

Fakultät für Biologie, Chemie, Pharmazie

Bachelorarbeit

im Studiengang Biologie

zur Erlangung des akademischen Grades

Bachelor of Science

Titel: **Bientanz:**
Untersuchung individueller Unterschiede in der
Richtungsweisung der Westlichen Honigbiene (*Apis*
***mellifera*)**

Autorin: Katharina Stefanie Hanßen

Matrikelnummer: 4680469

Abgabe: 08.03.2016

1. Gutachter: Prof. Dr. Raúl Rojas
2. Gutachter: Prof. Dr. Hans-Joachim Pflüger

Betreuer: Dr. Tim Landgraf
Dr. David Bierbach

Zusammenfassung

Wenn eine Honigbiene eine Futterquelle gefunden und sie ausgebeutet hat und anschließend in den Bienenstock zurückkehrt, teilt sie ihren Artgenossinnen in einem besonderen Kommunikationsprozess, dem Bienentanz, Informationen wie die Entfernung, die Flugrichtung, sowie die Qualität der Futterquelle mit. Nach kurzer Zeit begeben sich weitere Bienen zu der beschriebenen Nahrungsquelle.

Frühere Forschungsergebnisse lassen darauf schließen, dass bei naheliegenden Futterquellen (in einem Umkreis von maximal einem Kilometer) die Abweichung von der erwarteten Tanzrichtung bei den Schwänzellaufen größer ist bzw. die Tanzrichtung ungenauer ist, als bei weiter entfernten Futterquellen. Ebenso ließ sich in einem Tanzparameter, der Frequenz des Schwänzellaufs, individuelle Variabilität nachweisen. Es ergibt sich daraus die Frage, ob bei der Genauigkeit der Richtungsweisung im Bienentanz es ebenfalls konsistente Unterschiede zwischen den Individuen gibt. Es wurden dazu die analysierten Videoaufnahmen vom 20.08. bis zum 22.08.2008 von Tim Landgraf et. al. (2011) genutzt, die Informationen über die Position und den Winkel beinhalten, wie eine Biene sich zu einem Schwänzellauf verhält. Nachdem zu jedem Tanz die Abweichung nach links, rechts und insgesamt, sowie der aufgespannte Winkel zwischen linker und rechter Abweichung berechnet wurde, stellte sich ebenfalls die Frage, ob feste Effekte wie der Tag, die Temperatur, die Uhrzeit und die Anzahl der Schwänzelläufe die Genauigkeit der Richtungsweisung beeinflussen. Es kam einmal heraus, dass für die Abweichung nach links, rechts und insgesamt konsistente Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung existierten und somit individuelle Variabilität nachzuweisen war, die möglicherweise auf Faktoren wie die Erfahrung, das Alter und die Morphologie einer Biene zurückzuführen ist. Ebenso zeigte sich eine leichte Abhängigkeit zwischen der gesamten Abweichung und der Uhrzeit. Aus den Analysen war ebenfalls festzustellen, dass der abweichende Tanzwinkel nach links und rechts im Verhältnis fast gleich groß war und sich somit daraus schließen lässt, dass Bienen gewollt einen kleinen bzw. großen Abweichungswinkel in beide Richtungen tanzen. Um die Daten zu verifizieren, sollte das Projekt wiederholt werden, wobei einmal das Tracking-Programm, welches die Videoaufnahmen analysierte, überprüft werden sollte, sowie Daten aus einem größeren Zeitraum ausgewertet werden sollten. Ebenso sollten für die genaue Identifikation von konsistenten Unterschieden in der Genauigkeit der Richtungsweisung Faktoren wie das Alter, die Morphologie und die Erfahrung bei der Futtersuche, sowie die genaue Orientierung, die die Bienen auf der Wabe präferieren, miteinbezogen werden.

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
1.1 Der Bientanz.....	1
1.2 Fragestellung und Hypothese	3
2 Methoden & Materialien	6
2.1 Modellorganismus & Haltung	6
2.2 Markierung der Bienen: Tags.....	8
2.3 Highspeed-Videos & Tanztracking.....	9
2.4 Genauigkeit der Richtungsweisung.....	10
2.5 Statistische Analyse.....	13
2.5.1 Linear-Gemischtes-Modell	13
2.5.2 Individuelle Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung.....	15
2.5.3 Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung	16
2.5.4 Zusammenhänge zwischen der delta-Abweichung und der rechten, linken und gesamten Abweichung.....	16
3 Ergebnisse	18
3.1 Richtungsweisung im Bientanz über alle Individuen.....	18
3.2 Individuelle Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung.....	20
3.3 Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung.....	26
3.4 Zusammenhänge zwischen der delta-Abweichung und der rechten, linken und gesamten Abweichung.....	28
4 Diskussion	30
4.1 Individuelle Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung.....	30
4.2 Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung.....	32
4.3 Zusammenhänge zwischen der delta-Abweichung und der rechten, linken und gesamten Abweichung.....	33
4.4 Fehlereinflüsse	33
5 Danksagung	34
6 Eidesstattliche Erklärung	35
7 Literaturverzeichnis	36

