

Die Aufwärtsneigung der Wabenzellen erhöht die Tragfähigkeit der Wabe und hat nicht den Zweck, das Auslaufen des Honigs zu verhindern

ROBERT OEDER und DIETRICH SCHWABE *)

Zusammenfassung

Die Zellen der Waben von *Apis mellifera* sind um etwa 13° nach oben geneigt. Laut Literatur dient diese Neigung dazu, das Auslaufen des Honigs zu verhindern. Wir haben dies überprüft, indem wir leere Waben kopfüber in Bienenstöcke gehängt haben. In diese invertierten Honigwaben haben die Bienen Honig genauso eingetragen wie in normal orientierte Waben. Sie haben die invertierten Waben auch gut angenommen, um Brut aufzuziehen. Wir haben damit gezeigt, dass für die Bienen der Nutzen der Neigung der Zellen nach oben nicht darin besteht, das Auslaufen des Honigs zu verhindern. Honig befindet sich auf den hydrophoben, mikrostrukturierten Zellwänden offenbar in einem Wenzel-Zustand. Die damit verbundene Benetzung der Zellwände erzeugt Adhäsionskräfte, die das Auslaufen verhindern. Wie unsere Analyse der Gewichtskräfte gezeigt hat, besteht der Nutzen für die Bienen aus der Neigung der Zellen darin, dass dadurch etwa 10 % des Gewichts des Zellinhalts auf die Mittelwand gelenkt werden, was die Tragfähigkeit der Wabe erhöht.

Schlüsselwörter: Wabenarchitektur / Neigung der Zellen nach oben / Tragfähigkeit der Waben / Auslaufen von Honig / Benetzung der Zellwände durch Honig

Einleitung

Bienenwaben werden seit jeher für die ansprechende Genauigkeit ihres sechseckigen Zellmusters bestaunt. Ebenso für ihr geringes Gewicht, für ihre hohe Tragfähigkeit und für die Mehrzweckverwendung für die Lagerung von

*) R. Oeder, Lärchenstraße 16, D-84533 Markt, e-mail: robert-oeder@web.de

D. Schwabe, I. Physikalisches Institut der Justus-Liebig-Universität Gießen
Heinrich-Buff-Ring 16, D-35392 Gießen,
e-mail: Dietrich.Schwabe@physik.uni.giessen

Dieser Artikel ist in englischer Sprache erschienen in *Apidologie* (2020).

<https://doi.org/10.1007/s13592-020-00807-9>

Dieser Beitrag erscheint auch in gedruckter Form in der "Oberhessischen Naturwissenschaftlichen Zeitschrift", Volume 68, Gießen 2020

Honig und die Aufzucht von Brut im gleichen Zelltyp. Das sechseckige Muster ist so faszinierend, dass sich selbst Mathematiker und Philosophen damit beschäftigt haben. Im 19. Jahrhundert entstand das Konzept, Bienen und Waben nicht getrennt zu betrachten, sondern ein Bienenvolk mit einem einzigen Tier gleichzusetzen. In der modernen Biologie ist der Begriff Superorganismus (Bienen) etabliert als Ausdruck dafür, dass ein Bienenvolk einem Säugetier mit seinen Organen und Eigenschaften entspricht (Tautz 2008). Die Gesamtheit der von den Bienen selbst produzierten Waben wird als integraler Bestandteil und als besonders wichtiges Organ dieses Superorganismus angesehen (Pratt S.C. 2004). Die Waben sind nicht nur Lebensraum, Nahrungsspeicher und Kinderstube, sondern dienen dem Superorganismus als Skelett, Sinnesorgan, Nervensystem, Gedächtnisspeicher und Immunsystem. Da ein Bienenvolk nur als unteilbares Ganzes lebensfähig ist, ist es wichtig, die Eigenschaften und Funktionen seiner Organe zu untersuchen, um die Biologie des Superorganismus umfassend zu verstehen. Dies gilt insbesondere für die Waben mit ihren vielfältigen Funktionen und ihren Wechselbeziehungen mit anderen Organen des Volkes. Eine bisher wenig beachtete Eigenschaft der Waben ist die Neigung ihrer Zellen um ca. 13° nach oben (Abb. 1). Diese Besonderheit wird in sehr wenigen wissenschaftlichen Veröffentlichungen lediglich erwähnt, ohne tiefgreifende Überlegungen dazu. Schon früher haben Wissenschaftler angenommen, dass die Gesamtstruktur der Waben ein Grund für die Stärke ihrer Konstruktion ist. Für Maraldi (1712) besteht der Vorteil der Pyramidenform des Bodens und der Verzahnung der Zellen darin, dass die drei prismatischen Wände, die sich an einer Kante treffen, als Unterstützung für den Boden einer gegenüberliegenden Zelle dienen. Auch Vogt (1911) sieht eine Erklärung für die Form der Wabenzelle in der dadurch erreichten Festigkeit der Struktur. Nur Hüsing und Nitschmann (1987) beschreiben in ihrer Enzyklopädie en passant und ohne Erklärung die Neigung der Zellen als einen Grund für die Stabilität und die Tragfähigkeit der Waben. Für Oeder und Schwabe (2017a, b) war die Neigung der Zellen ein Argument gegen die Hypothese, dass Bienen zuerst Zylinder bauen, die dann in hexagonale Zellen umgewandelt werden (Pirk et al. 2004). Es gibt auch eine weit verbreitete, aber unbewiesene Meinung in der Literatur, die als „historische Wahrheit“ angesehen werden könnte, dass die Neigung der Zellen das Auslaufen des Honigs verhindern soll (von Frisch 1959; Hüsing und Nitschmann 1987; Dietemann et al. 2011; Tautz 2012; Gallo und Chittka 2018; Wahyudi 2018). Diese Erklärung scheint so überzeugend und offensichtlich zu sein, dass es Wissenschaftler bis heute nicht für wert befunden haben, ihren Wahrheitsgehalt experimentell zu überprüfen.

Eine Ausnahme ist Müllenhoff (1883), der feststellte, dass die Neigung der

Zellen für die Bienen sehr wichtig ist: „Diese Neigung der Zellen gegen die Mittelebene ist zwar ziemlich gering, ist aber doch für die Thiere von grosser Wichtigkeit; in solche Waben, welche vom Bienenzüchter in umgekehrter Stellung in die Rahmen eingeklebt sind, tragen die Arbeiterinnen keinen Honig ein; auch benutzt die Königin sie nicht zur Ablage der Eier; derartige Waben bleiben vielmehr im Bienenstocke unbeachtet stehen oder werden abgebrochen“. Dies ist die einzige Arbeit, die auf eine experimentelle Überprüfung der „Honigauslaufhypothese“ hinweist. Es gibt jedoch keine Beschreibung des Versuchsaufbaus von Müllenhoff. Wir haben seine Aussagen überprüft, indem wir den Bienen invertierte Waben in Honig- und Brutraum von Bienenstöcken anboten.

