die Arbeiterinnen erfolgt über Unterschiede in der quantitativen Zusammensetzung des cuticularen Kohlenwasserstoffprofils (SANTOMAURO *et al.* 2004). An dieser Stelle des Brutbereichs entsteht durch das Ausräumen der Brut eine Lücke.

Da die Königin sich auf ihrem Hochzeitsflug mehrfach paart und die Zahl der Sexallele begrenzt ist (s. o.), kann sie von den beteiligten Drohnen durchaus eines ihrer beiden eigenen Allele erhalten. Nach HOLM (1997) können dann selbst bei gleichzeitiger Aktivität möglichst vieler anderer Allele im Mittel ca. 8 % diploide Drohnenlarven und eine daraus resultierende entsprechende Lückenzahl vorliegen. Ähnliche Werte berichten SANTOMAURO *et al.* (2004) (hier 7,7 % „background cannibalism“) sowie WINSTON *et al.* (1981) und WOYKE (1984).

Die oben genannten Faktoren haben zweifellos einen erhöhten Brutverlust und damit eine höhere Brutlückenzahl zur Folge. Im Fall der diploiden Drohnen und bei kontrollierter Inzuchtverpaarung tritt der Brutverlust sogar in statistisch vorhersagbarem Umfang auf. Doch auch hier lässt sich im Einzelfall, d. h. für eine bestimmte Brutlücke nicht aussagen, ob ihre Anwesenheit auf das Eilegeverhalten der Königin oder auf die nachträgliche Entfernung von Brut zurückzuführen ist. Um in diese Kenntnis zu gelangen sind exakte und relativ aufwändige Untersuchungen notwendig, z.B. die Protokollierung des Eilegeverhaltens der Königin Zelle für Zelle, die regelmäßige Inspektion des Inhalts jeder einzelnen Zelle in kurzen zeitlichen Abständen, das wiederholte Auszählen der Lücken in exakt demselben Wabenbereich oder die Beobachtung des Ausräumvorgangs und die Untersuchung der ausgeräumten Brut hinsichtlich der Ursache für das Ausräumen.

Die grobe Abschätzung der Brutfläche anhand der Umrißlinie der Brutverteilung ist dafür zu ungenau, da die vereinzelt abweichenden Zellen nicht erfasst werden. Insbesondere wenn sich die Brut überwiegend im ungedeckelten Entwicklungsabschnitt befindet sind diese abweichenden Zellen auch nicht so auffällig wie in einem überwiegend verdeckelten Brutbereich.

1.3.4 Temperaturempfindlichkeit der Brut

Arbeiterinnenbrut entwickelt sich am besten in dem von den Bienen aufrechterhaltenen Temperaturbereich von 33 bis 36 °C (HIMMER 1927, 1932; GROH *et al.* 1994).

Vom Optimum abweichende Temperaturen haben Einfluss auf die Entwicklungszeit (MILUM 1925, 1930; SOOSE 1954; GROH *et al.* 2004; MCMULLAN & BROWN 2005), das Auftreten von Missbildungen und die Sterblichkeit der Brut (HIMMER 1927, 1932; SOOSE 1954; WEISS 1962; KOENIGER 1978; GROH *et al.* 2004).

Bereits Abweichungen um ± 1 °C beeinflussen die Ausbildung synaptischer Komplexe in bestimmten Regionen (Pilzkörper) des Bienengehirns (GROH *et al.* 2004). Bei suboptimalen Temperaturen aufgezogene Bienen zeigen im Verhaltens- und Gedächtnistest eine verminderte Leistungsfähigkeit gegenüber solchen Bienen, die bei Optimaltemperatur heranwachsen (TAUTZ *et al.* 2003; JONES *et al.* 2005). Daneben werden auch subtilere Merkmale wie bestimmte Flügel- und Körpermaße (MICHAILOFF 1927; SOOSE 1954; KEN & BOCK *et al.* 2005) von der Aufzuchttemperatur beeinflusst.

Die Auswirkungen ungünstiger Temperaturen auf die Brutentwicklung hängen sowohl von der Höhe der Temperatur, von der Dauer ihrer Einwirkung als auch vom Alter der Brut zum Zeitpunkt der Temperatureinwirkung ab. So sind z.B. nicht alle Entwicklungsstadien gleichermaßen empfindlich gegenüber Abkühlung, wie sich bei starker oder lang dauernder Abweichung der Aufzucht- von der Optimaltemperatur zeigt (WEISS 1960, 1962).

Die unterschiedliche Temperaturempfindlichkeit der verschiedenen Entwicklungsstadien hat möglicherweise Auswirkungen auf das Brutwärmeverhalten der Arbeiterbienen. Im Wahlversuch von KOENIGER (1978) wurde gedeckelte Brut bevorzugt gegenüber offener Brut (Eier und Larven) gewärmt. Bei niedrigen Umgebungstemperaturen lässt sich mit zunehmendem Alter der Brut eine höhere Nesttemperatur feststellen (RITTER 1982). KRONENBERG & HELLER (1982) fanden bei offener Brut immer niedrigere Temperaturen als bei gedeckelter Brut. Auch im Wärmebild eines ansonsten „ruhigen“ Bienenstocks (insbesondere vor Beginn der Flugaktivität) lässt sich leicht erkennen, dass die wärmsten Bienen im gedeckelten Brutbereich auftreten (M. KLEINHENZ, persönl. Beobachtungen). Nach BUJOK (2005) weisen Arbeiterbienen im gedeckelten Brutbereich von Beobachtungsstöcken durchschnittlich eine um ca. 3 bis 5 °C höhere Thoraxtemperatur als Bienen im ungedeckelten Larvenbereich auf.

1.3.5 Brutnesttemperatur und Krankheiten

Neben den direkten Auswirkungen der erhöhten Brutnesttemperatur auf die Brutentwicklung weist SEELEY (1985) auf den indirekten Nutzen durch die Kontrolle von Krankheiten und Parasiten hin.

So liegt die mittlere Brutnesttemperatur von 35 °C oberhalb des Entwicklungsoptimums des Brut schädigenden Pilzes *Ascosphaera apis* (FLORES *et al.* 1996) und der Wachsmotte *Galleria mellonella* (Optimum 28-32 °C; POHL 1994; JYOTHI & REDDY 1996).

Das von *Ascosphaera apis* hervorgerufene Krankheitsbild der „Kalkbrut“ (Ascosphaerose) tritt erst auf, wenn befallene Larven niedrigen Temperaturen (≤ 30 °C) ausgesetzt wurden, z.B. unter experimentellen Bedingungen oder in kleinen Kolonien mit unzureichender Thermoregulation (SEELEY 1985; PUERTA *et al.* 1994; RITTER 1996; STARKS *et al.* 2000).

Adulte Bienen sind für den Befall durch die Tracheenmilbe *Acarapis woodi* doppelt so empfindlich, wenn sie im Puppenstadium bei 30 °C anstelle der im Optimalbereich liegenden 34 °C aufgezogen wurden (MCMULLAN & BROWN 2005).

Andererseits ist die aus Asien eingeschleppte *Varroa*-Milbe, die sich in den Arbeiterinnen- und Drohnenbrutzellen entwickelt, gut an die Temperaturverhältnisse im Brutnest der Westlichen Honigbienen angepasst. Obwohl das Thermopräferendum der Milbenweibchen unterhalb der Brutnesttemperatur liegt (ROSENKRANZ 1988), ist die Entwicklung fruchtbarer Weibchen zwischen 32 und 36 °C am besten (LE CONTE & ARNOLD 1989). Oberhalb von 36 °C kommt es rasch zu einer Abnahme von fruchtbaren Weibchen und zu einem Anstieg der Milbensterblichkeit. Unter Hitzestress wird die maximale Synthese von Hitzeschockproteinen bei den Milben schon nach 30 Min., bei den Bienenlarven dagegen erst nach 4 h erreicht (SCHLOTTERBECK *et al.* 1999). Die *Varroa*-Bekämpfung mittels Hyperthermie (HOPPE & RITTER 1987; ROSENKRANZ 1987; ENGELS 1998) nutzt die unterschiedliche Temperaturempfindlichkeit der Milbe und der Bienenbrut, indem Brutwaben entnommen und zur Abtötung der Milben für einige Stunden auf 45 °C erhitzt werden.

Apis cerana, der natürliche Wirt der *Varroa*-Milbe in Asien, reguliert die Brutnesttemperatur auf höherem und für die Milben ungünstigem Niveau (37,5 – 38,5 °C), was neben dem Hygieneverhalten als Bestandteil der natürlichen Resistenz dieser Bienenart gegenüber der Milbe angesehen wird (LE CONTE & ARNOLD 1989; EISCHEN 1997).

Neben der kontinuierlichen Aufrechterhaltung eines hohen Temperaturniveaus wurden im Brutbereich auch natürlicherweise kurzzeitige Temperaturerhöhungen über 36 °C beobachtet (VILLA *et al.* 1987; ROSENKRANZ 1988; STARKS *et al.* 2000) und mit den bei Säugetieren auftretenden Fieberschüben verglichen, welche die Entwicklung wärmeempfindlicher Parasiten stören sollen (EISCHEN 1997; STARKS *et al.* 2000).

Die hohe Temperatur im Bienenstock kann nicht nur durch Schaffung eines ungünstigen Klimas hemmend auf die Vermehrung von Schädlingen wirken, sondern sie kann auch direkt als Waffe gegen Feinde verwendet werden (ONO *et al.* 1995): Zur Vorbereitung von Massenangriffen markiert z.B. eine einzelne Arbeiterin der Riesenhornisse (*Vespa mandarina japonica*) den Nistplatz von Kolonien der Japanischen Honigbiene *Apis cerana japonica* mit einem speziellen Pheromon. Wird diese einzelne Hornisse rechtzeitig von den Bienen entdeckt, so schließen mehr als 500 Arbeiterbienen die Hornisse in einen dichten „Bienenball“ ein, in dem die Bienen für einige Minuten Temperaturen von ca. 47 °C erzeugen. Dieser Wert liegt über der Lethaltemperatur der Hornissen (44-46 °C) und unterhalb der Lethaltemperatur der Bienen (48-50 °C). Auf diese Weise kann die vielfach größere Hornisse ohne Einsatz des (in diesem Fall wohl wirkungslosen) Stachels getötet werden.

Die Verteidigung der Japanischen Honigbiene gegen andere räuberische Vespiden ist ähnlich und ebenso wirksam, wobei eine Hornisse von mehreren 100 Bienen für bis zu 108 Minuten in den „Schwitzkasten“ genommen werden kann (ONO *et al.* 1987; KEN & HEPBURN *et al.* 2005). Auch bei der heimischen Honigbiene kann man ein solches thermisches Aggressionsverhalten beobachten, sofern es den Arbeiterinnen gelingt, eingedrungene und im Stock schnell herumlaufende Wespen (v. a. *Paravespula germanica* und *P. vulgaris*) festzuhalten (M. KLEINHENZ, persönl. Beobachtungen).

1.4 Thermoregulatorisches Verhalten der Arbeiterinnen

1.4.1 Das Kühlen der Brut

Die einer Überhitzung entgegenwirkenden Verhaltensweisen der Arbeiterbienen sind meist mit bloßem Auge gut erkennbar (Abb. 3).



Abb. 3 Verhaltensweisen der Arbeiterinnen zur Verhinderung hoher Temperaturen im Stock: (A) Fächeln, (B) Eintragen von Wasser, welches im Stock zu einem leicht verdunstenden Film ausgestrichen und im Innern offener Zellen an die Zellwände angelagert wird, und (C) Bienenbart.

Am auffälligsten ist dabei das Fächeln mit den Flügeln (HAZELHOFF 1954; SOUTHWICK & HELDMAIER 1987; SOUTHWICK & MORITZ 1987), wodurch Luftströmungen im Stock erzeugt werden können. Zusätzlich wird vermehrt Wasser gesammelt und in den Stock eingetragen (LINDAUER 1954; SEELEY 1997), wo es als dünner Film auf den Waben und an den Innenwänden offener Zellen ausgestrichen wird (PARK 1925; LINDAUER 1954; MARTIN & LINDAUER 1966; VON FRISCH 1993; SEELEY 1997). Die zur Verdunstung des Wasserfilms erforderliche Energie wird den derart behandelten Wabenbereichen entzogen und kühlt sie.

Seltener verlässt bei dicht besetzten Bienenstöcken ein Teil des Volks vorübergehend den Stock und sammelt sich um das Flugloch herum als sogenannter „Bienenbart“ (Abb. 3 C und LINDAUER 1954). Auf der Innenseite stark bestrahlter Oberflächen des Stocks können sich Arbeiterbienen ansammeln und damit die Wärmestrahlung der erhitzten Wände abschirmen („heat shielding“, STARKS & GILLEY 1999).

1.4.2 Das Wärmen der Brut

Durch die niedrige Stoffwechselrate trägt die von der Brut freigesetzte Wärme nur in geringem Maße zur Temperatur des Brutnests bei. Nach FAHRENHOLZ *et al.* (1989) ist die Wärmeproduktionsrate gedeckelter Brut bei allen untersuchten Temperaturen $< 2,5 \text{ mW g}^{-1}$. Die Wärmeleistung offener Brut ist - möglicherweise aufgrund von Körperbewegungen der Larven - etwas höher, in jedem Fall aber $< 5 \text{ mW g}^{-1}$. Ohne Arbeiterinnen und bei $25 \pm 0,8 \text{ }^\circ\text{C}$ Umgebungstemperatur schwankte die Temperatur einer im Zentrum des Brutnests gelegenen, gedeckelten Brutzelle zwischen 26 und $27 \text{ }^\circ\text{C}$ (KRONENBERG & HELLER 1982). Die Brut alleine ist also nicht in der Lage, ihre Temperatur im Optimumbereich zu halten.

Im Gegensatz zu den mit bloßem Auge beobachtbaren Verhaltensweisen beim Kühlen des Nests (Abb. 3) waren ungestörte Messungen der Bientemperatur und die gezielte Untersuchung der Verhaltensweisen beim Brutwärmen vor der Verfügbarkeit geeigneter Wärmebild-techniken methodisch schwer zugänglich. Dennoch gelangen ESCH (1960) verlässliche kontinuierliche Langzeittemperaturmessungen, bei denen sich Arbeiterinnen mit einem im Thorax implantierten Temperaturfühler relativ frei im Stock bewegen konnten. Dabei wurden erstmals spezialisierte Brutnestheizer identifiziert, die mit erhöhter Temperatur minutenlang regungslos im Brutbereich standen (ESCH 1960). Mit berührungslosen infrarotthermografischen Messungen wurde diese Beobachtung von SCHMARANZER *et al.* (1988) bestätigt.

Von BUJOK *et al.* (2002) durchgeführte thermografische Messungen an bewegungslos heizenden Bienen und die gleichzeitige Beobachtung dieser Individuen von der Seite mit Hilfe eines Endoskops zeigten, dass solche Heizbienen während der bewegungslosen Phase nicht an einer Stelle *stehen* (bzw. an der senkrechten Wabe *hängen*), sondern den Thorax an die Brutdeckel andrücken und damit konduktiv Wärme auf die Brut übertragen (Abb. 4). Nach dem Beiseiteschieben sol-

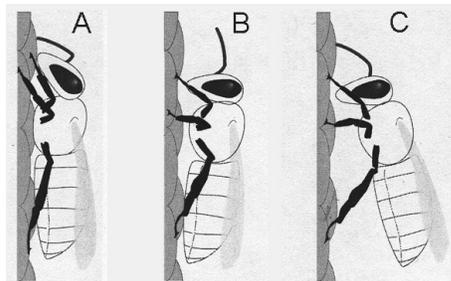


Abb. 4 Spezielle Körperhaltung von Arbeiterbienen beim Brutwärmen (A). Die Biene ist flach an die Brutwabe angedrückt und der Thorax berührt den Brutdeckel. Auch die Fühler stehen im Kontakt mit der Brutwabenoberfläche. Im Vergleich dazu die Körperhaltung von herumlaufenden (B) und ruhend mit niedriger T_{Th} an der Wabe „hängenden“ Arbeiterinnen (C), die nicht dieses spezielle Andrückverhalten zeigen. Nach BUJOK (2005), verändert.

solcher Bienen wurde eine Erwärmung der darunter liegenden Brutdeckeloberfläche um bis zu 3 °C im Vergleich mit den benachbarten Zelldeckeln gemessen.

Langzeitbeobachtungen des Verhaltens und synchron durchgeführte Temperaturmessungen an individuell markierten Bienen (KLEINHENZ 2000, KLEINHENZ & TAUTZ 2003, KLEINHENZ *et al.* 2003) zeigten häufige Anstiege der Thoraxtemperatur bevor diese Individuen für längere Zeit (in den zitierten Arbeiten bis zu 45 Min. ohne Unterbrechungen) in einer ungedeckelten Zelle im Brutbereich verschwanden (Abb. 5). Unterschiede der Thoraxtemperatur vor ($T_{Th(Beginn)}$) und nach ($T_{Th(Ende)}$) dem Zellbesuch ließen teilweise auf eine fortgesetzte oder sogar gesteigerte Wärmeproduktion im Zellinnern schließen, z.B. wenn nach einem langen Zellbesuch keine Abkühlung gegenüber der über dem Umgebungsniveau liegenden Anfangstemperatur festgestellt wurde, oder wenn die Temperatur am Ende des Zellbesuchs sogar mehrere °C höher als am Beginn war (Abb. 5, Abb. 6).

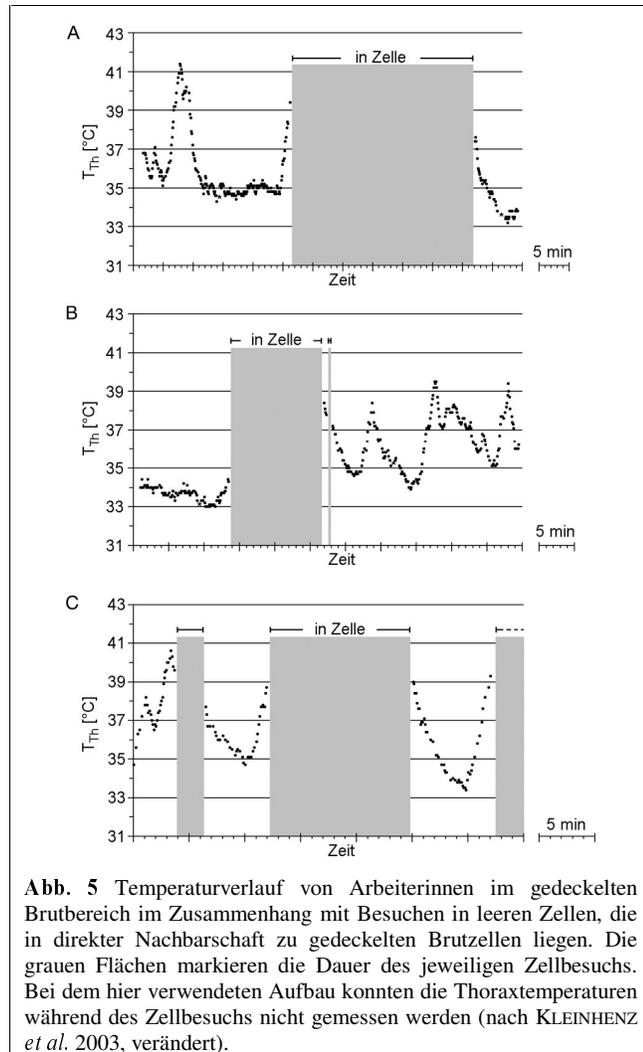
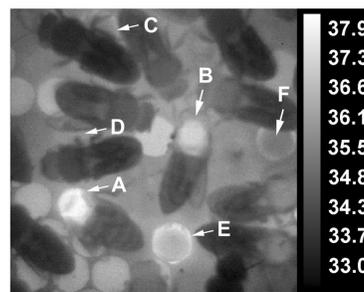


Abb. 5 Temperaturverlauf von Arbeiterinnen im gedeckelten Brutbereich im Zusammenhang mit Besuchen in leeren Zellen, die in direkter Nachbarschaft zu gedeckelten Brutzellen liegen. Die grauen Flächen markieren die Dauer des jeweiligen Zellbesuchs. Bei dem hier verwendeten Aufbau konnten die Thoraxtemperaturen während des Zellbesuchs nicht gemessen werden (nach KLEINHENZ *et al.* 2003, verändert).

Abb. 6 Thermogramm von Arbeiterinnen auf der Wabenoberfläche, die soeben einen Zellbesuch mit hoher T_{Th} beginnen (A; $T_{Th(Beginn)} = 37,9$ °C) oder beendet haben (B; $T_{Th(Ende)} = 37,3$ °C). Die mit C bis F markierten Zellen waren zum Zeitpunkt der Aufnahme ebenfalls durch Langzeit-Zellbesucher besetzt. Das intensive ringförmige „Glühen“ im Innern der mit E markierten Zelle deutet auf eine fortgesetzte Wärmeproduktion während des Zellbesuchs hin. Der dunklere zentrale Bereich zeigt das kühle Abdomen. Man beachte den Helligkeitsunterschied der ringartigen Struktur bei den Zellen E und F. Aus KLEINHENZ *et al.* (2003).



Da sich aus den Nettotemperaturunterschieden vor und nach einem Zellbesuch keine Informationen über den Temperaturverlauf während des Zellbesuchs gewinnen lassen, wird dieses Verhalten in der vorliegenden Arbeit im Detail untersucht.

Nach BUJOK *et al.* (2002) berühren Brut wärmende Bienen während der bewegungslosen Phase die Brutdeckel mit den Enden der Antennen (Abb. 4). Vor allem auf den 5 distalen Antennengliedern befinden sich Sensillen, mit denen die Bienen Temperaturunterschiede von 0,25 °C wahrnehmen können (HERAN 1952). Auf diese Weise können die Arbeiterinnen Informationen über die Temperatur einer bestimmten Brutzelle erhalten.

Möglicherweise sind auch von der Larve bzw. Puppe kommende Signale am Auslösen des Brutwärmeverhaltens beteiligt: KOENIGER (1978) konnte Wärmeverhalten an leeren Weiselzellen hervorrufen, nachdem er diese mit einem adäquaten, von innen auf die Zellwand drückenden Stein und Puppenextrakt versehen hatte. Die leere Weiselzelle alleine oder in Kombination mit nur einem der beiden Reize löste dagegen kein Wärmeverhalten aus. Zumindest zum Erkennen der Brut sind also sowohl chemische (KOENIGER & VEITH 1983) als auch mechanische Signale erforderlich.

Der mechanische Reiz scheint jedoch zeitlich konstant zu sein und lediglich die Anwesenheit von Brut in einer gedeckelten Zelle, jedoch nicht deren vorübergehend erhöhte Wärmebedürftigkeit zu signalisieren: Die von BUJOK (2005) mit Hilfe eines empfindlichen Laser-Doppler-Vibrometers durchgeführten Schwingungsmessungen zeigten keine mechanischen Bewegungen der Brutdeckeloberfläche, die z.B. als Signal zum Auslösen des „Brutwärmeverhaltens“ bzw. „Andrückens“ verstanden werden könnten.

Die Körpertemperatur der Biene wird von der Wärmeerzeugung in der Flugmuskulatur dominiert. Das Muskelzittern, z.B. während des Aufwärmens vor dem Flug, erfolgt ohne äußerlich sichtbare Bewegungen der Flügel (ESCH *et al.* 1991; HEINRICH & ESCH 1994; HEINRICH 1996). Im Bereich des Petiolus, der den Thorax mit dem funktionellen Abdomen („Gaster“; SNODGRASS 1956) verbindet, ist die Aorta 9-mal gefaltet (HEINRICH & ESCH 1994; HEINRICH 1996). Durch diesen Gegenstrom-Wärmetauscher wird der Wärmefluss zum Abdomen verringert und die Wärme größtenteils im Thorax behalten.

Untersuchungen zur Wärmeproduktion einzelner Arbeiterbienen bei verschiedenen Aktivitäten liegen vor (Übersicht in FAHRENHOLZ *et al.* 1989). Die niedrigste Wärmeproduktion (6 bis 12 mW g⁻¹) findet sich bei ruhenden Bienen und bei frisch geschlüpften Bienen, deren Thermogenesefähigkeit noch nicht voll entwickelt ist. Die höchsten Wärmeproduktionsraten (351 bis 909 mW g⁻¹) werden im Flug erreicht. Unter Annahme eines Bienengewichts von 100 mg entspricht dies Leistungen von 35 bis 91 mW pro Biene.

1.5 Fragestellung

In der vorliegenden Arbeit wird die Wärmeübertragung von Arbeiterbienen auf die gedeckelte Brut untersucht. Dazu müssen zunächst die verhaltensbiologischen Grundlagen des Brutwärmens untersucht werden, denn das Verhalten und die Temperaturen der Bienen bilden die Ausgangssituation für die Wärmeübertragung auf die Brut. Bewegungslos stehende und als Brutwärmespezialisten identifizierte Arbeiterinnen wurden bereits von ESCH (1960) beschrieben und von SCHMARANZER *et al.* (1988) bestätigt. Dass solche Individuen ihren Thorax auch längere Zeit an die Wabe andrücken können und dadurch die Voraussetzungen für konduktive Wärmeübertragung schaffen, wurde zu Beginn der Arbeit bereits vermutet (BUJOK 2000, KLEINHENZ 2000) und parallel hierzu bestätigt (BUJOK *et al.* 2002).

Es ist zu untersuchen, ob zusätzlich zu dem speziellen Brutwärmeverhalten auf der Wabenoberfläche auch eine Wärmeproduktion von Arbeiterinnen im Zellinnern stattfindet, worauf einleitende Beobachtungen von KLEINHENZ (2000) hinweisen. Insbesondere ist zu prüfen, ob das beobachtete Verhalten nur beim Besuch leerer Zellen (KLEINHENZ 2000) oder auch beim Besuch offener Brutzellen innerhalb des gedeckelten Bereichs auftritt.

Hieraus ergibt sich die Frage, welchen Einfluss einzelne Bienen mit erhöhter Thoraxtemperatur und unterschiedlichem Verhalten auf die lokale Bruttemperatur haben. Zur Beantwortung werden Simulationen des Brutwärmeverhaltens am isolierten Thorax unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt, wobei die in den Verhaltensbeobachtungen festgestellten Parameter (Dauer bestimmter Verhaltensweisen, Höhe der erreichten Thoraxtemperaturen) ebenso wie das Verhalten selbst nachgebildet werden.

In Zusammenarbeit mit dem Bayerischen Zentrum für Angewandte Energieforschung e.V. (ZAE) in Würzburg werden die grundlegenden thermophysikalischen Eigenschaften des Brutnests – Wärmeleitfähigkeit der Brutwabe und Durchlässigkeit der Zellwände für Wärmestrahlung – charakterisiert.

Zuletzt wird die Brutnesttopografie in Bezug auf die Brutlücken und ihre Nutzbarkeit für das Brutwärmen untersucht. Dies ist erforderlich, da es in der Literatur und unter Bienenforschern keine einheitliche Meinung über die „normalen“ oder „unbedenklichen“ Lückenhäufigkeiten gibt. Auch auf die einleitend bereits erwähnten unscharfen Formulierungen und Widersprüche zu diesem Themenbereich (Kap. 1.3.3) sei an dieser Stelle nochmals hingewiesen.

Durch die neuen Erkenntnisse über das Brutwärmeverhalten im Zellinnern wird auch die räumliche Verteilung von Lücken und gedeckelter Brut zueinander relevant. Dies ist ein bisher nicht berücksichtigter Parameter im Zusammenhang mit den Brutlücken, die meist nur im Rahmen von Qualitätsbeurteilungen und bei Abschätzungen zur Populationsentwicklung gezählt werden, jedoch noch nicht hinsichtlich einer sinnvollen Verwendung durch die Bienen untersucht wurden.

2. Material und Methoden

2.1 Haltung und Herkunft der Versuchstiere

Für alle Verhaltensversuche wurden Bienenkolonien (*Apis mellifera carnica*) der Bienenstation der Universität Würzburg verwendet. Die Beobachtungsstöcke standen innerhalb des Gebäudes. Ein durch die Hauswand geführter Plastiktunnel ermöglichte es den Bienen nach draußen zu gelangen, ungehindert zu fliegen und Vorräte zu sammeln.

Außer bei dem in Kap. 2.3 beschriebenen Aufbau wurden geeignete Brutbereiche aus den ursprünglichen Kolonien in die Beobachtungsstöcke eingesetzt um die Größe und Lage des Brutnestes zu kontrollieren. Die Königin wurde in einem Käfig ins Volk gegeben, um die zwischenzeitliche Eiablage zu verhindern. Dadurch konnte ausgeschlossen werden, dass im Innern von Wabenzellen auftretendes Heizverhalten von Zellbesuchern mit dort eventuell befindlichen Eiern oder Larven statt mit der umgebenden gedeckelten Brut in Zusammenhang steht.

2.2 Temperaturmessungen

2.2.1 Messfühler

Zur Messung von Lufttemperaturen (Raumtemperatur T_{Raum} , Innentemperaturen im Bienenstock T_{Stock}) und von Temperaturen im Inneren gedeckelter Brutzellen (T_{Brut} , T_{Deckel}) wurden nach Möglichkeit Thermistoren (NTC-Elemente²) in Verbindung mit dem digitalen Datenlogger „Almemo 2290-8 V5“ (Ahlborn, Holzkirchen, Deutschland) verwendet. Die Temperaturen wurden mit einer Ablesegenauigkeit von 0,01 °C bei einer Messgenauigkeit von $\pm 0,1$ °C aufgezeichnet.

Zusätzlich wurden Thermoelemente in Verbindung mit dem Doppelthermometer „Votcraft 502“ (Conrad Electronic, Hirschau, Deutschland) mit einer Ablesegenauigkeit von 0,1 °C verwendet. Die Überprüfung der Messgenauigkeit der verwendeten Geräte mit den Thermistorwerten als Referenz ergab bei Raum- und Brutschranktemperatur (ca. 33-35 °C) eine Übereinstimmung von $\pm 0,3$ °C oder besser.

2.2.2 Infrarotthermografie

Die Thoraxtemperaturen lebender Bienen wurden berührungslos mittels Infrarot-Thermografie bestimmt. Für alle Messungen außer den in Kap. 2.3 beschriebenen wurde die Wärmebildkamera „Radiance PM 1.5.1/b“ (Raytheon-Amber, Sta. Clara, USA) verwendet.

² „NTC“ (negative temperature coefficient) bezeichnet die Temperaturabhängigkeit des elektrischen Widerstands.

2.2.2.1 Radiance PM 1.5.1/b (Raytheon-Amber)

Dieses System basiert auf einem gekühlten InSb-Photonendetektor (256 × 256 Bildpunkte) und ist im Wellenlängenbereich von 3,5 bis 5,6 μm (mittleres IR) empfindlich. Legt man die Strahlungsverteilung eines Schwarzen Körpers zugrunde, so tritt für die im Bienenstock zu erwartenden Temperaturen das Strahlungsmaximum λ_{max} nach dem Wien'schen Verschiebungsgesetz

$$\lambda_{max} = \frac{2897,7686 \mu\text{m K}}{T} \quad [T = \text{absolute Temperatur in K}]$$

bei Wellenlängen von ca. 9-10 μm auf (WALLRABE 2001). Da die Wärmestrahlung aber einen sehr großen Wellenlängenbereich beiderseits³ des Maximums umfasst (CZERNY & WALTHER 1961), muss die Empfindlichkeit des verwendeten Thermografiesystems grundsätzlich nicht im Maximalbereich der zu messenden Strahlung liegen.

Bei Messungen außerhalb des Maximums der Planck'schen Strahlungsverteilung, wie es bei der hier verwendeten Radiance-Kamera der Fall ist, bewirken kleine Temperaturänderungen relativ starke Änderungen der Integralfläche, was messtechnisch eine starke Signaländerung und somit eine große Unterschiedsempfindlichkeit (Kontrast) bedeutet (WITTMER 2003).

In dem für die vorliegende Arbeit relevanten Temperaturbereich beträgt die absolute Messgenauigkeit der verwendeten Kamera ±0,7 °C (Prüfprotokoll der Firma L.O.T.-Oriel, Darmstadt, sowie eigene Messungen an toten, mit einem elektrisch beheizten Widerstand erwärmten Bienen).

Die Messungen erfolgten mit dem zur Kamera gehörenden und kalibrierten Objektiv (Brennweite $f = 100$ mm) aus einer Entfernung von ca. 1 m. Für Nahaufnahmen einzelner Bienen wurde ein Zwischenring (Verlängerung $d = 19$ mm) verwendet. Die Berechnung der Temperaturen erfolgte durch die interne Software der Kamera unter Verwendung der Emissivität $\varepsilon = 0,97$ des Bienenthorax (STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987). Die Wärmebilder wurden im Abstand von ca. 1-5 s direkt in einen PC überspielt und mit der zur Kamera gehörenden Software „AmberTherm v1.28“ ausgewertet. Zusätzlich wurde das Wärmebild kontinuierlich auf Videoband und bei Bedarf gewöhnliche Videoaufnahmen im sichtbaren Wellenlängenbereich aufgenommen.

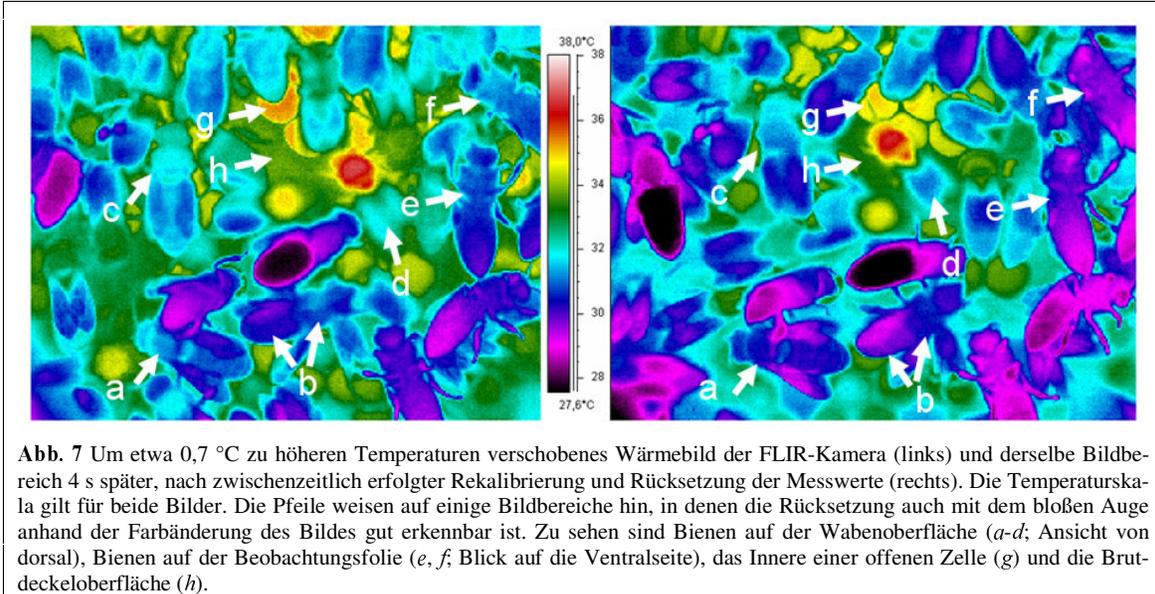
2.2.2.2 ThermaCam S 40 (FLIR Systems)

Zusätzliche Aufnahmen (Kap. 2.3) wurden mit der Wärmebildkamera „FLIR ThermaCam S 40“ (FLIR Systems AB, Schweden) mit ungekühltem thermischem Detektor des Mikrobolometerstyps (320 × 240 Bildpunkte) im Wellenlängenbereich von 7,5-13 μm (langwelliges IR) erstellt und mit der zugehörigen Software „ThermaCam Researcher Pro 2.7“ ausgewertet.

Bei diesem ungekühlten Kameratyp liegt die Messgenauigkeit systembedingt niedriger als bei gekühlten Systemen (WALLRABE 2001). Die Genauigkeit ist nach Herstellerangaben ±2 % oder ±2 °C.

³ Ca. 25% der emittierten Strahlung liegen im kürzerwelligen, 75% im längerwelligen Bereich.

Während des Betriebs erfolgte bei dem verwendeten Modell eine langsame Verschiebung der Messwerte hin zu höheren Temperaturen, die durch zwischenzeitliche automatische Rekalibrierungen in unregelmäßigen Abständen (hier: 5 Kalibrierungen in Abständen von jeweils 7 bis 15 Min.) zurückgesetzt wurden (Abb. 7).



Der Vergleich der Thoraxtemperaturen möglichst bewegungsloser Bienen sowie frei sichtbarer Punkte auf der Wabe unmittelbar vor und nach den Kalibrierungen der FLIR-Kamera ergab gerichtete Abweichungen um Werte von $0,5 \pm 0,3$ °C bis $1,5 \pm 0,4$ °C (Mittelwerte aus jeweils 12 bis 16 Messpunkten pro Bild). Für die Intervalle zwischen zwei Kalibrierungen ergab sich daraus eine mittlere Drift der Messwerte um $0,04 \pm 0,01$ bis $0,17 \pm 0,04$ °C Min.^{-1} hin zu höheren Werten.

Da das Aufwärmen des Bienenthorax mit deutlich höheren Aufwärmraten (mehrere °C Min.^{-1} , KLEINHENZ *et al.* 2003) und in kurzen Zeiträumen erfolgt, ist das Messverhalten der FLIR-Kamera in diesem Punkt nahezu vernachlässigbar. Da aber auch zeitlich weit auseinander liegende Messwerte verglichen werden sollten, wurde die für die betreffenden Zeiträume festgestellte Drift kompensiert um Artefakte bei der Berechnung von Temperaturunterschieden zu vermeiden.

2.2.2.3 Einfluss der Stockabdeckung auf die Messwerte

Um die Temperaturen der im Bienenstock befindlichen Bienen thermografisch messen zu können, wurde die Glas- oder Kunststoffscheibe über dem Beobachtungsbereich durch eine infrarotdurchlässige Kunststoffolie ersetzt. Durch Messung der Thoraxtemperatur von toten, künstlich erwärmten Bienen mit und ohne Folie wurde der von der Folie verursachte Fehler bestimmt und korrigiert:

Für die Kalibrierung der Radiance-Kamera und der damit verwendeten Folie (es wurde immer dieselbe Charge verwendet) wurde eine tote Biene mit der ventralen Thoraxseite auf einen kleinen Kohlefaserwiderstand geklebt und so positioniert, dass die Temperatur der Dorsalseite

mit der Wärmebildkamera gemessen werden konnte. Wärmeleitpaste auf der Ventralseite des Thorax und um den Widerstand gewährleistet eine schnelle und gleichmäßige Erwärmung des Thorax (T_{Th} zwischen 23 °C und 43 °C) nach dem Anlegen einer konstanten Spannung (Amrel, Linear Power Supply LPS-301).

Die zu messende Folie war in einem Abstand von etwa 1,5 mm zur dorsalen Thoraxoberfläche auf Schienen montiert. Diese hielten die Folie plan und erlaubten es, die Folie nach Erreichen eines stabilen Temperaturniveaus (T_{Th}) störungsfrei wenige mm seitlich zu bewegen und die wahre Thoraxtemperatur ohne dazwischenliegende Folie zu messen.

Für die FLIR-Kamera (Kap. 2.3) und die damit verwendete Folie wurden entsprechende Korrekturwerte von Frau R. BASILE (Beegroup, Univ. Würzburg) bereitgestellt.