1 Einleitung

1.1 Der Bientanz

Die Honigbiene – sie ist eine der bedeutsamsten Nutztiere auf der Welt. Sie ist für die Bestäubung von einem Großteil der Blütenpflanzen verantwortlich. Durch diesen Vorgang wird der Fortbestand solcher auf Fremdbestäubung angewiesenen Blütenpflanzen gesichert.

Die Sammelbiene, die eine Futterquelle gefunden und ausgebeutet hat, kehrt von dieser zurück und führt vor ihren Artgenossinnen den Bientanz vor (Sandeman et. al. 1997). Karl von Frisch war der erste, der das Bienenverhalten genauer analysierte und entdeckt hat, dass der Bientanz eine ausgeführte Prozedur sei, bei der die tanzende Biene Informationen über die Futterquelle wie den Ort, den Geruch (Grüter & Farina 2009) und die Qualität an andere Bienen vermittelt (von Frisch 1946; von Frisch 1967; Landgraf & Rojas 2007; Landgraf et. al. 2011). Eine Futterquelle wird auch als Trachtquelle bezeichnet, die Tracht bezieht sich auf den Honig, welcher nach dem Transport in den Bienenstock von Menschenhand entnommen wird.

Der Bientanz besteht einmal aus dem Waggellauf (oder Schwänzellauf), bei dem eine Biene ziemlich geradeaus ihren Körper hin und her wackelt, wobei die stärkste Auslenkung bei ihrem Abdomen (mit einer Frequenz von ca. 13 Hz) und die geringste bei ihrem Kopf ist (Seeley 1997). Auf den Waggellauf folgt ein Rücklauf, bei dem die Biene im oder gegen den Uhrzeigersinn (fast immer abwechselnd) zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehrt. Die Biene tanzt somit in Form einer „Acht“, der sich aus einem Wechsel von mehreren Schwänzellauf- und Rückläufen zusammensetzt (Abbildung 1). Dabei korreliert die Dauer eines Waggellaufes mit der Entfernung zur beschriebenen Nahrungsquelle (Seeley 1997; Landgraf & Rojas 2007). Der Profit einer Futterquelle korreliert ebenfalls positiv mit der Wahrscheinlichkeit eines Tanzes, der Anzahl der Schwänzellaufe und dem Verhältnis zwischen der Schwänzellauf-Dauer zur Rückkehrlauf-Dauer. Das bedeutet je qualitativer eine Nahrungsquelle für die Bienen ist, desto wahrscheinlicher ist es, dass eine Biene den Bientanz vorführen wird und desto mehr Waggellaufe tanzt sie. Nach Seeley lässt sich die Qualität einer Futterquelle durch das Verhältnis zwischen der Waggellauf-Dauer und der Rückkehrlauf-Dauer einschätzen. Je größer dieser Quotient ist, desto größer ist die Qualität einer Futterstelle. (von Frisch 1967; Seeley 1994; Seeley et. al. 2000, Waddington 1982).



Abbildung 1: Der Bientanz auf der Wabenoberfläche. Eine Biene, die von einer Trachtquelle zurückkehrt, führt, in Abhängigkeit von der Entfernung, der Qualität und der Flugrichtung relativ zur Sonne, den Bientanz aus. Die Abfolge aus linken und rechten Schwänzellaufen gleicht einer Acht.
 Quelle: J. Tautz & M. Kleinhenz, *Beegroup Würzburg*

Während des Tanzes auf der vertikalen Oberfläche der Wabe hält sich die Biene an der Wabe fest und bewegt sich vorwärts (Landgraf et. al. 2011). Dabei entspricht die Waggle-Lauf-Richtung der Flugrichtung relativ zum Azimuth der Sonne und zur Trachtquelle. Die Sammelbiene müsste somit dazu fähig sein, eine horizontale Vektorinformation (abhängig zum Sonnenstand) beim Flug auf die Wabe (im Bezug zum Lot) zu übersetzen bzw. zu konstruieren (Seeley 1997; Sandeman et. al. 1997).