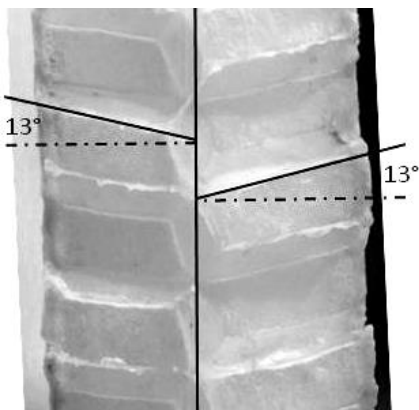


Abb.1 Foto eines vertikalen Schnitts durch eine Wabe senkrecht zur Mittelwand mit Darstellung der Aufwärtsneigung der Zellen um 13° . Die Linien und die Winkel wurden unter Verwendung von MS PowerPoint gezeichnet bzw. bestimmt, wie in Kapitel 2.3 beschrieben

Mit unseren Untersuchungen wollten wir herausfinden, ob die obigen Überzeugungen und Aussagen experimentell bestätigt werden können. Ein gründliches Verständnis der Wechselwirkung von hydrophilen Flüssigkeiten (Honig) mit hydrophoben Festkörperoberflächen (Bienenwachs) ist hierfür unerlässlich. Dieses Thema wird in der neueren Literatur im allgemeinen Kontext der Benetzung von Oberflächen umfassend behandelt. Neuere physikalisch-chemische Studien beschreiben ein bisher unbekanntes Benetzungsverhalten von Wasser und Honig auf Bienenwachs (Guo et al. 2015), das für die vorliegende Arbeit von großem Interesse ist. Vor diesem Hintergrund kamen wir bei der Diskussion unserer Ergebnisse zu neuen Erkenntnissen über das Auslaufen des Honigs, was uns wiederum zu einer neuen Interpretation der Neigung der Wabenzellen und ihres Nutzens für die Bienen führte.

1) Material und Methoden

a. Standort und Umgebung der Bienenvölker

Wir haben die Experimente Mitte April 2018 mit insgesamt sechs Bienenvölkern (*Apis mellifera carnica*) begonnen, um herauszufinden, wie sich die Neigung der Zellen auf den Honigeintrag auswirkt. Zwei Bienenvölker befanden sich im Südosten Bayerns (463 m und 370 m ü. NN) und vier etwa

400 km entfernt in Oberhessen (198 m ü. NN). Eines der Völker in Bayern stand in einem Wohnbereich und eines in einem landwirtschaftlichen Gebiet. Der Standort in Hessen befand sich in einer Siedlung mit landwirtschaftlichen Flächen in etwa 300 Metern Entfernung. An allen Standorten gab es Obstbäume und wir gehen davon aus, dass der in dieser Zeit gesammelte Nektar hauptsächlich von diesen Bäumen stammt (Pfirsich, Kirsche, Apfel und Pflaume). Während des Testzeitraums von Mitte April bis Anfang Mai 2018 war das Trachtangebot sehr gut.

b. Herstellung von invertierten Waben

Für unsere Experimente verwendeten wir ausgeschleuderte und trockene Waben mit Mittelwand vom Vorjahr mit einer Zellgröße von 5,2 mm. Unmittelbar nach dem Schleudern waren diese Waben etwa 48 Stunden lang in Bienenstöcke zurückgehängt und von den Bienen gründlich gereinigt und repariert worden. Wir verwendeten Rähmchen mit den Maßen 2/3 Langstroth und 1/2 Deutsch Normal.

Die Ohren an den Oberträgern der Testrähmchen wurden abgeschnitten, damit sie kopfüber in die Zargen passen. An den Unterträgern wurden Nägel so tief eingeschlagen, dass die hervorstehenden Eisenstifte als Auflage für die Waben im Honigraum dienen konnten. Die so präparierten Waben wurden mit den Oberträgern nach unten in die Mitte der Honigräume der Testvölker gehängt. Die Zellen dieser Waben waren jetzt nach unten geneigt. Die Zellen aller anderen Waben rechts und links davon waren nach oben geneigt. Zu bemerken ist, dass die Beuten in Hessen zwei Bruträume hatten, die Beuten in Bayern nur jeweils einen. Die Honig- und Bruträume waren in allen Fällen durch ein Absperrgitter getrennt.

Die Bienenstöcke bestanden aus handelsüblichen, geschlossenen Zargen, die innen dunkel waren. Zum Wiegen wurden die Waben bei Tageslicht einige Minuten lang aus den Bienenstöcken entnommen und dann sofort wieder in den dunklen Bienenstock gehängt. Die invertierten Waben und ihre direkten Nachbarn wurden im Abstand von einigen Tagen mit digitalen Küchenwaagen (± 1 g) gewogen, um ihre Gewichtszunahme zu messen.

c. Messung des Neigungswinkels

Alle Zellen der normal ausgerichteten Waben, mit Ausnahme derjenigen, die direkt am Oberträger angebaut sind, waren gegenüber der Horizontalen um 13° nach oben geneigt. Da es für unsere Experimente irrelevant war, den genauen Winkel zu kennen, haben wir diesen auf zwei Arten nur grob gemessen. Wir platzierten ein Rähmchen mit einer Naturbauwabe vertikal auf einem Tisch und schauten vor einem hellen Hintergrund horizontal in die

Zellen. In dieser Position erscheint die Spitze des rhombischen Zellbodens nahe der unteren Spitze des hexagonalen Querschnitts der Zelle. Dann kippten wir das Rähmchen in Richtung des Betrachters, bis die Spitze des Zellenbodens in die Mitte der Zelle verschoben war. An einem Winkelmesser konnten wir ablesen, dass das Rähmchen um etwa 13° gekippt war.