2.3 Thoraxtemperaturen (T_{Th}) beim Besuch offener Brutzellen

Die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen beim Besuch offener Zellen in der Nachbarschaft gedeckelter Brutzellen wurde mit Hilfe eines mehrere Monate zuvor etablierten Beobachtungsstocks mit zwei übereinander stehenden Waben (VON FRISCH 1965) und frei laufender Königin untersucht. Das Brutnest konnte sich ohne Manipulationen entwickeln und wurde in seinem natürlichen Zustand belassen. Die Lufttemperatur im gedeckelten Brutbereich wurde mit einem auf der Innenseite der Abdeckscheibe befestigten Thermistor in Abständen von 10 s registriert (Almemo 2290-8). Die Verbindungsdrähte wurden durch eine 1 mm große Bohrung an einer 6 cm vom Messort entfernten Stelle durch die Abdeckung nach außen zum Datenlogger geführt.

Im Unterschied zu den von KLEINHENZ *et al.* (2003) vorgenommenen Untersuchungen waren die besuchten Zellen im vorliegenden Fall nicht leer, sondern enthielten Eier oder ungedeckelte Larvenstadien. Die Inhalte der offenen Zellen wurden unmittelbar im Anschluss an die Beobachtungsphase protokolliert (Abb. 8). Während der kontinuierlichen Beobachtung war die Königin nicht im Bildbereich zu sehen, so dass die festgestellten Zellinhalte für die gesamte Beobachtungsdauer (ca. 70 Min.; 21:45 – 22:53 MEZ) gelten.

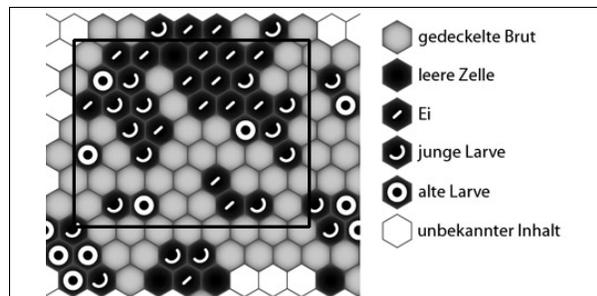


Abb. 8 Brutbereich (Ausschnitt) mit gedeckelter Brut und offener Brut in verschiedenen Entwicklungsstufen. „Alte“ Larven waren 24 h nach der Beobachtung gedeckelt, „junge“ Larven waren auch dann noch ohne Deckel. Die Zellbesuche innerhalb des eingerahmten Bereichs wurden vollständig erfasst.

Für alle während der Beobachtungsphase erfolgenden Langzeitzellbesuche ($t > 1$ Min. Dauer) wurde die T_{Th} der Zellbesucher unmittelbar vor und nach dem jeweiligen Zellbesuch erfasst. Mehrere etwa zur Halbzeit der Aufnahme im Bild befindliche Zellbesucher wurden möglichst lange vorwärts und rückwärts, d. h. bis zum Betreten oder Verlassen des Bildausschnitts bzw. bis zum Ende der Aufnahme verfolgt um den zeitlichen Verlauf ihrer Thoraxtemperaturen zu erfassen.

2.4.2 Zellbesuche in unterschiedlichen Wabenregionen

Um die Thoraxtemperaturen von mehreren Zellbesuchern in der Brutregion und in der Vorratsregion gleichzeitig erfassen zu können, wurde ein größerer Bildausschnitt (ca. 10 cm × 10 cm) gewählt, der die zentralen Abschnitte aller drei Wabenstücke im Wärmebild enthielt. An drei aufeinander folgenden Tagen wurden jeweils 84-104 Beobachtungszellen in diesem Bereich gleichzeitig thermografiert. Die tägliche Beobachtungsdauer war 100 Min. von 7:30 Uhr bis 9:10 Uhr (MESZ). Die Umgebungsbedingungen (T_{Raum} und T_{Stock}) zeigt Tab. 4. Im Abstand von 5 Minuten wurden die Thoraxtemperaturen der in den Zellen befindlichen Bienen den digitalisierten Wärmebildern entnommen.

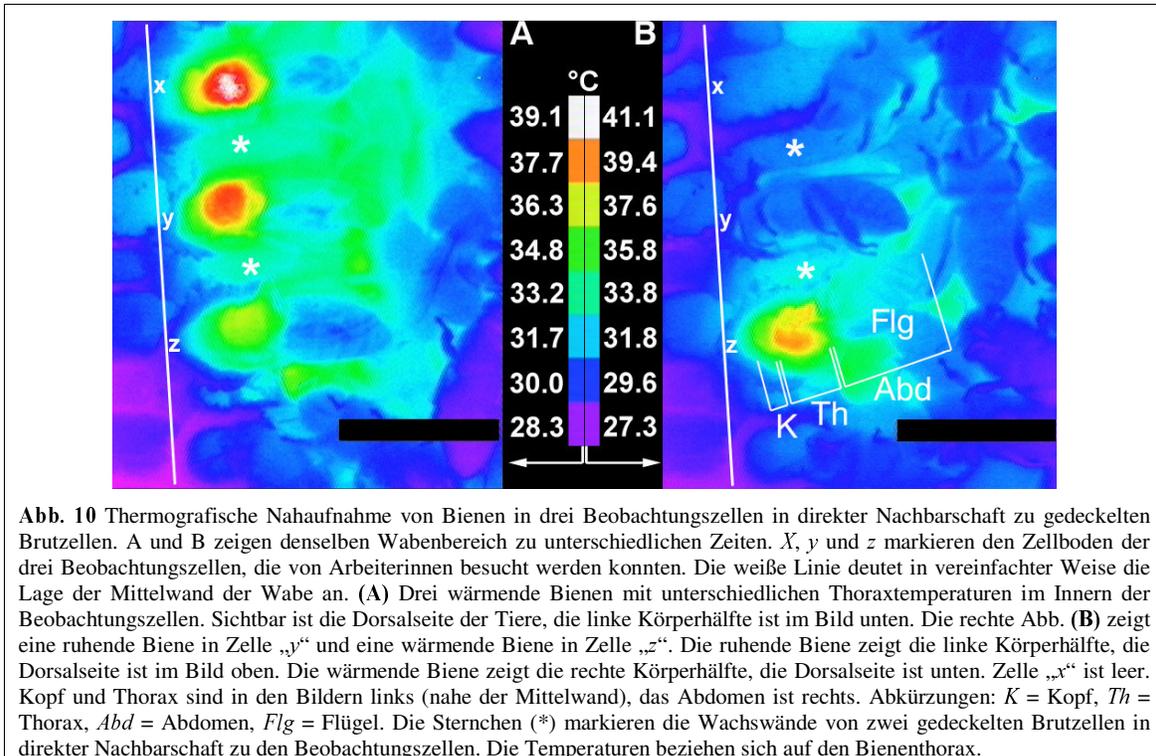


Abb. 10 Thermografische Nahaufnahme von Bienen in drei Beobachtungszellen in direkter Nachbarschaft zu gedeckelten Brutzellen. A und B zeigen denselben Wabenbereich zu unterschiedlichen Zeiten. X, y und z markieren den Zellboden der drei Beobachtungszellen, die von Arbeiterinnen besucht werden konnten. Die weiße Linie deutet in vereinfachter Weise die Lage der Mittelwand der Wabe an. (A) Drei wärmende Bienen mit unterschiedlichen Thoraxtemperaturen im Innern der Beobachtungszellen. Sichtbar ist die Dorsalseite der Tiere, die linke Körperhälfte ist im Bild unten. Die rechte Abb. (B) zeigt eine ruhende Biene in Zelle „y“ und eine wärmende Biene in Zelle „z“. Die ruhende Biene zeigt die linke Körperhälfte, die Dorsalseite ist im Bild oben. Die wärmende Biene zeigt die rechte Körperhälfte, die Dorsalseite ist unten. Zelle „x“ ist leer. Kopf und Thorax sind in den Bildern links (nahe der Mittelwand), das Abdomen ist rechts. Abkürzungen: K = Kopf, Th = Thorax, Abd = Abdomen, Flg = Flügel. Die Sternchen (*) markieren die Wachswände von zwei gedeckelten Brutzellen in direkter Nachbarschaft zu den Beobachtungszellen. Die Temperaturen beziehen sich auf den Bienthorax.

Bei der Auswertung wurden zwei Arten von Beobachtungszellen unterschieden:

- **Typ 1:** Beobachtungszellen in direkter Nachbarschaft zu einer gedeckelten Brutzelle, d. h. die Beobachtungszelle hatte während der gesamten Beobachtungsperiode immer mindestens 1 gemeinsame Zellwand mit einer gedeckelten Brutzelle.
- **Typ 2:** Beobachtungszellen in direkter Nachbarschaft zu Vorratszellen oder leeren Zellen. Diese Beobachtungszellen hatten keine gemeinsamen Zellwände mit benachbarten Brutzellen.

Die Thoraxtemperaturen der Arbeiterinnen in beiden Zelltypen wurden mit einem einseitigen Kolmogoroff-Smirnoff-Test (BORTZ *et al.* 2000) auf Unterschiede getestet. Aufgrund früherer Beobachtungen (KLEINHENZ 2000 sowie Abb. 5 und Abb. 6) wurde erwartet, dass die Thoraxtemperaturen beim Besuch offener Zellen in der Nachbarschaft von Brutzellen höher sind.

2.4.3 Häufigkeit und Dauer von Langzeitzellbesuchen

Die Häufigkeit und die Dauer von Langzeitzellbesuchen in Bienenvölkern sind relevante Parameter für die nachfolgenden Simulationen des Brutwärmeverhaltens und für die Abschätzung des Einflusses einzelner Bienen auf die Temperatur der umgebenden gedeckelten Brutzellen. Anlässlich verschiedener Fragestellungen wurden mehrfach (Kap. 2.3, 2.4.1, 2.5.4) alle in einem definierten Ausschnitt des gedeckelten Brutbereichs stattfindenden Zellbesuche vollständig erfasst. Die dabei erhobenen Daten wurden für lange Besuchszeiten ($t \geq 2$ Min.) zusammengefasst.

Für einen Teil dieser Zellbesuche ist der vollständige Temperaturverlauf im Zellinnern bekannt (Kap. 2.4.1), für die anderen Zellbesuche liegen $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ vor. Um Zellaufenthalte von ruhenden Bienen mit niedriger T_{Th} möglichst auszuschließen, wurden nur Bienen berücksichtigt, die am Beginn oder am Ende des Zellbesuchs eine erhöhte T_{Th} von mindestens 34,5 °C aufwiesen. Dieser Mindestwert der T_{Th} (34,5 °C) resultiert aus den direkten Beobachtungen von heizenden und ruhenden Bienen im Zellinnern (Abb. 10, Abb. 24, Tab. 3): Bei diesen Beobachtungen waren erhöhte Werte von $T_{Th(Beginn)}$ oder $T_{Th(Ende)}$ (> 34 °C) Indikatoren für nahezu kontinuierliche Wärmeproduktion im Zellinnern (T_{Th} -Werte im Mittel $36,0 \pm 0,7$ bis $40,6 \pm 0,9$ °C), während ruhende Zellbesucher durchgehend niedrigere T_{Th} -Werte (im Mittel $32,7 \pm 0,1$ bis $33,4 \pm 0,3$ °C) sowie $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)} < 34$ °C aufwiesen.

Zellbesuche mit erhöhten $T_{Th(Beginn)}$ - oder $T_{Th(Ende)}$ -Werten und zwischenzeitlicher Ruhephase (mit annähernd konstanter T_{Th} auf niedrigem Niveau) wurden bei den direkten Beobachtungen im Zellinnern nicht gefunden (Abb. 24 und Tab. 3). Ein solches Verhalten kann aber nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden. In diesen Fällen wären die in der Zusammenfassung berücksichtigten Zellbesucher zumindest während eines Teils des Zellbesuchs eine aktive Wärmequelle für die Brut und würden die Brutnesttemperatur im Optimalbereich stabilisieren (z.B. bei niedriger $T_{Th(Beginn)}$ von ca. 34 °C) oder zu einer Erhöhung der Bruttemperatur beitragen (z.B. bei anfänglich hoher $T_{Th(Beginn)}$ bis 40,6 °C). Somit sind alle nach den oben beschriebenen Kriterien zusammengefassten Zellbesuche im Zusammenhang mit der Stabilisierung oder Erhöhung der Bruttemperatur zu verstehen.

2.5 Wärmeübertragung und -ausbreitung in der Brutwabe

2.5.1 Wärmeleitfähigkeit der Brutwabe

Die Wärmeleitfähigkeit von Brutwaben wurde am Bayerischen Zentrum für Angewandte Energieforschung e.V. (ZAE) in Würzburg mit der stationären Einplattenapparatur „LoLa V“ gemessen. Die Gerätebezeichnung steht für „Low Lambda“ und die Versionsnummer 5. Die Apparatur ist für Proben mit niedrigen Wärmeleitfähigkeiten ausgelegt. Das Messprinzip beruht darauf, dass die Temperatur auf beiden Seiten der Probe durch zwei unterschiedlich temperierte Platten konstant gehalten wird. Im Gleichgewichtszustand fließt dann eine zeitlich konstante Wärmemenge durch die Probe (stationäre Wärmeleitung).

Die Wärmeleitfähigkeit wurde in der Querrichtung der Wabe gemessen, was etwa der Länge von zwei Zellen einschließlich der Mittelwand entspricht. Um die zentrale Heizplatte (20 × 20 cm) der Messapparatur und einen Teil des umgebenden temperierten Schutzrings (Außenmaße 36 × 36 cm) abzudecken, waren Wabenproben von ca. 30 × 30 cm Kantenlänge erforder-

derlich. Da die in der Bienenstation verwendeten Wabenmaße (Zandermaß mit Innenmessungen von ca. 40 cm × 20 cm) dafür zu klein sind, mussten die zu messenden Proben anders hergestellt werden.

Es wurde zunächst versucht mit speziellen Wabenrähmchen, die sich über zwei Etagen der übereinander gestapelten Magazinbeuten erstreckten, Brutwaben mit der doppelten Fläche zu erhalten. Bei vielen Waben wurden jedoch die vorgegebenen Mittelwände nicht vollständig oder nur ungleichmäßig zu Waben ausgebaut. Bei den hinsichtlich des Wabenausbaus geeigneten Proben konnte wiederum kein genügend großes Brutnest entnommen werden, entweder weil kein genügend großer Brutbereich angelegt wurde, oder weil die Brut im zentralen Bereich bereits schlüpfte bevor die peripheren Zellen verdeckelt waren.

Deshalb wurden jeweils zwei geeignete Brutwaben (Zandermaß) entnommen, mit einem scharfen Messer aus dem Holzrahmen ausgeschnitten und an der Schnittfläche aneinandergelegt, um den Messbereich der LoLa-Apparatur vollständig zu bedecken. Auf diese Weise wurden 3 Proben hergestellt.

Die zur Stabilisierung in der Mittelwand enthaltenen Metalldrähte wurden kurz elektrisch erhitzt und aus der Wabe herausgezogen. Die Proben wurden mehrere Tage bei -20 °C aufbewahrt um die Waben bis zur Durchführung der Messungen zu konservieren, vor Räubern (z.B. Wespen) und vor Wachsfraß durch Larven von Wachsmotten (*Galleria mellonella*, *Achroia grisella*) zu schützen und um die Brut abzutöten, damit deren Wärmeproduktion den Verlauf der Messungen nicht beeinflussen konnte. Zwei Tage vor Beginn der Messungen wurden die Waben wieder in Raumtemperatur überführt.

Die beiden Wabenstücke wurden wie oben beschrieben aneinandergelegt und in eine Kunststofftasche eingeschweißt, da andernfalls Wachs, Propolis und auslaufende oder herausfallende Zellinhalte die Messapparatur stark verschmutzt hätten. Zwei Schnitte in die Oberseite der Tasche beugten der Entstehung von Luftpolstern vor.

In der Einplattenapparatur wurde die Probe zwischen eine elektrisch beheizte Zentralplatte ($T_1 = 40\text{ °C}$) und eine Kühlplatte ($T_2 = 20\text{ °C}$) eingespannt und von oben mit einem Stein beschwert, um bestmöglichen Kontakt zur Probe herzustellen. Die Probendicke d (Wabendurchmesser in Richtung des Wärmeflusses) wurde durch Bohrungen in der oberen Abdeckplatte gemessen.

Elektrisch beheizte und flüssigkeitstemperierte Schutzringe ($T = T_1 = 40\text{ °C}$) seitlich und unterhalb der zentralen Heizplatte verhinderten Wärmeverluste, so dass der Wärmefluss nur vertikal durch die Brutwabe zur Kühlplatte erfolgte. Im stationären Zustand mit konstanten Temperaturverhältnissen, der mehrere Stunden nach dem Einlegen der Probe in die vortemperierte Messapparatur erreicht wurde, entsprach der Wärmefluss durch die Probe der elektrischen Heizleistung der Zentralplatte.

Für jede Probe wurde die Heizleistung Q [J s^{-1}] über einen Zeitraum von mehreren Stunden gemittelt und daraus der

$$\text{Wärmedurchlasskoeffizient } \lambda = \frac{Q}{A \cdot \Delta T} = \frac{Q}{A \cdot (T_1 - T_2)} \quad [\text{J s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ K}^{-1}]$$

berechnet, mit A = Fläche der Heizplatte und ΔT = Temperaturgradient zwischen beiden Seiten der Probe (HERWIG 2000).

Unter Einbeziehung der Probendicke d (Brutwabendurchmesser in Richtung des Wärmeflusses) erhält man die Wärmeleitfähigkeit L :

$$L = \frac{Q \cdot d}{A \cdot \Delta T} = \lambda \cdot d \quad [\text{J s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ K}^{-1}].$$

2.5.2 Durchlässigkeit der Wabenwände für Wärmestrahlung

Am Bayerischen Zentrum für Angewandte Energieforschung e.V. (ZAE) wurde mittels FTIR-Spektroskopie (Fourier-Transformations-Infrarot-Spektroskopie) die Durchlässigkeit der Zellwände für Wärmestrahlung bestimmt.

Mit dem FTIR-Spektrometer „Vector 22“ (Fa. Bruker, Bremen u. a.) wurden Transmissionsgrad T und Reflexionsgrad R der Proben im Wellenlängenbereich von 1,4 μm bis 40 μm gemessen. Da Wärmequellen mit Temperaturen von 30-45 $^{\circ}\text{C}$ ca. 95 % der Strahlungsenergie in diesem Wellenlängenbereich emittieren (CZERNY & WALTHER 1961) ist der verwendete Messbereich für den biologischen Zusammenhang aussagekräftig. Im Bereich bis 18 μm wurden die genannten Probeneigenschaften zusätzlich mit dem FTIR-Spektrometer „IFs-66v“ (Bruker) in höherer Auflösung gemessen.

Die Messungen erfolgten unter Verwendung einer integrierenden Ulbricht-Kugel mit diffus reflektierender Goldbeschichtung. Je nach Konfiguration wurde entweder die Transmission oder die Reflexion der Probe gemessen (Abb. 11). Um die Blende der Ulbrichtkugel immer vollständig zu bedecken, wurden bei Bedarf zwei Präparate lückenlos nebeneinander gelegt.

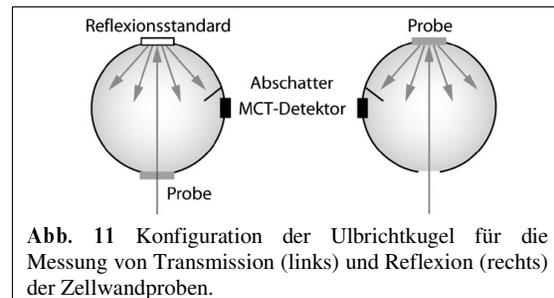


Abb. 11 Konfiguration der Ulbrichtkugel für die Messung von Transmission (links) und Reflexion (rechts) der Zellwandproben.

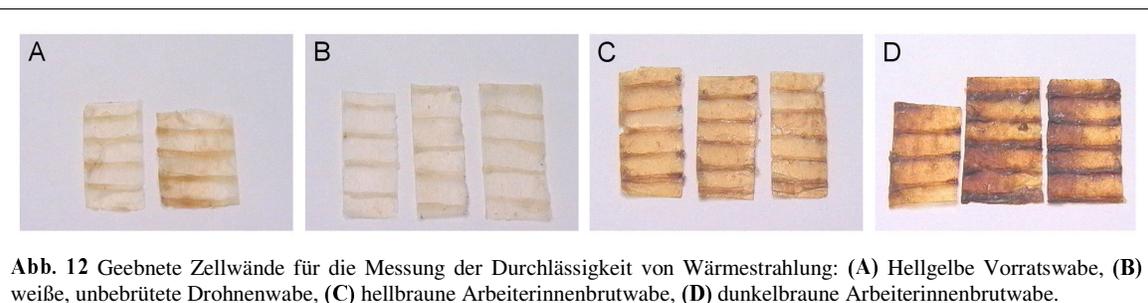


Abb. 12 Geebnete Zellwände für die Messung der Durchlässigkeit von Wärmestrahlung: (A) Hellgelbe Vorratswabe, (B) weiße, unbrütete Drohnenwabe, (C) hellbraune Arbeiterinnenbrutwabe, (D) dunkelbraune Arbeiterinnenbrutwabe.

Zellwände von vier verschiedenen Wabentypen (Abb. 8) wurden untersucht. Zur Gewinnung der Proben wurden die Zellwände mehrerer benachbarter Zellen von der Mittelwand der Wabe mit einem scharfen Messer abgetrennt und von abstehenden Wachsresten und von den Zellwülsten befreit. Der resultierende Streifen zusammenhängender, gemäß dem Schnittverlauf angewinkelt stehender Zellwände wurde zwischen Papier mit dem Finger eben gestrichen (Abb. 12). Abgesehen davon wurden die Wände im natürlichen Zustand belassen. Masse und Fläche der Zellwandproben wurden mit einer Laborwaage und Millimeterpapier bestimmt und daraus deren Massenbelegung [kg m^{-2}] berechnet.

Für die Energiebilanz des Strahlungstransports durch ein Medium gilt:

$$A + R + T = 1 \text{ bzw. } A(\lambda) + R(\lambda) + T(\lambda) = 1 \text{ (SCHUSTER \& KOLOBRODOV 2000),}$$

mit A = Absorptionsgrad, R = Reflexionsgrad und T = Transmissionsgrad. Die zweite Schreibweise bezieht sich auf die Abhängigkeit dieser Größen von der Wellenlänge λ .

Die Abschwächung der Strahlungsintensität durch Streuung und Absorption im durchstrahlten Medium wird durch den effektiven Extinktionskoeffizienten E^* beschrieben (WANG 1999):

$$E^* = S^* + A \quad [\text{m}^{-1}]$$

mit S^* = effektiver Streukoeffizient, A = Absorptionskoeffizient.

Bezieht man E^* z.B. auf die Dichte ρ der Probe, so erhält man den effektiven spezifischen Extinktionskoeffizienten e^* :

$$e^* = \frac{E^*}{\rho} \quad [\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}]$$

Der Extinktionskoeffizient e^* ist in natürlichen Medien, bei denen es sich nicht um einen Schwarzen oder Grauen Körper (WANG 1999; WALLRABE 2001) handelt, abhängig von der Wellenlänge λ , somit $e^*(\lambda)$.

Um die Eigenschaften verschiedener Proben miteinander vergleichen zu können, wurde mit einer am ZAE eingesetzten Software eine Rosseland-Gewichtung der $e^*(\lambda)$ -Spektren für bestimmte Temperaturen (30 – 45 °C) durchgeführt. Abb. 13 zeigt die von der Planck'schen Strahlungsgleichung abgeleitete Rosseland-Gewichtungsfunktion (SIEGEL & HOWELL 1992).

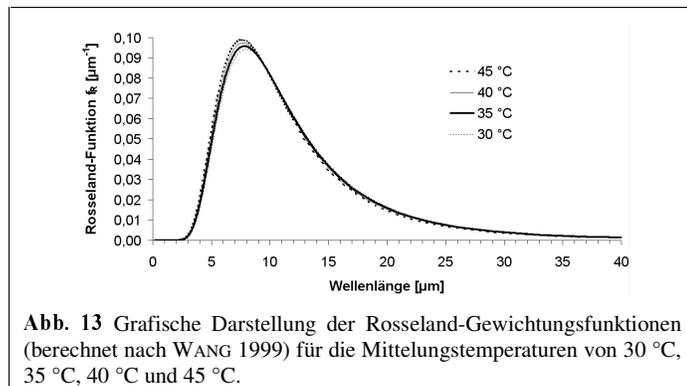


Abb. 13 Grafische Darstellung der Rosseland-Gewichtungsfunktionen (berechnet nach WANG 1999) für die Mittelungstemperaturen von 30 °C, 35 °C, 40 °C und 45 °C.

Als Ergebnis dieser Mittelung über alle Wellenlängen erhält man den Rosseland-gewichteten effektiven spezifischen Extinktionskoeffizienten $e^*_R(T)$, der nicht mehr von der Wellenlänge, sondern nur noch von der Temperatur abhängig ist.

2.5.3 Simulation des Brutwärmeverhaltens mit künstlich erwärmtem Thorax

Der Einfluss einzelner Bienen auf die lokale Bruttemperatur und die Effektivität der Wärmeübertragung bei verschiedenen Verhaltensweisen wurden mit einem künstlich erwärmten Thorax unter kontrollierten Bedingungen simuliert. In den gedeckelten Bereich einer Brutwa-

be wurden Thermistoren zur Messung von T_{Brut} in den Boden⁴ dreier benachbarter Brutzellen implantiert. Die Thermistoren wurden von der Wabenrückseite her eingesetzt um die Deckel der untersuchten Brutzellen nicht zu beschädigen. In einigen Messreihen wurde auch ein Temperaturfühler unterhalb des Brutdeckels zur Messung von T_{Deckel} eingesetzt (Abb. 14). Dieser Fühler wurde durch den Deckel einer nicht zur Messung verwendeten Nachbarzelle eingesetzt und durch die gemeinsame Mittelwand in die zu messende Zelle geführt.

Im Brutschrank („B 5042“; Heraeus, Hanau, Deutschland) wurde je eine auf diese Weise vorbereitete Brutwabe bei 32,8 °C bis 33,9 °C (T_{Brut} im Wabeninnern) aufbewahrt. Der angegebene Temperaturbereich benennt die langfristige Schwankung der Wabentemperatur aller verwendeten Waben an allen Versuchstagen der mehrwöchigen Messreihe. Für die einzelnen Waben und besonders in den kurzen, für die jeweiligen Messdurchgänge relevanten Zeiträumen (s. u.) ergeben sich nur geringe Schwankungen der Temperatur im Innern der Brutzellen: Die kurzfristigen regulatorischen Oszillationen der Lufttemperatur im Brutschrank (bis zu $\pm 0,4$ °C; Periodenlängen 14-24 Min.) wurden von der umgebenden Brut- und Wabenmasse weitestgehend gepuffert, so dass die im Wabeninnern gemessene Temperatur T_{Brut} außerhalb der Simulationsdurchgänge für bis zu 24 h nahezu konstant blieb, mit Schwankungen von $\pm 0,1$ °C auf dem vorgegebenen Niveau.

Die Simulation wurde auf den Thorax beschränkt, da dieser die Hauptwärmequelle am Bienenkörper ist. Bei lebenden Honigbienen wird der Wärmefluss zum Abdomen durch einen Gegenstrom-Wärmeaustauscher in der engen Petiolus-Region zwischen Hinterleib und Thorax stark reduziert. Dadurch wird die Wärme im Thorax gehalten (HEINRICH 1979, 1993, 1996; HEINRICH & ESCH 1994) und die Abdomentemperatur bleibt nahe am Umgebungsniveau (Abb. 10 in dieser Arbeit; STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987; STABENTHEINER & HAGMÜLLER 1991).

Als Wärmequelle diente ein kleiner Kohlefaserwiderstand ($m = 29$ mg). Um die Wärmeübertragungseigenschaften der Thoraxoberfläche nachzuahmen, wurde der Widerstand durch die Ansatzstelle des Petiolus in einen von Kopf und Abdomen befreiten Bienthorax eingeführt. Die innere Thoraxtemperatur T_{Th} wurde von einem implantierten Thermistor zwischen dem Widerstand und der Cuticula gemessen. Während der Heizsimulation wurden T_{Brut} , T_{Deckel} und T_{Th} im Sekundenabstand mit dem Datenlogger Almemo 2290-8 gelesen und gespeichert.

Jeder Heizzyklus dauerte 30 Min., was die Dauer der meisten zuvor beobachteten Langzeit-Zellbesuche (Tab. 3, Abb. 26) einschließt. Durch Anlegen einer konstanten Spannung (Amrel, Linear Power Supply LPS-301) an den Widerstand wurde die Thoraxtemperatur kontrolliert auf Werte von $35,2 \pm 0,4$ °C bis $41,7 \pm 0,9$ °C erhöht (jeweils Mittelwert \pm Standardabweichung während des gesamten Heizzyklus). Diese Werte schließen die in den Verhaltensbeobachtungen gefundenen Langzeittemperaturen Brut wärmender Bienen ein.

In verschiedenen Heizzyklen wurde die Position des Thorax bezüglich der Brutwabe geändert (Variationen A, B, C, D), um drei grundlegende Verhaltensweisen mit ihren unterschiedlichen Wärmeübertragungswegen (Wärmestrahlung und -leitung) zu simulieren (Abb. 14):

⁴ Als „Zellboden“ wird in dieser Arbeit der rückwärtige, durch die Mittelwand begrenzte Bereich der Wabenzelle bezeichnet, nicht der durch die unten liegenden Seitenwände begrenzte Zellbereich (vgl. Abb. 10).

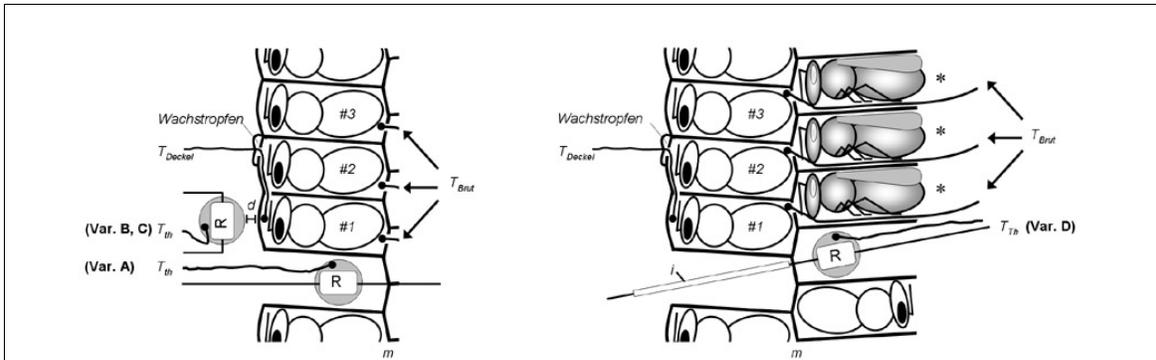


Abb. 14 Simulation des Wärmeverhaltens von Arbeiterinnen mit einem künstlich erwärmten Thorax. Die Wabenquerschnitte zeigen die Anordnung der Messfühler (T_{Brut} , T_{Deckel}) und die Variationen der Thoraxposition: Brutwärmeverhalten in Zellinnern (Var. A), Andrücken auf den Brutdeckel (Var. B; $d = 0$ mm), kein Kontakt zum Brutdeckel (Var. C; $d \approx 1,5$ mm), Zellbesuch auf der anderen Wabenseite (Var. D). Bei der Abbildung links ist nur eine Seite der Wabe dargestellt.

Die zum Einsetzen der Messfühler für T_{Brut} ausgeräumten Puppenzellen wurden anschließend mit je einer toten Biene (*) wieder gefüllt um den Masseverlust und die Wärmeabgabe an die Luft zu kompensieren. Anders als dargestellt wurde der Fühler für T_{Deckel} nicht durch die zur Messung verwendete Zelle #2, sondern durch eine benachbarte, im Hintergrund liegende und nicht für Messungen verwendete Zelle eingeführt. Die Darstellung der Puppen, Bienen und Zellwandschnittmuster ist stark vereinfacht. Abkürzungen: d = Abstand des Thorax zum Brutdeckel, i = Kunststoffisolierung, m = Mittelwand.

Variation A, „Zellbesuch“: Der Thorax befand sich in einer leeren Wabenzelle direkt neben einer gedeckelten Brutzelle mit implantiertem Thermistor. Da Zellbesucher mit dem Kopf und Thorax zuerst in eine Zelle gehen, wurde der Thorax im hinteren Zellbereich (in der Nähe des Zellbodens, siehe Abb. 14) platziert.

Variation B, „Andrücken“: Der Thorax befand sich an der Wabenoberfläche im Zentrum eines Brutdeckels und berührte den Deckel mit der Thoraxunterseite. Dies entspricht der Thoraxposition von Arbeiterinnen mit einem speziellen Brutwärmeverhalten (BUJOK *et al.* 2002). Solche äußerlich bewegungslosen Bienen üben in dieser Zeit keine andere erkennbare Tätigkeit aus (ESCH 1960; SCHMARANZER *et al.* 1988; BUJOK *et al.* 2002). Sie erscheinen zunächst wie ruhende Bienen (KAISER 1988), von denen sie sich jedoch durch ihre hohe T_{Th} und subtile Verhaltensmerkmale unterscheiden. Nach BUJOK *et al.* (2002) drücken diese Bienen minutenlang ihren erwärmten Thorax gegen den Zelldeckel und nehmen dabei eine charakteristische, gekauerte Körperhaltung ein.

Variation C, „Stehen“: Wie bei Variation B, aber der Thorax hatte keinen Kontakt zum Brutdeckel. Aus endoskopischen Aufnahmen von arbeitenden und laufenden Bienen (BUJOK *et al.* 2002) und schräg-seitlicher Beobachtung von herumlaufenden Bienen in Beobachtungsstöcken wurde ein Abstand von 1,0 bis 1,5 mm zwischen Thorax und Brutdeckel geschätzt. Größere Abstände wurden nicht simuliert; man findet sie z.B. bei ruhenden Bienen im Randbereich der Wabe (KAISER 1988; KAISER *et al.* 1996; eigene Beobachtungen).

Variation D, „Zellbesuch auf der anderen Wabenseite“: Bei Brutwaben findet sich Brut (und die dazwischenliegenden Lücken) in der Regel auf beiden Seiten der Wabe, so dass Zellbesuche auf beiden Seiten erfolgen können. Da sich der Thorax von Zellbesuchern tief im Innern der Wabe nahe der Mittelwand bzw. der Böden der gegenüberliegenden Zellen befindet, wurde eine nachweisbare Erwärmung auch auf der anderen als der besuchten Wabenseite vermutet und mit dieser Anordnung überprüft.

2.5.4 Brutzelltemperaturen und Zellbesuche in einem Beobachtungsstock

Mit diesem Versuch wurde die Wärmeübertragung von Zellenbesuchern unter natürlichen Bedingungen in einem Beobachtungsstock untersucht. Im Gegensatz zu den direkten Beobachtungen im Zellinnern, bei denen die Beobachtungszellen auf einer Seite an die Kunststoffolie angrenzten (Abb. 10), waren bei dem im Folgenden beschriebenen Aufbau alle beobachteten Zellen im Zentrum der Wabe und nach allen Seiten von weiteren intakten Zellen umgeben.

Die Beobachtung des Heizverhaltens im Zellinnern ist in gewöhnlichen Beobachtungsstöcken (KLEINHENZ 2000) aus folgenden Gründen nur sehr eingeschränkt möglich:

- die T_{Th} der Zellbesucher können nur unmittelbar vor bzw. nach ($T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$), aber nicht während des Zellbesuchs gemessen werden (Abb. 5),
- T_{Th} ist während eines Zellbesuchs nicht konstant und die Änderung der T_{Th} ist nicht linear (Abb. 22), so dass der Temperaturverlauf bei längerer Aufenthaltsdauer nicht aus $\Delta T_{Th(netto)}$ geschätzt werden kann,
- Zellbesucher mit nur leicht erwärmtem Thorax verursachen eine geringe und langsame Erwärmung der benachbarten Brutzelle (z.B. erwärmt sich die direkt benachbarte Zelle bei $T_{Th} = 36,3 \text{ °C}$ in 2 Min. nur um ca. $0,27 \text{ °C}$; s. Tab. 7, Var. A),
- Temperaturänderungen in der benachbarten gedeckelten Brutzelle können unter Umständen auch von Bienen auf der Wabenoberfläche verursacht werden, besonders wenn deren Thorax längere Zeit an den Brutdeckel angedrückt und die T_{Th} hoch ist (Tab. 7, Variation B),
- Anstiege der Brutzelltemperatur können auch von Zellbesuchern auf der anderen Wabenseite verursacht werden (Tab. 9, Variation D).

Aus den genannten Gründen ist in solchen Beobachtungsstöcken der Nachweis der Wärmeübertragung durch einen bestimmten Zellbesucher außerordentlich schwierig. Da der weitere Verlauf der T_{Th} nach dem Verschwinden der Arbeiterinnen in einer Zelle unbekannt ist, wurde die Untersuchung auf die Zellbesuche solcher Bienen beschränkt, die bereits mit einer hohen Thoraxtemperatur in einer offenen Zelle verschwanden ($T_{Th(Beginn)} > 36 \text{ °C}$, Details s. u.) und deshalb unmittelbar nach dem Beginn des Zellbesuchs relativ starke Temperaturänderungen in der Nachbarzelle erwarten ließen.

Wie in Tab. 7 gezeigt, ist die Implantation von Messfühlern am Zellboden für diesen Versuch sehr gut geeignet, da es bei dieser Anordnung nur wenig „Störungen“ durch heizende Bienen auf der Wabenoberfläche gibt. Bienen auf der Wabenoberfläche sind ca. 11-14 mm vom Temperaturfühler am Zellboden entfernt. Sie bewirken deshalb nur kleine und langsame Änderungen von T_{Brot} im Vergleich zu Zellbesuchern mit gleicher T_{Th} , da deren Thorax nur ca. 4-5 mm von dem Temperaturfühler entfernt ist. Bei gleicher T_{Th} erzeugen Zellbesucher höhere Erwärmungen in der benachbarten Brutzelle als Bienen auf der Wabenoberfläche (Tab. 7). Außerdem ist der Temperaturfühler im Wabeninnern vor lokalen Schwankungen der Stocklufttemperatur abgepuffert, wie die Langzeitmessungen der im Temperaturschrank aufbewahrten Waben im Rahmen des Simulationsaufbaus zeigen (Kap. 2.5.3).

Um zu gewährleisten, dass die An- oder Abwesenheit von Bienen mit hoher Thoraxtemperatur einen möglichst deutlichen Effekt auf die Bruttemperatur zeigt, wurden gedeckelte Brutzellen am Rand des Brutbereichs untersucht, die von jeweils 4-6 ungedeckelten Zellen umgeben waren.

Aus Tab. 7 ist ersichtlich, dass Temperaturänderungen der Brutzellen mit Aufwärmraten bis zu ca. $0,2 \text{ }^\circ\text{C Min.}^{-1}$ sowohl von Bienen innerhalb leerer Zellen als auch von Bienen an der Wabenoberfläche verursacht werden können, besonders wenn deren Thorax an die Brutdeckel angeedrückt ist und die T_{Th} hoch ist. Nur die höchsten Aufwärmraten ($> 0,2 \text{ }^\circ\text{C Min.}^{-1}$) sind eindeutig auf Zellbesucher zurückzuführen.