Nach dem Bientanz und dem Austausch von Nahrung mit anderen Artgenossinnen verlässt die Biene den Bienenstock und begibt sich auf weitere Nahrungssuche (Landgraf & Rojas 2007). Sie ist jedoch nicht die einzige: Bienen, die den Bientanz beobachtet haben, wurden dazu mobilisiert, die beschriebene Nahrungsquelle aufzusuchen. Doch wie genau erhalten die Folgebienen die nötigen Informationen? Lässt sich ein spezifisches Verhaltensmuster rausfiltern?

Bevor der Tanz beginnt, müssen die potentiellen Folgebienen in Kenntnis gesetzt werden und zum „Tanzort“ geführt werden. Genaue Informationen, wie die Rekrutierung genau verläuft, liegen noch nicht vor (Brockmann & Sen Sarma 2009). Man könnte vermuten, dass die tanzende Biene zur zukünftigen Folgebienne läuft oder sich beide an einem spezifischen Ort treffen, der z.B. über Duftstoffe markiert worden ist. Neben der Erhöhung der Thorax-Temperatur einer tanzenden Biene (Stabentheiner & Hagmüller 1991), wurden vier Kohlenwasserstoffe nachgewiesen, die sie von den Nicht-Tänzerinnen hervorhebt. Thom et. al. (2007) vermuten, dass das Verhalten der Bienen somit stimuliert und die Aktivität der Futtersuche erhöht werden kann. Die Bienen folgen der tanzenden Biene von der Seite oder direkt hinter ihr. Man konnte beobachten, dass die Folgebienen häufig den Körper der tanzenden Biene mit ihren Antennen berührten. Möglicherweise erhalten sie somit

Informationen zur Orientierung der tanzenden Biene (Sandeman et. al. 1997; Landgraf et. al. 2011). Seeley behauptete 1997 schon, dass die tanzende Biene Geräusche bzw. Luftschwingungen durch das Auf- und Abvibrieren ihrer Flügel (mit einer Frequenz von ca. 260 Hz) erzeugen, welche die Folgebienen mit ihren Fühlern erfassen (sie besitzen an den Fühlern eine Resonanzfrequenz von ca. 260 Hz; diese Thematik wird im Kapitel „Methoden“ nochmal vertieft). Vermutlich wird somit von den Folgebienen die Dauer eines Bientanzes durch die Dauer der erfassten Luftschwingungen wahrgenommen (Seeley 1997).

Nach Karl von Frisch (1965) gibt es neben dem Bientanz den Rütteltanz zur Mobilisierung weiterer Bienen, die sich (wie er vermutet) der Aufgabe des Futtersuchens anschließen sollen bei einer umfangreichen Nahrungsquelle bzw. bei Nahrungsmangel. Dabei hält die mobilisierende Sammlerin andere Bienen fest, während sie ihren Körper für wenige Sekunden „rüttelt“ und diesen Vorgang eventuell bei weiteren Bienen fortführt.

Es liegen noch keine genauen Untersuchungen dafür vor, wie genau die Signalübertragung zwischen den Bienen während des Kommunikationsprozesses stattfindet bzw. wie die Folgebienen die Informationen im Bientanz entschlüsseln (Landgraf et. al. 2011). Dennoch vermutet man, dass während des Bientanzes die folgenden Bienen von ihrer jeweiligen Position die getanzten Informationen wie z.B. den Winkel ermessen und bei ihrem darauffolgenden Flug auf horizontaler Ebene diesen so interpretieren müssen, sodass sie zur Futterquelle finden. Dafür müssten alle Teilnehmer eine exakte Orientierung auf der Wabe besitzen (Sandeman et. al. 1997).

Die Tanzsprache beinhaltet alle Informationen, die an erfahrene und ebenso unerfahrene Folgebienen gerichtet ist (Brockmann & Sen Sarma 2009). Nach Biesmeier und Seeley (2005) müssen Folgebienen jedoch fünf bis zehnmal den Schwänzellauf verfolgen, um erfolgreich beim Auffinden der vermittelten Futterstelle zu sein. Unerfahrene Bienen, die nur über die im Bientanz vermittelten Informationen verfügen, finden die Trachtquelle eventuell erst nach einem größeren Zeitraum oder orientieren sich als Hilfe an anderen anwesende Bienen (Grüter & Farina 2009; Esch & Bastian 1970).