Eine zweite Möglichkeit, den Neigungswinkel zu messen, bestand darin, ein Foto eines vertikalen Schnitts durch eine Naturbauwabe aufzunehmen und das Foto in MS PowerPoint einzufügen. Wir haben die Mittelwand mit einer geraden Linie markiert. Zwei weitere Linien, die anfangs parallel zur Mittellinie waren, wurden mit der Drehoption von MS PowerPoint gedreht, bis sie mit je einer Kante gegenüberliegender Zellen zusammenfielen (Abb. 1). Die Drehwinkel betragen 77° und 103° , was einem Neigungswinkel der Zellen von 13° auf beiden Seiten der Wabe entspricht. Wir haben daher diesen Neigungswinkel von 13° , der mit der Literatur übereinstimmt (Martin und Lindauer 1966), für unsere weiteren Überlegungen angewandt.

d. Benetzung in der Zelloberfläche mit Wassertropfen

Wir haben Experimente durchgeführt, um das Befüllen von Zellen mit Honig in einem frühen Stadium zu simulieren. Einzelne Wassertropfen füllen nicht den gesamten Querschnitt einer Zelle aus. Wenn ein Tropfen in der Zelle gehalten wird, während die Öffnung nach unten gedreht wird, würde dies zeigen, dass der Tropfen allein durch Adhäsionskräfte an der hydrophoben Zellwand haftet. Dazu haben wir mit einem vertikalen Schnitt eine Zellreihe aus einer Wabe heraus präpariert. Wir hielten die Zellen mit der Öffnung senkrecht nach oben und pipettierten jeweils einen Wassertropfen hinein. Die Tropfen fielen in die Zellen ungefähr bis zur Verbindungslinie zwischen Zellwand und Zellboden. Dann drehten wir die Öffnung der Zellen nach unten und wiederholten das Experiment ungefähr 10 Mal, immer mit einer anderen Zelle. Die Tropfen hatten ein Volumen von ca. $60 \mu\text{l}$, was in etwa dem Honigmagenvolumen einer Biene entspricht. Wir konnten das Verhalten der Tropfen in der Zelle trotz des geringen Kontrasts im Gegenlicht beobachten.

e. Wabenbau von unten nach oben

Um die Frage zu beantworten, ob die Neigung der Zellen von der Richtung abhängt, in der die Bienen die Wabe bauen, wollten wir die Bienen dazu bringen, eine Wabe von unten nach oben zu bauen. Dazu haben wir ein Rähmchen ohne Oberträger vorbereitet (siehe Abb. 4) und in die Mitte des Honigraums gehängt. Wir haben die Beute mit einer dünnen Plastikfolie abgedeckt, wie sie Imker häufig verwenden. Die Bienen bauten eine Wabe auf dem Unterträger des nach oben offenen Rähmchens von unten nach oben. Da wir positive Ergebnisse aus Vorversuchen hatten, beschränkten wir uns auf ein

einziges Experiment unter kontrollierten Bedingungen.

f. Bienenbrut in invertierter Wabe

Um herauszufinden, ob die Bienen invertierte Waben für die Brutaufzucht akzeptieren, haben wir eine solche Honigwabe ausgeschleudert. Diese Wabe wurde in der Mitte des Brutraums eines Bienenstocks, der aus 2/3 Langstroth-Zargen bestand, zwischen normal orientierte Waben eingehängt. Nachdem die invertierte Wabe in den Bienenstock eingesetzt worden war, wurde sie sofort von den Bienen besetzt. Die Einbindung der umgekehrten Wabe in das Brutnest bereits nach einem Tag wurde durch die Tatsache unterstützt, dass sich auf den benachbarten Waben Brut befand. Für das Experiment verwendeten wir zwei invertierte Waben in verschiedenen Bienenvölkern.

2) Ergebnisse

a. Speicherung von Honig in invertierten Waben

Ziel unserer Experimente war es zu beobachten, ob die Bienen Honig in den umgekehrten Waben speichern und wenn ja, was mit dem Honig passiert. Wenn die Neigung der Zellen nach oben das Auslaufen des Honigs verhindern soll, sollte der Honig aus nach unten geneigten Zellen auslaufen oder gemäß Müllenhoff (1883) von den Bienen gar nicht erst eingebracht werden.

Zu unserer Überraschung lagerten die Bienen den Honig in die invertierten Waben auf die gleiche Weise ein, wie in die benachbarten normal ausgerichteten Waben. Nach 17 bis 23 Tagen waren die invertierten Waben voll und verdeckelt (Abb. 2). Zu keiner Zeit konnten wir an den umgekehrten Waben ein Auslaufen von Honig feststellen.

Das Anfangsgewicht am Tag Null auf der x-Achse ist für die jeweils drei benachbarten Waben nicht immer gleich, da zu Beginn der Versuche in einigen Waben neben der invertierten Wabe bereits Honig eingelagert worden war. Die unterschiedlichen Anfangsgewichte hatten keinen Einfluss auf unsere Ergebnisse, da für uns nicht das absolute Gewicht der Waben wichtig war, sondern die jeweilige Gewichtszunahme. Unterschiede zwischen den Waben in einem Bienenstock sind zu erwarten, wenn die Bienen verschiedene und wechselnde Wege durch die Bruträume nehmen, um zu den Honigwaben zu gelangen. Die Unterschiede in der Gewichtszunahme der Waben von Bienenstock zu Bienenstock dürften hauptsächlich auf unterschiedliche Volksstärken und unterschiedliche Wetterbedingungen zurückzuführen sein, die die Trachtsituation beeinflussen. Der entscheidende Punkt ist, dass die Gewichtszunahme für die invertierten im Vergleich zu den benachbarten normal orientierten Waben zeitlich ungefähr parallel verlief.