2.5.4.1 Aufbau

Ein Beobachtungsstock mit 2 übereinander stehenden Waben wurde 8 Tage vor Beobachtungsbeginn aufgestellt. Um die Größe und Lage des Brutbereichs zu kontrollieren, wurde ein rechteckiges Stück Brutwabe (11 cm \times 11 cm, alle Brut enthaltenden Zellen befanden sich im ungedeckelten Entwicklungsstadium) in die Mitte der oberen Wabe eingesetzt. Beide Seiten des Beobachtungsstocks waren mit Plexiglasscheiben bedeckt, die in der Mitte der oberen Wabe ein 20 cm \times 10 cm großes „Fenster“ aus infrarotdurchlässiger Kunststoffolie besaßen. Die Scheiben waren mit ca. 5 cm starkem Isoliermaterial (Weichfaserplatten bzw. Polyurethanschäum) abgedeckt. Um die Bienen sehen zu können, wurde während der Beobachtungsphase ein Teil der Isolierung auf der Vorderseite abgenommen.

Die Bruttemperaturen und Zellbesuche wurden in einem 6 \times 8 Zellen umfassenden Bereich der Brutwabe untersucht.

Von der abgewandten Seite des Beobachtungsstocks wurden Temperaturfühler (2 NTC-Thermistoren und 3 NiCr-Ni Thermoelemente) in den Boden von 5 gedeckelten Brutzellen implantiert. Dadurch blieben die Brutzellendeckel auf der Beobachtungsseite unbeschädigt, und die Bewegung der Bienen wurde nicht durch die wegführenden Drähte behindert (Abb. 15).

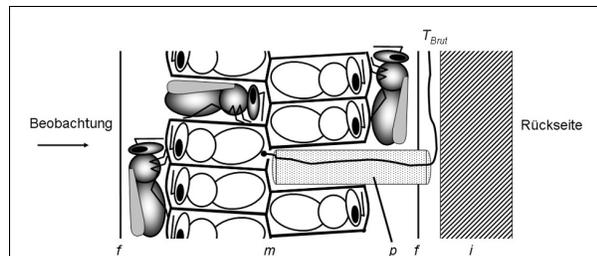


Abb. 15 Temperaturmessung im Innern von Brutzellen und gleichzeitige Verhaltensbeobachtung und Thermografie in einem gewöhnlichen Beobachtungsstock. Abkürzungen: *f*: Plastikfilm über dem Beobachtungsbereich und auf der Rückseite, *i* = Isoliermaterial, *m* = Mittelwand, *p* = Plastikröhrchen zur Stabilisierung.

Bei beidseitiger Betrachtung einer Wabenzelle und der zugehörigen Position auf der anderen Wabenseite ergeben sich komplizierte geometrische Verhältnisse: Die Zellen von aufeinander folgenden Zellreihen einer Wabenseite sind abwechselnd versetzt, und die Zellpositionen auf beiden Wabenseiten sind nochmals gegeneinander verschoben. Der Boden einer Zelle wird somit von Teilen dreier Zellen auf der gegenüberliegenden Seite gebildet (siehe Abb. 1 A, Abb. 18 B-C sowie HEPBURN 1986, dort Abb. 9.4).

Um für eine bestimmte Brutzelle auf der Beobachtungsseite die Position der Einsteckstelle des Temperaturfühlers auf der abgewandten Seite der Wabe zu finden, habe ich ein Hilfsgerät („Zellenfinder“, Abb. 16) konstruiert und oben auf dem Beobachtungsstock platziert.

Nach der Positionierung des Zellenfinders über einer auf der Beobachtungsseite des Stocks liegenden geeigneten Brutzelle wurde auf der Rückseite mit der Stahlnadel (Durchmesser 1 mm) ein kleines Loch in den Zellboden gebohrt. Der Temperaturfühler wurde implantiert (Abb. 15) und die wegführenden Drähte mit Klebeband am Gehäuse befestigt. Am Ende des Versuchs wurden die Temperaturfühler nach vorne durch die Zelldeckel gedrückt, um ihre Position in der angewählten Zelle zu bestätigen.

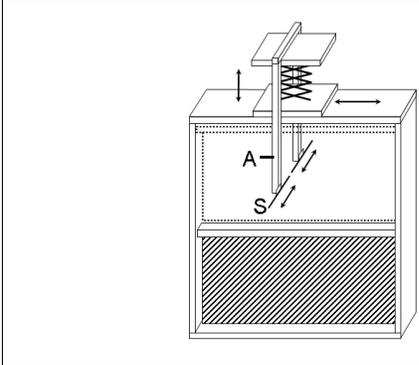


Abb. 16 Der „Zellenfinder“ auf einem Beobachtungsstock mit zwei Waben (die obere Wabe ist transparent gezeichnet).

Die höhenverstellbare und seitlich verschiebbare Vorrichtung erlaubt die Auswahl einer gedeckelten Brutzelle auf einer Seite des Beobachtungsstocks und ermöglicht das Auffinden der korrespondierenden Position auf der gegenüberliegenden Seite. Die Stahlspitzen *S* am Ende der herunterhängenden Arme *A* (Länge: ca. 45 cm) zeigen von beiden Wabenseiten auf dieselbe Position der Wabe. Neben der Auswahl einer Brutzelle auf einer Seite ermöglichen sie die Perforation der Abdeckung und des Zellbodens auf der anderen Seite.

Durch die Verhinderung der unkontrollierten Eiablage durch die Königin konnte ausgeschlossen werden, dass das Heizverhalten im Zellinnern im Zusammenhang mit einer eventuell vorhandenen ungedeckelten Larve oder einem Ei in der besuchten Zelle selbst steht.

Das Vorhandensein der Lücken in diesem Brutbereich ist natürlich und nicht auf das Einsperren der Königin zurückzuführen, da zwischen der Entnahme des Brutstücks und den Aufzeichnungen nur 8 Tage lagen. Selbst bei frei laufender Königin und bei sofortiger Eiablage in diese Zellen wären sie zum Untersuchungszeitpunkt noch als offene Brutzellen anzutreffen gewesen, die von Arbeiterinnen besucht werden können. Es handelt sich auch nicht um die zunächst leer zurückbleibenden Zellen nach dem Schlüpfen der Imagines: zum Zeitpunkt der Entnahme der Brut enthielt das Wabenstück keine gedeckelte Brut, die bis zum Beginn der Untersuchungen hätte schlüpfen und eine Lücke hinterlassen können. Die betroffenen Zellen waren entweder bereits zum Zeitpunkt der Entnahme aus der ursprünglichen Kolonie als Lücken anzusprechen oder sie entstanden durch nachträgliches Ausräumen der Brut.

2.5.4.2 Datenerfassung und Auswertung

Während einer dreistündigen Beobachtung (7:20 h bis 10:20 h MESZ) wurden die Temperaturen von 5 gedeckelten Zellen und die Zellbesuche in den direkt benachbarten leeren Zellen erfasst. Für jeden Zellbesuch wurde die Dauer, $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ von den Video- und Wärmebildaufnahmen gemessen. Kurze Zellbesuche (< 2 Min.) wurden nicht berücksichtigt.

Nach Tab. 7 können sehr warme Bienen auf der Wabenoberfläche ebenfalls deutliche Erwärmungen am Zellboden bewirken. Zur Kontrolle auf solche „Störungen“ wurden auch die Thoraxtemperaturen von Bienen auf der Wabenoberfläche in dem untersuchten Gebiet alle 2,5 Min. gemessen. Das Verhalten der wärmsten Bienen ($T_{Th} \geq 36 \text{ °C}$) wurde im Zeitraum 2 Min. vor bis 2 Min. nach dem jeweiligen Messpunkt verfolgt. Dabei war nur von Interesse ob die Bienen im Brutbereich herumliefen oder längere Zeit bewegungslos standen (BUJOK *et al.* 2002) und möglicherweise aktiv Brut wärmten.

Die Thermistorwerte wurden automatisch im Sekundentakt gespeichert (Datenlogger Almemo 2290-8). Da die zu den Thermoelementen gehörenden Digitalthermometer keine Speicherfunktion besaßen, wurde ihre Anzeige auf Video aufgenommen und später in Abständen von 15 s abgelesen.

Die Brutzelltemperaturen wurden auf drei unterschiedliche Weisen ausgewertet:

- 1. Ansatz: Einfluss der Anzahl der Bienen auf die Brutzelltemperatur,
- 2. Ansatz: Änderung von T_{Brut} kurz nach Beginn eines Zellbesuchs,
- 3. Ansatz: Änderungsgeschwindigkeit (Aufwärm- bzw. Abkühlrate) von T_{Brut} .

Im 1. Ansatz wurde untersucht, ob die An- und Abwesenheit von Zellbesuchern überhaupt einen Einfluss auf die Temperatur der benachbarten Brutzelle hat. Dazu wurde für jeden Zeitpunkt der Beobachtungsdauer und für jede gedeckelte Brutzelle die momentane Anzahl der Zellbesucher ($N_{Besucher}$) in den an diese Brutzelle angrenzenden offenen Zellen notiert und die Temperaturen (T_{Brut}) für die entsprechenden Zeiträume zusammengefasst. Die ersten 1,5 Minuten nach jeder Änderung von $N_{Besucher}$ um eine bestimmte Brutzelle herum wurden nicht berücksichtigt, um eine Erhöhung der Bruttemperatur in einem nachweisbaren Ausmaß zu ermöglichen (Latenzzeit, Tab. 7).

Weiterhin wurde untersucht, ob auch in einem dicht besetzten Stock die Wärmeübertragung von einzelnen Zellbesuchern auf die benachbarte Brut nachweisbar ist. Dafür wurde im 2. Auswertungsansatz bei Zellbesuchen von Arbeiterinnen mit $T_{Th(Beginn)} \geq 36$ °C die jeweilige Brutzelltemperatur bei Beginn des Zellbesuchs und 2 Min. später gemessen. Es wurde erwartet, dass in diesen Fällen eine Erwärmung gegenüber der T_{Brut} unmittelbar vor Beginn des Zellbesuchs feststellbar ist.

Unter den Versuchsbedingungen (Abnahme eines Teils der Stockisolierung, Lage der Brutzellen am Rand des Brutbereichs, geringe Abpufferung, da jeweils von 4-6 leeren Zellen umgeben, möglicherweise Heizaktivitäten von Zellbesuchern in mehreren offenen Zellen gleichzeitig) war anstelle einer konstanten Temperatur-Basislinie als Bezugswert eher ein oszillierender Kurvenverlauf zu erwarten. Deshalb wurde zusätzlich (3. Ansatz) die Änderung der Aufwärmrate der Brutzelltemperatur genau untersucht.

Dazu wurde unmittelbar vor Beginn eines Zellbesuchs nicht die absolute Bruttemperatur T_{Brut} , sondern die aktuelle Richtung und Geschwindigkeit der Temperaturänderung (d. h. die Aufwärm- bzw. Abkühlrate $r = \Delta T_{Brut} \cdot \Delta t^{-1}$ [°C Min.⁻¹]) festgestellt. Der Beginn eines Zellbesuchs kann demnach entweder mit einer bereits vorhandenen, z.B. von anderen Arbeiterinnen verursachten Aufwärmphase ($r > 0$), einer Phase konstanter Temperatur ($r = 0$) oder einer Abkühlphase ($r < 0$) in der benachbarten Brutzelle zusammenfallen. Bei Zellbesuchen mit $T_{Th(Beginn)} \geq 36$ °C wurde erwartet, dass innerhalb der ersten 2 Minuten nach Beginn des Zellbesuchs ein Anstieg von r um mindestens 0,2 °C Min.⁻¹ erfolgt. Am Zellboden (T_{Brut}) können solche Aufwärmraten nur von Zellbesuchern, nicht von Bienen auf der Wabenoberfläche verursacht werden (Tab. 7).

Die Analyse der Aufwärmraten (3. Ansatz) ist insgesamt genauer als die im 2. Ansatz ausgewerteten absoluten Temperaturen, insbesondere wenn der Beginn des Zellbesuchs mit einer vorhergehenden Abkühlphase ($r < 0$) zusammenfällt: In diesem Fall ist auch dann ein Nachweis der Heizaktivität im Zellinnern möglich, wenn nach einer gewissen Latenzzeit (aufgrund der insgesamt niedrigen Geschwindigkeit der Wärmeausbreitung) mit zunächst fortschreitender Abkühlung und anschließendem Temperaturanstieg nach 2 Minuten unter Umständen ein ähnlicher Absolutwert von T_{Brut} wie zu Beginn des Zellbesuchs vorliegt. Ebenso ist es möglich, dass durch einen Zellbesucher mit hoher T_{Th} lediglich ein weiteres Abkühlen von T_{Brut} verhindert und die Temperatur auf konstantem Niveau gehalten wird, ohne dass eine Temperaturerhöhung gegenüber dem Ausgangswert feststellbar ist.

Auch beim Zusammenfallen des Zellbesuchbeginns mit einer schon vorliegenden Aufwärmphase ($r > 0$) ist der 3. Ansatz genauer: der Besuch wird nur dann als positiver Nachweis gewertet, wenn eine *zusätzliche* Erhöhung der Aufwärmrate feststellbar ist.

2.6 Verteilung von Lücken im Brutbereich

Kleinräumig betrachtet ist die Position des Thorax von Zellbesuchern tief im Innern der Wabe, umgeben von bis zu 6, eigentlich sogar 9 Brutzellen (bei Berücksichtigung der flächig angrenzenden Brutzellen auf der anderen Wabenseite), ideal für die Wärmeabgabe an die Brut (Tab. 7). Arbeiterbienen mit hoher T_{Th} besuchen besonders häufig solche offenen Zellen im Brutbereich, die von möglichst vielen gedeckelten Brutzellen umgeben sind (BUJOK 2005). Auf der Ebene des Bienenverhaltens werden die Lücken also optimal zum Brutwärmen genutzt. Doch während das Brutwärmen über die Zelldeckel an vielen Stellen im gedeckelten Brutbereich möglich ist, können Zellbesuche und die Wärmeproduktion im Zellinnern nur dort erfolgen, wo sich offene Zellen in der gedeckelten Fläche befinden. Darüber hinaus erfolgt die Wärmeausbreitung in der Brutwabe langsam und ist, auch wenn man die höchsten Thoraxtemperaturen und die längsten kontinuierlichen Zellbesuchsdauern aus den Verhaltensbeobachtungen zugrunde legt (Tab. 3), nur über kurze Entfernungen von wenigen Zellen nachweisbar (Tab. 7, Tab. 8). Es besteht somit die Möglichkeit, dass dieses für die Ethologie der Honigbiene und für das Verständnis der Arbeitsaufteilung im Bienenvolk bedeutende (s. Diskussion) und energetisch vorteilhafte Verhalten (Tab. 7 sowie FEHLER *et al.* 2007) aufgrund einer ungünstigen Zahl oder Verteilung der Lücken im Brutbereich dennoch nur eine Randerscheinung darstellt.

Um die Bedeutung des Verhaltens in einem größeren Maßstab hinsichtlich der Brutnesttemperaturregelung einschätzen zu können, wurden die für das Brutwärmen im Zellinnern relevanten Eigenschaften des Brutnestes selbst (Anzahl und räumliche Verteilung offener Zellen im gedeckelten Brutbereich) untersucht.

2.6.1 Wabenmaterial

Insgesamt wurden 116 eigens angefertigte ($N = 86$) und in der Bienenliteratur abgebildete Brutwaben ($N = 30$) ausgewertet. Die eigens für diese Untersuchung erstellten Brutwabenfotos entstanden an der Bienenstation der Universität Würzburg (Zeitraum 2000-2002, Fotos des Autors) sowie an der Landesanstalt für Bienenkunde in Stuttgart-Hohenheim, wo Herr Dr. G. LIEBIG sie anlässlich von Populationsschätzungen am 18.4.2002 und 26.6.2002 angefertigt und freundlicherweise zur Auswertung überlassen hat.

Um die Qualität dieser Brutwaben - ausgedrückt durch die Anzahl der Brutlücken - einschätzen zu können und um den Datenbereich zu erweitern wurden zusätzlich Referenzfotos von „guten“ und „schlechten“ Brutwaben anderer Autoren ausgewertet. „Gute“ Brutwaben wurden von den jeweiligen Autoren im Text oder in der Bildunterschrift explizit als „beispielhaft“, „gut“ etc. eingestuft (Tab. 1). Beim Fehlen eines solchen Kommentars (z.B. NOLAN 1925) wurde durch Auszählen der Lückenanzahl sichergestellt, dass die Qualität im Vergleich mit den erstgenannten Waben als gleichwertig anzusehen war.

Tab. 1 Brutwaben von anderen Autoren, die als Beispiele für das Erscheinungsbild von - explizit so genannten oder als gleichwertig anzusehenden - „guten“ oder „schlechten“ Brutnestern angegeben wurden. Die Anmerkungen stammen von den jeweiligen Autoren und beziehen sich unmittelbar auf die dort abgebildete und hier ausgewertete Wabe. Wörtliche Zitate sind in Anführungszeichen wiedergegeben. Auslassungen sind als „(...)“ gekennzeichnet.

*) Die %-Werte des Anteils der Brutlücken geben den exakten Wert im vermessenen Bereich wieder (s. Text); die Wahl einer anderen Zählmethode (z.B. mit Parallelogramm-Schablone nach RUTTNER 1996) oder eines anderen Bildausschnitts kann zu geringen Abweichungen führen.

Quelle	Lücken*	Anmerkung / Bildunterschrift (falls Bezug zur Wabenqualität)
„Gute“ Brutnester		
TIESLER (O. J.), S. 12	5,3 %	„Abb. 26: Geschlossenes, fast lückenloses Brutnest“
FARRAR (1968), S. 5	7,4 %	„Figure 4 (...) A, brood of good quality (...)“
FREYER (2001b), S. 4	4,5 %	„Brutfläche und Futterkranz, wie sie sein sollen bei einem Jungvolk im August“
GOETZE (1949), S. 86	5,9 %	„Abb. 34 b. Geschlossene Brutanlage.“
JOHANNMEIER (2001), S. 266	2,9 %	„An almost perfect brood comb with a distinct honey crown.“
KRAMER & HUNKELER (1950), S. 73	1,8 %	„Abb. 21. Gedeckelte, geschlossene Brut (...)“
LAIDLAW & PAGE (1997), S. 23	2,8 %	(Figure 5)
LAIDLAW & PAGE (1997), S. 165	3,2 %	„Figure 97. A good comb of brood.“
LE CLAIRE (2004), S. 10	1,3 %	„Brutnest einer ausreichend besamten Königin ohne Inzuchtausfälle.“
NOLAN (1925), S. 4/5	4,7 %	(plate 1)
PARK (1946a), S. 71	11,2 %	„29. Comb of brood showing typical arrangement of brood, pollen, and honey areas.“
PARK (1975), S. 46	2,4 %	„Figure 2. A comb containing sealed worker brood – often found in the center of the brood nest.“
RUTTNER (1977), S. 26 oben (nur mittlerer und rechter Wabenbereich)	7,3 %	„Die Merkmale einer guten Königin sind kompakte Brutwaben mit nur wenigen leeren Zellen (...). Neben anderen Merkmalen (...) wird dies bei der Zuchtauslese besonders berücksichtigt.“
RUTTNER (1996), S. 73	2,3 %	„Abb. 25 Gut geschlossene Brut eines Carnica-Zuchtvolkes“
SANTOMAURO <i>et al.</i> (2005)	3,7 %	„Abb. 2: Verdeckelte Brutwaben (...) aus einem normalen Bienenvolk“
STIGEN (2000), S. 38	3,0 %	„Fig. 19. Et kompakt yngelleie forteller mer enn at dronningen er vital og produktiv.“
WOYKE (1984), S. 126 (obere Abb.)	7,8 %	(Brut mit 100% Überlebensrate)
ZANDER & BÖTTCHER (1971), S. 346	3,8 %	„Abb. 178. Gelege einer guten Königin.“
„Schlechte“ Brutnester		
TIESLER (O. J.), S. 12	20,3 %	„Abb. 28: Brutnest mit ca. 25% Brutlücken“
TIESLER (O. J.), S. 12	44,7 %	„Abb. 30: Brutnest mit ca. 50% Brutlücken“
FARRAR (1968), S. 5	45,6 %	„Figure 4 (...) B, brood of poor quality.“
GOETZE (1949), S. 87	39,2 %	„Abb. 35 b. Große Brutfläche – schlechte Brutanlage.“
RUTTNER (1977), S. 26 unten	43,6 %	„Ingezüchtete Königinnen (...) erzeugen ein lückiges Brutnest (...)“
RUTTNER (1996), S. 72	48,2 %	„Abb. 24 Brutwabe eines Inzuchtvolkes mit lückigem Brutnest“
SANTOMAURO <i>et al.</i> (2005)	22,4 %	„Lückenbrut, Wabe einer Inzuchtkönigin“
STIGEN (2000), S. 38	57,7 %	„Fig. 18. Et spredt yngelleie forteller at dronningen er dårlig og bør skiftes. (...) Et slikt spredt yngelleie kann ha sin årsak i innavl, sammenfall av homozygote kjønnsalleler eller sykdom, men som regel skyldes det en gammel dronning.“
STIGEN (2000), S. 136	40,2 %	„Fig. 86. Yngeltavle fra et bifolk med to homozygote kjønnsalleler. Yngelbortfallet er 50%.“
WOYKE (1984), S. 126 (mittlere Abb.)	26,8 %	(Brut mit 75% Überlebensrate)
WOYKE (1984), S. 126 (untere Abb.)	34,8 %	(Brut mit 50% Überlebensrate)
ZANDER & BÖTTCHER (1971), S. 346	24,3 %	„Abb. 179. Lückenhafter Brutbestand.“

Die Referenzfotos von „schlechten“ Brutwaben anderer Autoren stammten aus Bienenvölkern mit hohem Inzuchtgrad und vielen Lücken im Brutnest infolge von Brutverlust (Details hierzu in WOYKE, 1963a-c und 1984 sowie Kap. 1.3.3.2 in dieser Arbeit).

Die auszuwertenden Wabenfotos mussten folgende Kriterien erfüllen, um den technischen Anforderungen der Auswertungssoftware zu genügen und um Artefakte (s. u.) bei der Berechnung auszuschließen:

- Mindestgröße des gedeckelten Bereichs ca. $\frac{1}{4}$ der Wabenfläche (nicht wie Abb. 17 D).
- Keine größeren zusammenhängenden Bereiche von ungedeckelten Zellen oder ringförmige Anordnung der gedeckelten Zellen mit zentralem, ungedeckeltem Bereich (Abb. 17 A-C). Solche Anordnungen deuten beginnendes Schlüpfen oder eine zwischenzeitliche Unterbrechung des Bestiftens an (z.B. GOETZE 1949 Abb. 34a; LAIDLAW & PAGE 1997 Abb. 98).
- Drohnenzellen höchstens vereinzelt oder am Rand vorkommend (außerhalb des Messbereichs).
- Regelmäßige und gleichmäßige Anordnung der hexagonalen Wabenzellen. Abweichungen von der regelmäßigen Zellanordnung sind z.B. das Auftreten zahlreicher Drohnenzellen (diese Zellen haben einen größeren Zelldurchmesser als Arbeiterinnenzellen), das Auftreten von Zellreihen die sich nicht über die ganze Breite des gedeckelten Bereichs ausdehnen (Abb. 17 E) sowie großflächige Änderungen der grundsätzlichen Zellorientierung innerhalb derselben Wabe (einheitlicher Typ 'vertical' nach HEPBURN 1986, dort Abb. 9.4, wurde vorausgesetzt). Vereinzelt und geringfügige Abweichungen konnten mit der Auswertungssoftware kompensiert werden. Bei stärkeren Störungen konnte die betroffene Wabe entweder nicht oder nur im ungestörten Bereich ausgewertet werden.
- Freie Sicht auf die Waben, d. h. höchstens vereinzelt Zellverdeckungen durch Bienen. Bei selbst angefertigten Fotos wurde dies durch Abfegen der Bienen erreicht. Bei Fremdvorlagen wurden einzeln sitzende Bienen in geringer Zahl toleriert. Die verdeckten Zellen wurden neutral bezüglich der Entfernungsberechnung behandelt.
- Bei Waben aus der Literatur: Ausreichende Druckqualität und Größe der Vorlage, um einzelne Zellen sicher zu unterscheiden.

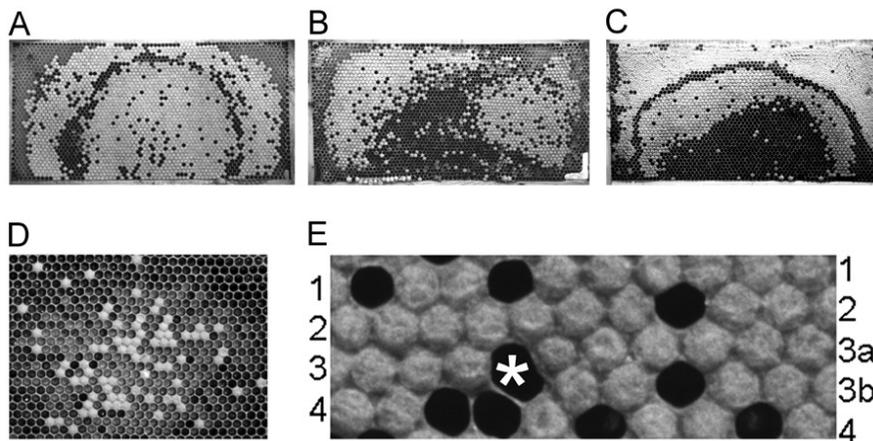


Abb. 17 Beispiele für nicht ausgewertete Waben. **A, B, C:** Nicht zusammenhängende Brutfläche durch zwischenzeitliche Unterbrechung der Eiablage oder sonstige Störung sowie Auflösungserscheinungen des Brutbereichs durch flächiges Schlüpfen der Brut. **D:** Junger Brutbereich im Übergang von der offenen zur gedeckelten Entwicklungsphase mit noch wenigen gedeckelten Zellen. **E:** Störung der regelmäßigen Zellanordnung (Detailaufnahme). Links sind 4 Zellreihen, rechts dagegen 5 Reihen zu sehen. Die Störung tritt etwa in der Bildmitte auf, rechts von der unförmigen Lücke (*). Solche Störungen wurden von der Software entweder auswertungsneutral kompensiert oder sie erforderten, bei ungünstiger Lage oder Häufung solcher Erscheinungen, die Verkleinerung des Auswertungsbereichs oder den Ausschluss der Wabe.

2.6.2 Datenerfassung

Die Erfassung der im Bienenstock vorhandenen Brutflächen und der darin vorkommenden Lücken ist von zentraler Bedeutung für die züchterische Praxis und für Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Bienenvölkern. Die Zahl der Brutlücken ist z.B. ein Qualitätsmerkmal von Königinnen und eines der Auslese Kriterien für die Weiterzucht (GOETZE 1949; RUTTNER 1977, 1996).

Für die praxisgerechte Vermessung oder Abschätzung dieser Flächen und der Lückenzahlen wurden deshalb bereits zahlreiche Verfahren entwickelt (z.B. BRÜNNICH 1922; NOLAN 1925; JEFFREE 1958; FRESNAYE 1962; GERIG & WILLE 1975; PAGE 1980; GERIG 1983; IMDORF *et al.* 1987). In der Regel handelt es sich dabei um Schätzverfahren, bei denen die Größe bestimmter Wabenflächen mit einem überwiegenden Zelltyp (z.B. Zellen mit Eiern) großflächig erfasst wird. Einzelne Zellen, deren Inhalt sich von dem des überwiegenden Zelltyps innerhalb dieser Flächen unterscheidet, werden meist nicht berücksichtigt. Der hohe Aufwand zur exakten Erfassung der Zellinhalte stünde hierbei in keinem angemessenen Verhältnis zu den mit der Brutschätzung verbundenen praxisorientierten Zielen. Mit „schnell und ausreichend genau“ charakterisieren ZANDER & BÖTTCHER (1971) die Anforderungen an die herkömmliche Methodik der Bruterfassung treffend. Sofern Brutlücken erfasst werden, geschieht dies durch Auszählen mit der einleitend beschriebenen Rhombus-Methode.

Für die Untersuchung des Auftretens von Brutlücken und ihrer Bedeutung für das Brutwärmen ist die bloße Anzahl der Lücken nicht aussagekräftig. In der vorliegenden Arbeit dient sie vor allem der Gruppierung der Wabenproben. Da die Wärmeausbreitung in der Brutwabe langsam erfolgt und nur die Temperatur der Zellen in der näheren Umgebung beeinflusst wird (Tab. 7, Tab. 8), ist vielmehr die räumliche Verteilung von Brutzellen und Lücken relevant. Diese lässt sich durch folgende Parameter ausdrücken:

- Für jede gedeckelte Brutzelle: Entfernung zur nächstliegenden Lücke,
- Für jede Lücke: Anzahl der direkt benachbarten und unmittelbar beheizbaren gedeckelten Brutzellen.

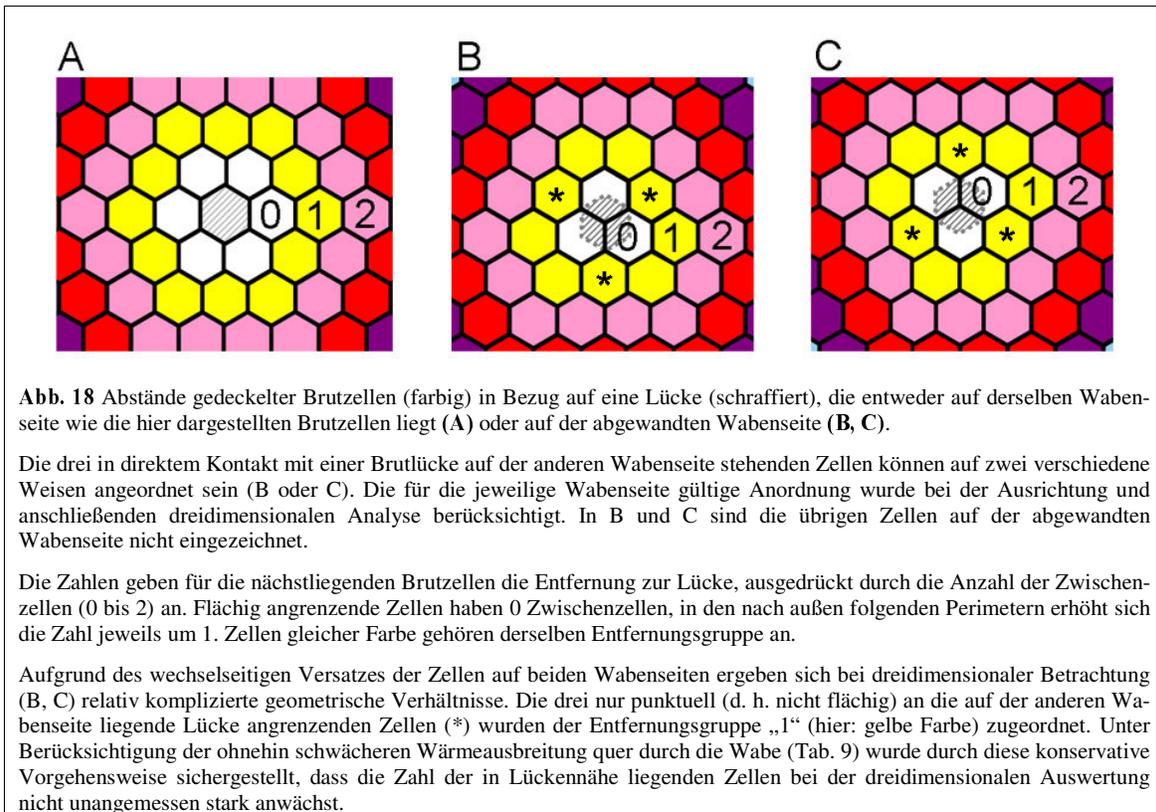
Die oben genannten Arbeiten einschließlich jener, in denen fotografische Methoden zum Einsatz kommen, erfassen oder berichten höchstens die Anzahl, jedoch nicht die räumliche Verteilung der Brutlücken.

Für die präzise, PC-gestützte Vermessung der Brutwaben und für die Erfassung der gewünschten Parameter habe ich deshalb eine eigene Auswertungssoftware „CombUse“ in der Programmierumgebung „Delphi 6 Professional“ (Borland, Langen) entwickelt (Abb. 20 B-D). Mit dieser Software können die Wabeninformationen als ASCII⁵-Code oder grafisch per Mauszeiger eingegeben werden. Die visuelle Aufbereitung der Eingaben und der Auswertungsergebnisse ermöglicht einen raschen Vergleich mit der jeweiligen Vorlage und dient dem Ausschluss von Eingabefehlern. Die Auswertung kann eine Wabenseite (2-D bzw. einseitig) oder beide Seiten (3-D bzw. beidseitig) einschließen.

⁵ ASCII = American Standard Code for Information Interchange.

2.6.3 Entfernungsberechnung

Bei der Abstandsanalyse wurde die Entfernung jeder gedeckelten Brutzelle zur nächsten Lücke über die Anzahl der dazwischenliegenden Brutzellen ausgerechnet. Durch die hexagonale Zellform können bis zu 6 Brutzellen eine bestimmte Lücke direkt umgeben und mit dieser jeweils eine gemeinsame Zellwand ausbilden (Abb. 18 A).



Durch die komplizierte beidseitige Anordnung der hexagonalen Zellen befindet sich jede Zelle der einen Wabenseite auch in direktem und flächigem Kontakt mit drei Zellen auf der anderen Wabenseite (weiße Zellen in Abb. 18 B-C). Arbeiterinnen gehen mit dem Kopf voran in offene Zellen, so dass sich der Thorax tief in der Wabe und in der Nähe der gemeinsamen Mittelwand befindet (Abb. 10). Über diese kurzen Entfernungen ist auch eine Erwärmung der benachbarten Zellen auf der anderen Wabenseite feststellbar (Tab. 9).

Für geeignete Waben wurde deshalb eine weitere Abstandsanalyse unter Berücksichtigung der Verteilung der Lücken auf beiden Seiten der Wabe durchgeführt (Abb. 21). Diese Auswertung war nur möglich, wenn Fotos von beiden Seiten vorlagen und beide Seiten zugleich die oben genannten Anforderungen (Kap. 2.6.1 und Abb. 17) erfüllten.

Die zellgenaue Ausrichtung der beiden Wabenseiten erfolgte am Holzrahmen oder an markanten Stellen an mindestens einem Rand der Wabe (z.B. von beiden Seiten sichtbare Aussparungen oder abstehende Wachsanlagen).

2.6.4 Ausschluss der Randeffekte und Definition des Messbereichs

Gedeckelte Brutflächen, die sich nicht bis zum äußersten Rand der Wabe erstrecken, sind in der Regel von einer großen Anzahl offener Zellen umgeben, insbesondere im Übergangsbereich zu den jüngeren, noch nicht verdeckelten Larvenstadien, aber auch von leeren oder kürzlich bestifteten Zellen und Vorratszellen.

Die Zahl dieser offenen Zellen hängt vor allem von der Größe und Form des gedeckelten Bereichs zum Zeitpunkt der Aufnahme (s. Kap. 1.3.2) und nicht von der Anzahl der Brutlücken ab. Offene Zellen am Rand der gedeckelten Fläche sind oftmals nur zu 3 oder weniger gedeckelten Zellen benachbart (Abb. 19). Arbeiterinnen besuchen solche Zellen selten und haben dabei auch niedrigere Thoraxtemperaturen, wie BUJOK (2005) für den Besuch leerer Zellen zeigte.

Enthalten diese offenen Randzellen verdeckelungsbereite Brut (dies ist im Übergangsbereich von der gedeckelten zur offenen Brutfläche typischerweise der Fall) so ergeben sich hier durch die Größe der Larven zusätzliche Einschränkungen hinsichtlich der Nutzung für Langzeitzellbesuche (s. Kap. 3.1).

Deshalb war es sinnvoll, den Randbereich der gedeckelten Fläche nicht in die Auswertung aufzunehmen. Andernfalls hätten die den Rand der gedeckelten Fläche säumenden offenen Zellen, unabhängig von der Anzahl der tatsächlichen Brutlücken und in vielen Fällen im Widerspruch zur Nutzungsweise durch die Arbeiterinnen (Kap. 3.1 und BUJOK 2005), einen unbegründet starken Einfluss auf die berechneten Entfernungen der gedeckelten Brutzellen zur nächsten Lücke.

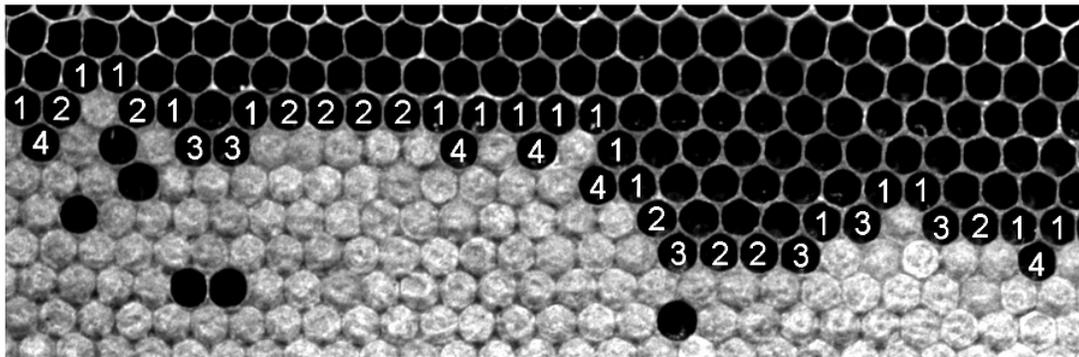


Abb. 19 Erläuterung der „Randeffekte“ am Übergang der gedeckelten Brutfläche zum ungedeckelten Brutbereich und zu anderen offenen Zellen. Die Ziffern geben an, zu wie vielen gedeckelten Brutzellen eine offene Zelle benachbart ist. Offene Zellen mit wenigen angrenzenden gedeckelten Brutzellen werden von Bienen selten und auch mit signifikant niedrigerer T_{Th} besucht (BUJOK 2005), hätten aufgrund der räumlichen Situation und ihrer großen Zahl aber einen starken Einfluss auf die berechneten Abstände (weitere Erläuterungen s. Text) und wurden deshalb nicht erfasst (konservative Analyse).

Zur Auswertung kamen deshalb nur die Brutzellen in einem rechteckigen Wabenausschnitt mit genügend Abstand zum Rand der gedeckelten Fläche, um den Einfluss der randständigen offenen Zellen vollständig zu neutralisieren oder auf ein Minimum von wenigen Zellen zu reduzieren (Abb. 20). Dieser tatsächlich ausgewertete Bereich wird im Folgenden als „Messbereich“ angesprochen.

Die verschiedenen in Frage kommenden Inhalte der Lückenzellen (Vorräte, Eier, Larven oder leer) lassen sich auf den Übersichtsfotos von Brutbereichen nicht gleichmäßig gut erkennen. Um die unter teilweise unterschiedlichen Beleuchtungsverhältnissen und in unterschiedlich hoher Auflösung aufgenommenen Fotos verschiedener Quellen miteinander vergleichen zu können, wurde die Verteilung der Lücken unabhängig von ihrem Inhalt ausgewertet.