1.2 Fragestellung und Hypothese

In all diesen Schritten, von der Einschätzung der Trachtquelle, zur Wiedergabe der Informationen auf der senkrechten Wabe bis zur Aufrufung und „Umwandlung“ der empfangenen Information gibt es Variabilität. Zum Beispiel haben Wray, Mattila und Seeley (2011) festgestellt, dass ein Bienenstaat eine kollektive Persönlichkeit hat und diese sich zu der eines anderen Bienenstaates unterscheiden kann. Konsistente Verhaltensunterschiede lassen sich in Verteidigungsmechanismen, Hygienemaßnahmen (Rothenbuhler 1964; Arathi

& Spivak 2001), sowie der Futtersuche festhalten, die für die Überlebenschance und Produktivität relevant sind (Wray et. al. 2011). Aber wie sieht es nun mit Verhaltensunterschieden zwischen den einzelnen Bienen aus?

Bei Persönlichkeitsunterschieden handelt es sich um stetige Verhaltensunterschiede zwischen Individuen. Diese können den Reproduktionserfolg und die Überlebenschancen eines Individuums beeinflussen (Wray et. al. 2011; Smith & Blumstein 2008). Dennoch liegen bis heute noch keine genauen Untersuchungen zur individuellen Variabilität bei den Honigbienen vor. Es könnte sein, dass individuelle Variabilität Einfluss auf die Eigenschaften des Bientanzes nehmen könnte.

Bislang konnte nur individuelle Varianz in der Schwänzellauf-Frequenz quantifiziert werden (Alex Stein). Nun ist die Überlegung, ob in weiteren Tanzkomponenten individuelle Differenzen festzustellen sind. Neben dieser Tanzkomponente ist die Tanzgenauigkeit bzw. Richtungsweisung eine weitere bedeutsame Variable, da die tanzende Biene den Folgebienen den Tanzwinkel zur Futterquelle als ein Signal vermitteln und sie dieses dekodieren müssen. Nach Townes und Goulds (1988) Hypothese („tuned-error hypothesis“) sind Bienen bei der Beschreibung einer naheliegenden Nahrungsquelle (in einem Umkreis unter einem Kilometer) in ihrer Richtungsweisung unpräziser, als bei einer weiter entfernten Futterquelle, bei der sie in ihrer Tanzrichtung genauer sein sollten. Der Grund dafür sei, dass somit andere Sammelbienen über ein größeres Sammelgebiet verteilt werden, was eine Anpassung an die räumliche Struktur bzw. Verteilung der Futterquelle ist (Weidenmüller & Seeley 1999). Es stellt sich somit die interessante Frage: Gibt es individuelle Unterschiede in der Richtungsweisung beim Bientanz?

Das Experiment wurde mit Westlichen Honigbiene durchgeführt, die sich in einem modifizierten Bienenstock aufhielten und ihren alltäglichen Aktivitäten nachgingen. Von der Wabenoberfläche wurden Videoaufnahmen erstellt und mit einer entwickelten Tracking-Software (Landgraf & Rojas 2007) analysiert. Die extrahierten Informationen wurden in Trajektorien gespeichert, die die Position und den Winkel einer Biene, zu dem die Biene sich auf der Wabe befand und einen Schwänzellauf ausführte, gespeichert. Dieser Versuch, der den Aufbau des Beobachtungsstocks, sowie die Aufnahme und Verarbeitung der Highspeed-Videos beinhaltet, wurde von Tim Landgraf et. al. (2011) ausgeführt, um die Bewegungen von Honigbienen beim Schwänzellauf genauer zu analysieren. Eine detailliertere Erläuterung der Durchführung ist im Kapitel 2 *Material & Methoden* zu finden.

Die darauffolgende Analyse der Tanzrichtung wurde in Zusammenarbeit der Fachbereiche der Informatik und der Biologie mit der Kommilitonin Pia Behl absolviert. Für die folgende Arbeit wurden die Tanztrajektorien vom 20.08.2008 bis zum 22.08.2008 verwendet. Ich schaute mir an, mit welcher Genauigkeit die Bienen die erwartete Tanzrichtung getroffen

haben. Mit einem entwickelten MATLAB-Programm wurden die verschiedenen Abweichungen eines Tanzes und somit die Genauigkeit in der Richtungsweisung einer Biene bestimmt.