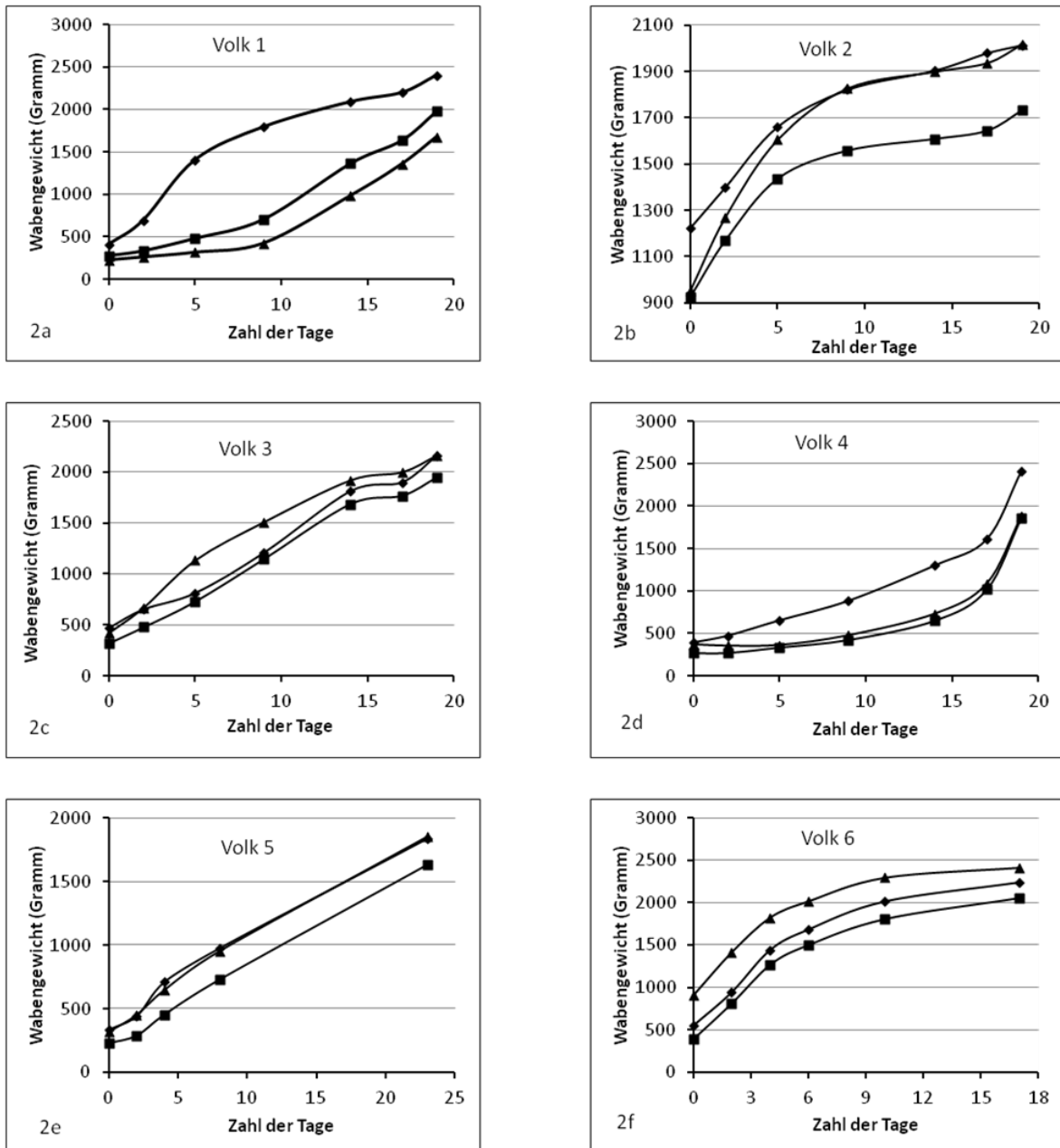


Abb. 2 Gewichtszunahme von drei untersuchten Waben in jedem der sechs Bienenstöcke. Null auf der x-Achse zeigt den Beginn der Wägungen an, gefolgt von weiteren Wägungen nach der jeweiligen Anzahl von Tagen. Die invertierte Wabe wurde in die Mitte des Honigraums zwischen Wabe 4 und Wabe 6 positioniert. Die Linien für die Wabengewichte in den Grafiken sind mit den folgenden Symbolen gekennzeichnet: ◆ Wabe 4 auf der linken Seite der invertierten Wabe von der Rückseite des Bienenstocks aus gesehen, ■ invertierte Wabe, ▲ Wabe 6 auf der rechten Seite. Die Völker 1-4 (2a-2d) befanden sich in Hessen, die Völker 5 und 6 (2e, 2f) in Bayern

Die Gewichtszunahmen aller Waben verlaufen grob parallel und es gibt keinen Hinweis darauf, dass normal orientierte Zellen für die Honiglagerung von den Bienen gegenüber den invertierten bevorzugt werden. In Bezug auf das Verdeckeln (z. B. die Wölbung der Deckel) konnten wir visuell keinen Unterschied zwischen den invertierten und den benachbarten Waben feststellen (Abb. 3).

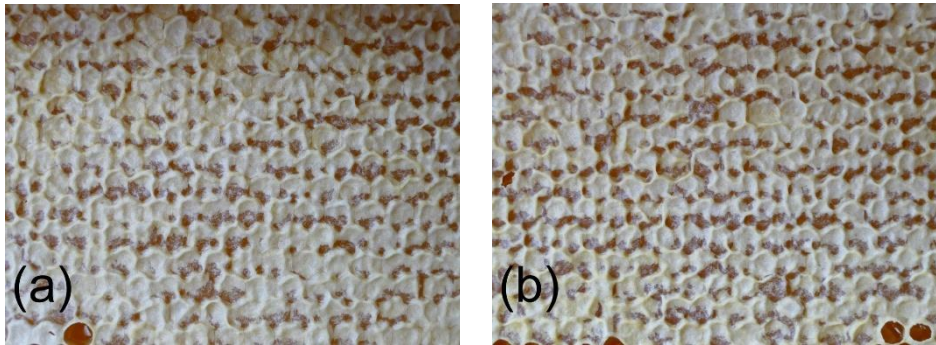


Abb. 3 An der Verdeckelung insgesamt und an der Form der einzelnen Deckel sehen wir keine Unterschiede zwischen den normal ausgerichteten Waben (3a) und den invertierten Waben (3b). Einige größere Zellen (vermutlich Drohnenzellen) am unteren Rand der Fotos erscheinen dunkel und sind nicht verdeckelt, da sie noch nicht vollständig mit Honig gefüllt sind

b. Verhalten einzelner Wassertropfen in einer Zelle

Wir wollten eine Vorstellung vom Verhalten der ersten Honigtropfen bekommen, die von den Bienen in eine Zelle eingelagert werden. Zu diesem Zweck haben wir einzelne Wassertropfen mit einem Volumen von jeweils etwa 60 μl mit einer Pipette in eine Zelle getropft. Diese Tropfengröße entsprach ungefähr der Honigmagenkapazität der Honigbiene. In diesem Experiment konnten keine Kapillarkräfte wirksam werden, da die Tropfen den Querschnitt der Zelle nicht vollständig ausfüllten. Die Tropfen blieben jedoch an ihrem ursprünglichen Platz in der Wabenzelle, auch wenn die Öffnung der Zelle nach unten gedreht wurde.

c. Von unten nach oben gebaute Waben

Gibt man den Bienen ein Rähmchen, das nur einen Unterträger hat und ansonsten oben offen ist oder oben von einer dünnen Plastikfolie abgedeckt ist, an der die Bienen keine Wabe anbauen, können die Bienen bei guten Trachtbedingungen beginnen, eine Wabe von unten nach oben zu bauen. Die Bienen bauten tatsächlich eine Wabe von unten nach oben und wir erwarteten, dass die Zellen dann von der Mittelwand bis zur Öffnung der Zellen nach unten geneigt sind. Aber auch in diesem Fall waren die Zellen nach oben geneigt (Abb. 4 und Abb. 5).