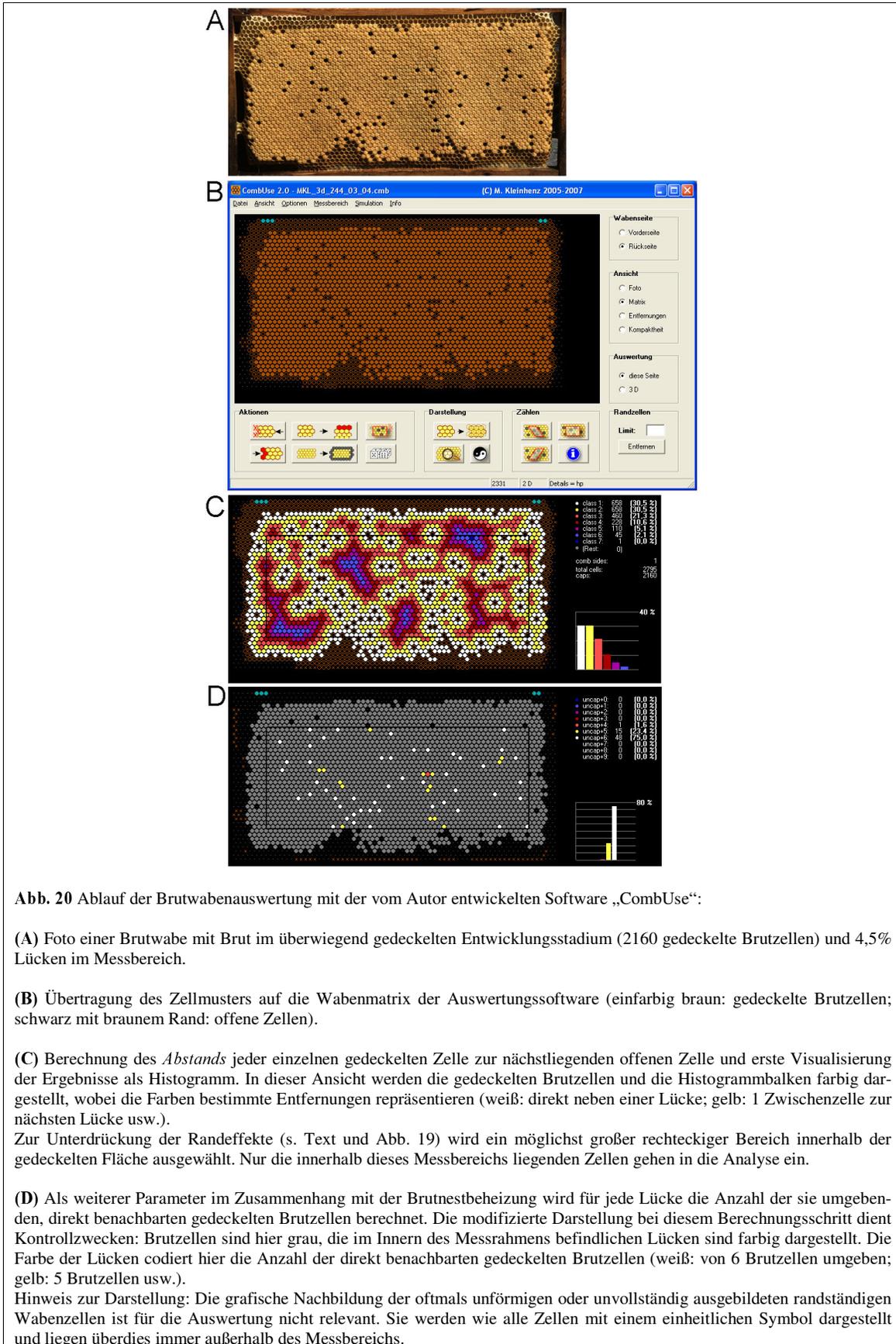


Abb. 20 Ablauf der Brutwabenauswertung mit der vom Autor entwickelten Software „CombUse“:

(A) Foto einer Brutwabe mit Brut im überwiegend gedeckelten Entwicklungsstadium (2160 gedeckelte Brutzellen) und 4,5% Lücken im Messbereich.

(B) Übertragung des Zellmusters auf die Wabenmatrix der Auswertungssoftware (einfarbig braun: gedeckelte Brutzellen; schwarz mit braunem Rand: offene Zellen).

(C) Berechnung des *Abstands* jeder einzelnen gedeckelten Zelle zur nächstliegenden offenen Zelle und erste Visualisierung der Ergebnisse als Histogramm. In dieser Ansicht werden die gedeckelten Brutzellen und die Histogrammbalken farbig dargestellt, wobei die Farben bestimmte Entfernungen repräsentieren (weiß: direkt neben einer Lücke; gelb: 1 Zwischenzelle zur nächsten Lücke usw.).

Zur Unterdrückung der Randeffekte (s. Text und Abb. 19) wird ein möglichst großer rechteckiger Bereich innerhalb der gedeckelten Fläche ausgewählt. Nur die innerhalb dieses Messbereichs liegenden Zellen gehen in die Analyse ein.

(D) Als weiterer Parameter im Zusammenhang mit der Brutnestbeheizung wird für jede Lücke die Anzahl der sie umgebenden, direkt benachbarten gedeckelten Brutzellen berechnet. Die modifizierte Darstellung bei diesem Berechnungsschritt dient Kontrollzwecken: Brutzellen sind hier grau, die im Innern des Messrahmens befindlichen Lücken sind farbig dargestellt. Die Farbe der Lücken codiert hier die Anzahl der direkt benachbarten gedeckelten Brutzellen (weiß: von 6 Brutzellen umgeben; gelb: 5 Brutzellen usw.).

Hinweis zur Darstellung: Die grafische Nachbildung der oftmals unförmigen oder unvollständig ausgebildeten randständigen Wabenzellen ist für die Auswertung nicht relevant. Sie werden wie alle Zellen mit einem einheitlichen Symbol dargestellt und liegen überdies immer außerhalb des Messbereichs.

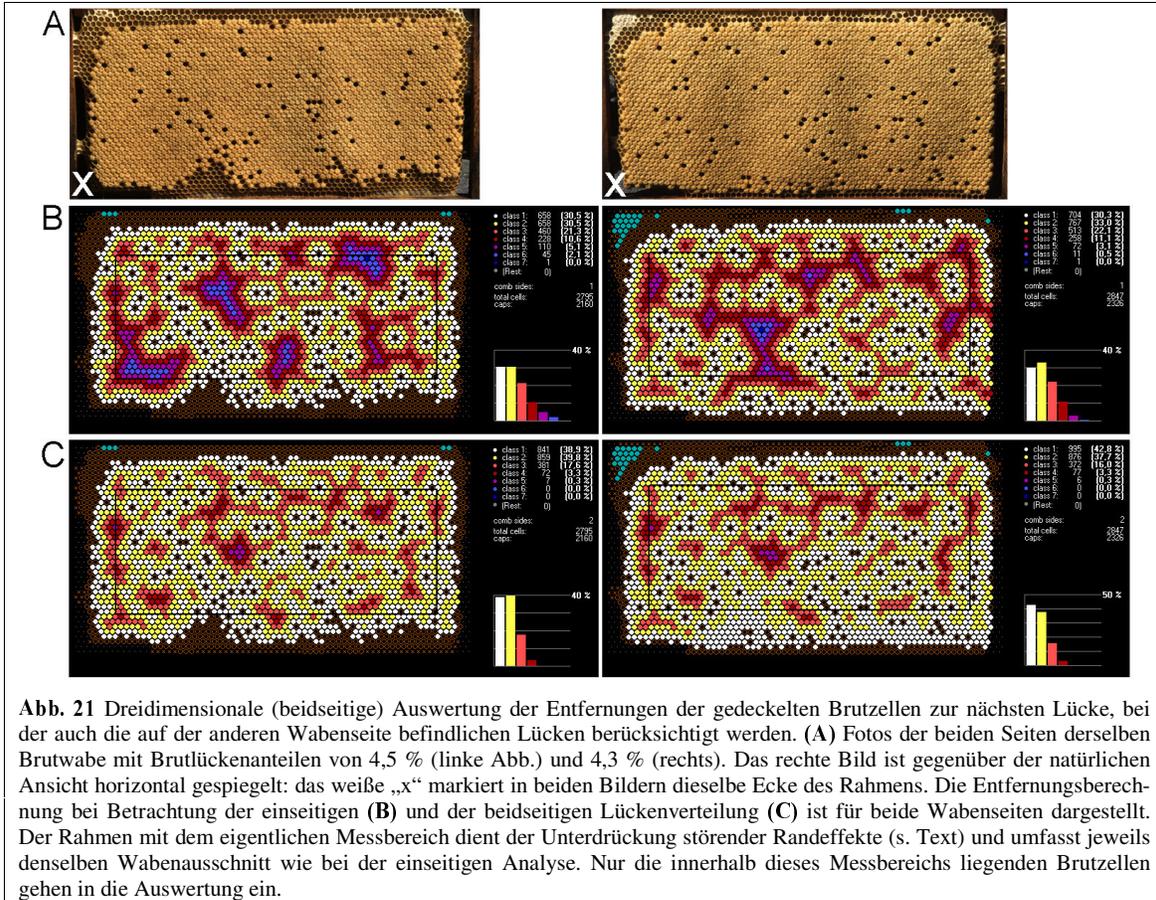


Abb. 21 Dreidimensionale (beidseitige) Auswertung der Entfernungen der gedeckelten Brutzellen zur nächsten Lücke, bei der auch die auf der anderen Wabenseite befindlichen Lücken berücksichtigt werden. (A) Fotos der beiden Seiten derselben Brutwabe mit Brutlückenanteilen von 4,5 % (linke Abb.) und 4,3 % (rechts). Das rechte Bild ist gegenüber der natürlichen Ansicht horizontal gespiegelt; das weiße „x“ markiert in beiden Bildern dieselbe Ecke des Rahmens. Die Entfernungsberechnung bei Betrachtung der einseitigen (B) und der beidseitigen Lückenverteilung (C) ist für beide Wabenseiten dargestellt. Der Rahmen mit dem eigentlichen Messbereich dient der Unterdrückung störender Randeffekte (s. Text) und umfasst jeweils denselben Wabenausschnitt wie bei der einseitigen Analyse. Nur die innerhalb dieses Messbereichs liegenden Brutzellen gehen in die Auswertung ein.

Leere Zellen, offene Brutzellen und möglicherweise nur teilweise gefüllte temporäre Vorratszellen im Brutbereich können von Bienen mit hoher T_{Th} besucht und wie oben beschrieben zum Brutwärmen verwendet werden (s. Tab. 2 in KLEINHENZ *et al.* 2003 sowie Abb. 5 und Kap. 3.1 in dieser Arbeit), so dass die Zellinhalte in diesen Fällen nicht differenziert betrachtet werden müssen.

Dagegen sind randvoll gefüllte Vorratszellen offensichtlich nicht für derartige Zellbesuche zugänglich. Üblicherweise werden die Vorräte außerhalb des Brutbereichs gespeichert (TABER 1979; SEELEY 1985). Nach GOETZE (1949) und ZANDER & BÖTTCHER (1971) können Lücken im Brutbereich jedoch vorübergehend, vor allem bei plötzlich einsetzender guter Tracht, als Speicherzellen für Pollen und Nektar verwendet werden. Da die Wabenfotos ausnahmslos bei schönem Wetter und tagsüber aufgenommen wurden, trifft dies auch auf einige der Lücken in diesen untersuchten Brutwaben zu. Nach CAMAZINE (1991) und CAMAZINE *et al.* (2001) werden solche Vorratszellen bei nachlassendem Nachschub (über Nacht und bei schlechtem Wetter) wieder geleert, und zwar vorzugsweise jene Vorratszellen in der Nähe von Brutzellen („overnight emptying of honey and pollen cells“, CAMAZINE *et al.* 2001). Diese Beobachtungen deckt sich vollständig mit den während meiner Beobachtungen zur Nachtzeit und vormittags (im Rahmen der vorliegenden Arbeit sowie KLEINHENZ 2000) vorgefundenen Verhältnissen im Brutbereich, bei denen nahezu alle Lücken besuchbar, d. h. nicht mit Vorräten angefüllt waren und nachweislich zum Brutwärmen benutzt wurden. Auch BLASCHON *et al.* (1999) berichten eine Abnahme der Vorratszellen während künstlich erzeugter Schlechtwetterperioden.

Aktuelle Untersuchungen von R. BASILE (persönl. Mitteilung) zur Trophallaxis im gedeckelten Brutbereich zeigen außerdem, dass der von Spenderbienen (Donoren) an Arbeiterinnen mit hoher T_{Th} weitergegebene Nektar nicht nur aus dem eigentlichen, peripher liegenden Vorratsbereich, sondern auch direkt aus temporären Nektarzellen innerhalb des Brutbereichs entnommen wird. Durch das Brutwärmen und die Deckung des Energiebedarfs der daran beteiligten Arbeiterinnen wird die Leerung dieser temporären Vorratszellen somit sogar gefördert.

Die Ergebnisse der räumlichen Auswertung geben deshalb vor allem die Verfügbarkeit von als Heizzellen verwendbaren, d. h. besuchbaren Lücken in der Nacht, vormittags (bevor Sammlerinnen große Vorratsmengen einbringen), bei schlechtem Wetter oder schlechten Trachtverhältnissen wieder. Diese Vorgehensweise bei der Auswertung war einerseits aufgrund der oben beschriebenen Voraussetzungen (Erkennbarkeit der Zellinhalte) erforderlich und sie ist andererseits sinnvoll, da die Notwendigkeit zum aktiven Brutwärmen aufgrund niedriger Umgebungstemperaturen und insgesamt niedriger Aktivität im Bienenstock vor allem nachts, vormittags und bei schlechtem Wetter (niedrige Außentemperaturen, Wind) am größten ist.

2.7 Statistik

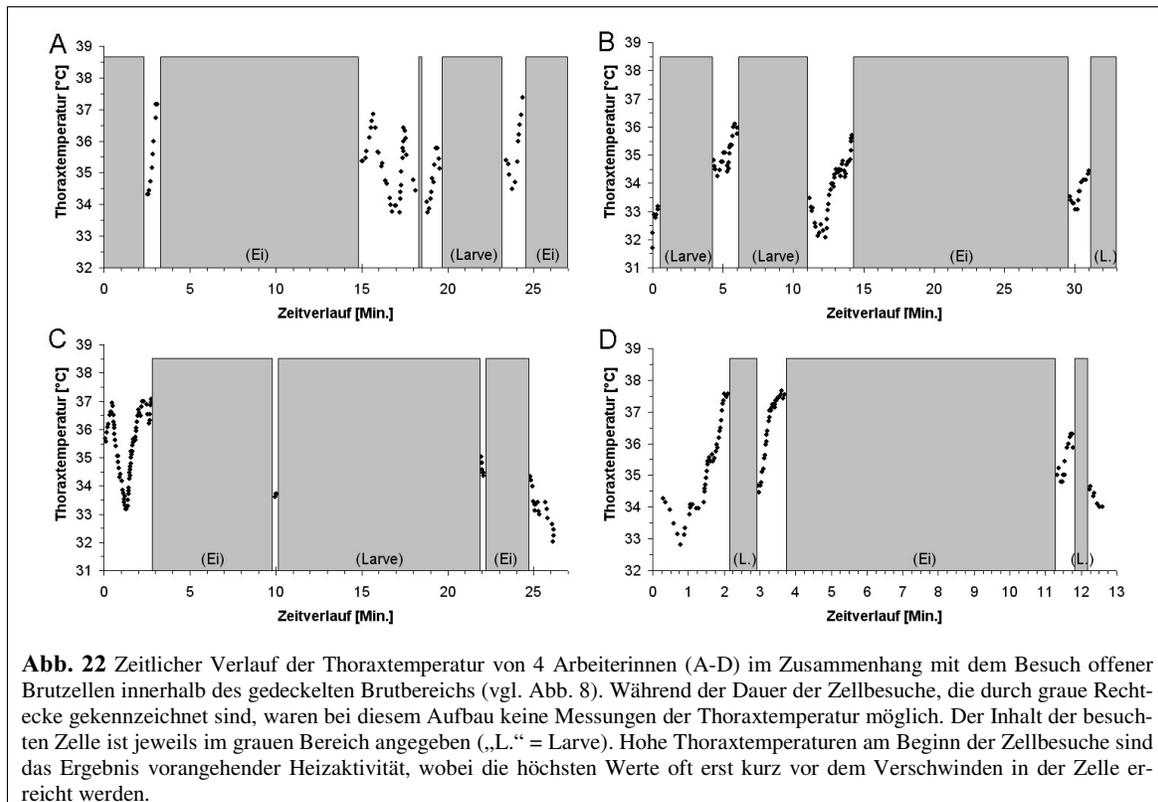
Für die statistische Auswertung der Daten wurden die im Einzelnen jeweils angegebenen Tests nach SACHS (2002) sowie BORTZ *et al.* (2000), nach Möglichkeit unter Verwendung der Software „Statistica 6.1“ (StatSoft, Tulsa, USA), durchgeführt.

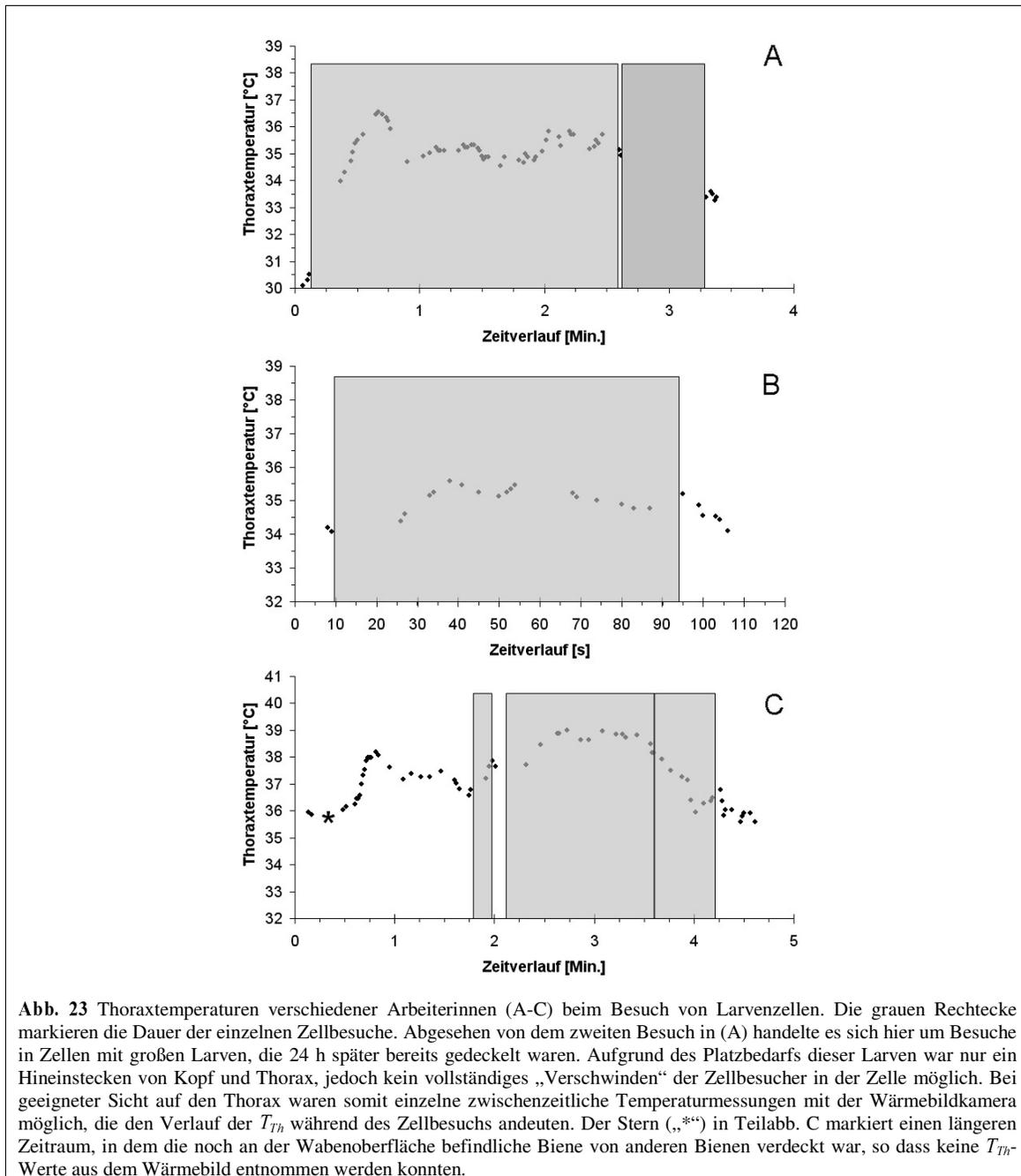
3. Ergebnisse

3.1 Thoraxtemperaturen beim Besuch offener Brutzellen

Während der 67 Min. dauernden Beobachtung ($T_{Raum} = 20,5 \pm 0,2$ °C, $T_{Stock} = 33,2 \pm 0,2$ °C) wurden 25 der 28 in direkter Nachbarschaft zu einer gedeckelten Brutzelle liegenden offenen Brutzellen mindestens einmal für einen Langzeitzellbesuch (Dauer ≥ 1 Min.) von Arbeiterinnen aufgesucht. Diese Zellbesuche dauerten bis zu 34,1 Minuten (Mittelwert $5,0 \pm 5,5$ Min.; $N = 76$ vollständig beobachtete Zellbesuche). Die Thoraxtemperaturen unmittelbar vor und nach den Langzeitzellbesuchen waren $34,2 \pm 1,7$ °C ($T_{Th(Beginn)}$; $N = 79$) und $34,8 \pm 1,3$ °C ($T_{Th(Ende)}$; $N = 79$). Zwei im Beobachtungsbereich liegende, jedoch an keine gedeckelte Brutzelle angrenzende Zellen (Abb. 8, jeweils ein Ei enthaltende Zellen in der Mitte der 2. und 3. Zellreihe von oben) wurden nicht für Langzeitzellbesuche verwendet.

Im Vorfeld der Besuche offener Brutzellen wurden wiederholt Heizschübe mit Aufwärmraten bis zu $5,1$ °C Min.^{-1} registriert (Abb. 22). Der Maximalwert der Thoraxtemperatur wurde unmittelbar oder wenige Sekunden vor dem Verschwinden der Biene in der Zelle erreicht, was zu hohen $T_{Th(Beginn)}$ -Werten bis zu $38,1$ °C führte. Im Verlauf einzelner Zellbesuche wurden Temperaturunterschiede ($\Delta T_{Th(netto)}$) von $-3,3$ °C bis $+5,8$ °C ($N = 76$) festgestellt.





Wie beim Besuch leerer Zellen im gedeckelten Brutbereich (KLEINHENZ *et al.* 2003, dort Tab. 2 und Abb. 4) verschwanden die Bienen auch hier vollständig in den Eier und junge Larven enthaltenden offenen Brutzellen.

Eine Ausnahme stellten jedoch die Besuche in Zellen mit den größten, zur Verdeckelung bereiten⁶ Larven dar („alte Larven“ in Abb. 8): Durch die Größe der in den Zellen befindlichen Larven war ein vollständiges „Verschwinden“ der Arbeiterinnen im Zellinnern nicht möglich. Bei diesen Zellbesuchen wurden nur der Kopf und der Thorax, letzterer manchmal nur unvoll-

⁶ 24 Stunden nach der Beobachtungsphase waren diese Zellen bereits gedeckelt.

ständig, in die Zelle gesteckt. Bei geeigneter Sicht auf den Thorax und bei kurzen Unterbrechungen des Zellbesuchs für wenige Sekunden waren deshalb wiederholt Messungen der T_{Th} möglich (Abb. 23). Die auf diese Weise grob skizzierten Verläufe der Thoraxtemperatur während der Zellbesuche wiesen in allen Fällen auf aktive Wärmeproduktion im Zellinnern hin, wobei T_{Th} -Werte bis zu 39,0 °C erreicht wurden.

Tab. 2 Ergebnisse der Kruskal-Wallis ANOVA für die Besuchsdauern in offenen Brutzellen mit Eiern, jungen Larven oder alten (verdeckelungsbereiten) Larven; N = Anzahl der Messwerte, $H = 32,84348$, $P = 0,0000$.

Zellinhalt:	Ei	junge Larve	alte Larve
Besuchsdauer (Mittelwert \pm Standardabweichung)	7,4 \pm 5,1 Min.	5,7 \pm 6,5 Min.	1,5 \pm 0,7 Min.
N	24	30	22
Rangsumme	1246,5	1319,5	360

Die Besuchsdauern in den verschiedenen Typen offener Brutzellen unterschieden sich signifikant, wobei besonders die Besuche in den Zellen mit den größten Larven auffallend kurz im Vergleich zu den Zellen mit kleinen Larven oder Eiern waren (Tab. 2).

3.2 Verhalten und T_{Th} von Arbeiterinnen innerhalb von Wabenzellen

3.2.1 Temperaturverlauf während langer Zellbesuche

In der dreistündigen Beobachtung wurden 16 lang dauernde Zellbesuche ($t > 2$ Min.) von Bienen in den drei Beobachtungszellen aufgezeichnet (Gesamtdauer dieser Zellbesuche: 263,3 Min.).

Drei der 16 Bienen waren mit nicht näher charakterisierten Arbeiten in der Zelle beschäftigt („**Arbeitende Bienen**“ in Tab. 3) und zeigten dabei heftige Körperbewegungen (wiederholte Vor- und Rückwärtsbewegungen in der Zelle, Drehungen um die Längsachse und in einigen Fällen die Bearbeitung der Zellwände mit den Mandibeln). Im Verhältnis zur relativ kurzen Gesamtaufenthaltsdauer im Zellinnern (Tab. 3, Spalte „Zeit in Zelle“) erfolgten häufige Unterbrechungen des Zellbesuchs, d. h. die Biene verließ die Zelle und kehrte nach einem kurzen Aufenthalt an der Wabenoberfläche wieder in dieselbe oder in eine benachbarte Zelle zurück, so dass die Dauer der einzelnen im Zellinnern verbrachten Phasen entsprechend kurz war.

Die meisten ($n = 13$) Bienen lagen während ihrer Zellbesuche äußerlich bewegungslos in der Zelle, jedoch unterschieden sie sich hinsichtlich ihrer Thoraxtemperatur und der Pumpbewegungen des Abdomens:

Fünf dieser Zellbesucher zeigten während ihrer bis zu 15 Minuten dauernden Zellbesuche niedrige und nahezu konstante Thoraxtemperaturen zwischen 32,7 und 33,4 °C. Die abdominalen Pumpbewegungen dieser Bienen waren diskontinuierlich (SAUER & KAISER 1998): kurzen Pulsen von schnellen Bewegungen („bursts“, KAISER 2002) folgten längere Pausen bis zu 58 s (Abb. 25 A, B). Diese Bienen wurden als „**ruhend**“ eingestuft (Tab. 3 und Abb. 24 D; die in Abb. 10 B gezeigte Biene in Zelle „y“ entspricht diesem Typ).

Die verbleibenden 8 dieser 13 Zellbesucher lagen ebenfalls bewegungslos in der Zelle, jedoch hielten sie während der meisten Zeit hohe Thoraxtemperaturen zwischen 36,0 \pm 0,7 °C und 40,6 \pm 0,9 °C aufrecht, und ihre abdominalen Pumpbewegungen waren schnell und nahezu

Tab. 3 Thoraxtemperaturen (T_{Th}) von Arbeiterinnen im Inneren von drei leeren Wabenzellen in direkter Nachbarschaft zu gedeckelter Brut. „Index“ bezieht sich auf je eine der drei leeren Zellen (x, y, z; vgl. Abb. 10) und auf die Nummer des Zellbesuchs durch individuelle Bienen in dieser Zelle. Fehlende Zahlen stehen für kurze Zellbesuche (≤ 2 Min.). Mit Stern (*) markierte Zellbesuche dauerten länger als die angegebene Zeit, wurden aber nicht von Anfang an aufgezeichnet. T_{Th} wurde im Abstand von 15 s gemessen. $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ sind die erste bzw. letzte im Zellinnern gemessene Thoraxtemperatur. Bei kurzen zwischenzeitlichen Unterbrechungen des Zellbesuchs (Spalte „u“ = Anzahl der Unterbrechungen; Erklärungen s. Text) sind $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ bei den ruhenden und Wärme erzeugenden Bienen auch für die einzelnen Abschnitte angegeben. Für die mit den Indizes x3, z5, y1 und z2 bezeichneten Zellbesuche ist das vollständige Temperaturprofil in Abb. 24 dargestellt. Weitere Abkürzungen: MW = Mittelwert, S.D. = Standardabweichung.

Index	Beobachtungsdauer [Min.]		T_{Th} in Zelle [°C]		u	T_{Th} zu Beginn und Ende des Zellbesuchs [°C]		
	Gesamtzeit	Zeit in Zelle	MW±S.D.	Bereich		$T_{Th(Beginn)}$	$T_{Th(Ende)}$	$(\Delta T_{Th})_{netto}$
Wärme erzeugende Bienen:								
x3	29,8	29,3	37,8±1,5	34,3-39,4	-	34,4	38,3	+3,9
x4	3,5	2,8	36,0±0,7	34,5-36,6	-	36,6	34,5	-2,1
y1	65,3	63,3 (*)	39,0±1,0	35,3-40,6	2	--- (*) 38,4 38,0	37,7 38,7 38,1	--- +0,3 +0,1
y2	39,5	38,3	39,8±1,4	34,7-41,3	1	40,3 39,5	39,1 37,6	-1,2 -1,9
y5	18,8	13,8	40,6±0,9	37,4-41,7	1	39,2 40,1	40,6 37,4	+1,4 -2,7
z5	21,8	17,5	38,5±1,0	35,3-39,9	-	38,0	37,6	-0,4
z6	16,8	15,0	40,3±0,7	37,7-41,1	-	37,7	39,6	+1,9
z7	14,5	11,3	39,4±0,6	38,1-40,2	-	38,7	38,1	-0,6
Ruhende Bienen:								
x2	9,8	4,8	32,7±0,1	32,2-32,8	2	32,8 32,8 32,2	32,8 32,7 32,6	0,0 -0,1 +0,4
x8	7,5	6,3	32,7±0,1	32,2-33,0	-	32,7	32,9	+0,2
x9	10,8	7,5	33,0±0,3	32,6-33,5	1	33,5 32,8	33,0 32,7	-0,5 -0,1
z1	15,0	14,5 (*)	33,4±0,3	32,9-33,9	-	--- (*)	33,0	---
z2	18,3	12,8	32,7±0,2	32,2-32,8	-	32,7	32,2	-0,5
Arbeitende Bienen:								
x1	18,3	11,8	34,7±1,4	32,9-38,3	10	---	---	---
x5	6,3	6,0	35,7±0,9	32,8-36,7	3	---	---	---
x14	9,3	8,3	34,2±0,7	32,8-36,0	4	---	---	---

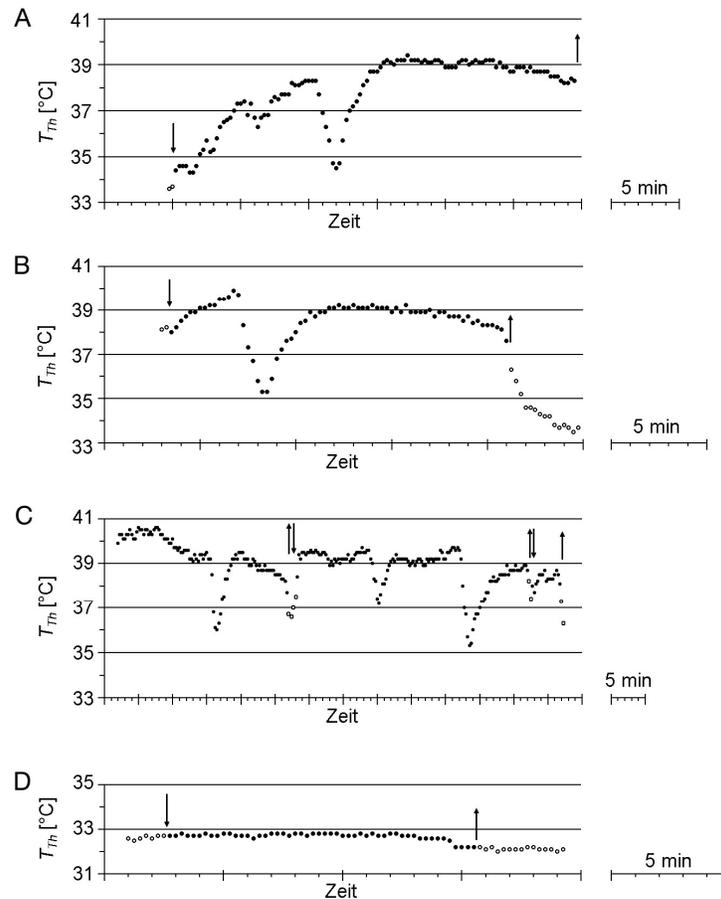


Abb. 24 Temperaturverläufe von vier Bienen im Innern von leeren Wabenzellen in direkter Nachbarschaft zu gedeckelten Brutzellen: (A-C) Wärme erzeugende Bienen, (D) ruhende Biene. Die Pfeile deuten den Beginn (\downarrow , Biene geht in Zelle) und das Ende (\uparrow , Biene verlässt Zelle) sowie zwischenzeitliche kurze Unterbrechungen des Zellbesuchs ($\uparrow\downarrow$, nur C) an. Tab. 3 zeigt die Zusammenfassung dieser und weiterer Temperaturprofile (A = x3 in Tab. 3; B = z5; C = y1; D = z2).

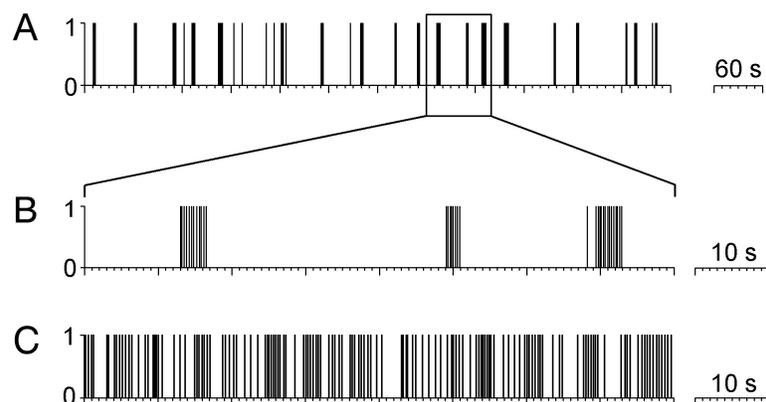


Abb. 25 Abdominale Pumpbewegungen von zwei verschiedenen Bienen im Innern von leeren Zellen neben gedeckelter Brut. Pumpbewegungen sind als vertikale Linien von 0 nach 1 gezeichnet. (A) Ruhende Biene mit $T_{th} = 33,4 \pm 0,3$ °C. Die dickeren Linien stehen für mehrere kurz aufeinander folgende Pumpbewegungen, die in (B) mit größerer zeitlicher Auflösung dargestellt sind. (C) Heizende Biene mit $T_{th} = 36,4 \pm 0,3$ °C. Bei A ist ein anderer Zeitmaßstab als bei B und C verwendet.

kontinuierlich. Diese bewegungslosen und keiner sonstigen Tätigkeit nachgehenden Bienen wurden als „Heizer“ bzw. „Wärme erzeugende Bienen“⁷ eingestuft (Tab. 3, Abb. 24 A-C, Abb. 10). In Abb. 25 C ist der Pumprhythmus des Abdomens für eine Biene mit 36,4 °C aufgetragen. Bei Bienen mit höherer T_{Th} lag die Pumpfrequenz oberhalb der technischen Erfassungsgrenze von 3 s⁻¹.

Die Thoraxtemperatur dieser bewegungslosen, Wärme erzeugenden Bienen war während des Zellbesuchs nicht konstant oder linear veränderlich, sondern schwankte individuell um Werte von 2,1 bis 6,7 °C. Besonders bei den längeren Zellbesuchen waren zwischenzeitlich einzelne oder wiederholte Abkühlphasen auffällig, denen ein erneutes Aufwärmen folgte (Abb. 24 A-C). Während dieser Abkühlphasen sank die T_{Th} jedoch nie unter 34,3 °C, d. h. nicht bis auf das Temperaturniveau der ruhenden Bienen.

3.2.2 Zellbesuche in unterschiedlichen Wabenbereichen

Bei Raumtemperaturen von 21,0±0,3 °C bis 23,0±0,3 °C wurde die Temperatur im Stockinnern an allen drei Versuchstagen erfolgreich in dem für die ungestörte Brutentwicklung erforderlichen Optimalbereich gehalten (T_{Stock} zwischen 34,2±0,3 °C und 35,0±0,3 °C jeweils während der gesamten Beobachtungsdauer).

Tab. 4 Thoraxtemperaturen (T_{Th}) von Bienen im Innern von leeren Zellen, die entweder an mindestens eine gedeckelte Brutzelle (Typ 1) oder ausschließlich an brutlose Zellen (Typ 2) angrenzten. Die Tabelle zeigt die Daten von drei Beobachtungsperioden an drei aufeinander folgenden Tagen. Wabe A enthielt nur brutlose Zellen und nur die Zellbesuche auf der zum Stockinnern zeigenden Seite (Abb. 9) wurden analysiert. N : Anzahl der beobachteten Zellen; n : Anzahl der Messungen der T_{Th} von Bienen im Zellinnern, basierend auf 20 Thermogrammen, die im Abstand von 5 Min. während der jeweils 100 Min. dauernden Beobachtung aufgenommen wurden. An den drei Tagen war $T_{Raum} = 23,0±0,3$ °C, 22,5±0,4 °C und 21,0±0,3 °C und T_{Stock} im Zentrum des Bienenstocks wurde jeweils bei 34,2±0,3 °C, 35,0±0,3 °C und 34,4±0,4 °C gehalten. P : Ergebnis des Kolmogoroff-Smirnoff-Tests, $n. s.$: nicht signifikant ($P > 0,05$).