Die Hypothese zu meiner Fragestellung lautet: „Bienen unterscheiden sich konsistent in ihrer Richtungsweisung beim Bientanz“. Wenn man dieser zustimmen kann, sage ich voraus, dass es signifikante Repeatability in den Tanzvariablen gibt bzw. sich so individuelle Varianz zwischen den Individuen in der Genauigkeit der Richtungsweisung feststellen lässt.

Des Weiteren untersuchte ich, ob es einen Einfluss von unabhängigen Variablen wie der *Tag*, die *Uhrzeit*, die *Temperatur* und die *Anzahl der Waggeläufe pro Tanz* auf die mittlere Abweichung nach links bzw. nach rechts, sowie die mittlere gesamte Abweichung und den aufgespannten Winkel zwischen der linken und rechten Abweichung gibt. Da die erwartete Tanzrichtung sich aus der Position des Bienenstocks, der Position der Futterstelle und dem Sonnenstand zusammensetzt und der Sonnenstand sich im Laufe des Tages verändert (sowie dementsprechend die erwartete Tanzrichtung), ist vermutlich eine Signifikanz zwischen der Abweichung und der Uhrzeit erkennbar. Während des Tanzes auf der vertikalen Oberfläche einer Wabe wirkt die Gravitationskraft auf die Bienen ein. Nach Seeley (1997) ist die Aktivität der Bienenkolonie in beispielsweise der Futtersuche abhängig von den Wetterbedingungen. Bei zum Beispiel bedeckten Himmel, Regen oder zu kalten Temperaturen hält sich die Produktivität der Bienen in einem kleinen Rahmen, an darauffolgenden Tagen mit guten Wetterbedingungen arbeiten die Bienen dann umso eifriger. Eventuell lässt sich hier ein Zusammenhang mit der Temperatur finden.

2 Methoden & Materialien

2.1 Modellorganismus & Haltung

Die Westliche Honigbiene (*Apis mellifera*) gehört zu der Familie der Echten Bienen (*Apidae*) (von Frisch, 1965). Es gibt insgesamt neun Arten der Honigbiene, davon leben acht in den Tropen und Subtropen (Oldroyd & Wongsin 2009). Die Westliche Honigbiene ist Teil einer sozialen Insektenkolonie, die z.B. 20.000 Individuen beinhalten kann (Seeley 1997). Ihre Aufgaben sind in verschiedene Tätigkeitsbereiche gegliedert, die Bienen „koordinieren so gut miteinander, dass die Bienenkolonie sich wie ein Superorganismus verhält“ (Wray et. al. 2011, 559).

Die Anatomie der Biene ist typisch für Insekten in Kopf, Thorax und Abdomen unterteilt (Abbildung 2). Der Rüssel (*Proboscis*) dient der Aufnahme von Flüssigkeiten wie Wasser und Nektar, sowie der Trophallaxis (Austausch von Flüssigkeiten mit anderen Bienen). Ihre Mandibel nutzt sie z.B. zum Zerkleinern von Pollenbällchen, dem Öffnen von Blüten, sowie zur Verteidigung vor Feinden. Nach einer erfolgreichen Futtersuche kehrt die Biene mit einem gefüllten Körbchen (Pollentasche) voll mit Blütenstaub zurück (die Pollentasche befindet sich an der Tibia) (Seeley, 1997). Seeley beschreibt genauer, dass die Biene verschiedene Sinnesorgane für verschiedene Reize (optische, mechanische und chemische) hat. Zum Beispiel befinden sich an ihren Fühlern jeweils ca. 3000 Rezeptoren, mit denen sie Gerüche wahrnehmen und außerdem verschiedene Blütenblätter differenzieren kann. An ihrem Hals und der Unterseite des Abdomens befinden sich ebenfalls sensorische Organe bzw. Härchen, die bei Reizung oder genauer durch Abknickung oder Vibrationen die Wahrnehmung der Gravitationskraft ermöglichen könnten. Dies gibt der Biene Informationen über ihre Orientierung und sie weiß somit, wo sich oben und unten befindet (vgl. Sandeman et. al. 1997), was z.B. für den Bientanz sehr essentiell ist (Seeley 1997; Horn 1973).