Abb. 4 Von unten nach oben gebaute Wabe in einem Rähmchen ohne Oberträger; (a) Ausgangszustand, (b) fertig gebaute Wabe



Abb. 5 Die von unten nach oben gebaute Wabe wurde auseinandergeschnitten und die beiden Teile gegeneinander gelegt. Die Neigung der Zellen ist ebenfalls nach oben gerichtet wie bei einer von oben nach unten gebauten Wabe

d. Brut auf invertierten Waben

Nach dem Schleudern des Honigs und nach dem Reinigen der Wabe durch die Bienen wurde eine invertierte Wabe in den Brutraum eines Bienenvolks gehängt, das in einem Bienenstock gehalten wurde, der aus 2/3 Langstroth Brut- und Honigräumen bestand. Die Königin hat sofort Brutflächen mit nur wenigen Lücken auf beiden Seiten der invertierten Wabe angelegt (Abb. 6). Die Wabe wurde mehrmals bebrütet.



Abb. 6 Brutfläche auf einer Wabe mit nach unten geneigten Zellen

Das widerlegt die Behauptung von Müllenhoff (1883), dass Honigbienen keine invertierten Waben für die Aufzucht der Brut annehmen. Da es keine

Beschreibung dieser älteren Experimente gibt, können wir die möglichen Gründe, die zu seinen gegenteiligen Ergebnissen geführt haben, leider nicht nachvollziehen.

3) Diskussion

a. Die Adhäsion von Honig an den Zellwänden verhindert das Ausfließen

Es stellt sich die Frage, welche Mechanismen verhindern, dass Honig aus den nach unten geneigten Zellen austritt, obwohl Bienenwachs hydrophob ist.

Das Benetzungsverhalten, d. h. die Art und Weise, wie sich Flüssigkeiten auf der Oberfläche von Feststoffen verhalten, hängt von der Oberflächenspannung der Flüssigkeit, der Fest-Flüssig-Grenzflächenspannung und der freien Oberflächenenergie des Feststoffs ab. Der Kontaktwinkel eines Flüssigkeitstropfens auf einer festen Oberfläche (Abb. 7a) hängt von diesen thermodynamischen Variablen ab. Er ist daher ein direktes Maß für die Benetzbarkeit einer idealen Oberfläche durch eine bestimmte Flüssigkeit. Benetzende Flüssigkeiten bilden einen Kontaktwinkel θ von weniger als 90° , nicht benetzende einen von mehr als 90° . Aber auch die Oberflächenchemie und die Oberflächentopographie im Mikro- und Nanomaßstab haben einen großen Einfluss auf die Benetzung realer Oberflächen. Sie sind entscheidend dafür, ob sich ein Flüssigkeitstropfen auf einer Oberfläche im Wenzel-Zustand oder im Cassie-Baxter-Zustand befindet.

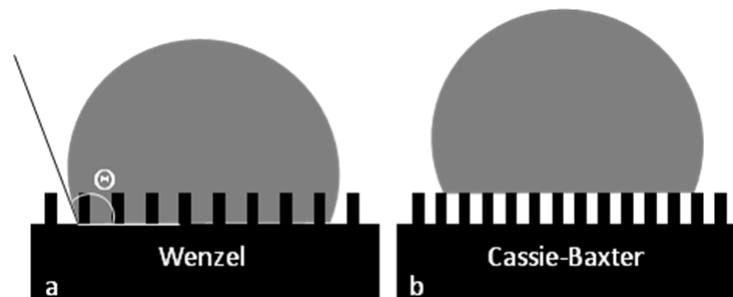


Abb. 7 Schematisch dargestellte Benetzungsmodelle; a: Wenzel; b Cassie-Baxter, Kontaktwinkel θ . Im Wenzel-Zustand haften Tropfen stark an der Oberfläche

Nach dem Wenzel-Modell vergrößert die Rauigkeit die Gesamtfläche einer festen Oberfläche, wodurch sich auch deren Benetzungseigenschaften verändern (Wenzel 1949). Im idealisierten Wenzel-Regime (Abb. 7a) dringt die Flüssigkeit in alle Unebenheiten der Oberflächenstruktur ein und bedeckt die raue Oberfläche vollständig ohne Lufteinschlüsse. Im Wenzel-Zustand haften Tropfen stark an der Oberfläche, so dass deren Fähigkeit, eine Flüssigkeit abzustößen, stark verringert wird oder vollständig verloren geht. Im Wenzel-Zustand kann die Bewegung eines Tropfens auf einer solchen Oberfläche

behindert werden, obwohl der Kontaktwinkel größer als 90° ist. Inspiriert von biologischen Bindungssystemen berichten Cheng et al. (2010) über Polystyroloberflächen, die sowohl Kontaktwinkel größer als 150° als auch eine hohe Adhäsion für Wasser aufweisen. Mit zunehmender Rauigkeit ändert sich das System vom Wenzel-Regime zum Cassie-Baxter-Regime, d. h. der Luftanteil in der Grenzfläche nimmt signifikant zu. Ein heterogen benetzender Tropfen (Abb. 7b) liegt nur auf den Erhöhungen der Oberflächenstruktur auf. Die Hydrophobie der Oberfläche wird dann verstärkt, da der Tropfen teilweise auf Luftpolstern sitzt, die zwischen Oberfläche und Flüssigkeit eingeschlossen sind (Stenzel und Rehfeld, 2013).

Guo et al. (2015) untersuchten die Benetzbarkeit und das Adhäsionsverhalten der natürlichen Zellwand einer Bienenwabe für Wasser- und Honigtropfen. Auf ESEM-Bildern mit hoher Vergrößerung konnten sie auf der Oberfläche von Zellwänden Ausstülpungen im Nanomaßstab von 200 bis 500 nm und Falten im Mikromaßstab von 0,5 bis 2 μm nachweisen. Ähnliche Strukturen zeigen die Fotografien von Espolov et al. (2014). Guo et al. (2015) experimentierten mit Wasser- und Honigtropfen mit einem Volumen von 10 μl . Der Kontaktwinkel von Wasser betrug $\alpha = 108,4 \pm 5,81^\circ$, der für Honig $\alpha = 130,6 \pm 1,51^\circ$. Die natürliche Wabenzellwand ist daher sowohl für Wasser als auch für Honig hydrophob ($\alpha > 90^\circ$). Sie fanden jedoch, dass sowohl Wasser- als auch Honigtropfen an der Oberfläche haften bleiben, selbst wenn die Zellwand um 180° gedreht wird und die Tropfen nach unten hängen.