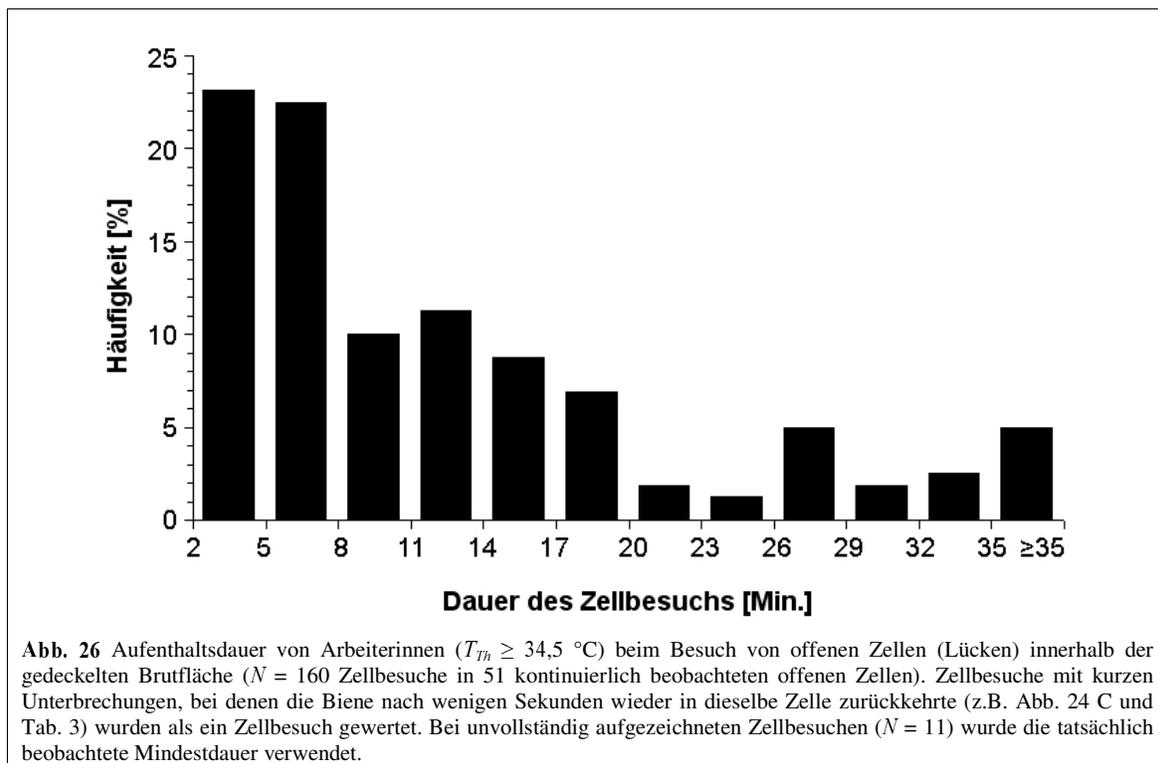
Beobachtungszelle (Typ):			Typ 1 (neben Brutzellen)		Tag:	
Beobachtungsort:			Wabe B	Wabe C		
	$N; n$		6; 28	13; 71	1	
			6; 54	13; 80	2	
			6; 53	13; 95	3	
	T_{Th} (°C) (MW±S.D.)		35,7±3,1 °C	35,8±2,4 °C	1	
			34,8±2,9 °C	34,8±2,7 °C	2	
			34,7±3,3 °C	35,6±2,6 °C	3	
Typ 2 (neben leeren oder Vorrats- zellen)	Wabe A	19; 130	32,4±2,5 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	1
		23; 179	30,4±1,7 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	2
		23; 194	28,5±0,9 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	3
	Wabe B	27; 167	33,3±1,7 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	1
		35; 261	33,4±2,3 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	2
		35; 295	31,1±1,9 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	3
	Wabe C	19; 31	32,5±1,0 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	1
		27; 139	34,0±2,1 °C	$n. s.$	$P < 0,05$	2
		27; 176	32,5±1,7 °C	$P < 0,01$	$P < 0,01$	3

⁷ In Anlehnung an den üblichen Sprachgebrauch werden hier die Bezeichnungen „Wärme erzeugen“ und „Wärme produzieren“ für das Aufrechterhalten einer über dem Umgebungsniveau liegenden T_{Th} verwendet. Genau genommen (und in Übereinstimmung mit dem Energieerhaltungssatz) wird dabei Wärme (Energie) jedoch nur umgewandelt und freigesetzt.

An allen drei Tagen waren die Thoraxtemperaturen der Zellbesucher im Brutbereich höher (T_{Th} von $34,7 \pm 3,3$ °C bis $35,8 \pm 2,4$ °C, besuchte Zellen vom Typ 1) als die T_{Th} der Zellbesucher außerhalb des Brutbereichs (T_{Th} von $28,5 \pm 0,9$ °C bis $34,0 \pm 2,1$ °C, Typ 2). Diese Unterschiede waren, mit einer Ausnahme, signifikant (Tab. 4).

3.2.3 Dauer der Langzeitzellbesuche

Die in definierten Bereichen der gedeckelten Brutfläche innerhalb eines bestimmten Zeitraums (Beobachtungsdauer jeweils 75-180 Min., insgesamt 385 Min.) vollständig erfassten Zellbesuche sind in Abb. 26 dargestellt. Gezeigt sind die Häufigkeit und Dauer ($t \geq 2$ Min.) der Zellbesuche aller Bienen, deren T_{Th} am Beginn oder am Ende des Zellbesuchs mindestens $34,5$ °C betrug.



Die an gedeckelte Brutzellen angrenzenden offenen Zellen waren durchschnittlich während 33 % der Beobachtungszeit von Langzeit-Zellbesuchern besetzt. Wie Abb. 26 zeigt, sind auch mehrminütige Zellaufenthalte von Bienen mit erhöhter T_{Th} keine Ausnahmerecheinung im Bienenvolk. Die Quartile dieser Verteilung sind 5,5 Min. (1. Quartil), 8,9 Min. (2. Quartil) und 16,0 Min. (3. Quartil). Ein Viertel der Zellbesuche dauerte länger als 16 Minuten.

3.3 Wärmeübertragung und -ausbreitung in der Brutwabe

3.3.1 Wärmeleitfähigkeit der Brutwabe

Für die Wärmeleitfähigkeit von Brutwaben wurde ein mittlerer Wert von $L = 0,15 \pm 0,01 \text{ J s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ K}^{-1}$ gemessen ($n = 3$). Die Ergebnisse der einzelnen Waben zeigt Tab. 5. Die Werte beziehen sich auf die Wärmeleitung von einer Wabenseite auf die andere Seite.

Tab. 5 Wärmeleitfähigkeit von Brutwaben (85-90% gedeckelte Brutzellen) bei einer mittleren Temperatur von 30 °C. Λ = Wärmedurchlasskoeffizient, n = Anzahl der gemittelten Messwerte in der stationären Phase (Messintervall pro Wert: 15 Min.), d = Probendicke (Mittelwert und Standardabweichung aus 4 Messungen), L = Wärmeleitfähigkeit.

Probe	$\Lambda [\text{J s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ K}^{-1}]$	n	$d [\text{mm}]$	$L [\text{J s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ K}^{-1}]$
1	$5,980 \pm 0,054$	25	$25,5 \pm 3,2$	$0,152 \pm 0,019$
2	$6,608 \pm 0,038$	35	$23,9 \pm 0,7$	$0,158 \pm 0,005$
3	$5,755 \pm 0,061$	18	$24,9 \pm 1,3$	$0,143 \pm 0,008$

Bei allen Messungen war nach Abschluss der anfänglichen Regelungsphase auch nach mehrstündigem Messverlauf (bis zu 12,5 h nach dem Einlegen der Probe) noch ein langsamer, kontinuierlicher Anstieg des Wärmedurchlasskoeffizienten Λ in einer Größenordnung von 0,01 bis $0,04 \text{ J s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ K}^{-1}$ pro Stunde feststellbar. Dies entspricht für die jeweiligen Proben einer möglichen Erhöhung des Messwertes der Wärmeleitfähigkeit L um 0,0003 bis $0,0010 \text{ J s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ K}^{-1}$ pro weitere Mess-Stunde. Als Ursache werden auslaufende und sich am unteren Bereich der Probe ansammelnde Zellinhalte (v. a. Nektar) vermutet, die zu einem kleinräumigen Füllen von Hohlräumen der unebenen Wabenoberfläche und somit zu einem besseren Kontakt der Probe mit der Messapparatur führten.

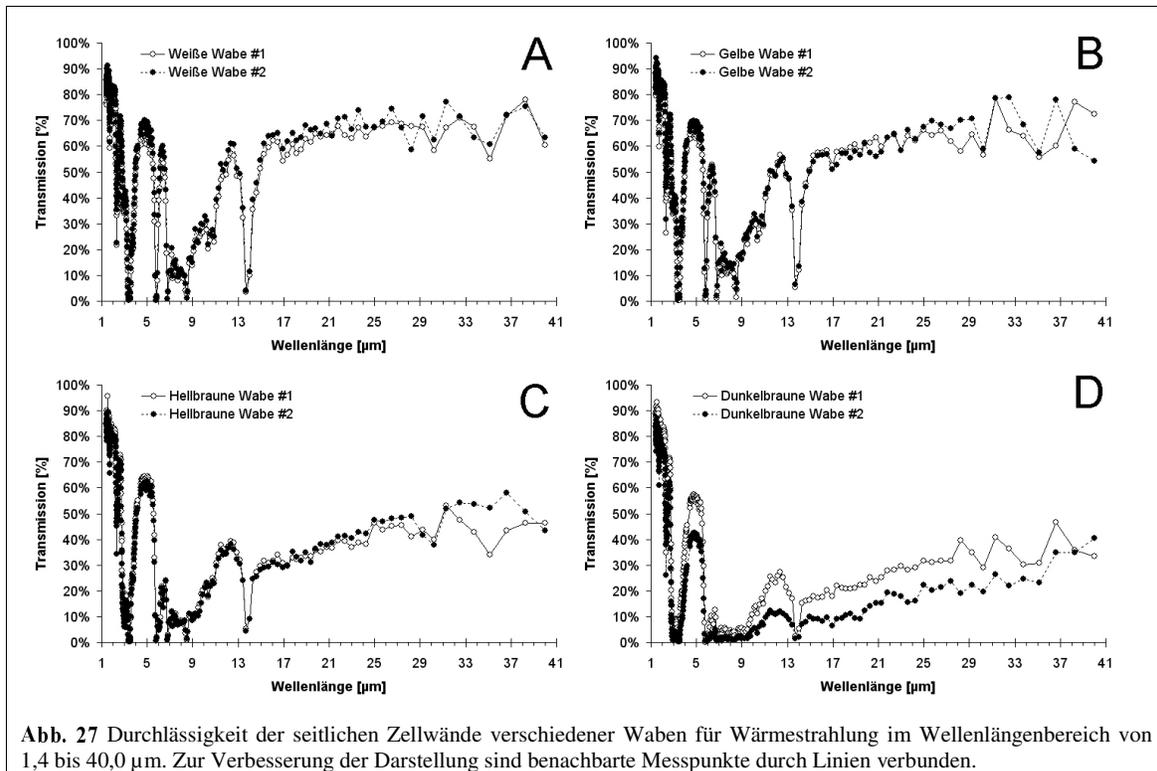
3.3.2 Durchlässigkeit der Zellwände für Wärmestrahlung

Im untersuchten Wellenlängenbereich zeigten die Seitenwände der Wabenzellen insgesamt eine gute Durchlässigkeit für Wärmestrahlung (Abb. 27), die in der Reihenfolge weißes/gelbes Wachs – hellbraunes Wachs – dunkelbraunes Wachs abnahm.

Im Spektrum zeigten sich Bereiche unterschiedlich guter Durchlässigkeit. Insbesondere bei den weißen und gelben Waben fanden sich im langwelligen Bereich ($\lambda > 11 \mu\text{m}$) hohe Transmissionsgrade von 45-80 % bzw. 30-45 % (hellbraunes Wachs).

Die Reflexion war bei allen Proben gering, im Mittel ca. 5-6 %.

Die Extinktionswerte nahmen in der Reihenfolge weißes/gelbes Wachs – hellbraunes Wachs – dunkelbraunes Wachs zu (Tab. 6). Zwischen den weißen und gelben Wachsproben war keine klare Trennung möglich.



Innerhalb der Proben findet sich eine unterschiedlich gerichtete Temperaturabhängigkeit der Rosseland-gewichteten Extinktion $e^*_R(T)$. Bei den weißen und gelben Zellwandproben findet sich eine Zunahme der Extinktion mit der Mittelungstemperatur in dem für die Verhältnisse im Bienenstock relevanten Temperaturbereich von ca. 30-45 $^{\circ}\text{C}$ (Tab. 6). Bei den hell- und dunkelbraunen Brutwabenzellwänden ist im selben Temperaturbereich tendenziell eine Abnahme feststellbar, jedoch mit Ausnahme der zweiten Probe für hellbraunes Wachs, bei der eine leichte Zunahme auftritt (Tab. 6).

Tab. 6 Rosseland-gemittelter Extinktionskoeffizient $e^*_R(T)$ [$\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$] der Zellwände für verschiedene Temperaturen.

Zellwandprobe	30 $^{\circ}\text{C}$	35 $^{\circ}\text{C}$	40 $^{\circ}\text{C}$	45 $^{\circ}\text{C}$
Weißer Wabe #1	0,722	0,728	0,733	0,737
Weißer Wabe #2	0,580	0,585	0,589	0,592
Gelber Wabe #1	0,737	0,741	0,744	0,748
Gelber Wabe #2	0,537	0,539	0,541	0,543
Hellbrauner Wabe #1	1,133	1,132	1,130	1,129
Hellbrauner Wabe #2	1,203	1,204	1,205	1,205
Dunkelbrauner Wabe #1	1,541	1,539	1,535	1,531
Dunkelbrauner Wabe #2	1,606	1,603	1,600	1,596

3.3.3 Simulation mit künstlich erwärmtem Thorax

3.3.3.1 Wärmeausbreitung auf derselben Wabenseite

Die Nachbildung der bei Bienen auf der Wabenoberfläche und im Zellinnern vorgefundenen Thoraxtemperaturen (Kap. 3.1, Tab. 3) mit einem künstlich erwärmten Thorax führte zu einer nachweisbaren Erwärmung der umliegenden Brutzellen. Das Ausmaß der Erwärmung hing neben der T_{Th} und der Position der Messfühler (T_{Brut} am Zellboden und T_{Deckel} unterhalb des Brutdeckels) vor allem von dem jeweiligen Verhalten ab, das durch die Position des Thorax (in einer offenen Zelle, an den Brutdeckel angedrückt oder in kurzem Abstand zum Brutdeckel) simuliert wurde. Die zeitlichen Änderungen der Temperatur in der dem Thorax benachbarten Zelle #1 zeigt Tab. 7.

Tab. 7 Simulation des Heizverhaltens mit einem künstlich erwärmten Thorax in verschiedenen Positionen (Variationen A, B, C) bezüglich der gedeckelten Brut. T_{Th} ist die mittlere Thoraxtemperatur während der gesamten Simulationsdauer (30 Min.). T_{Brut} wurde am Boden von Zelle 1 gemessen (Abb. 14 links). Die Temperaturen der weiter entfernten Zellen 2 und 3 sind Tab. 8 zu entnehmen. T_{Deckel} wurde im Zellinnern direkt unterhalb des Brutdeckels gemessen. Die Ausgangstemperatur der Waben vor Beginn des Heizens war $32,8 \pm 0,1$ °C bis $33,9 \pm 0,1$ °C. ΔT_{Brut} und ΔT_{Deckel} geben die Temperaturänderungen zum Zeitpunkt $t = 2, 5, 10$ und 30 Min. nach Beginn des Heizens an. Die maximale Aufwärmrate r_{max} [°C Min.⁻¹] von T_{Brut} und T_{Deckel} zu Beginn der Heizzyklen ist angegeben. Alle Werte geben Mittelwert und Standardabweichung von N Simulationszyklen an.

T_{Th}	Messort	$t = 2$ Min.	$t = 5$ Min.	$t = 10$ Min.	$t = 30$ Min.	r_{max}	N
<i>Variation A: Thorax in einer leeren Zelle</i>							
35,2±0,4 °C	ΔT_{Brut} :	0,21±0,01 °C	0,37±0,06 °C	0,53±0,03 °C	0,71±0,03 °C	0,15±0,01	3
36,3±0,4 °C	ΔT_{Brut} :	0,27±0,02 °C	0,48±0,02 °C	0,65±0,08 °C	0,93±0,07 °C	0,19±0,01	3
38,6±0,6 °C	ΔT_{Brut} :	0,51±0,04 °C	0,91±0,04 °C	1,21±0,06 °C	1,63±0,07 °C	0,34±0,02	3
41,7±0,9 °C	ΔT_{Brut} :	0,79±0,04 °C	1,40±0,07 °C	1,89±0,08 °C	2,54±0,04 °C	0,52±0,03	4
39,5±1,0 °C	ΔT_{Deckel} :	0,45±0,07 °C	0,88±0,11 °C	1,19±0,18 °C	1,58±0,02 °C	0,31±0,04	3
<i>Variation B: Thorax auf der Wabenoberfläche, in Kontakt mit dem Brutdeckel</i>							
37,5±0,4 °C	ΔT_{Brut} :	0,13±0,06 °C	0,33±0,11 °C	0,47±0,14 °C	0,72±0,13 °C	0,12±0,04	6
40,3±0,7 °C	ΔT_{Brut} :	0,17±0,06 °C	0,46±0,10 °C	0,73±0,13 °C	1,12±0,23 °C	0,14±0,03	5
37,5±0,4 °C	ΔT_{Deckel} :	1,05±0,23 °C	1,40±0,21 °C	1,55±0,19 °C	1,82±0,20 °C	0,89±0,34	4
39,8±0,8 °C	ΔT_{Deckel} :	1,84±0,49 °C	2,38±0,46 °C	2,66±0,44 °C	2,99±0,48 °C	1,54±0,63	6
<i>Variation C: Thorax auf der Wabenoberfläche, 1,0 bis 1,5 mm Abstand zum Brutdeckel</i>							
35,8±0,3 °C	ΔT_{Brut} :	0,05±0,02 °C	0,15±0,04 °C	0,25±0,05 °C	0,38±0,07 °C	0,06±0,02	4
37,9±0,5 °C	ΔT_{Brut} :	0,07±0,02 °C	0,23±0,05 °C	0,38±0,09 °C	0,59±0,12 °C	0,07±0,01	3
40,1±0,8 °C	ΔT_{Brut} :	0,10±0,06 °C	0,32±0,14 °C	0,51±0,19 °C	0,80±0,29 °C	0,09±0,05	7
39,8±0,7 °C	ΔT_{Deckel} :	0,79±0,09 °C	1,14±0,06 °C	1,37±0,06 °C	1,49±0,05 °C	0,60±0,12	3

Bei den beiden als spezielles Brutwärmeverhalten identifizierten Verhaltensweisen „in Zelle heizen“ und „bewegungsloses Andrücken des Thorax an den Brutdeckel“ (Var. A und B) waren schon nach kurzer Zeit (1-2 Minuten) deutliche Erwärmungen der Nachbarzelle feststellbar, die sich von den natürlichen Schwankungen der Wabentemperatur im Brutschrank unterschieden. Auch relativ niedrige Thoraxtemperaturen waren wirksam: Bei der niedrigsten simulierten T_{Th} von 35,2 °C (diese entsprach einem anfänglichen Temperaturgradienten von ca. 2 °C zur Wabentemperatur) traten nach 2 bis 10 Min. Heizdauer Anstiege von T_{Brut} um 0,2 bis 0,5 °C auf.

Die stärksten Temperaturänderungen (bis zu 0,5 °C Min.⁻¹) waren in allen Fällen zu Beginn jedes Simulationsdurchgangs feststellbar. Mit zunehmender Simulationsdauer wurden die Temperaturanstiege geringer, was die Ausbildung eines stabilen Temperaturfeldes um den Thorax andeutete. So betrug z.B. die Änderung der Brutdeckeltemperatur ΔT_{Deckel} bei ange-drücktem Thorax (Variation B, $T_{Th} = 39,8$ °C) in den ersten beiden Minuten +1,8 °C, in den letzten 20 Minuten dagegen nur noch +0,3 °C (Tab. 7).

Das Andrücken des Thorax an den Brutdeckel (BUJOK *et al.* 2002) bewirkte eine Verbesserung der Wärmeübertragung um den Faktor 1,9 bis 2,6 gegenüber einem nicht angedrückten Thorax derselben Temperatur. Die bei diesen beiden Thoraxpositionen (Variationen B und C) jeweils erreichten Aufwärmraten r_{max} sowie der Anstieg von T_{Deckel} (Tab. 7) unterschieden sich signifikant ($T_{Th} = 39,8$ °C; einseitiger Mann-Whitney U-Test, $P < 0,05$ für alle Tests bei $t = 2, 5, 10$ und 30 Min. nach Simulationsbeginn und für r_{max}).

Die Änderungsgeschwindigkeiten von T_{Brut} am Zellboden sind für die Untersuchung der Bruttemperatur in einem gewöhnlichen Beobachtungsstock relevant (Kap. 3.3.4). Demnach kann eine Änderung von T_{Brut} mit Aufwärmraten bis zu 0,15 °C Min.⁻¹ sowohl von bewegungslosen, angedrückten Bienen auf der Wabenoberfläche mit sehr hoher Thoraxtemperatur ($T_{Th} = 40,3 \pm 0,7$ °C) als auch von Zellbesuchern mit leicht erwärmtem Thorax ($T_{Th} < 36$ °C) hervorgerufen werden (Tab. 7). Höhere und signifikant unterschiedliche Aufwärmraten ($\geq 0,2$ °C Min.⁻¹) können dagegen nur von Zellbesuchern mit hoher Thoraxtemperatur ($T_{Th} > 36$ °C) verursacht werden (einseitiger Mann-Whitney U-Test, $P < 0,05$).

Tab. 8 Erwärmung am Zellboden (T_{Brut}) der weiter entfernten Brutzellen #2 und #3 nach $t = 30$ Minuten (Mittelwerte aus jeweils N Simulationen). Zur Erklärung der Thoraxpositionen (Var. A, B, C) siehe Abb. 14.

T_{Th}	Var. A (in Zelle)		Var. B (an Zelldeckel gedrückt)		Var. C (Abstand zum Zelldeckel)		N
	Zelle #2	Zelle #3	Zelle #2	Zelle #3	Zelle #2	Zelle #3	
35,2±0,4 °C	0,32±0,03 °C	0,14±0,02 °C	-	-	-	-	3
36,3±0,4 °C	0,41±0,07 °C	0,16±0,04 °C	-	-	-	-	3
37,5±0,5 °C	-	-	0,30±0,06 °C	0,20±0,08 °C	-	-	6
38,6±0,6 °C	0,75±0,05 °C	0,30±0,03 °C	-	-	-	-	3
40,1±0,7 °C	-	-	-	-	0,33±0,10 °C	0,22±0,07 °C	6
40,3±0,8 °C	-	-	0,47±0,05 °C	0,38±0,13 °C	-	-	4
41,7±0,9 °C	1,15±0,04 °C	0,45±0,03 °C	-	-	-	-	4

Bei allen simulierten Verhaltensweisen (Var. A, B, C) waren Temperaturanstiege auch an den Böden der weiter entfernten Zellen #2 (mit einer Zwischenzelle) und #3 (mit zwei Zwischenzellen) feststellbar (Tab. 8). Die stärksten Erwärmungen erfolgten bei Variation A mit dem Thorax im Zellinnern.

3.3.3.2 Wärmeausbreitung auf der anderen Wabenseite

Die von einem erwärmten Thorax im Innern einer offenen Zelle abgegebene Wärme führt auch auf der anderen Wabenseite zu einer wahrnehmbaren Temperaturerhöhung der nächstgelegenen Zellen (Tab. 9).

Tab. 9 Erwärmung der nächstliegenden Brutzellen (#1, #2, #3, vgl. Abb. 14) durch einen auf der anderen Wabenseite im Innern einer leeren Zelle befindlichen und künstlich erwärmten Thorax (Mittelwerte und Standardabweichungen aus jeweils $N = 3$ Durchgängen). Angegeben ist die Änderung der Brutzelltemperatur relativ zur Ausgangstemperatur der Wabe (32,4 bis 33,4 °C) vor dem Beginn der Heizzyklen. Durch die zeitliche Verzögerung der Erwärmung der Zelldeckel (T_{Deckel}) und der Zellböden (T_{Brut}) weit entfernter Zellen treten vereinzelt negative Werte auf. Diese sind auf die vom Brutschrank erzeugten, regulatorisch bedingten Temperaturschwankungen in den Proben ($\pm 0,1$ °C) zurückzuführen. Die Aufwärmrate ist in allen Fällen $< 0,2$ °C Min.⁻¹.

T_{Th} [°C]	Brutzelle Nr.	$t = 2$ Min.	$t = 5$ Min.	$t = 10$ Min.	$t = 20$ Min.	$t = 30$ Min.
Messgröße:	T_{Brut}					
37,3±0,5	#1	0,16±0,01	0,40±0,05	0,64±0,12	0,85±0,10	0,96±0,12
	#2	0,03±0,02	0,15±0,03	0,29±0,09	0,44±0,07	0,51±0,05
	#3	-0,03±0,05	-0,01±0,04	0,06±0,03	0,17±0,02	0,25±0,03
40,4±0,7	#1	0,31±0,04	0,69±0,06	1,03±0,09	1,37±0,11	1,56±0,12
	#2	0,08±0,04	0,24±0,04	0,43±0,06	0,69±0,08	0,85±0,09
	#3	0,03±0,05	0,06±0,03	0,14±0,03	0,29±0,06	0,42±0,06
Messgröße:	T_{Deckel}					
37,3±0,5	#1	-0,03±0,09	0,08±0,08	0,19±0,06	0,29±0,03	0,40±0,10
	#2	-0,05±0,08	0,00±0,06	0,07±0,04	0,13±0,02	0,22±0,08
	#3	-0,05±0,08	0,00±0,04	0,05±0,04	0,09±0,04	0,17±0,06
40,4±0,7	#1	0,09±0,03	0,17±0,03	0,26±0,03	0,58±0,07	0,61±0,07
	#2	0,05±0,04	0,05±0,03	0,07±0,05	0,31±0,07	0,34±0,07
	#3	0,05±0,05	0,06±0,05	0,05±0,06	0,23±0,08	0,25±0,08

Aufgrund der räumlichen Verhältnisse (Abb. 14) war die Erwärmung vor allem in der Nähe der Zellböden (T_{Brut}) derjenigen Zellen feststellbar, die nur wenige mm von dem im Zellinnern befindlichen Thorax entfernt waren. Nur bei den längsten Heizdauern und bei den höchsten Thoraxtemperaturen war auch eine Erwärmung unterhalb der Brutdeckel (T_{Deckel}) jener Zellen feststellbar, die jedoch selbst im äußersten Fall ($t = 30$ Min., $T_{Th} = 40$ °C) und für die direkt benachbarte Zelle nicht mehr als 0,6 °C ausmachte.

3.3.4 Bruttemperatur und Zellbesuche im Beobachtungsstock

Während der dreistündigen Beobachtung bei $26,0 \pm 0,7$ °C Raumtemperatur und $32,3 \pm 0,6$ °C Stocktemperatur wurde die Temperatur T_{Brut} im Innern der untersuchten Brutzellen bei $33,6 \pm 0,6$ °C (kühlste Zelle) bis $35,1 \pm 0,3$ °C (wärmste Zelle) und somit im Optimumbereich der Brutentwicklung (HIMMER 1932) gehalten (Abb. 28, Tab. 10).

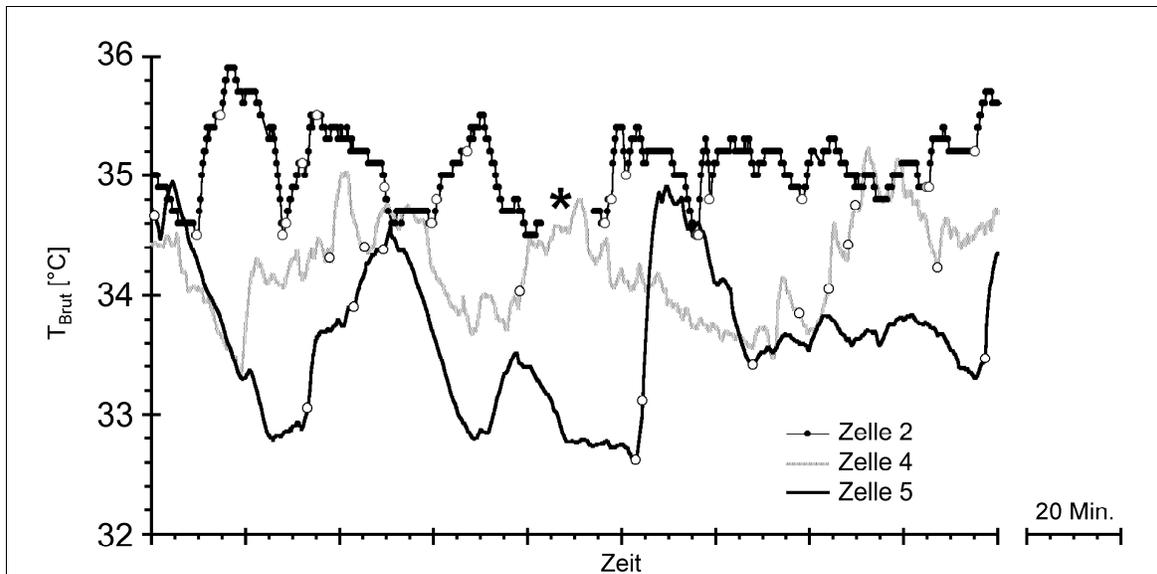


Abb. 28 Gleichzeitig im Innern dreier verschiedener Brutzellen (Zelle 1-3) am Zellboden gemessene Temperaturen T_{Brut} . Zur räumlichen Lage der Zellen siehe Abb. 29. Die weißen Kreise markieren die Zeitpunkte, an denen in einer der jeweils benachbarten offenen Zellen ein Langzeitzellbesuch mit $T_{Th(Beginn)} \geq 36$ °C begann. Bei Zelle 2 sind benachbarte Messwerte (Ablesegenauigkeit 0,1 °C, Ableseintervall 15 s) zur Verbesserung der Darstellung durch Linien verbunden. Der Stern (*) markiert eine Lücke von 11 Min. in dieser Aufzeichnung. Die Zellen 4 und 5 wurden kontinuierlich mit einer Auflösung von 0,01 °C registriert. Man beachte die z. T. gegenläufigen Temperaturänderungen der nah beieinander liegenden Brutzellen.

Die Bruttemperatur sank nie unter 32,6 °C (gemessen in der äußersten Zelle des Brutbereichs) und zeigte mehrmals Anstiege bis 35,9 und 36,0 °C, jedoch nicht darüber. Trotz der räumlichen Nähe der untersuchten Brutzellen konnten teilweise gegenläufige Temperaturverläufe, d. h. eine Erwärmung in einer Zelle und gleichzeitig ein Abkühlen in einer anderen Zelle, beobachtet werden (Abb. 28).

3.3.4.1 Bienen auf der Wabenoberfläche

Zu jedem Zeitpunkt befanden sich 6 bis 16 Bienen (im Mittel $11,4 \pm 2,1$) im Untersuchungsgebiet von 6×8 Zellen. Die Thoraxtemperatur dieser Bienen lag im Bereich von 31,1 bis 42,8 °C ($N = 830$ Messwerte aus 73 Einzelbildern). Die durchschnittliche T_{Th} pro Bild war $32,7 \pm 0,8$ bis $35,2 \pm 1,4$ °C.

In 56 Fällen wurden Thoraxtemperaturen über 36 °C gemessen. Solche Bienen ($T_{Th} > 36$ °C) können, falls sie sich bewegungslos an die Wabe andrücken und ihre hohe T_{Th} aufrechterhal-

ten, den Temperaturverlauf in den benachbarten gedeckelten Brutzellen ähnlich stark beeinflussen wie Zellbesucher mit nur leicht erhöhter T_{Th} in einer offenen Zelle (Tab. 7, Variationen B und C).

Um diese Möglichkeit auszuschließen, wurde das Verhalten dieser Bienen für je 2 Minuten vor und nach der Messung näher analysiert. Die Mehrzahl dieser Bienen war nur kurzzeitig im Untersuchungsgebiet zu finden:

- 10 Messungen stammten von Bienen, die sich im Brutbereich umher bewegten und dabei das Untersuchungsgebiet durchquerten, ohne bewegungslos stehenzubleiben.
- 42 Messungen mit $T_{Th} > 36$ °C stammten von Bienen, die aufgrund unmittelbar (d. h. in weniger als 2 Min. Abstand) vorhergehender oder anschließender Zellbesuche nur kurz an der Wabenoberfläche sichtbar waren. In 8 Fällen handelte es sich sogar um Bienen, die während der Unterbrechung eines Zellbesuchs (vgl. Abb. 24 und Tab. 3) nur kurz an der Wabenoberfläche sichtbar waren und wieder in dieselbe Zelle zurückkehrten oder um Bienen, die zwischen aufeinander folgenden Zellbesuchen von einer Zelle zur anderen wechselten. Alle genannten Bienen waren deshalb nur kurz in dem Untersuchungsgebiet zu finden. Zwei dieser Bienen standen für einige Zeit bewegungslos über einer Brutzelle und werden nachfolgend besprochen (siehe nächster Punkt).
- 6 Messungen stammten von Bienen, die für 0,5 bis 4,9 Minuten (im Mittel $2,4 \pm 1,9$ Min.) bewegungslos auf oder in der Nähe der untersuchten Brutzellen standen.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass nur die zuletzt genannten 6 Messungen von Bienen stammen, die einen messbaren Einfluss auf die lokale Bruttemperatur am Zellboden haben, wenngleich dieser geringer ist als der Einfluss von Zellbesuchern (Tab. 7).

3.3.4.2 Zellbesucher

Insgesamt wurden 98 Zellbesuche von 2,2 bis 46,6 Minuten Dauer (im Mittel $14,9 \pm 10,7$ Min.; $N = 92$ vollständig aufgezeichnete Zellbesuche) beobachtet. Während der meisten Zeit waren 1-3 leere Zellen um eine bestimmte Brutzelle herum gleichzeitig von Zellbesuchern besetzt (Tab. 10). Mit zunehmender Anzahl gleichzeitig stattfindender Zellbesuche wurde eine signifikante Zunahme der mittleren Temperatur in der jeweils betroffenen Brutzelle beobachtet (Tab. 10).

Die Änderungen der Bruttemperatur innerhalb von zwei Minuten nach dem Beginn des Zellbesuchs von Bienen mit $T_{Th} \geq 36$ °C wurden im Detail untersucht ($N = 73$ Zellbesuche mit $T_{Th(\text{Beginn})}$ von 36 bis 42 °C):

Die Temperatur am Zellboden (T_{Brut}) zwei Minuten nach Beginn dieser Zellbesuche unterschied sich signifikant von den Ausgangswerten bei Beginn des jeweiligen Zellbesuchs und war im Mittel um $0,32 \pm 0,34$ °C höher ($N = 73$; t -Test für verbundene Stichproben, $P < 0,0001$). In 19 % dieser Zellbesuche war keine Erwärmung feststellbar ($N = 14$). Bei den übrigen Zellbesuchen (81 %) betrug die tatsächliche Erwärmung innerhalb von 2 Min. bis zu 1,4 °C, im Mittel $0,43 \pm 0,26$ °C ($N = 59$). In Abb. 28 sind diese Heizaktivitäten durch sprunghafte Anstiege der Temperatur erkennbar. Abb. 29 zeigt eine Detailanalyse.

Tab. 10 Auswirkung von Zellbesuchen auf die Temperatur der direkt angrenzenden gedeckelten Brutzellen. Gezeigt ist (Spalte „Gesamtzeit“) die mittlere Temperatur am Zellboden (T_{Brut}) von 5 Brutzellen (Z 1 bis 5) während der gesamten Beobachtungsdauer von 180 Minuten. Daneben sind die Temperaturwerte differenziert dargestellt und gemäß der Phasen mit einer bestimmten Anzahl von Zellbesuchern ($N_{Besucher}$) in den direkt angrenzenden leeren Zellen zusammengefasst. Die Anzahl leerer Zellen und damit die maximal mögliche Besucherzahl in der direkten Nachbarschaft der einzelnen Brutzellen war 4 (Brutzelle 4), 5 (Zelle 2) und jeweils 6 (Brutzellen 1, 3 und 5).

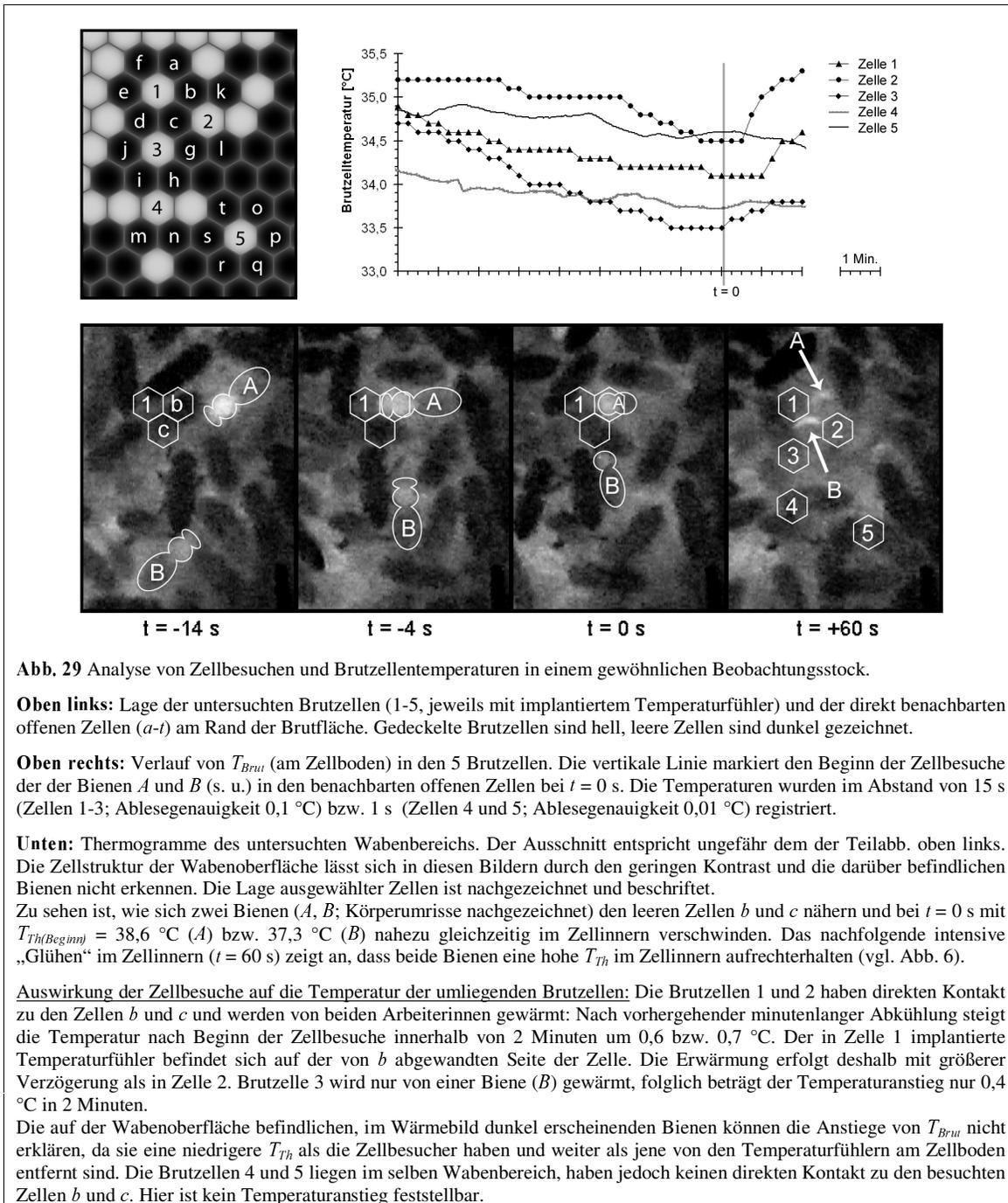
Die %-Werte beziehen sich auf die gesamte Beobachtungsdauer und geben die Zeit an, in der eine bestimmte Besucherzahl ($N_{Besucher}$) gefunden wurde, die nachfolgende Temperaturangabe ist der mittlere Wert von T_{Brut} in diesen Zeiten ($t > 1,5$ Min.). Der Anstieg der Bruttemperatur mit der Anzahl der gleichzeitig stattfindenden Zellbesuche ($N_{Besucher}$) ist signifikant (Jonckheere's Trend-Test, $P < 0,001$ für jede der Brutzellen).

Der Temperaturwert in Klammern benennt ebenfalls den Wert von T_{Brut} in diesen Zeiten, allerdings ging hier für jede Phase mit unveränderter Anzahl von Zellbesuchern ($N_{Besucher}$) jeweils nur 1 gemittelter Wert in die Berechnung ein, so dass jede Phase, unabhängig von ihrer Dauer, gleich gewichtet wurde. Der nachfolgende Wert in Klammern gibt die Anzahl dieser Phasen an.