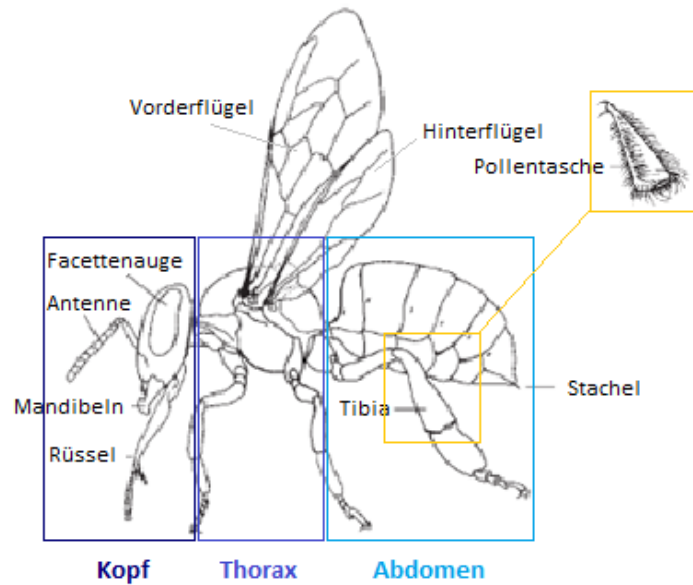


Abbildung 2: Anatomie einer Honigbiene. Der Körperbau einer Biene ist in den Kopf, dem Thorax (Brust) und dem Abdomen (Hinterleib) eingeteilt. Die Mundwerkzeuge sind einmal der Rüssel, mit dem sie Flüssigkeiten aufnimmt und auch wieder abgeben kann, sowie die Mandibeln, mit dem sie härtere Nahrung zerkleinern kann und zur Defensive. An der Tibia (Schiene), einem Abschnitt des Hinterbeins (im gelben Kästchen markiert), befindet sich die Pollentasche, in welcher der Blütenstaub gesichert und transportiert werden kann. Quelle: *Snodgrass RE 1956*

Der Beobachtungsstock befindet sich in einem Raum in der Arnimallee 7 an der Freien Universität Berlin (Abbildung 3). Es handelt sich hierbei um einen eingerahmten Bienenstock mit einer Glasfront, die abnehmbar ist. Durch diese konnte man die Aktivität der Bienen beobachten (Wario et. al. 2015). Damit die Bienen ihrer alltäglichen Aktivitäten wie z.B. dem Futter- oder Wassersammeln nachgehen konnten, führte vom Beobachtungsstock bis nach draußen ein Schlauch, durch den die Bienen den Bienenstock betreten, sowie auch wieder verlassen konnten. Der Bienenstock war von einem Aluminiumgerüst umgeben. Vor die Glasfront wurde eine Kamera positioniert, die Videoaufnahmen von den Bienen (besonders von den Bientänzen) erstellte (Landgraf et. al. 2011). Es wurde eine Futterquelle mit einer Entfernung von ca. 200m außerhalb des Gebäudes aufgestellt, die die Bienen im Bientanz als Ziel angetanzt haben.



Abbildung 3: Beobachtungsstock. Auf der linken Seite befindet sich I) der Beobachtungsstock, der von einem Aluminiumrahmen umgeben ist. Davor sind die II) roten LED-Lampen angebracht, III) ist die rechte Seite und IV) die linke Seite des Beobachtungsstocks. V) Die Kamera ist vor dem Beobachtungsstock positioniert. Quelle: Wario et. al. (2015) Automatic methods for long-term tracking and the detection and decoding of communication dances in honeybees. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 103, 3.

2.2 Markierung der Bienen: Tags

Damit in den Videoaufnahmen die tanzenden Bienen vom Computer registriert werden können, wurden runde Markierungsplättchen, sogenannte Tags, auf den Thorax einer jeweiligen Biene angebracht. Auf den Tags sind 15 Felder (0 - 14) abgebildet, die in 12 Segmente unterteilt werden (Abbildung 4) Jedes einzelne Segment ist für eine ablesbare Information zuständig, wie zum Beispiel die zentralen Segmente 12 und 13, die Auskunft über die Orientierung des Tags geben, sowie das ringförmige Segment 14, was als Kontrast zum Thorax der Biene wirkt (Wario et. al. 2015).