Die adhäsiven Eigenschaften der hydrophoben Zellwände für Honig beruhen auf ihrer Oberflächentopographie im Mikro- und Nanomaßstab. Die Rauigkeit ist gerade so, dass Wasser und Honig in die Vertiefungen der Oberflächenstruktur eindringen und die Oberfläche der Zellwand ohne Lufteinschluss vollständig benetzen (Schäfle 2002). Der Kontaktzustand eines Wasser- oder Honigtropfens an der strukturierten Zellwand ist daher immer ein Wenzel-Zustand mit einer hohen Haftung zwischen dem Tropfen und der Zellwand.

Die maximalen Adhäsionskräfte für die Wasser- und Honigtropfen betragen 201,6 μN bzw. 157,8 μN (Guo et al. 2015). Das übertrifft das Gewicht von 100 μN eines Wassertropfens oder 140 μN eines Honigtropfens mit einem Volumen von 10 μl .

Ob ein Wenzel-Zustand vorliegt, hängt auch von der Oberflächenchemie ab (Stenzel und Rehfeld 2013). Bienenwachs besteht zu 12 % aus freien Säuren und enthält 1 % freie Alkohole (Tulloch 1980), die die mechanischen und strukturellen Eigenschaften von Bienenwachs beeinflussen (Buchwald et al.

2009). Freie Fettsäuren und Alkohole (Callow 1963) könnten durch ihre Carboxyl- oder Hydroxylgruppen Wasserstoffbrücken zu Wasser und Honig bilden und so zu deren Adhäsion an der Zelloberfläche beitragen. Es kann angenommen werden, dass diese polaren Gruppen in der unpolaren Matrix zur Oberfläche hin ausgerichtet sind.

In unserem Fall sind drei Hauptfaktoren wirksam, um den Honig in der Zelle zu halten: die Adhäsionskräfte zwischen Honig und Zellwand, der kleine Durchmesser der Zelle und die Oberflächenspannung des Honigs. Die aus der Kombination dieser Faktoren resultierenden Kräfte verhindern das Herausfließen des Honigs, das einen Unterdruck am Zellboden erzeugen würde. Dies zeigt, dass auch der Kapillardruck hilft, den Honig gegen die Gravitationskraft in der Zelle zu halten.

In unserem Experiment mit Wassertropfen, die wir in die nach oben gerichteten Zellen pipettierten, stellten wir fest, dass die Tropfen an ihrem ursprünglichen Platz in der Wabenzelle blieben, wenn die Öffnung der Zelle danach nach unten gedreht wurde. Dieses Verhalten der Tropfen wird durch die Tatsache unterstützt, dass der in der 120°-Ecke der Wabenzelle platzierte Tropfen eine etwa doppelt so große Kontaktfläche aufweist, wie die auf einer flachen Zellwand platzierten Tropfen bei Guo et al. (2015). Die Kontaktfläche und damit auch die Adhäsionskraft ist noch größer, wenn Bienen Honigtröpfchen in der aus drei Rhomben bestehenden Bodenspitze ablagern.

An dieser Stelle möchten wir zwei interessante Aspekte im Zusammenhang mit der Honigernte erwähnen. Vor dem Schleudern des Honigs können Imker die Reife des Honigs in nicht verdeckelten Zellen durch die „Spritzprobe“ überprüfen. Wenn der Honig reif ist, ist seine Oberflächenspannung so hoch, dass trotz starken Abwärtsschüttelns einer horizontal gehaltenen Wabe kein Honig herastropft.

Später, nach dem Schleudern, haftet trotz der hohen Zentrifugalkräfte während des Schleuderprozesses noch restlicher Honig an den Zelloberflächen. Hier verhindert die Adhäsion an den Zellwänden, dass der Honig vollständig aus den Waben geschleudert wird.

b. Zellorientierung bei Waben, die unter besonderen Bedingungen gebaut wurden

Eine Aufwärtsneigung der Zellen, die sich nicht direkt an der Decke der Nisthöhle befinden, wird bei Waben von *Apis mellifera* immer beobachtet. Wir nehmen daher an, dass diese Aufwärtsneigung eine Bedeutung hat. Wir haben gezeigt, dass ihr Zweck nicht darin besteht, das Auslaufen von Honig zu verhindern und sie auch keine Voraussetzung für die Aufzucht der Brut ist.

Was ist dann der Sinn?

Wenn Bienen Waben von oben nach unten bauen, sind die Zellen gegen die Richtung des Baufortschritts nach oben geneigt. Daher war unsere anfängliche Vermutung, dass die Neigung der Zellen gegen die Richtung des Baufortschritts ein allgemeines Prinzip des Wabenbaus sein könnte. Dementsprechend sollten die Zellen nach unten geneigt sein, wenn die Wabe von unten nach oben gebaut wird. Aber in unserem Experiment, bei dem wir die Bienen dazu gebracht haben, eine Wabe von unten nach oben zu bauen, stellten wir fest, dass auch in diesem Fall die Zellen nach oben geneigt waren, genau so, als ob die Wabe von oben nach unten gebaut worden wäre (Abb. 4 und Abb. 5). Wenn wir fragen, welcher Parameter beim Bauen von oben nach unten und umgekehrt gleich bleibt, dann ist dies die Richtung der Gravitation. Das deutet darauf hin, dass die Neigung der Zellen nicht von der Baurichtung abhängt, sondern offensichtlich von der Richtung der Schwerkraft. Dies steht im Einklang mit Martin und Lindauer (1966), die fanden, dass die Bienen beim Wabenbau mit dem Nackenorgan die Ausrichtung der Wabenkomponenten im Schwerkräftfeld steuern.

Bei der Verwendung von Mittelwänden kann man beobachten, dass die Bienen gleichzeitig auf größeren und entfernten Bereichen Zellen ausbauen. Wir nehmen an, dass Bautrupps, die in einiger Entfernung voneinander oder auf verschiedenen Seiten der Mittelwand Zellen ausbauen, keine Informationen über die Konstruktion ihrer Zellen austauschen. Auf der fertigen Wabe sind jedoch alle Zellen einheitlich nach oben geneigt. Alle Bienen scheinen den gleichen Plan zu haben, nämlich nach oben geneigte Zellen zu bauen. Wenn Mittelwände verwendet werden, gibt es keine definierte Baurichtung von oben nach unten oder umgekehrt, wie dies beim Bau von natürlichen Waben der Fall ist. Deswegen ist auch hier anzunehmen, dass die Schwerkraft der bestimmende Faktor für die gemeinsame Ausrichtung der Neigung der Zellen ist.