Z	Gesamtzeit	$N_{Besucher}$						
		0	1	2	3	4	5	6
1	100 % 35,0±0,5 °C	0 % --- --- (0)	12,0 % 34,2±0,2 °C (34,3±0,1 °C) (3)	34,3 % 34,8±0,3 °C (34,7±0,3 °C) (10)	35,7 % 35,3±0,3 °C (35,2±0,4 °C) (13)	15,0 % 35,7±0,1 °C (35,7±0,2 °C) (5)	3,1 % 35,8±0,1 °C (35,8±0,0 °C) (2)	0 % --- --- (0)
2	100 % 35,1±0,3 °C	0 % --- --- (0)	21,9 % 34,9±0,2 °C (34,9±0,2 °C) (4)	51,3 % 35,0±0,2 °C (35,0±0,3 °C) (13)	25,6 % 35,4±0,2 °C (35,4±0,2 °C) (7)	1,3 % 35,4±0,0 °C (35,4 °C) (1)	0 % --- --- (0)	
3	100 % 34,2±0,4 °C	3,6 % 33,9±0,1 °C (34,0±0,2 °C) (2)	20,8 % 34,0±0,3 °C (34,1±0,2 °C) (8)	39,4 % 34,2±0,4 °C (34,2±0,3 °C) (13)	22,2 % 34,2±0,3 °C (34,3±0,3 °C) (5)	6,4 % 34,2±0,3 °C (34,1±0,1 °C) (3)	7,5 % 34,5±0,4 °C (34,5±0,5 °C) (2)	0 % --- --- (0)
4	100 % 34,2±0,4 °C	14,7 % 33,8±0,2 °C (33,8±0,0 °C) (3)	13,3 % 33,9±0,4 °C (34,2±0,0 °C) (4)	46,8 % 34,2±0,4 °C (34,3±0,3 °C) (13)	21,4 % 34,4±0,3 °C (34,3±0,3 °C) (5)	3,7 % 35,0±0,2 °C (35,0±0,2 °C) (2)		
5	100 % 33,6±0,6 °C	5,2 % 32,9±0,1 °C (32,9 °C) (1)	24,4 % 33,3±0,3 °C (33,3±0,3 °C) (5)	55,6 % 33,7±0,5 °C (33,6±0,6 °C) (9)	13,4 % 34,3±0,3 °C (34,3±0,3 °C) (6)	1,4 % 34,9±0,0 °C (34,9 °C) (1)	0 % --- --- (0)	0 % --- --- (0)

Kurz nach dem Beginn dieser Zellbesuche (Verzögerung: 25,1±18,8 s; $N = 59$) war eine Erhöhung der bereits vorliegenden Aufwärm- bzw. Abkühlrate r um mindestens 0,2 °C Min.⁻¹ feststellbar, wobei sich r im Mittel von 0,0±0,2 °C Min.⁻¹ (unmittelbar vor dem Zellbesuch) auf 0,5±0,3 °C Min.⁻¹ innerhalb der nachfolgenden 2 Minuten erhöhte ($N = 59$).

Die höchsten Aufwärmraten wurden festgestellt, wenn zwei oder drei offene Zellen neben derselben Brutzelle innerhalb kurzer Zeit von zwei oder drei Bienen mit $T_{Th(Beginn)} \geq 36$ °C besucht wurden, oder wenn der Beginn eines solchen Zellbesuchs mit einer von anderen Bienen verursachten Aufwärmphase dieser Zelle zusammentraf, d. h. die Aufwärmrate (r) innerhalb der Zelle war bereits $r > 0$ bei Beginn des Zellbesuchs. In diesen Fällen wurde r bis auf 1,5 °C Min.⁻¹ erhöht (Abb. 28).



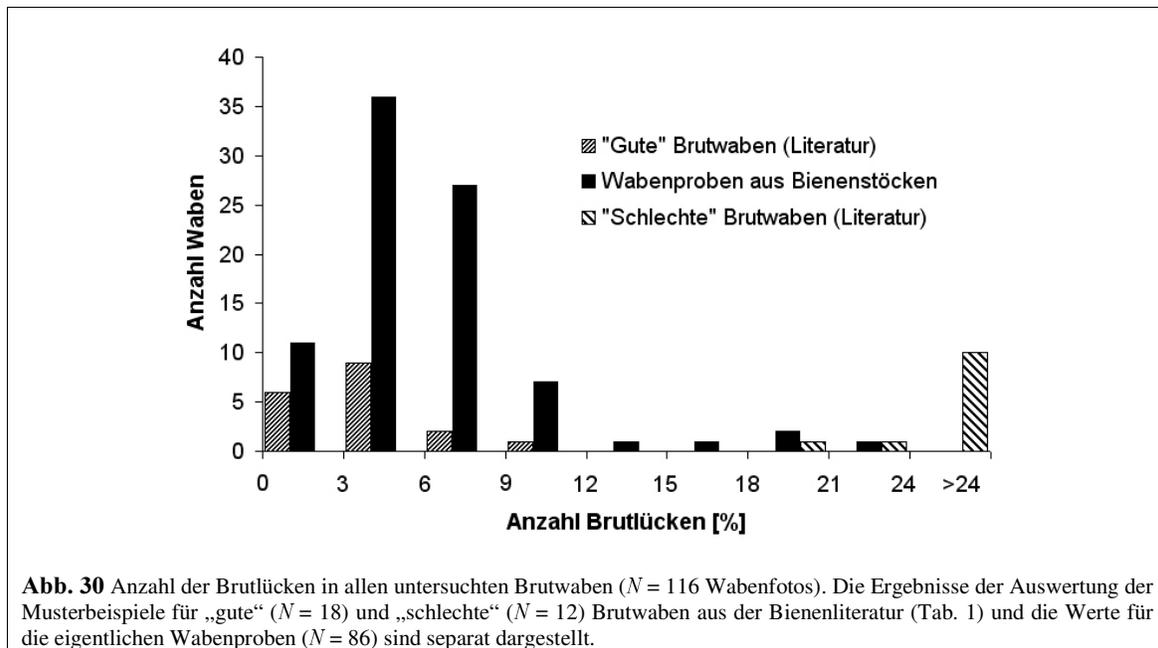
In 19 % der näher untersuchten Zellbesuche konnte kein Einfluss auf die Bruttemperatur oder nur ein geringer Anstieg der Aufwärmrate um weniger als die erwarteten $0,2$ °C Min.^{-1} festgestellt werden. Dies lässt eine Änderung des Wärmeverhaltens (Verminderung der Wärmeproduktion) nach dem Beginn des Zellbesuchs vermuten. In allen diesen Fällen war T_{Brut} zu Beginn des Zellbesuchs bereits im Optimalbereich der Brutentwicklung ($T_{Brut} = 35,1 \pm 0,6$ °C; $N = 14$), d. h. weiteres Erwärmen war zu diesen Zeitpunkten nicht zwingend notwendig. Diese Werte von T_{Brut} waren signifikant höher als bei den zuvor besprochenen Zellbesuchen, bei denen anschließend ein Anstieg der Aufwärmrate festgestellt wurde ($T_{Brut} = 34,4 \pm 0,6$ °C; $N = 59$; zweiseitiger Wilcoxon, Mann-Whitney U -Test, $P < 0,01$).

3.4 Häufigkeit und Verteilung der Lücken im gedeckelten Brutbereich

3.4.1 Anzahl der Lücken im Brutnest

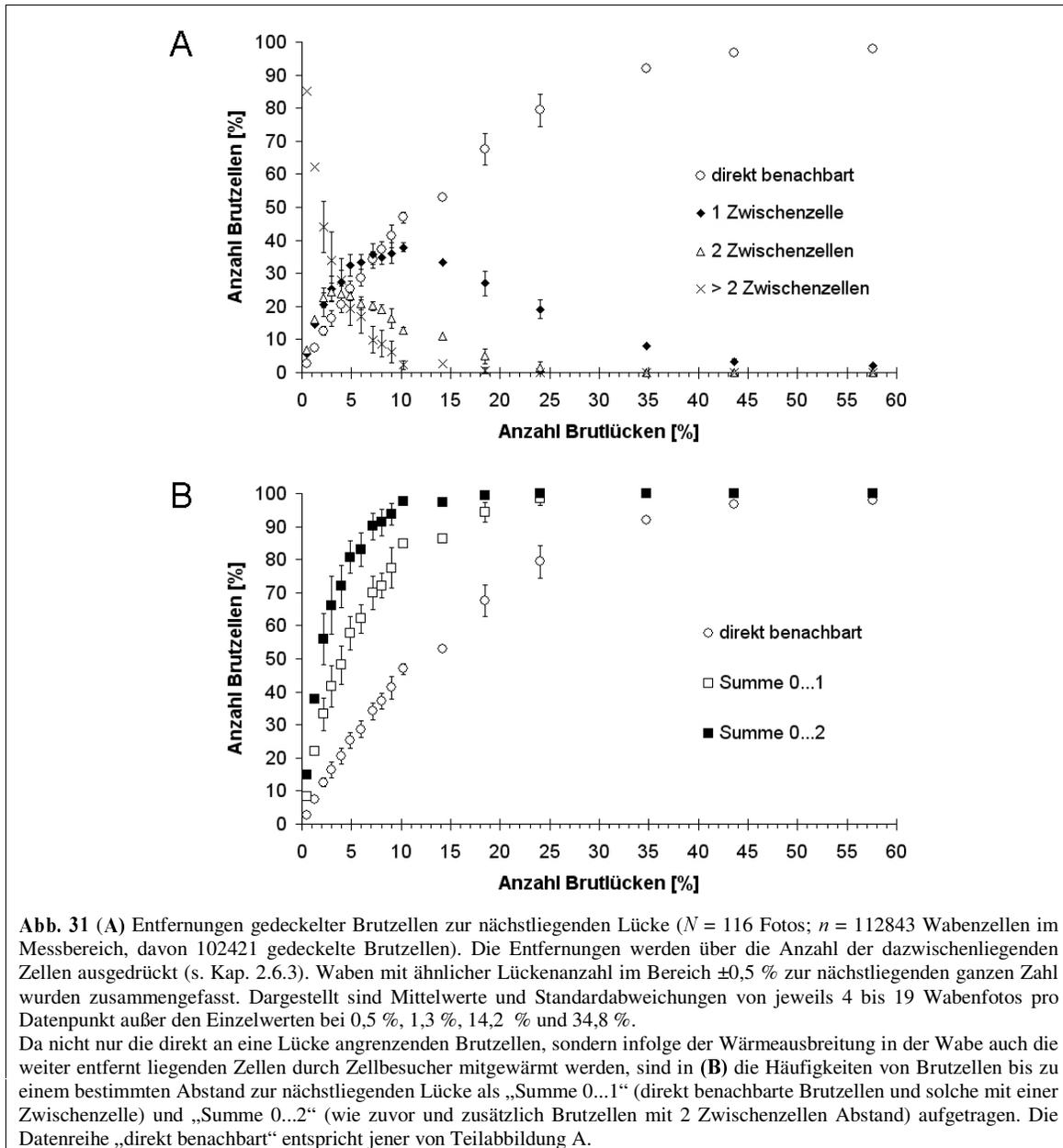
Die durch die Anzahl der Brutlücken innerhalb der gedeckelten Brutfläche ausgedrückte Qualität der untersuchten Waben ist in Abb. 30 dargestellt. Bei der Durchsicht von Bienenstöcken wurden Brutlückenanzahlen von 0,5 bis 22 % gefunden (Mittelwert $6,4 \pm 3,8$ %, $N = 86$), wobei die meisten Waben Werte von 3 bis 9 % Lückenanteil aufwiesen.

Die Literaturbeispiele für „gute“ Brutwaben wurden bereits von den jeweiligen Autoren hinsichtlich einer geringen Lückenanzahl ausgewählt (s. Bildunterschriften in Tab. 1) und wiesen im Mittel $4,4 \pm 2,5$ % Lücken auf ($N = 18$).



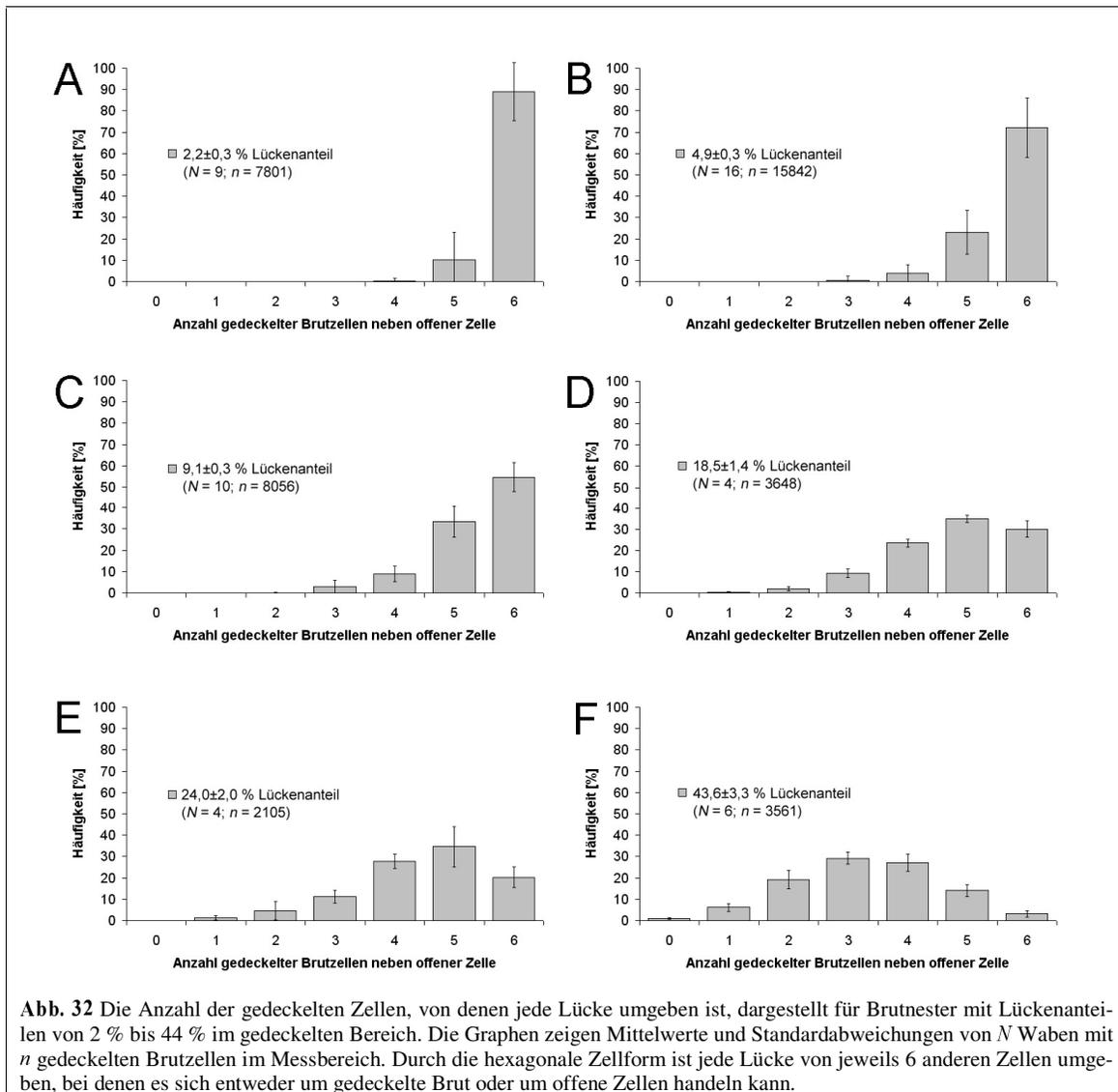
3.4.2 Einseitige (zweidimensionale) Verteilung der Brutlücken

Beim Anstieg der Zahl der Brutlücken von 0 bis 50% ändern sich die räumlichen Verhältnisse, die hier durch die Abstände der gedeckelten Brutzellen zur nächsten Lücke ausgedrückt werden, in systematischer Weise (Abb. 31). Diese nachfolgend beschriebene „Systematik“ der Veränderung der Abstände ist nicht im Sinne eines planvollen Vorgehens durch die Arbeiterinnen (Ausräumverhalten) oder die Königin (räumlich-zeitliches Eiablageverhalten) zu verstehen, sondern sie resultiert aus der Begrenztheit der Wabenfläche und Gesamtzellzahl sowie der deshalb unvermeidbar kleiner werdenden gedeckelten „Teilflächen“ zwischen den Lücken bei einer Erhöhung der Lückenzahl. Dadurch werden große Abstände von gedeckelten Zellen zu Lücken zunehmend unmöglich. Am Beispiel der in der Nähe von Brutlücken liegenden Zellen (d. h. 0 bis 2 Zwischenzellen Abstand) werden die Änderungen nachfolgend erläutert:



- Mit jeder Erhöhung der Anzahl der Brutlücken erhöht sich die Anzahl der gedeckelten Brutzellen in direktem Kontakt (d. h. ohne Zwischenzellen) zu einer Brutlücke. Bei insgesamt niedriger Lückenzahl ist der Anstieg dieser Kurve sehr steil (Abb. 31 A), da jede Lücke von bis zu 6 gedeckelten Brutzellen umgeben ist.
- Die Anzahl der gedeckelten Brutzellen mit *einer* Zwischenzelle zur nächsten Lücke erhöht sich bei Zunahme der Lückenzahl zunächst. Die größte Anzahl solcher Brutzellen (d. h. mit einer Zwischenzelle zur nächsten Lücke) findet sich bei Lückenhäufigkeiten von ca. 10 %. Bei noch höheren Lückenzahlen gibt es zwischen den Lücken keine genügend großen, ausschließlich aus gedeckelten Brutzellen bestehenden Teilflächen mehr. Folglich verringert sich mit jeder weiteren Erhöhung der Lückenzahl der Anteil der Brutzellen mit 1 Zwischenzelle Abstand zugunsten jener Brutzellen, die direkt an eine Lücke angrenzen.

- Für die Anzahl der Brutzellen mit 2 Zwischenzellen zur nächsten Lücke gelten ähnliche Verhältnisse wie zuvor, jedoch wird das Maximum bei Lückenanteilen von 3 % erreicht (Abb. 31). Bei höheren Werten verringert sich aufgrund der kleiner werdenden gedeckelten Teilflächen der Anteil der Brutzellen mit 2 Zwischenzellen zugunsten jener Zellen, die direkt an eine Lücke angrenzen oder 1 Zwischenzelle Abstand zu einer Lücke haben.



Bei den gemessenen Parametern des Brutwärmeverhaltens (Dauer des Zellbesuchs und T_{Th} im Zellinnern, Tab. 3) erfolgt eine Wärmeausbreitung über ein bis drei Brutzellen⁸ (Tab. 7, Tab.

⁸ Die „Grenze“ der nachweisbaren Wärmeausbreitung in einem Umkreis von bis zu 3 Zellen um eine Lücke basiert auf der Beobachtung des Wärmeverhaltens individueller Arbeiterinnen in der vorliegenden Arbeit. Bezüglich der Wärmeausbreitung in der Wabe ist es jedoch prinzipiell unbedeutend, ob eine lange Heizdauer in einer bestimmten Zelle einer einzelnen Arbeiterin zuzuschreiben ist oder ob mehrere Zellbesuche verschiedener Individuen mit hoher T_{Th} in derselben Zelle rasch (in manchen beobachteten Fällen nahezu nahtlos) aufeinander folgen. Auf diese Weise können selbst mehrere relativ kurze Zellbesuche von 5-10 Minuten effektiv wie ein langer Zellbesuch wirken. Es sei auch darauf hingewiesen, dass auf diese Weise sogar noch längere effektive Heizdauern als die hier zugrunde gelegten 30 Min. und eine noch weiter reichende Wärmeausbreitung erreicht werden können.

8). Die Anzahl der auf diese Weise beheizbaren gedeckelten Zellen ergibt sich aus den Häufigkeiten der Brutzellen mit Entfernungen bis zu einer bzw. bis zu zwei Zwischenzellen zur nächsten offenen Zelle.

Das Vorhandensein von relativ wenigen Brutlücken wirkt sich stark auf die räumlichen Verhältnisse im Brutnest und auf die Nähe der Brutzellen zu diesen Lücken aus. Die stärksten Zuwächse finden sich bei insgesamt niedrigen Lückenanteilen: bei 5 % Lücken liegen im Mittel 58 % („Summe 0...1“ in Abb. 31) bzw. 81 % („Summe 0...2“) der gedeckelten Brutzellen in der Nähe einer Lücke, bei 10 % Lücken sind es 81 % bzw. 95 %.

Für das beobachtete Brutwärmeverhalten im Zellinnern ist auch die Anzahl der gedeckelten Brutzellen relevant, mit denen die im Brutbereich befindlichen Lücken über eine gemeinsame Zellwand in Berührung stehen und auf die Wärme direkt übertragen werden kann:

Bei Lückenanteilen von 2 % bis ca. 15 % sind die meisten Lücken von 6 gedeckelten Brutzellen umgeben (Abb. 32 A-C). Mit zunehmender Lückenanzahl liegen offene Zellen zunehmend auch neben anderen offenen Zellen. Folglich verringert sich der Anteil der von 6 gedeckelten Brutzellen umgebenen Lücken und das Häufigkeitsmaximum verschiebt sich zu niedrigeren Werten: Bei 44 % Lücken sind die meisten Lücken nur noch von 3 gedeckelten Brutzellen umgeben). Das arithmetische Mittel der Anzahl umgebender Brutzellen verschiebt sich in diesem Bereich von $5,8 \pm 0,4$ (bei $2,2 \pm 0,2$ % Lückenanteil; $N = 7$ Waben) zu $3,3 \pm 1,2$ (bei $44 \pm 3,2$ % Lückenanteil; $N = 4$ Waben).

3.4.3 Beidseitige (dreidimensionale) Verteilung der Brutlücken

Bei Analyse der beidseitigen Lückenverteilung ergibt sich gegenüber den Ergebnissen der einseitigen Verteilung eine Verschiebung hin zu kürzeren Abständen, d. h. eine größere Anzahl gedeckelter Brutzellen liegt in der Nähe einer Lücke (Abb. 33) mit keiner, einer oder zwei Zwischenzellen Abstand.

So finden sich bei den Brutwaben mit nur 3,7 % Lückenanteil (Abb. 33 A) bei einseitiger Betrachtung der Lückenverteilung 45,8 % der Brutzellen in der Nähe einer Lücke, d. h. in direktem Kontakt über eine gemeinsame Zellwand (19,4 %) oder 1 Zwischenzelle entfernt (26,4 %). Bei Einbeziehung der beidseitigen Lückenverteilung erhöhen sich diese Anteile jeweils auf 28,0% und 36,5%, zusammen also 64,4 % der Brutzellen.

Schließt man auch die 2 Zwischenzellen entfernten Brutzellen mit ein, so erhöht sich der Anteil der entsprechend lückennah liegenden Zellen von 69,3% (einseitig) auf 88,4% (beidseitige Analyse).

Diese Ergebnisse lassen sich bei Betrachtung der in Abb. 21 gezeigten Brutwabe mit ca. 4,5% Lücken leicht nachvollziehen, da die von mir entwickelte Software CombUse die Ergebnisse der Analyse auch grafisch darstellt. Bei einseitiger Analyse finden sich noch einige Teilbereiche zwischen den Lücken, in denen die gedeckelten Brutzellen mehr als 2 Zwischenzellen zur nächsten Lücke entfernt sind (in Blau- und Rottönen gezeichnete Zellen in Abb. 21 B). Bezieht man auch die Lücken auf der Rückseite der Wabe mit ein, so werden diese Teilflächen verkleinert oder verschwinden ganz (Abb. 21 C), so dass der Anteil der weit von einer Lücke entfernten Brutzellen zurückgeht.

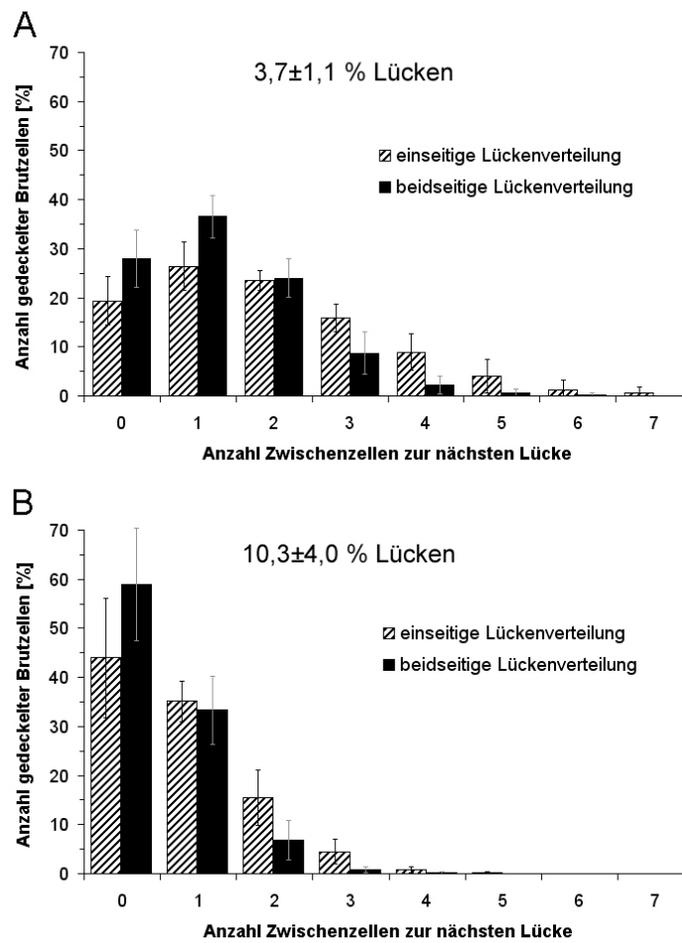


Abb. 33 Abstände von gedeckelten Brutzellen zur nächsten Lücke, wobei entweder nur die Lücken auf derselben Wabenseite oder die beidseitige Lückenverteilung berücksichtigt wurden. Die Daten stammen von 8 Waben (=16 Wabenfotos; $N = 14060$ gedeckelte Brutzellen) mit $3,7 \pm 1,1$ % Lücken (**A**) und von 3 Waben (6 Fotos; $N = 6352$ gedeckelte Brutzellen) mit $10,3 \pm 4,0$ % Lücken (**B**). Zur Kompensation der unterschiedlichen Größen der Waben (299 bis 1532 Zellen im Messbereich) sind jeweils die prozentualen Häufigkeiten gemittelt.

Bei den Waben mit 10,3 % Lückenanteil (Abb. 33 B) findet sich ein Anstieg der lückennah (d. h. mit keiner oder 1 Zwischenzelle Abstand) liegenden gedeckelten Brutzellen von 79,1 % (einseitig) auf 92,3 % (zweiseitige Analyse), die vor allem auf eine Zunahme des Anteils der direkt an eine Lücke angrenzenden Brutzellen von 44 % auf 58,9 % zurückzuführen ist.

Bei Berücksichtigung der bis zu 2 Zwischenzellen entfernt liegenden Brutzellen befinden sich bei dieser Lückenhäufigkeit (10,3%) bereits bei zweidimensionaler (einseitiger) Analyse 94,6% der Brutzellen in der Nähe einer Lücke. Bei beidseitiger Wabenanalyse erhöht sich dieser Anteil auf 99,1%.

4. Diskussion

4.1 Thoraxtemperaturen beim Besuch offener Zellen

Die zu Beginn dieser Arbeit aufgrund früherer Ergebnisse (KLEINHENZ 2000) vermuteten Heizaktivitäten von Zellbesuchern wurden durch die direkte Beobachtung und Temperaturmessung an Arbeiterinnen im Innern von Wabenzellen und durch Temperaturmessungen in den direkt benachbarten gedeckelten Brutzellen bestätigt. Die höchsten Thoraxtemperaturen (T_{Th}) zeigten sich beim Besuch von offenen Zellen, die in direktem Kontakt zu einer gedeckelten Brutzelle standen, während Zellbesuche in der Nachbarschaft von leeren Zellen oder Vorratzzellen, die nicht gewärmt werden müssen, mit signifikant niedrigerer T_{Th} erfolgten.

Die mit hoher T_{Th} besuchten Zellen können Eier oder ungedeckelte Larvenstadien enthalten, jedoch ist deren Anwesenheit keine Voraussetzung für die Wärmeproduktion im Zellinnern: Den Zellbesuchen vorangehende Anstiege der T_{Th} und die Aufrechterhaltung einer erhöhten T_{Th} während des Zellbesuchs treten ebenso beim Besuch vollkommen leerer Zellen auf, sofern diese an gedeckelte Brutzellen angrenzen (KLEINHENZ 2000; Kap. 3.2 und 3.3.4 in der vorliegenden Arbeit sowie Tab. 2 in KLEINHENZ *et al.* 2003).

Bei Honigbienen finden sich somit zwei Verhaltensweisen, die für eine Wärmeübertragung auf die Brutwabe optimiert sind: (1) das bewegungslose, minutenlange Andrücken des Thorax an die Brutdeckel (BUJOK *et al.* 2002), wobei Wärme mit bis zu 2,6-fach erhöhter Effizienz (Kap. 3.3.3) konduktiv auf die Brutwabe übertragen wird, und (2) die Wärmeproduktion von Bienen im Innern von offenen Zellen innerhalb des gedeckelten Brutbereichs (Kap. 3.2). In beiden Fällen sind die Bienen über längere Zeit vollkommen bewegungslos und es wird keine andere Tätigkeit außer der Freisetzung von Wärme ausgeübt.

Bereits LINDAUER (1952) und SAKAGAMI (1953) notierten bei ihren Untersuchungen zur Arbeitsteilung im Bienenstaat ungewöhnlich lange Zellaufenthalte einzelner Bienen von z. T. über 90 Minuten Dauer. Da die bekannten Aktivitäten im Zellinnern (Larven füttern und Zellen reinigen) weniger als 3 Minuten, meistens sogar nur wenige Sekunden in Anspruch nehmen (LINDAUER 1952), wurden solche langen Zellbesuche ohne ersichtliche Aktivität von den genannten Autoren unter Vorbehalt als „Müßiggang“ oder „Zellen reinigen“ eingestuft. KOLMES (1984) schuf für Zellbesuche von mehr als 3 Minuten Dauer und ohne feststellbare Körperbewegungen die neutrale Verhaltenskategorie „in Zelle“.

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass manche bewegungslose Bienen während lang dauernder Zellbesuche tatsächlich als „ruhend“ (KAISER 1988; KAISER *et al.* 1996) einzustufen sind und dabei eine Körpertemperatur auf Umgebungsniveau haben, während sich andere Zellbesucher an der Regulierung der Brutnesttemperatur beteiligen und eine deutlich über das Umgebungsniveau erhöhte Thoraxtemperatur während des Zellbesuchs aufrechterhalten.

Für die Beobachtung von einzelnen Bienen ist die partielle Entfernung der Isolierung des Beobachtungsstocks unumgänglich, um die Bienen auf der Wabe zu sehen und ihre Aktivitäten zu verfolgen. Die dadurch und insbesondere bei Langzeitbeobachtungen verstärkte Auskühlung des Stocks lässt vermuten, dass ein großer Teil der Langzeitzellbesucher in den oben erwähnten Arbeiten tatsächlich als Heizbienen im Zellinnern tätig waren um das Absinken der Bruttemperatur zu verhindern.

Ein ähnliches Brutwärmeverhalten im Zellinnern wurde von ISHAY (1972) bei Hornissen beschrieben, die ihre Brut in Papierwaben mit sechseckiger Zellstruktur, ähnlich wie die Zellen der Bienenwaben, aufziehen. Auch hier finden sich Lücken zwischen den mit einem Papierdeckel verschlossenen Brutzellen der älteren Entwicklungsstadien, die von Arbeiterinnen mit hoher T_{Th} besucht werden. In den benachbarten Brutzellen wurden daraufhin Temperaturanstiege um 8-12 °C innerhalb von 5-7 Min. gemessen (ISHAY 1972).

4.2 Unauffälligkeit des Brutwärmeverhaltens

Das Heizverhalten im Zellinnern ist eine bisher unbekannte Verhaltensweise der Honigbiene. Sieht man von der hohen Thoraxtemperatur ab, die erst durch gezielte Temperaturmessung und besonders im Wärmebild erkenntlich wird, so unterscheiden sich die beiden Verhaltensweisen „bewegungslos ruhen“ und „bewegungslos heizen“ kaum voneinander. Als auffälligster Unterschied nach der Temperatur, die nur mittels Thermografie systematisch erfasst werden kann, ist die Pumpbewegung des Abdomens zu nennen. Bei ruhenden Bienen sind diese teleskopartigen Pumpbewegungen diskontinuierlich, d. h. zwischen kurzen Perioden mit mehreren kurz aufeinander folgenden Pumpbewegungen (KAISER *et al.* 1996; SAUER & KAISER 1998; KAISER 2002) treten lange Pausen auf, während sie bei den heizenden Bienen schnell und kontinuierlich sind. Auf diese Unterschiede weist bereits HEINRICH (1972) bei Brut wärmenden Hummeln (*Bombus* spp.) hin und sie finden sich, zusammen mit weiteren charakteristischen Merkmalen, auch bei Brut wärmenden Bienen auf der Wabenoberfläche (BUJOK *et al.* 2002).

Die schnellen und kontinuierlichen Pumpbewegungen des Abdomens weisen auf hohe Atmungsraten hin (BAILEY 1954; FRAENKEL 1932; HEINRICH 1972) und sind auch von anderen Insekten bekannt, z.B. beim Aufwärmen vor dem Flug (HEINRICH 1993; KROGH & ZEUTHEN 1941; SOTAVALTA 1954) und bei Brut wärmenden Hornissen (*Vespa crabro*) und Hummeln (*Bombus* spp.) (ISHAY & RUTTNER 1971; HEINRICH 1972). Bei bewegungslosen Bienen auf der Wabenoberfläche findet man neben den unterschiedlichen Abdomenbewegungen von ruhenden und heizenden Individuen zumindest in der „Andrückphase“ noch weitere Unterschiede wie das Andrücken an die Brutdeckel, die damit einhergehende charakteristische gekauerte Körperhaltung und die nahezu bewegungslos nach unten gerichteten Antennen (BUJOK *et al.* 2002).

Brut wärmende Bienen sind aufgrund ihrer hohen T_{Th} auffällige Erscheinungen im Wärmebild. Mit bloßem Auge und in gewöhnlichen Videoaufnahmen sind sie jedoch nur sehr schwer zu entdecken. Das gezielte Auffinden solcher Individuen nur auf Basis der zusätzlichen Verhaltensmerkmale, d. h. ohne die Überprüfung der Thoraxtemperatur mittels einer Wärmebildkamera, ist durch die Unauffälligkeit des Verhaltens auch mit viel Erfahrung nur schwer möglich. Während des Andrückens sind diese Brutwärmespezialisten etwa einen halben Körperdurchmesser näher an der Wabe als laufende oder bewegungslos ruhende Bienen. Andere Bienen laufen oft über die angedrückten Heizbienen hinweg oder verdecken diese für längere Zeit ganz oder teilweise (M. KLEINHENZ, persönl. Beobachtungen), so dass ein Beobachter sie leicht übersehen kann. Auch eine geringe Körperbewegung oder ein kurzes Anhalten der abdominalen Pumpbewegungen im Moment des Erblickens einer solchen „Heizbiene“ würde zwangsläufig zu einer Fehlinterpretation führen. Zudem ist nach BUJOK (2005) die Frequenz der abdominalen Pumpbewegungen von heizenden Bienen nicht konstant, sondern sie ändert sich mit der Höhe der Thoraxtemperatur. Bienen mit nur geringfügig erwärmtem Thorax können hinsichtlich der Pumpbewegungen also durchaus unauffällig sein.

Vor und nach der Andrückphase weisen die als „Brutwärmespezialisten“⁹ bezeichneten Individuen eine signifikant niedrigere, jedoch immer noch über dem Umgebungsniveau liegende Thoraxtemperatur auf (BUJOK *et al.* 2002). In dieser Phase stellen sie aufgrund des Temperaturgradienten ebenfalls eine Wärmequelle für die Brut dar, jedoch sind sie mit dem bloßen Auge bzw. im normalen Videobild nicht von „gewöhnlichen“ Bienen unterscheidbar, die mit niedriger T_{Th} anderen Tätigkeiten nachgehen oder herumstehen. Dies gilt auch für jene Individuen, die unmittelbar vor und nach sowie zwischen aufeinander folgenden Zellbesuchen eine erhöhte T_{Th} aufweisen, ohne bewegungslos“ zu sein (Abb. 24). Bloße Verhaltensbeobachtungen können also künftig nicht die Messung von Thorax- und Bruttemperaturen ersetzen, um zu fundierten Aussagen über das Brutwärmeverhalten zu gelangen.

4.3 Nettotemperaturunterschiede ($\Delta T_{Th(netto)}$) bei Zellbesuchen

In einem gewöhnlichen Beobachtungsstock (VON FRISCH 1965) kann man die Thoraxtemperaturen von Bienen nur bis unmittelbar vor und dann wieder unmittelbar nach einem Zellbesuch thermografisch messen. Während des Zellbesuchs ist nur der kühle Hinterleib in der Zelle sichtbar, so dass in dieser Phase keine thermografische Beobachtung des Thorax möglich ist. Aus der Berechnung der Nettotemperaturunterschiede ($\Delta T_{Th(netto)}$) vor und nach Zellbesuchen (z.B. KLEINHENZ 2000) konnte gefolgert werden, dass einige Bienen während der Zellbesuche nicht passiv bis auf Umgebungsniveau abkühlten, sondern ihre über der Umgebungstemperatur liegende T_{Th} für längere Zeit beibehielten und in vielen Fällen sogar noch erhöhten. Diese Schlussfolgerungen wurden in der vorliegenden Arbeit durch thermografische Messungen an Arbeitsbienen im Zellinnern in vollem Umfang bestätigt. Die Berechnung der $\Delta T_{Th(netto)}$ -Werten hat sich somit als richtig und nützlich erwiesen.

Der nun mögliche Vergleich der $\Delta T_{Th(netto)}$ -Werte mit den tatsächlichen Verläufen der Thoraxtemperatur im Zellinnern ermöglicht eine Einschätzung der weitergehenden Verwendbarkeit dieser Werte und Schlussfolgerungen für künftige Verhaltensbeobachtungen in gewöhnlichen Beobachtungsstöcken, bei denen nur $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ von Zellbesuchern erfasst werden können:

Bei den beobachteten langen Besuchszeiten erfolgt die Änderung der Thoraxtemperatur zwischen $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ nicht linear, sondern in Form von wiederholten Aufheiz- und Abkühlphasen (Abb. 24 A-C). Aufgrund der $\Delta T_{Th(netto)}$ -Werte lässt sich deshalb im günstigsten Fall lediglich feststellen, dass eine Arbeiterin während des Zellbesuchs vorübergehend eine Wärmequelle für die Brut darstellte (z.B. Abb. 24 A). Die abgegebene Wärmemenge und die Dauer des Heizverhaltens können jedoch nicht bestimmt werden.

Kennt man nur die beiden Werte $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$, so besteht die Gefahr, das Ausmaß des Brutwärmens durch einen bestimmten Zellbesucher zu unterschätzen. Es kann durchaus vorkommen, dass während eines Zellbesuchs nahezu kontinuierlich Wärme freigesetzt und eine hohe T_{Th} beibehalten wird, aber letztlich doch eine Nettoabkühlung ($\Delta T_{Th(netto)} < 0$) gemessen wird, die fälschlicherweise ein passives Abkühlen der Arbeitsbiene nach dem Beginn des Zellbesuchs vermuten lässt. Was zunächst paradox klingt, ist mit Hilfe von Tab. 3 sowie Abb. 24 B-C leicht nachvollziehbar.