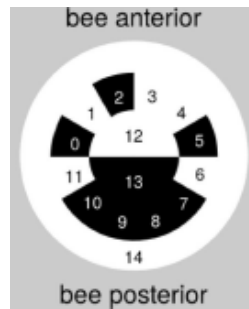


Abbildung 4: Segmentierung auf einem Tag. Die in Highspeed-Videos entnommenen Informationselemente sind in 15 Abschnitten auf dem Tag integriert. Sie geben somit Informationen über die Identität und die Orientierung einer Biene an. Beim Auftragen der Tags muss die genaue Ausrichtung berücksichtigt werden (Segment 12 zeigt nach vorne (anterior), Segment 13 zeigt nach hinten (posterior)). Quelle: Wario et. al. (2015) Automatic methods for long-term tracking and the detection and decoding of communication dances in honeybees. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3, Article 103, 3.

Mithilfe eines Sauggerätes wurden dem Beobachtungsstock Bienen entnommen und in ein röhrenförmiges Gefäß gebracht. Nachdem den einzelnen Bienen die Härchen auf ihrem Thorax entfernt worden sind, wurden mit Schellack die gekrümmten Tags befestigt. Dabei musste man beachten, dass das Segment 12 nach vorne zum Kopf (anterior) gerichtet war (Wario et. al. 2015).

2.3 Highspeed-Videos & Tanztracking

Die Videoaufnahmen wurden mit einer Basler A602f grayscale – Kamera erstellt, die bis zu 100 Bilder pro Sekunde aufnimmt. Die Kamera war von acht roten LED-Lampen (Wellenlänge von 670 nm) umgeben, die die Wabenoberfläche beleuchteten. Der Vorteil hierbei war, dass die Bienen kaum empfänglich für rotes Licht sind, dafür aber sensibel auf ultraviolette Strahlung reagieren (Seeley 1997). Somit war das ein Licht kein bzw. ein minimaler Störfaktor (Landgraf & Rojas 2007).

Um die Highspeed-Videos genauer zu analysieren, entwickelten 2007 Landgraf und Rojas ein automatisches Tracking-Programm, das aus Videoaufnahmen Informationen über die Position und der Orientierung der Bienen im Bientanz (Trajektorien) herausgeben konnte. Das automatische „Tracken“ der Videos folgte folgendermaßen ab:

Die Highspeed-Videos wurden „framewise“, in Form von Bildern, automatisch entnommen und ausgewertet. Dabei wurde die Position der tanzenden Biene vom Computer in einem sich drehbaren, rechteckigen Kästchen, einer „bounding box“ (Abbildung 5), markiert (Landgraf Rojas 2007). Es wurden einige Kästchen manuell überprüft und eventuell

korrigiert, um optimal damit weiterzuarbeiten und um die Datenqualität nicht zu stören. Somit wurden die Orientierung der Bienen (der Winkel der markierten Box) und die genaue Position der Biene in eine Datei übertragen. Letztendlich hat man die Richtung aller Schwänzelläufe auf 0° normalisiert, um somit einen Vergleich zwischen diesen zu vereinfachen. Für die folgende Arbeit werden wir die Videoaufnahmen vom 20.08.2008 bis zum 22.08.2008 verwenden, die mit der Tracking-Software schon analysiert und in Trajektorien umgewandelt worden sind. Insgesamt wurden 1009 Waggle-Läufe mit dem Tracking-Programm analysiert, die aus 108 Tänzen von 21 Bienen extrahiert wurden (Landgraf et. al. 2011).

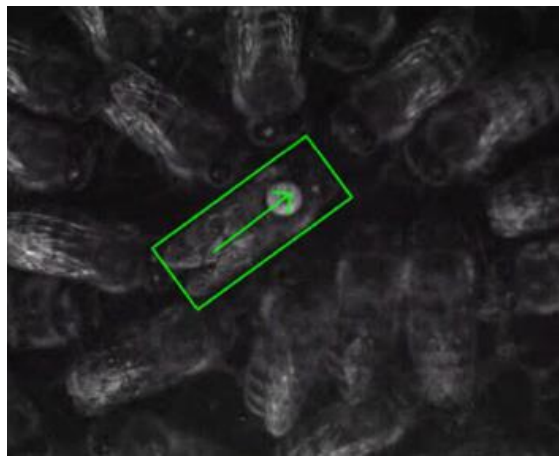


Abbildung 5: Bounding box. Von der Tracking-Software wurde in den Bildaufnahmen ein Kästchen, die bounding box (hier in grün), um eine erkannte Biene gezogen, aus der Informationen über die Position auf der Wabe und den Winkel, wie sie auf der Wabe steht (als Pfeil dargestellt), in eine Datei übertragen wurden. Quelle: Landgraf et al. (2011) Analysis of the waggle dance motion of honeybees for the design of a biomimetic honeybee robot. *PloS one* 6.8, e21354, 3