Während einer Space-Shuttle-Mission bauten Bienen unter den Bedingungen der Schwerelosigkeit (etwa 10^{-4} g in verschiedenen, aber unbekanntem Richtungen, g = Erdbeschleunigung) Waben mit Zellen normaler Größe. Im Vergleich zu auf der Erde gebauten Waben waren die Wabenzellen jedoch nicht durchgehend nach oben / unten geneigt (in eine Richtung). Das ist nicht überraschend, da bei Schwerelosigkeit für eine Honigbiene keine offensichtliche „Abwärtsbewegung“ auftritt (Vandenberg et al. 1985). Während der STS-41C-Mission von Spacelab produzierten Bienen mehrere Wabenstücke. Bei zwei der Orbiter-Wabenstücke waren die Zellen auf jeder Seite in die gleiche Richtung geneigt. Für das größere Stück waren die Zellen

auf einer Seite nach oben in Richtung Lexas gewinkelt, während die Zellen auf der anderen Seite nach unten zum Boden des Bee Enclosure Module (BEM) geneigt waren. Die „nach oben“ gewinkelten Zellen hatten einen höheren Durchschnittswinkel als die „nach unten“ gewinkelten Zellen. Die Begriffe „oben“ und „unten“ sind in der Schwerelosigkeit nur in Bezug auf das BEM von Bedeutung. Ein anderes Stück, das anscheinend vom BEM-Boden aus gebaut worden war, zeigte einen weiten Winkelbereich (Poskevich, 1984). Auch hier ist zu erkennen, dass die Neigung der Zellen ein intrinsisches Phänomen beim Wabenbau ist. Unter Schwerelosigkeit ist die Funktion des Nackenorgans, mit dem die Bienen beim Wabenbau die Ausrichtung der Wabenkomponenten im Schwerkräftfeld steuern (Martin und Lindauer 1966), außer Funktion. Daher gibt es unter diesen Bedingungen keine einheitliche Vorzugsrichtung für die Neigung der Zellen und offenbar auch kein Maß für die Größe des Neigungswinkels. Die Neigung der Zellen tritt jedoch unter allen äußeren Umständen auf und es wird deutlich, dass die Schwerkraft auf der Erde für die bekannte Ausrichtung des Neigungswinkels der Wabenzellen entscheidend ist.

c. Die Neigung der Zellen nach oben erhöht die Tragfähigkeit der Wabe

Da die Neigungsrichtung der Zellen durch die Schwerkraft gesteuert wird, ist es naheliegend anzunehmen, dass die Neigung etwas mit der Wirkung der Schwerkraft zu tun hat. Unsere Hypothese ist daher, dass sie die Tragfähigkeit der Wabe erhöht, wie in den Abbildungen 8 und 9 dargestellt.

In Abbildung 8 zeigen wir die Zerlegung der durch die Gravitation bedingten Gewichtskraft F_g in die Komponenten F_W parallel und F_T senkrecht zur Zellwand. Wir sehen, dass aufgrund der Neigung um 13° eine Komponente F_W des Gewichts F_g jeder Zelle (gefüllt mit Honig) auf die Mittelwand gerichtet ist.

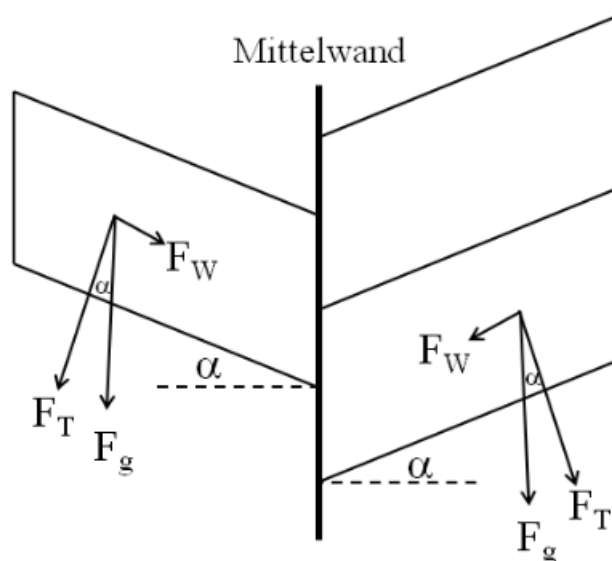


Abb. 8 Schematische Darstellung eines vertikalen Schnitts durch eine Wabe mit um einen Winkel α nach oben geneigten Zellen auf beiden Seiten der Mittelwand und der Zerlegung der Gewichtskraft F_g in die Komponenten F_W und F_T parallel und senkrecht zur Zellwand

Die Komponente F_W könnte zu einer Biegung der Mittelwand führen, z.B. wenn die Zellen auf beiden Seiten der Mittelwand nicht gleichmäßig lang oder nicht gleichmäßig gefüllt sind. Wenn diese Symmetrie jedoch gegeben ist, wird die von der Komponente F_W auf einer Seite ausgeübte Kraft durch die entsprechende Kraft auf der gegenüberliegenden Seite kompensiert (Abb. 8). Mit der Kraft $F_g = m \cdot g$ mit der Honigmasse m , der Erdbeschleunigung g und dem Aufwärtsneigungswinkel α ergibt sich $F_W = m \cdot g \cdot \sin \alpha$ und mit $\alpha = 13^\circ$: $F_W / F_g = \sin \alpha = 0,225$. Bei einem Neigungswinkel von 13° wird bei diesem Ansatz ein Bruchteil von ca. 22 % des Gesamtgewichts F_g auf die Mittelwand geleitet.

Die größere Komponente F_T von F_g übt auf das Zellenensemble ein Drehmoment $T = D / 2 \cdot m \cdot g \cdot \cos \alpha$ aus, wobei D die Tiefe der Zellen ist. Auch das Drehmoment wird durch die Neigung der Zellen verringert.