⁹ Der Begriff „Spezialist“ wird hier im Sinne einer auf die Bedürfnisse der Brut abgestimmten Wärmeproduktion gebraucht. Im Gegensatz dazu ist die unspezifische Freisetzung von Wärme als Nebenprodukt verschiedener Aktivitäten zu sehen. Die Ausübung anderer Tätigkeiten im Bienenvolk nach Beendigung der Heizaktivität wird durch die Wahl dieses Begriffes nicht ausgeschlossen.

Wenn die im Thorax freigesetzte Wärme die an die umgebende Brut abgegebene Wärmemenge exakt kompensiert, wäre trotz kontinuierlicher Wärmeabgabe gar kein Temperaturunterschied feststellbar ($\Delta T_{Th(netto)} \approx 0 \text{ °C}$; Abb. 24 B).

Auch die zwischenzeitliche Wärmeproduktion einer zu Beginn und am Ende des Zellbesuchs Umgebungstemperatur aufweisenden Biene bliebe bei Messungen in einem gewöhnlichen Beobachtungsstock unbemerkt, wenn man nur $T_{Th(Beginn)}$ und $T_{Th(Ende)}$ kennt.

Andererseits ist eine *Überschätzung* des Brutwärmens durch Zellbesucher auf diese Weise nicht möglich: eine am Beginn oder am Ende des Zellbesuchs (oder in beiden Fällen) über dem Umgebungsniveau befindliche Thoraxtemperatur zeigt immer an, dass die jeweilige Biene aufgrund des Temperaturgradienten zumindest für einen Teil des Zellbesuchs eine Wärmequelle für die Brut darstellte.

4.4 Wärmeübertragung auf die benachbarte Brut

Die Wärmeübertragung auf die direkt benachbarte gedeckelte Brut wurde zunächst unter kontrollierten Bedingungen im Brutschrank und mit einem künstlich erwärmten Thorax als Wärmequelle untersucht. Legt man die in den Verhaltensbeobachtungen gemessenen Parameter für die Dauer des Heizverhaltens und die dabei auftretenden Thoraxtemperaturen zugrunde, so repräsentieren die höchsten Werte in Tab. 7 und die ergänzenden Werte für die weiter entfernten Brutzellen näherungsweise den maximal zu erwartenden Einfluss einer einzelnen Biene auf die Temperatur der umgebenden Brut. Für niedrigere Thoraxtemperaturen und kürzere Heizdauern lassen sich die zu erwartenden Änderungen ebenfalls aus Tab. 7 ablesen oder abschätzen. Der Einfluss der wärmsten Bienen lässt sich auch bei zwei Zwischenzellen noch feststellen, beträgt dort aber nur noch $0,5 \text{ °C}$ Erwärmung innerhalb von 30 Minuten. HUMPHREY & DYKES (2008) nennen einen etwa gleich großen Einflussbereich einer einzelnen heizenden Zellbesucherin.

Der Einfluss von Zellbesuchern auf die Temperatur der direkt angrenzenden gedeckelten Brutzellen konnte auch in einer intakten Kolonie in einem gewöhnlichen Beobachtungsstock nachgewiesen werden. Da die Temperaturveränderungen in den eng benachbart liegenden Brutzellen häufig sogar gegenläufig waren (Abb. 28), ließen sich lokale Schwankungen der Stocktemperatur als Ursache ausschließen. Die unmittelbar nach dem Beginn von Zellbesuchen von Bienen mit hoher T_{Th} beobachteten Temperaturanstiege (im Mittel um $0,3$ bis $0,4 \text{ °C}$ innerhalb von 2 Min.) stimmen sehr gut mit den Ergebnissen der Heizsimulation überein (Tab. 7).

Nicht alle in Abb. 28 sichtbaren Temperaturanstiege konnten einem unmittelbar vorher beginnenden Zellbesuch einer besonders warmen Biene ($T_{Th} > 36 \text{ °C}$) zugewiesen werden. Die Temperaturänderungen können auch von bereits in den umliegenden Zellen befindlichen Bienen ausgelöst werden, deren Temperaturverlauf im Zellinnern jedoch nicht bekannt ist. Jede der untersuchten gedeckelten Brutzellen hatte während $70,4$ bis $88,1 \%$ der Beobachtungszeit mindestens zwei, während $14,8$ bis $53,8 \%$ der Zeit sogar mindestens 3 Zellbesucher gleichzeitig in den sie umgebenden leeren Zellen (Tab. 10). In einem gewöhnlichen Beobachtungsstock wie dem hier verwendeten gibt es für die Thoraxtemperatur der anderen Zellbesucher jedoch keinen verlässlichen Indikator. Wie bei der Diskussion der $\Delta T_{Th(netto)}$ -Werte weiter oben dargelegt und in Abb. 24 gezeigt, lässt sich aus den Thoraxtemperaturen am Beginn oder Ende eines Zellbesuchs nicht auf den zwischenzeitlichen Temperaturverlauf schließen.

Dennoch lassen sich die auffälligen Temperaturanstiege (Abb. 28) ohne Zweifel überwiegend auf Zellbesucher und nicht auf an der Wabenoberfläche heizende Bienen zurückführen. Die Temperatur und das Verhalten (Umherlaufen oder bewegungsloses Andrücken an einen Brutdeckel) der zum betreffenden Zeitpunkt auf der Wabenoberfläche befindlichen Bienen können die schnellen Temperaturanstiege am Boden der Brutzellen nicht erklären. Um die gefundenen Aufwärmraten der Zelltemperaturen (T_{Brut}) zu erzeugen, hätten sich mehrere Bienen mit sehr hoher Thoraxtemperatur auf engstem Raum auf und neben dem betreffenden Brutdeckeln sammeln und längere Zeit andrücken müssen. Dies konnte jedoch im Wärmebild nicht beobachtet werden (Abb. 29). Tatsächlich waren die wärmsten Bienen ($T_{Th} > 36 \text{ °C}$) nur kurze Zeit in dem betreffenden Wabenabschnitt anwesend und liefen in dieser Zeit umher statt sich bewegungslos anzudrücken, wobei nur sehr niedrige Aufwärmraten am Zellboden hervorgehoben werden (Tab. 7).

Bemerkenswerterweise standen die meisten dieser im Wärmebild auffälligen Heizbienen auf der Wabenoberfläche ($N = 42$ von 56) in Verbindung mit kurz zuvor oder danach (d. h. weniger als 2 Min. Abstand zum Messzeitpunkt) beendeten bzw. beginnenden Zellbesuchen, oder sie waren zwischen zwei Zellbesuchen oder bei der kurzen Unterbrechung eines Zellbesuchs (wie in Abb. 24 C gezeigt) nur kurz an der Wabenoberfläche sichtbar. Diese Beobachtung zeigt die Bedeutung der im Zellinnern heizenden Bienen für das Verständnis der Temperaturverhältnisse im Bienenstock.

4.5 Wärmeausbreitung in der Brutwabe

Die Wärmeleitfähigkeit der gedeckelten Brutwabe $L_{Brutwabe}$ ($0,14\text{-}0,16 \text{ J s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ K}^{-1}$, Tab. 11) liegt in dem für nichtmetallische Materialien zu erwartenden Bereich (HERWIG 2000). Im Vergleich mit anderen im Bienenstock vorkommenden Stoffen (Tab. 11) ist $L_{Brutwabe}$ relativ niedrig. Insbesondere haben Brutwaben ebenso wie leere Waben (SOUTHWICK 1985) eine niedrigere Wärmeleitfähigkeit als reines Bienenwachs (KRELL 1996; HUMPHREY & DYKES 2008). Als Ursachen für die verringerte Wärmeleitfähigkeit sind vor allem die in den offenen Zellen (Lücken) enthaltene Luft mit ihrer niedrigen Wärmeleitfähigkeit (Tab. 11) und Luft einschüsse in den verdeckelten Brutzellen, möglicherweise auch eingearbeitetes Fremdmaterial (z.B. die Zellwand auskleidende Larvenhäute, zurückgelassener Larvenkot, Propolis) anzunehmen.

Tab. 11 Wärmeleitfähigkeiten einiger im Bienenstock vorkommender Stoffe. Die Originalwerte wurden bei Bedarf in die hier angegebenen Einheiten umgerechnet.

Material	Wärmeleitfähigkeit L [$\text{J s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ K}^{-1}$]	Quelle
Luft (20-40 °C), trocken	0,026-0,027	WAGNER (2004)
leere Bienenwabe mit Bienenschicht	0,027	SOUTHWICK (1985)
leere Bienenwabe	0,15-0,18	SOUTHWICK (1985)
Bienenwachs	0,25 0,4	KRELL (1996) HUMPHREY & DYKES (2008)
flüssiger Honig (20-49 °C)	0,50-0,54	TOWNSEND (in LIPP 1985)
Wasser (30-40 °C)	0,61-0,63	WAGNER (2004)

Es ist jedoch nicht klar, warum die von SOUTHWICK (1985) gemessenen leeren Waben mit hohem Luftanteil eine ähnliche Wärmeleitfähigkeit wie die hier untersuchten Brutwaben mit 85 – 90 % gedeckelter Brut haben. In beiden Fällen wurde die Wärmeausbreitung längs des Wabenquerschnitts gemessen. Möglicherweise ergeben sich bei offenen und geschlossenen Zellen unterschiedliche Voraussetzungen für die Wärmeausbreitung in der Längsrichtung der Zelle:

Bei leeren Waben mit offenen Zellen steht auch die „innere Oberfläche“ der Wabe, d. h. die Innenwände der Zellen und die Mittelwand mit der in der Messapparatur befindlichen Luft in Kontakt. Daraus ergibt sich im Verhältnis zu den äußeren, in die Berechnung (Kap. 2.5.1) einfließenden Wabendimensionen eine größere zugängliche Oberfläche für den Wärmeaustausch. Bei Brutwaben sind die meisten Zellen jedoch mit einem Wachsdeckel verschlossen, so dass die Wärmeaustauschfläche etwa den äußeren Maßen der Wabe entspricht. Zusätzlich kann bei leeren, offenen Zellen die auf jeweils einer Seite der Messanordnung befindliche Luft in den Lumen der Zellen frei bis an die Mittelwand gelangen, so dass letztlich vor allem hier im Millimeterbereich konduktive Wärmeübertragung erfolgt.

Für die Richtigkeit dieser Annahmen spricht, dass die Wärmeleitfähigkeit einer leeren Wabe mit einer dicht gepackten Bienenschicht, welche die Luft in den Zellen einschließt (SOUTHWICK 1985) und die Kontaktfläche mit der Luft in der Messapparatur wieder verkleinert, ca. 5- bis 7-fach niedriger (Tab. 11) und nahezu identisch mit L_{Luft} ist.

Die Strahlungsdurchlässigkeit der Zellwände war bei den mehrfach bebrüteten und dunklen Wabenproben geringer als bei den unbebrüteten Waben. Als Ursache hierfür kommen neben Alterungsvorgängen im Wachs (Änderung der chemischen Zusammensetzung: FRÖHLICH 2000; FRÖHLICH *et al.* 2000) auch die zunehmende Ein- und Anlagerung sekundärer Stoffe in bzw. an die Zellwände in Frage. Neben Polleneinlagerungen und Propolis (VANSELL & BISSON 1935; FREUDENSTEIN 1962) sind es vor allem die an den Zellwänden zurückbleibenden und angehäuften Kokons, Larven- und Puppenhäute sowie dazwischen eingeschlossene Exkremate, die sogar zu einer merklichen Verdickung der Wände und einer Verkleinerung des Zelllumens führen können (PRELL 1924; WEIPPL 1931; DADANT 1946; PARK 1946a; FREUDENSTEIN 1962).

Die regelmäßige Aussonderung von alten Waben durch den Imker ist aus hygienischen Gründen und auch zur Vermeidung kleiner Bienen sinnvoll. Wie die vorliegende Arbeit zeigt ist dies auch vom Standpunkt der Thermoregulation empfehlenswert, da die Strahlungsextinktion in den Wänden besonders dunkler, vielfach bebrüteter Waben zunimmt und die Wärmeübertragung auf die Brut erschwert.

Abschließend ist festzustellen, dass Brutwaben nicht für eine besonders schnelle oder weit reichende Wärmeausbreitung geeignet sind. Ihre niedrige Wärmeleitfähigkeit begünstigt ein kleinräumiges, lokal begrenztes Wärmen durch die Arbeiterinnen und verringert den Wärmeverlust vom Brutnestzentrum an die Peripherie. Dies wird auch durch die Versuche mit künstlich erwärmtem Thorax bestätigt, bei denen die Erwärmung vor allem an der dem Thorax benachbarten Stelle der direkt angrenzenden Zelle auftritt, wogegen selbst nach dreißigminütigem Heizen mit $T_{Th} = 41,7 \text{ °C}$ in der 2. Zelle nur noch eine Erwärmung um $+1,2 \text{ °C}$ und in der 3. Zelle nur um $+0,5 \text{ °C}$ festzustellen ist (Tab. 8).

4.6 Räumliche Verteilung der Brutlücken

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde erstmals das Auftreten von Heizverhalten der Arbeiterinnen in offenen Zellen entdeckt und beschrieben (KLEINHENZ *et al.* 2003). Die

Position des Thorax tief im Innern der Wabe ist optimal für die Wärmeübertragung und erlaubt die Wärmeabgabe durch die nur 73 μm dünnen Zellwände (MARTIN & LINDAUER 1966) an bis zu 6 direkt benachbarte Brutzellen gleichzeitig (bzw. 9 Brutzellen, bei Berücksichtigung beider Wabenseiten), während Bienen an der Wabenoberfläche ihren Thorax nur auf einen oder auf Teile von drei Brutdeckeln drücken können. Bienen besuchen besonders häufig und mit besonders hoher T_{Th} jene offene Zellen, die von möglichst vielen gedeckelten Brutzellen umgeben sind (BUJOK 2005).

Die erhöhte Effizienz dieses Wärmeverhaltens gegenüber dem Heizen an der Wabenoberfläche wurde in dieser Arbeit auf der Ebene einzelner Zellen (Tab. 7), in einer parallel dazu von FEHLER *et al.* (2007) durchgeführten Multiagenten-Simulation zusätzlich auf der Ebene der gesamten Kolonie nachgewiesen. Demnach verringert sich bei Brutlückenhäufigkeiten von 5 bis 10 %, einem für gesunde Kolonien typischen Wertebereich (Abb. 30), die pro Brutzelle aufzubringende Inkubationszeit um 17 bis 32 % des Wertes der bei einer komplett verdeckelten Fläche ohne Lücken

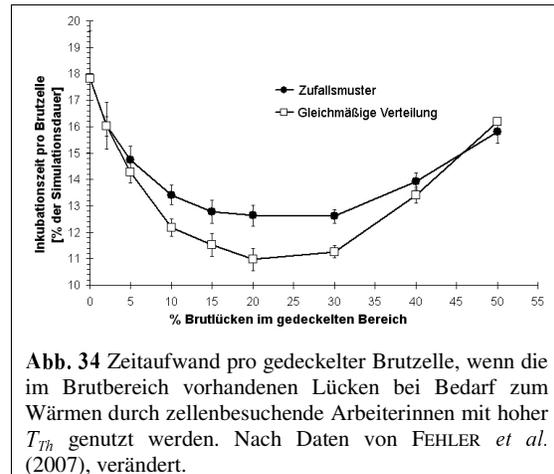


Abb. 34 Zeitaufwand pro gedeckelter Brutzelle, wenn die im Brutbereich vorhandenen Lücken bei Bedarf zum Wärmen durch zellenbesuchende Arbeiterinnen mit hoher T_{Th} genutzt werden. Nach Daten von FEHLER *et al.* (2007), verändert.

für diese Tätigkeit erforderlich wäre (Abb. 34). Bei Steigerung des Brutlückenanteils bis 20 % reduziert sich der Zeitaufwand pro Brutzelle noch geringfügig weiter, bei noch höheren Werten verschlechtert sich die Effizienz und der Zeitaufwand erhöht sich wieder. Dabei ist es nicht erforderlich, dass in den Lücken kontinuierlich geheizt wird, sondern es reicht aus, wenn sie nur bei Bedarf genutzt werden: In der Simulation von FEHLER *et al.* (2007) waren die Lücken im Mittel nur zwischen 3 und 12 % der Beobachtungszeit von Brutwärmenden Arbeiterinnen besetzt.

Bei jener Studie überrascht besonders der starke Einfluss, den wenige Lücken auf den Rückgang des Zeitaufwands für das Brutwärmen haben (Abb. 34). Dieser Befund lässt sich nur mit den in der vorliegenden Arbeit analysierten räumlichen Verhältnissen in Brutnestern mit verschieden großer Lückenanzahl verstehen. In diesem Bereich (bis 10% Lücken) ändern sich bei Erhöhung der Lückenanzahl die Entfernungsverhältnisse von gedeckelten Brutzellen und Lücken am stärksten (Abb. 31). Die zwei- und noch mehr die für beidseitig bebrütete Waben relevante dreidimensionale räumliche Analyse ergab, dass schon bei relativ niedrigen Lückenhäufigkeiten eine erstaunlich große Zahl von gedeckelten Brutzellen (bis zu 99 %) innerhalb des hier gefundenen und von HUMPHREY & DYKES (2008) bestätigten Einflussradius eines Brutwärmenden Zellbesuchers (bis zu 3 Zellen Entfernung) liegen.

Durch die von einem Zellbesucher verursachte Wärmeausbreitung in der Wabe werden auch die etwas weiter entfernt (mit einer Zwischenzelle Abstand) liegenden Brutzellen noch deutlich „mitgewärmt“ (Tab. 8). Bei 8 - 10 % Lückenanteil findet sich die größte Häufigkeit solcher Brutzellen mit 1 Zwischenzelle Abstand (etwa in der gleichen Anzahl wie die direkt an einer Lücke liegenden Zellen; Abb. 32 C), wodurch die Wärmeleitung durch die Brutwabe (Tab. 5, Tab. 8) optimal zur Geltung kommen kann. Bei steigender Brutlückenzahl (>10 %) erhöht sich zwar kontinuierlich die Zahl der direkt neben einer Lücke liegenden Brutzellen, doch gleichzeitig verringert sich der Anteil der eine Zwischenzelle entfernt liegenden Brutzellen (Abb. 31, Abb. 32 D-F). Dadurch verlieren die Wärmeleitung durch die Wabe und das „Mitwärmen“ dieser entfernten Brutzellen an Bedeutung. Hinzu kommt, dass nur bei niedrigen Lückenzahlen nahezu jede Lücke von 6 gedeckelten Brutzellen umgeben ist (Abb.

32 A), so dass ein darin befindlicher Zellbesucher Wärme an die größtmögliche Zahl von Brutzellen abgeben kann. Mit zunehmender Lückenhäufigkeit liegen jedoch auch mehr Lücken nebeneinander, so dass eine größer werdende Zahl von Lücken nur noch von 5 oder weniger gedeckelten Brutzellen umgeben ist (Abb. 32 C-F).

Es ist bemerkenswert, dass den Bienen in Form von Zeit- und Energieersparnis (FEHLER *et al.* 2007) ein Vorteil aus der Nutzung der Lücken für das Brutwärmen entsteht, obwohl es keine Anzeichen für ein „planvolles“ Anlegen solcher Lücken an bestimmten Stellen gibt. Die zur Lückenentstehung führenden Faktoren sind durchweg negativ einzuschätzen (s. Kap. 1.3.3). Ihre Anzahl erscheint eher zufällig, auch wenn die bei den untersuchten Brutwaben gefundenen Häufigkeiten und daraus resultierenden räumlichen Verhältnisse in einem Bereich liegen, der nach FEHLER *et al.* (2007) durchaus sinnvoll und vorteilhaft für die Verwendung als Heizzellen ist. Nach derzeitigen Kenntnissen besteht jedoch kein nachgewiesener Zusammenhang zwischen dem Zustandekommen der Lücken und ihrer späteren Verwendungsweise, die sich nicht nur auf die hier untersuchte Nutzung für Langzeitzellbesuche von Bruthiefern beschränkt. Die Anlagerung von Wassertröpfchen an die Innenwände offener Zellen beim Kühlen des Stocks (PARK 1925; LINDAUER 1954; MARTIN & LINDAUER 1966; VON FRISCH 1993; SEELEY 1997) sowie die temporäre Vorratsspeicherung bei guten Trachtverhältnissen (GOETZE 1949; ZANDER & BÖTTCHER 1971) sind weitere nützliche Verwendungsweisen für Lücken im Brutbereich.

Die räumliche Verteilung der Brutlücken ist auch mit Blick auf diese anderen Nutzungsarten von Interesse. Durch die Zwischenspeicherung von Vorräten könnten sich z.B. weitere Vorteile in Form kurzer Transportwege für die Pollenversorgung der in der Nähe befindlichen offenen Brut und der Ammenbienen oder für die Energieversorgung der am Brutwärmen beteiligten Arbeiterinnen mittels Nektaraustausch (Trophallaxis) ergeben (R. BASILE, pers. Mitteilung). Allerdings liegen noch keine Studien zur Effizienz im Zusammenhang mit der Nutzung dieser kurzen Wege vor.

Die Verwendung der Lücken als Zwischenspeicher für Vorräte steht der Verwendung für das Brutwärmen (und für das Brutkühlen nach PARK 1925) entgegen, da die vollen Vorratzzellen nicht von Arbeiterinnen besucht werden können. Allerdings liegen viele Brutzellen in der Nähe mehrerer Lücken (Abb. 21 B, C), sofern die Lückenzahl nicht extrem niedrig ist. Das Auftreten einzelner unzugänglicher Vorratzzellen hat in diesen Fällen nur eine geringe Auswirkung auf die Entfernung der Brutzelle zur nächsten besuchbaren Zelle. Die für die Entfernungsberechnung geringer werdende Bedeutung jeder einzelnen Lücke zeigt sich bereits bei zweidimensionaler Betrachtung (flacher Kurvenverlauf von „Summe 0..2“ in Abb. 31) und noch mehr bei dreidimensionaler Auswertung (Abb. 21 B, C).

Die Speicherung der Vorräte innerhalb des Brutbereichs ist aber ohnehin nicht dauerhaft. Nach CAMAZINE *et al.* (2001) werden vorzugsweise die brutnah liegenden Vorratzzellen bei ausbleibendem Nachschub (über Nacht, bei schlechtem Wetter) wieder geleert („overnight emptying of honey and pollen cells“). Dies entspricht auch den zum Zeitpunkt der Verhaltensbeobachtungen in den Stöcken vorgefundenen Verhältnissen. Zu Zeiten des größten Bedarfs an Wärmeproduktion, d. h. wenn die Außentemperatur niedrig ist, wenn keine Sammelbienen mit hohen Thoraxtemperaturen vom Flug zurückkehren und wenn viele Bienen mit niedriger T_{Th} ruhen (KAISER 1988; SAUER & KAISER 1995), stehen also auch solche Zellen wieder für das Brutwärmen zur Verfügung. Beobachtungen zur Trophallaxis im Brutbereich deuten an, dass der Energiebedarf von Heizbienen zum Teil aus solchen Nektarzellen gedeckt wird (R. BASILE, persönliche Mitteilung), was deren Leerung indirekt fördert.

Das Brutwärmen wird sowohl von Zellbesuchern als auch von Arbeiterinnen auf der Wabenoberfläche (BUJOK *et al.* 2002) ausgeübt. Die Temperatur kann deshalb auch in lückenarmen Brutnestern im Optimalbereich gehalten werden, wenngleich dafür ein höherer zeitlicher und energetischer Aufwand erforderlich ist (FEHLER *et al.* 2007). Brutwaben mit sehr wenigen Lücken (< 3 %) wurden bei der Kontrolle der Bienenvölker von zwei Zuchtlinien an verschiedenen Standorten und in der verwendeten Literatur nur sehr selten gefunden. Die meisten Waben hatten zwischen 3 und 9 % Lücken. Außergewöhnlich lückenarme Waben, bei denen das Brutwärmen in den Lücken kaum Bedeutung haben kann, gibt es zwar (z.B. Abb. 5.10 in RUTTNER 2003, identisch mit Abb. 7 in RUTTNER 1983), doch diese sind eher eine Ausnahme und deshalb nicht als „typisch“ anzusehen. Diesen Eindruck hat auch LIEBIG (2005) bei Populationsschätzungen gewonnen: „Waben mit fast lückenloser Brutfläche kommen selten vor. Doch genauso selten sind 'löchrige' Brutflächen, bei denen mehr als 10% der Zellen nicht mit Brut belegt sind.“

Ebenso aufschlussreich ist ein Blick auf jene zahlreich in der Literatur und in Imkerzeitschriften abgebildeten Waben, die von den Autoren nicht aufgrund ihrer besonders niedrigen Lückenzahl ausgewählt wurden (Tab. 1) sondern aus anderen Gründen oder „zufällig“ neben dem Stock standen und deshalb ein typischeres Bild des Brutbereichs vermitteln. Da solche Waben aufgrund der geringen Druckgröße oder eines zu hohen Bienenbesatzes in der Regel nicht im Detail (Kap. 2.6) ausgewertet werden können, sei an dieser Stelle zumindest auf einige davon hingewiesen, z. B.: BIENEFELD 2005 (S. 19, 25, 47), ENGELS 1998 (Abb. 3), FARRAR 1968 (Abb. 7), FREYER 2001a (S. 4 und 5), HOLM 1997 (S. 37 und S. 109), KRAMER & HUNKELER 1950 (S. 72), LEHNHERR *et al.* 2001 (3 Abb. auf S. 69), PARK 1946a (S. 69), 1975 (S. 47), SCHÜRZINGER 1990 (S. 20), VON FRISCH 1993 (S. 38 oben). Die grobe Abschätzung der Lückenzahl bei diesen Waben ist konform mit den vorliegenden Ergebnissen zur typischen Brutlückenhäufigkeit und bestätigt die Seltenheit extrem lückenarmer Brutwaben (< 3 % Lücken).

Für das seltene Auffinden solcher Waben sind vor allem das zeitlich-räumliche Eilegeverhalten der Königin und das Ausräumverhalten der Arbeiterinnen verantwortlich, die beide das Aussehen des Brutnestes maßgeblich beeinflussen (Kap. 1.3.3).

Das Ausräumen einzelner Brutzellen betrifft alle Entwicklungsstadien einschließlich der bereits gedeckelten Brut (FUKUDA & SAKAGAMI 1968) und ist nicht nur auf das Ausräumen der diploiden Drohnenlarven am 3. und 4. Tag nach der Eiablage beschränkt. Während der etwa 21 Tage dauernden Entwicklung der Arbeiterinnenbrut kann somit selbst ein zunächst lückenloses oder lückenarmes Brutnest nach kurzer Zeit einige % Lücken aufweisen.

Auch Unterschiede in der Entwicklungszeit der Brut (SOOSE 1954 berichtet eine Spanne von 19-33 Tagen; siehe auch MILUM 1925, 1930 und GROH *et al.* 2004) und ihre Auswirkungen auf die Bestiftungsreihenfolge der nachfolgenden Brutsysteme können zu einer Abweichung vom züchterischen Idealbild eines lückenlosen Brutnestes führen. FISCHER *et al.* (1974) deuten an, dass sich die auftretenden Störungen und Unregelmäßigkeiten mit jeder weiteren Bienen-generation anhäufen. Da Fotos immer nur eine Momentaufnahme des Brutnestes bieten, wäre eine Untersuchung der zeitlichen Veränderlichkeit des Brutnesterscheinungsbildes sowohl innerhalb eines Brutsystems als auch jahreszeitlich sehr interessant.

4.7 Abschließende Bewertung

In der vorliegenden Arbeit wurde die Wärmeübertragung von Arbeiterbienen auf die Brut und die Wärmeausbreitung innerhalb der Brutwabe untersucht. Dabei wurde eine unbekanntes Verhaltensweise, die Wärmeerzeugung beim Langzeitbesuch offener Zellen (Lücken) innerhalb des gedeckelten Brutbereichs, entdeckt und beschrieben. Es ist nicht erforderlich, dass die von heizenden Bienen besuchten Zellen selbst Brut enthalten. Mit verschiedenen methodischen Ansätzen wurde gezeigt, dass bei der Wärmefreisetzung im Zellinnern die benachbarte gedeckelte Brut gewärmt wird.

Zusammen mit dem Verhalten von Arbeiterinnen auf der Wabenoberfläche (minutenlanges, bewegungsloses Andrücken des erwärmten Thorax an die Brutdeckel: BUJOK 2000; KLEINHENZ 2000; BUJOK *et al.* 2002) sind somit zwei spezielle Verhaltensweisen im Zusammenhang mit dem Brutwärmen bekannt. Aufgrund der räumlichen Position des Thorax bezüglich der Brut ist das Heizen im Zellinnern effizienter. Auf der Ebene der Kolonie ergibt sich daraus ein Vorteil durch Einsparung von Zeit und Energie beim Brutwärmen, wobei ein geringer Prozentsatz von Lücken, die bei Bedarf von Bienen mit hoher T_{Th} für Zellaufenthalte genutzt werden, am wirksamsten ist (FEHLER *et al.* 2007).

Die Untersuchung der thermophysikalischen Eigenschaften von Brutwaben und die Simulation des Brutwärmeverhaltens ergaben, dass die Wärmeausbreitung in der Wabe langsam erfolgt und nur über kurze Entfernungen nachweisbar ist. Es konnte jedoch gezeigt werden, dass bereits bei den geringen und typischerweise anzutreffenden Lückenhäufigkeiten von 4 bis 10 % die meisten gedeckelten Brutzellen (bei dreidimensionaler Auswertung ca. 88 bis 99 %) in der Nähe einer Lücke und damit im Einflussbereich von möglichen Zellbesuchern liegen. Die räumlichen Verhältnisse sind bei diesen Lückenhäufigkeiten optimal, da die meisten Lücken von der größtmöglichen Anzahl gedeckelter Zellen umgeben sind und zugleich die größtmögliche Anzahl von passiv mitgewärmten Brutzellen mit 1 Zwischenzelle Abstand vorliegt.

Der Beitrag der Zellbesucher zur Regulierung der Brutnesttemperatur ist also in normalen Brutnestern nicht durch die geringe Zahl von Lücken limitiert. Welchen Anteil an der Thermoregulation die beiden Verhaltensweisen (Heizen auf der Wabenoberfläche bzw. Heizen im Zellinnern) im Einzelfall haben, hängt damit nur vom Verhalten der Bienen ab. Nicht nur in der vorliegenden Arbeit, sondern auch bei BUJOK (2000, 2005), KLEINHENZ (2000) und R. BASILE (in Vorb.), waren bzw. sind Langzeitzellbesuche heißer Bienen keine seltene Ausnahme, sondern eine typische Erscheinung im Wärmebild.

Obwohl bei der Bienenzucht möglichst geschlossene, lückenlose Brutnester angestrebt werden, ist das Vorhandensein von Lücken in mäßiger Anzahl (s. Abb. 34) aufgrund der verbesserten Möglichkeiten zur Thermoregulation wünschenswert. Dies gilt nicht nur für die hier untersuchte Wärmeübertragung und -ausbreitung, sondern auch für den Wärmeentzug durch Verdunstung angelagerter Wassertröpfchen (PARK 1925). In beiden Fällen ergibt sich für künftige Untersuchungen die interessante Frage, ob die Bienen solche Lücken in der gedeckelten Brutfläche auch „gezielt“ anlegen oder nur opportunistisch sind und die ohnehin vorhandenen Lücken bestmöglich verwenden. Die zahlreichen bereits jetzt bekannten Faktoren, die zur Brutlückenentstehung beitragen, wurden einleitend ausführlich dargelegt.

Mit zunehmendem Anteil von Brutlücken liegen die Lücken häufig nebeneinander, es gibt kaum noch zusammenhängende Flächen gedeckelter Zellen und die Anzahl der passiv mitgewärmten Zellen verringert sich. Somit sind hohe Anteile von Brutlücken auch vom Standpunkt der Thermoregulation abzulehnen (s. auch Abb. 34).

Die Entdeckung des Brutwärmeverhaltens von Zellbesuchern ist nicht nur im Zusammenhang mit der Thermoregulation und der Bewertung der Nützlichkeit von Brutlücken, sondern auch für andere Aspekte der Bienenbiologie bedeutsam. So lassen sich einige der in früheren Arbeiten erwähnten Zellaufenthalte von langer Dauer und ohne erkennbare Tätigkeit nachträglich verstehen. Bei künftigen Untersuchungen zur Arbeitsleistung einzelner Bienen und zur altersabhängigen Arbeitsteilung im Volk darf dieses sehr unauffällige Verhalten ebenso wie das unauffällige Verhalten der Heizbienen an der Wabenoberfläche (BUJOK *et al.* 2002) nicht vernachlässigt werden. Insbesondere die Einstufung einer scheinbar inaktiven Biene als „faul“ oder „schlafend“ sollte erst nach Überprüfung ihrer Thoraxtemperatur, ansonsten nur unter Vorbehalt, vorgenommen werden.

5. Zusammenfassung

In dieser Arbeit untersuche ich das Verhalten von Arbeiterbienen beim Brutwärmen, die Wärmeübertragung von den Bienen auf die gedeckelte Brut, die thermophysikalischen Eigenschaften des Brutnests und spezielle Aspekte des Brutnestaufbaus, die für dieses Thema relevant sind und bisher nicht untersucht wurden.

Meine Arbeit umfasst Verhaltensbeobachtungen und thermografische Messungen an individuellen Bienen, die Simulation des Heizverhaltens von Arbeiterinnen und das Messen der Temperaturänderungen in der Wabe, die Messung der thermophysikalischen Eigenschaften der Brutwabe und der Zellwände (Wärmeleitfähigkeit und Durchlässigkeit für Wärmestrahlung), die Auswertung von Brutzelltemperaturen als Ergebnis des Verhaltens von Arbeiterbienen, die Analyse der Anzahl und der räumlichen Verteilung von Brutlücken (Auswertung in 2-D und 3-D bezüglich beider Wabenseiten) und die Entwicklung spezifischer Computersoftware, die zur Erarbeitung dieser Ergebnisse unverzichtbar ist.

Ein wichtiges Ergebnis dieser Arbeit ist die Entdeckung und Beschreibung eines bemerkenswerten, bislang unbekanntes Verhaltens der Honigbiene: Die Aufrechterhaltung hoher Thoraxtemperaturen (T_{Th}) bei Langzeitbesuchen in offenen Zellen („Lücken“) die verstreut in der gedeckelten Brutfläche vorkommen. Hier zeige ich, dass die Aufrechterhaltung der hohen T_{Th} nicht auf den Zellinhalt (z. B. offene Brut) bezogen ist - in den meisten Fällen waren die besuchten Zellen ohnehin leer - sondern auf die direkt benachbarte gedeckelte Brut, mit der diese Zellen über gemeinsame Zellwände in Kontakt stehen. Dieses Verhalten liefert eine Erklärung für Langzeitzellbesuche von sehr langer Dauer ohne erkennbare Aktivität, die in früheren Arbeiten beschrieben aber nicht völlig verstanden wurden, und es rehabilitiert die scheinbar „faulen“ Bienen im Zellinnern.

Diesem Verhalten kommt eine große Bedeutung für das Brutwärmen zu, da sich der aufgeheizte Thorax tief in der Wabe (fast an der Mittelwand) befindet wo der Wärmeverlust an die Luft minimiert ist und von wo bis zu 6 umliegende Puppenzellen gleichzeitig gewärmt werden können. Im Vergleich zum Brutwärmeverhalten an der Wabenoberfläche (Andrücken des Thorax an die Brutdeckel), wo nur 1 oder Teile von 3 Brutdeckeln mit dem Thorax in Berührung stehen, ist das Wärmen im Zellinnern mit derselben T_{Th} bis zu 2,6-fach effizienter. Die Messung der thermophysikalischen Eigenschaften der Brutwabe und die Simulation des Brutwärmeverhaltens unter kontrollierten Bedingungen zeigen, dass sich die Wabe langsam aufwärmt und eher ein lokal begrenztes Wärmen als eine rasche Wärmeausbreitung über eine große Fläche begünstigt. Der Einflussbereich eines einzelnen Zellbesuchers hängt von seiner T_{Th} und der Dauer des Zellbesuchs ab. Anstiege der Bruttemperatur in bis zu 3 Zellen Abstand zum Zellbesucher sind nachweisbar.

Das hier beschriebene Brutwärmeverhalten im Innern von Lücken (offenen Zellen) bietet nicht nur neue Einsichten in das Bienenverhalten. Es ermöglicht auch eine Neubewertung der Lücken und ihrer Nützlichkeit für die Bienen. Eine von mir entwickelte Computersoftware („CombUse 2.0“) ermöglicht es, das Vorkommen und die räumliche Verteilung von Lücken mit hoher Genauigkeit auf der Ebene einzelner Zellen zu erfassen und auszuwerten. Die räumliche Verteilung der Lücken in der gedeckelten Brutfläche zeigt, dass schon bei geringen Lückenhäufigkeiten von ca. 4 bis 10 %, die in gesunden Kolonien normal sind, eine überraschend große Zahl gedeckelter Brutzellen (88 % bis 99 %, wenn die dreidimensionale Verteilung berücksichtigt wird) im Einflussbereich von Brut wärmenden Zellbesuchern sind.

Obwohl das Brutwärmeverhalten im Zellinnern schwer zu entdecken und zu beobachten ist, führen die in dieser Arbeit präsentierten Daten zu dem Schluss, dass es sich dabei um einen wichtigen Bestandteil der Nestklimatisierung bei Honigbienen handelt.

6. Summary

In this thesis I investigate the behaviour of worker bees while incubating brood, heat transfer from bees to the sealed brood, the thermophysical properties of the brood nest and special aspects of brood nest architecture that are relevant for this topic but have not been investigated so far.

My work comprises behavioural observations and thermographic measurements of individual bees, simulation of worker bees' heating behaviour and measurement of temperature changes within the brood comb, the measurement of thermophysical properties of the brood comb and cell walls (thermal conductivity and transmission of thermal radiation), the analysis of brood cell temperatures as a result of the behaviour of worker bees, the analysis of the number and spatial distribution of brood gaps (analysis in 2-D and 3-D with regard to both sides of a comb) and the engineering of specific computer software which was indispensable to achieve these results.

One major result of this work is the discovery and description of a very remarkable, hitherto unknown behaviour of the honeybee: the maintenance of high thorax temperatures (T_{Th}) during long-time visits to open cells ("gaps") which are scattered at low rates among the sealed brood. Here I show that the maintenance of high T_{Th} is not related to the contents of the visited cells (anyway, they were empty in most cases) but to the presence of sealed brood which is directly adjacent to and sharing common cell walls with the visited cell. The discovery of this behaviour casts a positive light on apparently "lazy" bees and provides an explanation for long-time cell-visits with durations of several ten minutes which were described but not fully understood in earlier works by other authors. Moreover, this behaviour is of high relevance for brood incubation itself because the heated thorax is deep in the comb (almost down to the middle wall) where heat loss to the air is minimized and where up to 6 surrounding pupa cells can be warmed simultaneously. In comparison to specific brood incubation behaviour on the comb surface (pressing the thorax onto the brood caps), where only one or parts of three brood caps may be in touch with a heated thorax, heating inside cells with the same T_{Th} is up to 2,6 times more efficient.

The measurement of thermophysical properties of the brood comb and the simulation of worker heating under controlled conditions show that the comb warms up slowly and supports local heating rather than a rapid spread of heat all over the area. The radius-of-influence of a single cell visitor depends on its T_{Th} and on the duration of the cell visit. Increases of brood temperature as far as three cells away from the cell visitor may be detected.

The brood incubation behaviour via gaps (i.e. open cells) which I describe in this work does not only give new insights into bee behaviour. It also allows a reconsideration of the gaps themselves and their usefulness to the bees. A specific computer software ("CombUse 2.0") which I developed for this work allowed me to register and analyze the spatial distribution of gaps with high precision on the level of cells, in contrast to rough estimations of brood areas and gap numbers which are commonly used in bee-breeding and population assessments.