Mit den Kräften F_W , die auf beide Seiten der Mittelwand wirken, können wir ein zweites Kräfteparallelogramm erstellen. Daraus können wir die resultierende Kraft F_{MW} in Richtung der Schwerkraft ableiten, die auf die Mittelwand übertragen wird (Abb. 9). Mit $\frac{1}{2} \cdot F_{MW} / F_W = \sin \alpha$ und $F_W = F_g \cdot \sin \alpha$ erhalten wir $F_{MW} = 0,1 \cdot F_g$. Infolge der Neigung der Zellen werden 10 % der Last in den Zellen von der Mittelwand absorbiert. Als das einzige Strukturelement einer Wabe, das in Richtung der Schwerkraft ausgerichtet ist, kann sie die Gravitationskräfte am besten aufnehmen. Die Mittelwand ist auch dicker als die Zellwände.

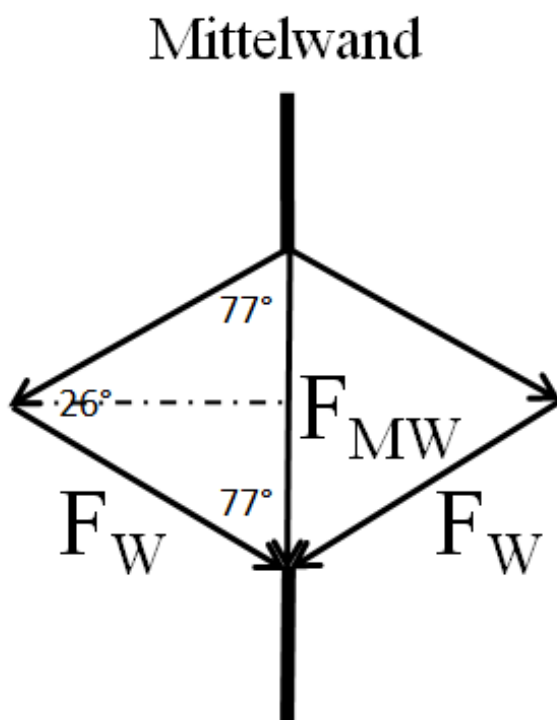


Abb. 9 Parallelogramm der Kräfte F_W aus Abb. 8, die auf die Mittelwand einwirken (die oberen Linien sind Hilfslinien zur Vervollständigung des Parallelogramms). Die resultierende Kraft F_{MW} ist entlang der Mittelwand nach unten gerichtet. Daraus kann abgeleitet werden, dass infolge der Aufwärtsneigung der Zellen 10 % der Last in den Zellen auf die dickere Mittelwand übertragen werden

Die Bedeutung einer hohen Tragfähigkeit der Waben für die Bienen wird klar, wenn man bedenkt, dass die Höhe von natürlichen Nisthöhlen drei Meter überschreiten kann und dass das Nest im Hohlraum typischerweise die gleiche Form und Größe besitzt (Seeley und Morse 1976).

Zusammenfassend stellen wir fest, dass der Zweck der Aufwärtsneigung der Wabenzellen nicht darin besteht, das Auslaufen von Honig zu verhindern. Sie ist auch keine Voraussetzung für die Aufzucht der Brut. Wir glauben, dass der Nutzen der Neigung der Zellen hauptsächlich darin besteht, einen erheblichen Teil der Gravitationskräfte des Zellinhalts auf die Mittelwand zu lenken und damit die Gesamttragfähigkeit der Wabe zu erhöhen. Da ein größerer Neigungswinkel die Höhe der Zelle und damit das Zellvolumen und den Platz für die Brut verringern würde, muss der Neigungswinkel begrenzt sein. Die Bienen haben für die Neigung einen Wert von ca. 13° gewählt. In dieser Hinsicht berücksichtigen die Bienen die Größe und Körperform von Arbeiterinnen- und Drohnenpuppen, verwenden jedoch nicht ihren eigenen Körper als Schablone beim Bau der Zellen (Oeder und Schwabe 2017a, b).

Honigbienen bauen Waben mit minimalem Wachsverbrauch und maximaler Festigkeit und Kapazität. Die Mehrzweckverwendung der Waben umfasst das Aufziehen der Brut, die Lagerung der Vorräte und über die Schwingungseigenschaften die Kommunikation der Bienen. Der Neigungswinkel von etwa 13° nach oben scheint für die Bienen der beste Kompromiss zwischen der Erhöhung der Tragfähigkeit der Wabe und der Bereitstellung eines an die Anforderungen der Brut angepassten Zellvolumens zu sein.

Danksagung

Wir danken der Justus-Liebig-Universität Gießen für die Zurverfügungstellung von Infrastruktur-Dienstleistungen.

Literatur

Buchwald R., Breed M.D., Bjostad L., Hibbard B.E., Greenverg A.R. (2009) The role of fatty acids in the mechanical properties of beeswax. *Apidologie* 40:585–594

Callow R.K. (1963) Chemical and Biochemical Problems of Beeswax, *Bee World* 44:3, 95-101

Cheng Z., Gao J., Jinag L. (2010) Tip geometry controls adhesive states of superhydrophobic surfaces, *Langmuir* 26 (11), pp 8233–8238

Dietemann V., Lehnerr B., Duvoisin N., Blumer P., Fluri P., Herrmann M.,

- Pratt S. C. (2004) Collective control of the timing and type of comb construction by honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie* 35:193–205
- Schäfle C. (2002) Morphologie, Verdampfung und Kondensation von Flüssigkeiten auf benetzungsstrukturierten Oberflächen. Dissertation, University of Konstanz
- Seeley T. D., Morse R.A. (1976) The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.), *Insects Sociaux* 23/4: 495-512
- Stenzel V., Rehfeld N. (2013) Funktionelle Beschichtungen. Vincentz Network, Hannover, pp. 17-22
- Tautz J. (2008) *The Buzz about Bees - Biology of a Superorganism*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Tautz J. (2012) *Phänomen Honigbiene*. S. 176, Springer Verlag Berlin Heidelberg
- Tulloch A. P. (1980) Beeswax - composition and analysis. *Bee World* Vol.61, No.2, pp.47-62
- Vandenberg J.D., Massie D.R., Shimanuki H., Peterson J.R., Poskevich D.M. (1985) Survival, behavior and comb construction by honey bees, *Apis Mellifera*, in zero gravity aboard as NASA shuttle mission STS 13. *Apidologie* 16(4):369-384
- Vogt H. (1911) *Geometrie und Ökonomie der Bienenzelle*. Trewend und Granier, Breslau, Germany
- Wahyudi I. W. (2018) Structure and production of honey bees maintained in traditional and modern nests in Tenganan village, Karangasem district. *Proceeding Book - International Seminar Bali Hinduism*, ISBN: 978-602-52255-0-5
- Wenzel R. N. (1949) Surface Roughness and Contact Angle. *J. Phys. Chem.* 53 (9):1466-1467