The analysis of the spatial distribution of gaps in the sealed brood area shows that even at small proportions of gaps (ca. 4 to 10 %, common to healthy colonies), a surprisingly large number (88 % to 99 %, if the three-dimensional distribution of gaps is considered) of sealed brood cells is within the reach of brood incubating worker bees visiting these gaps.

Although brood incubation behaviour inside cells is very difficult to detect and observe, the data presented in this work strongly suggest that heating inside cells is an important part of nest climate control and other aspects of social life in honeybee colonies.

7. Verzeichnisse

7.1 Abkürzungen, Einheiten und Symbole

Einheiten sind normal gedruckt. Bezeichnernamen, wissenschaftliche Namen und Worterhebungen sind *kursiv*. Hier nicht erwähnte Abkürzungen werden im Text an der betreffenden Stelle erklärt.

°C	Grad Celsius
=	ist gleich
≈	ist ungefähr
<	kleiner als
≤	kleiner oder gleich
>	größer als
≥	größer oder gleich
cm	Zentimeter (1 cm = 10 ⁻² m)
Δ	kennzeichnet einen relativen Wert (Differenz)
<i>d</i>	Dicke, Durchmesser, Abstand
<i>e</i> _R [*] (<i>T</i>)	Roseland-gewichteter spezifischer Extinktionskoeffizient
<i>ε</i>	Emissivität
<i>g</i>	Gramm
<i>h</i>	Stunde
<i>J</i>	Joule
<i>K</i>	Kelvin
<i>kg</i>	Kilogramm (1 kg = 1000 g)
<i>Λ</i>	Wärmedurchlasskoeffizient [J s ⁻¹ m ⁻² K ⁻¹]
<i>L</i>	Wärmeleitfähigkeit [J s ⁻¹ m ⁻¹ K ⁻¹] (zur Unterscheidung vom Symbol für die Wellenlänge wurde auf die Verwendung des gebräuchlichen <i>λ</i> verzichtet)
<i>λ</i>	Wellenlänge [μm]
<i>λ</i> _{max}	Wellenlänge [μm], bei der das Strahlungsmaximum liegt (nur im Zusammenhang mit dem Wien'schen Verschiebungsgesetz relevant)
<i>m</i>	Masse
<i>m</i>	Meter
MESZ	Mitteuropäische Sommerzeit
MEZ	Mitteuropäische Zeit
<i>mg</i>	Milligramm (1 mg = 10 ⁻³ g)
Min.	Minute
<i>mm</i>	Millimeter (1 mm = 10 ⁻³ m)
<i>r</i>	Aufwärm- bzw. Abkühlrate der Bruttemperatur [°C Min. ⁻¹]
<i>r</i> _{max}	maximale Aufwärmrate der Bruttemperatur [°C Min. ⁻¹]
MW	Mittelwert
<i>n, N</i>	Anzahl
o. J.	ohne Jahresangabe
<i>s</i>	Sekunde
S. D.	Standardabweichung (standard deviation)
<i>t</i>	Zeit (Dauer oder zeitlicher Abstand)
<i>T</i>	Temperatur

T_{Brut}	Temperatur in einer gedeckelten Brutzelle, gemessen am Zellboden
T_{Deckel}	Temperatur in einer gedeckelten Brutzelle, gemessen unterhalb des Zelldeckels
T_{Raum}	Umgebungstemperatur am Standort der Beobachtungsstöcke (Labor)
T_{Stock}	Lufttemperatur im Bienenstock, gemessen zwischen zwei Waben
T_{Th}	Thoraxtemperatur (bei thermografisch gemessenen Werten: Oberflächentemp.)
$T_{Th(Beginn)}$	Thoraxtemperatur beim Beginn eines Zellbesuchs
$T_{Th(Ende)}$	Thoraxtemperatur am Ende eines Zellbesuchs
$(\Delta T_{Th})_{netto}$	Netto-Unterschied der Thoraxtemperatur zwischen Ende und Beginn eines Zellbesuchs; $\Delta T_{Th(netto)} = T_{Th(Ende)} - T_{Th(Beginn)}$
×	Multiplikatorzeichen bei Flächenangaben, z.B. 3 cm × 5 cm

7.2 Geräte und Hilfsmittel

- Brutschrank *B5042* (Heraeus),
- FTIR-Spektrometer *Vector 22* (Bruker),
- FTIR-Spektrometer *IFS-66v* (Bruker),
- Kohlefaserwiderstände, Bauform 0204,
- Kunststofffolie (Fa. Herlitz),
- PC mit Videoeingang,
- Software *AmberTherm v 1.28*,
- Software *Delphi 6.0 Professional* (Entwicklungsumgebung),
- Software *Excel 2003/XP*
- Software *Statistica 6.1*,
- Software *ThermaCam Researcher Pro 2.7*,
- Spannungsquelle *Amrel LPS-301* (American Reliance),
- Stationäre Einplattenapparatur *Lola V* (ZAE Bayern),
- Videokamera *NV-DS 35* (Panasonic),
- Videorekorder *AG-7350* (Panasonic),
- Thermometer und Datenlogger *Almemo 2290-8 V5* (Ahlborn) mit NTC-Fühlern,
- Thermometer *Voltcraft 502* (Conrad electronic) mit Thermoelementen.
- Wärmebildkamera *Radiance PM 1.5.1/b* (Raytheon-Amber),
- Wärmebildkamera *ThermaCam S40* (FLIR Systems),
- Wärmeleitpaste (Fa. Braun).

7.3 Verzeichnis der Abbildungen

Alle Abbildungen stammen, sofern in der Bildunterschrift nicht anders angegeben, vom Autor dieser Arbeit.

	Seite	
Abb. 1	Entwicklungsstadien der Arbeiterinnenbrut	6
Abb. 2	Brutbereiche in unterschiedlichen Entwicklungsphasen	7
Abb. 3	Verhaltensweisen zur Kühlung des Stocks	13
Abb. 4	Spezielle Körperhaltung von Bienen beim Brutwärmen	14
Abb. 5	T_{Th} vor und nach dem Besuch von leeren Zellen	15
Abb. 6	Brut wärmende Bienen auf der Wabenoberfläche (Thermogramm)	15
Abb. 7	Rekalibrierung der FLIR-Kamera (Thermogramm)	20
Abb. 8	Natürlicher Brutbereich mit gedeckelter und offener Brut	21
Abb. 9	Bienenkasten für Beobachtungen im Zellinnern	22
Abb. 10	Heizende Bienen im Innern von Zellen (Thermogramm)	23
Abb. 11	Konfiguration der Ulbrichtkugel	26
Abb. 12	Geebnete Zellwände	26
Abb. 13	Rosseland-Gewichtungsfunktionen	27
Abb. 14	Aufbau für Simulation des Brutwärmeverhaltens	29
Abb. 15	Untersuchung von T_{Brut} und Verhalten im normalen Beobachtungsstock	31
Abb. 16	Der Zellenfinder	32
Abb. 17	Beispiele für nicht ausgewertete Waben	36
Abb. 18	Entfernungsberechnung bei der Brutwabenauswertung	38
Abb. 19	Randeffekte bei der Brutwabenauswertung	39
Abb. 20	Brutwabenauswertung in 2-D und Software „CombUse“	40
Abb. 21	Brutwabenauswertung in 3-D	41
Abb. 22	T_{Th} vor und nach dem Besuch offener Brutzellen	43
Abb. 23	T_{Th} beim Besuch offener Brutzellen mit großen Larven	44
Abb. 24	T_{Th} von Langzeitzellbesuchern im Zellinnern	47
Abb. 25	Abdominale Pumpfrequenzen	47
Abb. 26	Dauer und Häufigkeit von Zellbesuchen im Brutbereich	49
Abb. 27	Transmissionseigenschaften von Zellwänden	51
Abb. 28	Gegenläufige Temperaturänderungen im Innern von drei Brutzellen	55
Abb. 29	Analyse von Zellbesuchen und Bruttemperaturen	58
Abb. 30	Häufigkeit von Brutwaben mit verschiedenen Lückenanteilen	59
Abb. 31	Abstände von Brutzellen zur nächsten Lücke (2-D)	60
Abb. 32	Anzahl gedeckelter Brutzellen direkt neben einer Lücke	61
Abb. 33	Abstände von Brutzellen zur nächsten Lücke (3-D)	63
Abb. 34	Zeitersparnis beim Verwenden der Brutlücken zum Brutwärmen	70

7.4 Verzeichnis der Tabellen

	Seite
Tab. 1 Brutwaben (Literaturbeispiele)	35
Tab. 2 Besuchsdauern in offenen Brutzellen mit unterschiedlichem Inhalt	45
Tab. 3 T_{Th} im Zellinnern während lang dauernder Zellbesuche	46
Tab. 4 T_{Th} im Zellinnern in unterschiedlichen Wabenbereichen	48
Tab. 5 Wärmeleitfähigkeit von Brutwaben	50
Tab. 6 Rosseland-gemittelter Extinktionskoeffizient $e^*_R(T)$	51
Tab. 7 Simulation des Heizverhaltens: Brutzelle #1	52
Tab. 8 Simulation des Heizverhaltens: Brutzellen #2 und #3	53
Tab. 9 Simulation des Heizverhaltens: Brutzellen auf der anderen Wabenseite	54
Tab. 10 Bruttemperatur und Anzahl der Zellbesucher in den Nachbarzellen	57
Tab. 11 Wärmeleitfähigkeiten von im Bienenstock vorkommenden Stoffen	68

8. Literaturverzeichnis

- Bailey L. (1954):** The respiratory currents in the tracheal system of the adult honey-bee. J. Exp. Biol. 31: 589-593.
- Bienefeld K. (2005):** Imkern Schritt für Schritt. Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart.
- Blaschon B., Guttenberger H., Hrasnigg N., Crailsheim K. (1999):** Impact of bad weather on the development of the broodnest and pollen stores in a honeybee colony (Hymenoptera: Apidae). Entomol. Gener. 24: 49-60.
- Bortz J., Lienert G. A., Boehnke K. (2000):** Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. 2. Aufl., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Brünnich K. (1922):** Graphische Darstellung der Legetätigkeit einer Bienenkönigin. Arch. Bienenkunde 4: 137-147.
- Bujok B. (2000):** Regulierung der Brutnesttemperatur bei der Honigbiene *Apis mellifera*. Diplomarbeit, Univ. Würzburg.
- Bujok B. (2005):** Thermoregulation im Brutbereich der Honigbiene *Apis mellifera carnica*. Dissertation, Univ. Würzburg.
- Bujok B., Kleinhenz M., Fuchs S., Tautz J. (2002).** Hot spots in the bee hive. Naturwiss. 89: 299-301.
- Camazine S. (1991):** Self-organizing pattern formation on the combs of honey bee colonies. Behav. Ecol. Sociobiol. 28: 61-76.
- Camazine S., Deneubourg J.-L., Franks N. R., Theraulaz G., Bonabeau E. (2001):** Self-organization in biological systems. Chapter 16. Comb patterns in honey bee colonies: 308-339.
- Czerny M., Walther A. (1961):** Tables of the fractional functions for the Planck Radiation Law. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Dadant H. C. (1946):** The honeycomb. In Grout R. A. (ed.), The hive and the honeybee: 207-220. Dadant & Sons, Hamilton, Illinois.
- Eischen F. (1997):** Temperature, climate and *Varroa* populations. Amer. Bee J. 137: 299-300.
- Engels W. (1998):** Wirkungsgrad der biotechnischen Varroakontrolle mittels Hyperthermie. Apiacta 33: 49-55.
- Esch H. (1960):** Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. Z. Vergl. Physiol. 43: 305-335.
- Esch H., Goller F., Heinrich B. (1991):** How do bees shiver? Naturwiss. 78: 325-328.
- Fahrenheit L., Lamprecht I., Schrickler 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. J. Comp. Physiol. B 159: 561-560.
- Farrar C. L. (1968):** Productive management of honey-bee colonies. Reprinted from Amer. Bee J. 108(3-10): 1-20.
- Fehler M., Kleinhenz M., Klügl F., Puppe F., Tautz J. (2007):** Caps and gaps: a computer model for studies on brood nest incubation strategies in honeybee colonies (*Apis mellifera carnica*). Naturwiss. 94: 675-680.

- Fischer G., Gerig L., Kobel F., Luterbacher W., Maurizio A., Moser K., Schäfer H., Schaer E., Wille H., Wipfli E., Wipfli P. (1974):** Der Schweizerische Bienenvater. Lehrbuch der Bienenzucht. 15. Auflage. Fachschriftenverlag des Vereins Deutschschweizerischer Bienenfreunde, Verlag Sauerländer, Aarau und Frankfurt a. M.
- Flores J. M., Ruiz J. A., Ruz J. M., Puerta F., Bustos M., Padilla F., Campano F. (1996):** Effect of temperature and humidity of sealed brood on chalkbrood development under controlled conditions. *Apidologie* 27: 185-192.
- Fraenkel, G. (1932):** Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch-nervösen Rhythmen bei Insekten. II. Die nervöse Regulierung der Atmung während des Fluges. *Z. Vergl. Physiol.* 16: 394-417.
- Free J. B., Spencer-Booth Y. (1960):** Chill-coma and cold death temperatures of *Apis mellifera*. *Ent. exp. & appl.* 3: 222-230.
- Fresnaye J. (1962):** Un appareil pour le calcul rapide des surfaces de couvain dans les ruches. *Ann. Abeille* 5: 145-153.
- Freudenstein H. (1962):** Beobachtungen über die Färbung der Waben durch die Honigbiene. *Zool. Beitr.* 7: 311-319.
- Freyer J. (2001a):** Überschreitung des Zenits. *ADIZ/die biene/Imkerfreund* (7): 3-5.
- Freyer J. (2001b):** Jetzt werden „neue“ Bienen gepflegt. *ADIZ/die biene/Imkerfreund* (8): 3-5.
- Fröhlich B. (2000):** Wachse der Honigbiene *Apis mellifera carnica* Pollm.: Chemische und physikalische Unterschiede und deren Bedeutung für die Bienen. Dissertation, Universität Würzburg.
- Fröhlich B., Tautz J., Riederer M. (2000):** Chemometric classification of comb and cuticular waxes of the honeybee *Apis mellifera carnica*. *J. Chem. Ecol.* 26: 123-137.
- Fukuda H., Sakagami S. F. (1968):** Worker brood survival in honeybees. *Res. pop. ecol.* 10: 31-39.
- Fyg W. (1959a):** Normal and abnormal development in the honeybee. *Bee World* 40: 57-66.
- Fyg W. (1959b):** Normal and abnormal development in the honeybee. *Bee World* 40: 85-96.
- Gates B. N. (1914):** The temperature of the bee colony. *Bull. U.S. Dept. Agric.* 96: 1-29.
- Gerig L. (1983):** Lehrgang zur Erfassung der Volksstärke. *Schweiz. Bienen-Zeitung* 106: 199-204.
- Gerig L., Wille H. (1975):** Periodizität in der Eiablage der Bienenköniginnen (*Apis mellifica* L.). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 48: 91-97.
- Goetze G. (1949):** Imkerliche Züchtungspraxis. Landbuch-Verlag, Hannover.
- Groh C., Tautz J., Rössler W. (2004):** Synaptic organization in the adult honey bee brain is influenced by brood-temperature control during pupal development. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101: 4268-4273.
- Hasselmann M., Beye M. (2004):** Signatures of selection among sex-determining alleles of the honey bee. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101: 4888-4893.
- Hazelhoff E. H. (1954):** Ventilation in a bee-hive during summer. *Physiol. Comp.* 3: 343-364.
- Heinrich B. (1972):** Patterns of endothermy in bumblebee queens, drones and workers. *J. Comp. Physiol.* 77: 65-79.

- Heinrich B. (1979):** Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. *Science* 205: 1260-1271.
- Heinrich B. (1993):** The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Heinrich B. (1996):** How the honey bee regulates its body temperature. *Bee World* 77: 130-137.
- Heinrich B., Esch H. (1994):** Thermoregulation in bees. *Amer. Sci.* 82: 164-170.
- Hepburn H. R. (1986):** Honeybees and Wax. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Heran H. (1952):** Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (*Apis mellifica*) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.* 34: 179-206.
- Herwig H. (2000):** Wärmeübertragung A-Z. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hess W. R. (1926):** Die Temperaturregulierung im Bienenvolk. *Z. Vergl. Physiol.* 4: 463-487.
- Himmer A. (1927):** Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushalts im Nestbau sozialer Hautflügler. *Z. Vergl. Physiol.* 5: 375-389.
- Himmer A. (1932):** Die Temperaturverhältnisse bei den sozialen Hymenopteren. *Biol. Rev.* 7: 224-253.
- Holm E. (1997):** Die Veredelung von Bienen. Genetik und die Zucht der Honigbiene. Ehrenwirth, München.
- Hoppe H., Ritter W. (1987):** Untersuchungen zur kombinierten Wärmetherapie gegen die Varroatose. *Apidologie* 18: 383-385.
- Hosler J. S., Burns J. E., Esch H. E. (2000):** Flight muscle resting potential and species-specific differences in chill-coma. *J. Insect Physiol.* 46: 621-627.
- Humphrey J. A. C., Dykes E. S. (2008):** *J. Theor. Biol.* 250: 194-208.
- Imdorf A., Buehlmann G., Gerig L., Kilchenmann V., Wille H. (1987):** Überprüfung der Schätzmethode zur Ermittlung der Brutfläche und der Anzahl Arbeiterinnen in freifliegenden Bienenvölkern. *Apidologie* 18: 137-146.
- Ishay J. (1972):** Thermoregulatory pheromones in wasps. *Experientia* 28: 1185-1187.
- Ishay J., Ruttner F. (1971):** Thermoregulation im Hornissennest. *Z. Vergl. Physiol.* 72: 423-434.
- Jay S. C. (1963):** The development of honeybees in their cells. *J. Apic. Res.* 2: 117-134.
- Jeffree E. P. (1958):** A shaped wire grid for estimating quantities of brood and pollen in combs. *Bee World* 39: 114-118.
- Johannsmeier M. F. (ed.) (2001):** Beekeeping in South Africa. 3rd edn. (revised). Plant Protection Handbook 14, Agric. Research Council, Pretoria.
- 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*. *J. Comp. Physiol. A* 191: 1121-1129.
- Jyothi J. V. A., Reddy C. C. (1996):** Effect of temperature on the growth of greater wax moth, *Galleria mellonella* L. *Geobios (Jodhpur)* 23: 222-225.

- Kaiser W. (1988):** Busy bees need rest, too. *J. Comp. Physiol. A* 163: 565-584.
- Kaiser W. (2002):** Honey bee sleep is different from chill coma – behavioural and electrophysiological recordings in forager honey bees. *J. Sleep Res.* 11 (suppl. 1): 115-116.
- Kaiser W., Weber T., Otto D. (1996):** Vegetative physiology at night in honey bees. In Elsner N., Schnitzler H.-U. (eds.), *Proceedings of the 24th Göttingen Neurobiology Conference 2*: 140. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Ken T., Bock F., Fuchs S., Streit S., Brockmann A., Tautz J. (2005):** Effects of brood temperature on honey bee *Apis mellifera* wing morphology. *Acta Zoologica Sinica* 51: 768-771.
- Ken T., Hepburn H. R., Radloff S. E., Yusheng Y., Yiqui L., Danyin Z., Neumann P. (2005):** Heat-balling wasps by honeybees. *Naturwiss.* 92: 492-495.
- Kleinhenz M. (2000):** Arbeitsteilung beim Brutwärmen der Honigbiene, *Apis mellifera*. Diplomarbeit, Universität Würzburg.
- Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2003):** Hot bees in empty broodnest cells: heating from within. *J. Exp. Biol.* 206: 4217-4231.
- Kleinhenz M., Tautz J. (2003):** Computer-based colour marking of honeybees. *Apidologie* 34: 488-489.
- Koeniger N. (1978):** Das Wärmen der Brut bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 9: 305-320.
- Koeniger N., Veith H. J. (1983):** Glyceryl-1,2-dioleate-3-palmitate, a brood pheromone of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Experientia* 39: 1051-1052.
- Kolmes S. A. (1984):** A quantitative comparison of observational methodologies for studies of worker honeybees. *J. Apic. Res.* 23: 189-198.
- Kramer U., Hunkeler M. (1950):** Rassenzucht der Schweizer Imker. 9. Auflage. Fachschriften-Verlag des Vereins Deutsch-Schweizerischer Bienenfreunde/Verlag Sauerländer, Aarau.
- Krell R. (1996):** Value-added products from beekeeping. *FAO Agric. Serv. Bull.* 124. FAO, Rom.
- Krogh A., Zeuthen E. (1941):** The mechanism of flight preparation in some insects. *J. Exp. Biol.* 18: 1-10.
- Kronenberg F. and Heller H. C. (1982):** Colonial thermoregulation in honey bees (*Apis mellifera*). *J. Comp. Physiol.* 148: 65-76.
- Laidlaw H. H., Page R. E. (1997):** Queen rearing and bee breeding. Wicwas Press, Cheshire.
- Le Claire A. (2004):** Instrumentelle Besamung. *Imkerfreund* Nr. 59(1): 10-11.
- Le Conte Y., Arnold G. (1989):** Effects of the brood temperature on the development of *Varroa jacobsoni*. In R. Cavalloro (ed.), *Present status of varroaosis in Europe and progress in the varroa mite control*: 93-95. *Proceedings of a meeting of the EC-Experts' Group*, Udine, Italy, 28-30 Nov. 1988.
- Lehnherr B., Duvoisin N., Blumer P., Fluri P., Herrmann M., Lehrer M. (2001):** Biologie der Honigbiene, Band 2, 17. Auflage. Fachschriftenverlag des Vereins deutschschweizerischer und rätoromanischer Bienenfreunde, Winikon.

- Liebig G. (2005):** Regeln und Kenngrößen der Populationsdynamik des Bienenvolkes. Posterbeitrag zur 52. Jahrestagung der Arbeitsgemeinschaft der Bieneninstitute in Halle (nicht im Tagungsprogramm aufgeführt).
- Lindauer M. (1952):** Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. Vergl. Physiol. 34: 299-345.
- Lindauer M. (1954):** Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. Vergl. Physiol. 36: 391-432.
- Lipp J. (1994):** Der Honig. 3. Neuauflage. Ulmer, Stuttgart.
- Martin H., Lindauer M. (1966):** Sinnesphysiologische Leistungen beim Wabenbau der Honigbiene. Z. Vergl. Physiol. 53: 372-404.
- McMullan J. B., Brown M. J. F. (2005):** Brood pupation temperature affects the susceptibility of honeybees (*Apis mellifera*) to infestation by tracheal mites (*Acarapis woodi*). Apidologie 36: 97-105.
- Meyerhoff G. (1961):** Biologie der Honigbiene: Anomalien bei Brut und Bienen. Leipziger Bienenz. 75: 260-262.
- Michailoff A. S. (1927):** Der Einfluß einiger Lebenslagefaktoren auf die Variabilität der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. Bienenk. 8: 289-303.
- Milum V. G. (1925):** Relation of temperature to development of honeybee. Amer. Bee J. 8: 368-370.
- Milum V. G. (1930):** Variations in time of development of the honey bee. J. Econ. Entom. 23: 441-447.
- Myser W. C. (1954):** The larval and pupal development of the honey bee *Apis mellifera* Linnaeus. Ann. Entomol. Soc. Amer. 47: 683-711.
- Nolan W. (1925):** The brood rearing cycle of the honeybee. Bull. U.S. Dept. Agric. 1349: 1-55.
- Ono M., Okada I., Sasaki M. (1987):** Heat production by balling in the Japanese honeybee, *Apis cerana japonica* as a defensive behaviour against the hornet, *Vespa simillima xanthoptera* (Hymenoptera: Vespidae). Experientia 43: 1031-1032.
- Ono M., Igarashi T., Ohno E., Sasaki M. (1995):** Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. Nature 377: 334-336.
- Owens C. D. (1971):** The thermology of wintering honey bee colonies. Tech. Bull. U.S. Dept. Agric. 1429: 1-32.
- Page Jr. R. E. (1980):** New photographic method for estimating numbers of sealed brood cells. J. Apic. Res. 19: 202-204.
- Park O. W. (1925):** The storing and ripening of honey by honeybees. J. Econ. Entomol. 18: 405-410.
- Park O. W. (1946a):** The honeybee colony – life history. In Grout R.A. (ed.), The hive and the honeybee: 62-124. Dadant & Sons, Hamilton, Illinois.
- Park O. W. (1946b):** Activities of honeybees. In Grout R.A. (ed.), The hive and the honeybee: 125-206. Dadant & Sons, Hamilton, Illinois.
- Park O. W. (1975):** The honeybee colony – life history. In Grout R.A. (ed.), The hive and the honeybee: 46 (photo). Revised Edition, 3rd printing 1976. Dadant & Sons, Hamilton, Illinois.

- Pohl F. (1994):** Die Große und die Kleine Wachsmotte: Diagnose und Behandlung. Imkerfreund 49: 23-26.
- Prell H. (1924):** Der Kokon der Honigbiene. Erlanger Jahrb. Bienenk. 2: 176-189.
- Puerta F., Flores J. M., Bustos M., Padilla F., Campano F. (1994):** Chalkbrood development in honeybee brood under controlled conditions. Apidologie 25: 540-546.
- Ritter W. (1982):** Experimenteller Beitrag zur Thermoregulation des Bienenvolks (*Apis mellifera carnica*). Apidologie 13: 169-195.
- Ritter W. (1994):** Bienenkrankheiten. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Ritter W. (1996):** Diagnostik und Bekämpfung der Bienenkrankheiten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- Rosenkranz P. (1987):** Thermobehandlung verdeckelter Arbeiterinnen-Brutwaben als Möglichkeit der Varroatose-Kontrolle. Apidologie 18: 385-388.
- Rosenkranz P. (1988):** Temperaturpräferenz der *Varroa*-Milbe und Stocktemperaturen in Bienenvölkern an Tropenstandorten (Acarina: Varroidae/Hymenoptera: Apidae). Entomol. Gener. 14: 123-132.
- Ruttner F. (1977):** Institut für Bienenkunde (Polytechnische Gesellschaft) der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität Frankfurt am Main. Werdegang und Aufgabenbereich. Festschrift zum 40jährigen Bestehen des Instituts für Bienenkunde. Frankfurter Sparkasse von 1822 (Hrsg.), Frankfurt am Main.
- Ruttner F. (1983):** Queen rearing. Biological basis and technical instruction. Apimondia Publishing House, Bucharest.
- Ruttner F. (1996):** Zuchttechnik und Zuchtauslese bei der Biene. 7. Aufl., Ehrenwirth, München.
- Ruttner F. (2003):** Naturgeschichte der Honigbienen. 2. Aufl., Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- Sachs L. (2002):** Angewandte Statistik. 10. Aufl., Springer Verlag, Berlin u. a..
- Sakagami S. F. (1953):** Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L. I. Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Jpn. J. Zool. 11: 117-185.
- Santomauro G., Oldham N. J., Boland W., Engels W. (2004):** Cannibalism of diploid drone larvae in the honey bee (*Apis mellifera*) is released by odd pattern of cuticular substances. J. Apic. Res. 43: 69-74.
- Santomauro G., Herrmann M., Aumeier P., Engels W. (2005):** Neue Antworten auf alte Fragen zu diploiden Drohnen. Posterbeitrag zur 52. Tagung der Arbeitsgemeinschaft der Bieneninstitute in Halle.
- Sasaki M., Nakamura J., Tani M., Sakai T. (1990):** Nest temperature and winter survival of a feral colony of the honeybee, *Apis mellifera* L., nesting in an exposed site in Japan. Bull. Fac. Agric. Tamagawa Univ. 30: 9-19.
- Sauer S., Kaiser W. (1995):** Pollen foragers of the honey bee (*Apis mellifera carnica* L.) rest in the hive at night. In Elsner N., Menzel R. (eds.), Proceedings of the 23rd Göttingen Neurobiology Conference 2: 253. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Sauer S., Kaiser W. (1998):** Another dynamic sleep sign in honey bees: discontinuous respiration. Zoology 101 (suppl. 1): 67.

- Schlotterbeck T., Hepperle C., Hartfelder K. (1999):** Hitzeschockproteine bei Bienen und Milben. In Rosenkranz P., Garrido C. (Hrsg.), Soziale Insekten. Programm und Kurzfassungen der IUSSI-Tagung in Stuttgart-Hohenheim: 81.
- Schmaranzer S., Stabentheiner A., Heran H. (1988):** Wissenschaftlicher Film: Thermografie bei Bienen. Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 6: 136-139.
- Schürzinger F. (1990):** Praktische Ablegerbildung. Imkerfreund (4): 20-21.
- Schuster N., Kolobrodov V.G. (2000):** Infrarotthermographie. Wiley-VCH, Berlin.
- Seeley T. D. (1977):** Measurement of nest cavity volume by the honey bee (*Apis mellifera* L.). Behav. Ecol. Sociobiol. 2: 201-227.
- Seeley T. D. (1985):** Honeybee Ecology. A study of adaptation in social life. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Seeley T. D. (1997):** Honigbienen. Im Mikrokosmos des Bienenstocks. Birkhäuser, Basel.
- Seeley T. D., Morse R. (1976):** The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.). Ins. Soc. 23: 495-512.
- Siegel R., Howell J. R. (1992):** Thermal radiation heat transfer. 3rd edn., Hemisphere Publ. Corp., Washington.
- Snodgrass R. E. (1956):** Anatomy of the honey bee. Comstock Publ. Ass. (a division of Cornell Univ. Press), Ithaca, New York.
- Soose E. (1954):** Einfluss der Temperatur auf die Ausgestaltung von Flügelindex und Panzerfarbe der Honigbiene (*Apis mell.*). Arch. Bienenk. 31: 49-65.
- Sotavalta O. (1954):** On the thoracic temperature of insects in flight. Ann. Zool. Soc. 'Vanamo' 16: 1-22.
- Southwick E. E. (1985):** Thermal conductivity of wax comb and its effect on heat balance in colonial honey bees (*Apis mellifera* L.). Experientia 41: 1486-1487.
- Southwick E. E. (1987):** Cooperative metabolism in honey bees: an alternative to antifreeze and hibernation. J. Thermal Biol. 12: 155-158.
- Southwick E. E., Heldmaier G. (1987):** Temperature control in honey bee colonies. Bioscience 37: 395-399.
- Southwick E. E., Moritz R. F. A. (1987):** Social control of air ventilation in colonies of honey bees, *Apis mellifera*. J. Insect Physiol. 33: 623-626.
- Southwick E. E., Mugaas J. N. (1971):** A hypothetical homeotherm: the honeybee hive. Comp. Biochem. Physiol. 40A: 935-944.
- Stabentheiner A., Hagmüller K. (1991):** Sweet food means „hot dancing“ in honeybees. Naturwiss. 78: 471-473.
- Stabentheiner A., Schmaranzer S. (1987):** Thermographic determination of body temperatures in honey bees and hornets: calibration and applications. Thermology 2: 563-572.
- Starks P. T., Gilley D. C. (1999):** Heat shielding: a novel method of colonial thermoregulation in honey bees. Naturwiss. 86: 438-440.
- Starks P. T., Blackie C. A., Seeley T. D. (2000):** Fever in honeybee colonies. Naturwiss. 87: 229-231.
- Stigen A. K. (2000):** Lærebok i dronningavl. Honningcentralen a/l, Oslo.

- Taber S. (1979):** A population of feral honey bee colonies. *Amer. Bee J.* 119: 842-847.
- Tautz J., Heilmann H. (2007):** Phänomen Honigbiene. Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 7343-7347.
- Tiesler F. K. (o. J.):** Die Zucht der Honigbiene. Eine Information zur Zuchtarbeit im Deutschen Imkerbund. Deutscher Imkerbund, Wachtberg (Erscheinungsjahr nicht angegeben; ca. zwischen 1998 und 2002).
- Tschumi M., Brägger J. (2006):** Merkblatt zur Erkennung von Bienenbrutkrankheiten. Hrsg. vom ALP Zentrum für Bienenforschung, Bern-Liebefeld. Schweizer. Bienen-Zeitung Nr. 4 (Beilage).
- Vansell G. H., Bisson C. S. (1935):** Origin of color in western beeswax. *J. Econ. Entomol.* 28: 1001-1002.
- Villa J. D., Gentry C., Taylor Jr. O. R. (1987):** Preliminary observations on thermoregulation, clustering, and energy utilization in African and European honey bees. *J. Kansas Entomol. Soc.* 60: 4-14.
- von Frisch K. (1965):** Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- von Frisch K. (1993):** Aus dem Leben der Bienen. 10. Aufl., bearb. von M. Lindauer. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Wagner W. (2004):** Wärmeübertragung. 6. Aufl. Vogel Verlag, Würzburg.
- Wallrabe A. (2001):** Nachtsichttechnik. Vieweg, Braunschweig und Wiesbaden.
- Wang T. (1999):** Einfluß der Struktur auf den Wärmetransport in EPS-Schaumdämmstoffen (Report E21-0799-1). Diplomarbeit, Universität Würzburg.
- Weippl T. (1931):** Der Kokon der Bienenlarve. *Arch. Bienenk.* 12: 305-314.
- Weiß K. (1960):** Über die Lebensfähigkeit von Bieneneiern ausserhalb des Volkes. *Z. Bienenforsch.* 5: 42-48.
- Weiß K. (1962):** Über die Lebensfähigkeit von offener und gedeckelter Brut ausserhalb des Bienenvolkes. *Z. Bienenforsch.* 6: 104-114.
- Weiß K. (1984):** Regulierung des Proteinhaushaltes im Bienenvolk (*Apis mellifica* L.) durch Brutkannibalismus. *Apidologie* 15: 339-354.
- Winston M. L., Dropkin J. A., Taylor O. R. (1981):** Demography and life history characteristics of two honey bee races (*Apis mellifera*). *Oecologia* 48: 407-413.
- Wittmer S. (2003):** Thermographie: Welche Wellenlänge für welche Aufgabe? *Spectrum* 91: 6 (Firmenschrift LOT-Oriel Europa).
- Woyke J. (1963a):** Drone larvae from fertilized eggs of the honeybee. *J. Apic. Res.* 2: 19-24.
- Woyke J. (1963b):** What happens to diploid drone larvae in a honeybee colony. *J. Apic. Res.* 2: 73-75.
- Woyke J. (1963c):** Rearing and viability of diploid drone larvae. *J. Apic. Res.* 2: 77-84.
- Woyke J. (1984):** Exploitation of comb cells for brood rearing in honeybee colonies with larvae of different survival rates. *Apidologie* 15: 123-136.

Zander E., Böttcher F. K. (1971): Handbuch der Bienenkunde 5: Haltung und Zucht der Biene. 9. Aufl., Eugen Ulmer, Stuttgart.

Zander E., Böttcher F. K. (1984): Handbuch der Bienenkunde: Krankheiten der Biene. 7. Aufl., Eugen Ulmer, Stuttgart.

Lebenslauf

Zur Person

Name: Marco Kleinhenz
Anschrift: Otto-Hahn-Str. 43
97218 Gerbrunn
Geburtsdatum: 27.9.1972
Geburtsort: Hammelburg

Bildungsweg und Tätigkeiten

11/2006 Tätigkeit für Projekt „Bionische Schwingungserregersysteme“
5/2005-3/2007 Mitarbeit an Computersimulation des Brutwärmeverhaltens
(Kooperation Beegroup / Lehrstuhl für Künstl. Intelligenz)
Seit 2004 Fa. Teamwork/Büttgen GmbH
2001-2003 Wissenschaftlicher Angestellter, Univ. Würzburg
7-12/2000 Stipendiat des Graduiertenkollegs
2000-2003 Promotionsstudium, Univ. Würzburg
1994-2000 Studium der Biologie (Diplom), Universität Würzburg
1992-1994 Wehrdienst
1983-1992 Frobenius-Gymnasium, Hammelburg
1979-1983 Grundschule in Langendorf

Publikationen

Wissenschaftliche Zeitschriften

Fehler M.*, Kleinhenz M.*, Klügl F., Puppe F., Tautz J. (2007):
Caps and gaps: a computer model for the study of brood nest incubation in honeybees,
Naturwissenschaften 94: 675-680.

* als gleichwertig gekennzeichnete Beiträge

Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2003):
Hot bees in empty broodnest cells: heating from within,
The Journal of Experimental Biology 206: 4217-4231.

Seeley T.D., Kleinhenz M., Bujok B., Tautz J. (2003):
Thorough warm-up before take-off in honey bee swarms,
Naturwissenschaften 90: 256-260.

Bujok B., Kleinhenz M., Fuchs S., Tautz J. (2002):
Hot spots in the bee hive,
Naturwissenschaften 89: 299-301.

Kurzfassungen von Tagungsbeiträgen

Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2007):
Specialised behaviours in brood incubation by honeybees.
Apidologie, im Druck.

Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2005):
Brood nest incubation strategies in honeybees.
Kipyatkov V. (ed.): *Proc. 3rd European Congress on Social Insects (Euro IUSSI)*: 76-77.

Kleinhenz M., Tautz J., Manara J., Arduini-Schuster M.-C. (2005):
Transmission of thermal radiation through beeswax.
Kaatz H.H. *et al.* (eds.): *Bees, Ants and Termites: Applied & Fundamental Research*: 103.

Seeley T.D., Kleinhenz M., Bujok B., Tautz J. (2005):
Das Temperaturverhalten von Schwarmbienen vor dem Abflug.
Kaatz H.H. *et al.* (eds.): *Bees, Ants and Termites: Applied & Fundamental Research*: 98.

- Kleinhenz M., Tautz J. (2003):
Computerbasierte Farbmarkierung an Honigbienen.
Apidologie 34(5): 488-489.
- Bujok B., Kleinhenz M., Fuchs S., Tautz J. (2002):
Brood incubation strategies of individual honeybee workers (*A. m. carnica*).
Zoology 105, Suppl. V.: 3.
- Bujok B., Kleinhenz M., Fuchs S., Tautz J. (2002):
Beobachtungen zum Brutwärmen von Arbeiterbienen (*Apis mellifera carnica*).
Apidologie 33(5): 497-498.
- Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2002):
Die Thoraxtemperaturen von Arbeiterinnen innerhalb von Wabenzellen.
Apidologie 33(5): 496-497.
- Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2001):
Regulation of brood nest temperature in honeybee colonies (*A. m. carnica*).
In: Kipyatkov V.E. (ed.) Abstracts of the IVth European Workshop of Invertebrate
Ecophysiology: 36-39.
- Kleinhenz M., Bujok B., Fuchs S., Tautz J. (2001):
Die Körpertemperaturen von Arbeitsbienen beim Besuch von Wabenzellen.
Apidologie 32(5): 501-502.
- Bujok B., Kleinhenz M., Fuchs S., Tautz J. (1998):
Differentiation of thoracic temperatures of honey bee workers (*Apis mellifera*) in the capped
brood region of a colony.
Pszczelnicze Zeszyty Naukowe XLII(2): 19-20.

Erklärungen

gemäß § 4 Abs. 3 Nummern 3, 5 und 8 der Promotionsordnung
für die Fakultät für Biologie
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg
vom 15.3.1999

Hiermit erkläre ich ehrenwörtlich, dass ich diese Doktorarbeit selbständig erarbeitet und keine anderen als die hier aufgeführten Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

Gleichfalls erkläre ich, dass diese Dissertation in dieser oder ähnlicher Form noch keinem anderen Prüfungsverfahren vorgelegt wurde.

Weiterhin erkläre ich, dass ich bis jetzt keine akademischen Grade erworben oder zu erwerben versucht habe.

Würzburg, den

.....

Marco Kleinhenz