2.4 Genauigkeit der Richtungsweisung

Ein Ziel der Arbeit war es nun, die Genauigkeit der Richtungsweisung im Bientanz zu bestimmen. Man kann diese als die Genauigkeit einer Biene definieren, mit der sie die erwartete Tanzrichtung trifft. Hier differenziert man zwischen zwei Fehlertypen: Dem Fehler 1 (die Differenz zwischen dem erwarteten und getanzen Tanzwinkel) und dem Fehler 2 (die Differenz zwischen dem getanzen und erwarteten Tanzwinkel plus bzw. minus die halbe Divergenz) (Abbildung 6). Weidenmüller und Seeley (1999) beschreiben, dass es bei den Bienen einen Divergenzwinkel gibt, nach dem man erwarten kann, dass sie in einem bestimmten Winkel (abhängig von der Position des Bienenstocks und der Futterquelle)

abweichend von der erwarteten Tanzrichtung tanzen. Je kleiner die Divergenz ist bzw. je präziser der Tanzwinkel, desto weiter entfernt ist die Futterquelle vom Bienenstock. Bei einer Entfernung von ca. 200m haben wir eine Divergenz von ca. 30°.

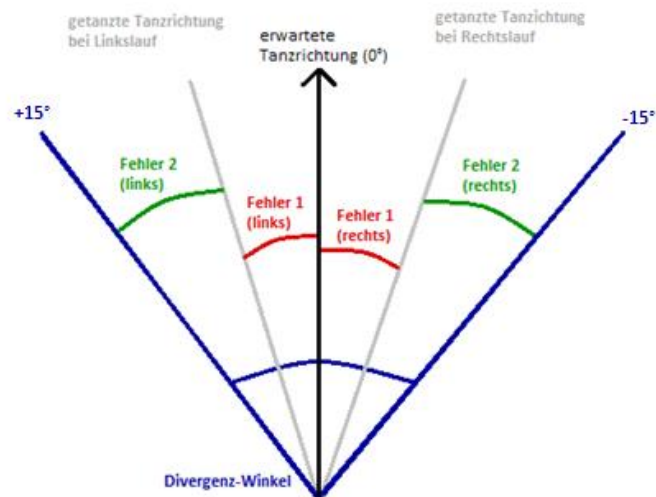


Abbildung 6: Darstellung von Fehler 1 und Fehler 2. In dieser Arbeit unterscheidet man zwischen zwei Fehlertypen: Dem Fehler 1 (in rot), der die Differenz zwischen dem erwarteten und dem getanzten Tanzwinkel ist und dem Fehler 2 (in grün), der die Differenz zwischen dem erwarteten und dem getanzten Tanzwinkel plus bzw. minus halber Divergenz ist. Die Divergenz ist von der Position des Bienenstocks und der Futterquelle abhängig.

Um die beiden Fehlertypen zu ermitteln, musste man zunächst die erwarteten Tanzwinkel eines jeden Waggellaufs zu seiner jeweiligen Uhrzeit bestimmen und den dazugehörigen Tanzwinkel, den die Bienen in jedem Lauf in Wirklichkeit getanzt sind.

Um die erwartete Tanzrichtung zu bestimmen, werden der Winkel der Futterquelle zum Bienenstock und der jeweilige Azimuth-Winkel benötigt. Aus den Koordinaten des Beobachtungsstocks (N: 52.457073; S: 13.296115) und der Trachtquelle (N: 52.455577; S: 13.298472) lässt sich berechnen, dass die Trachtquelle in einem Winkel von 136,17° zum Bienenstock steht, sich also in südöstlicher Richtung zum Bienenstock befindet. Der Azimuth beschreibt den Winkel, in dem sich die Sonne zum Bienenstock befindet. Da der Sonnenstand sich nach der Uhrzeit verändert, verändert sich somit auch der Azimuth-Winkel. Der erwartete Tanzwinkel eines Schwänzellaufs zu einer Uhrzeit lässt sich somit aus der Differenz des Azimuth-Winkels und dem Winkel zur Futterquelle berechnen.

Die Berechnung der erwarteten Tanzrichtung musste jedoch nicht ausgeführt werden, da das entwickelte Tracking-Programm von Landgraf und Rojas (2007) zu jedem Schwänzellauf die

2.5 Statistische Analyse

2.5.1 Linear-Gemischtes-Modell

Um weitere Analysen mit den Ergebnissen aus der Matlab-Analyse durchzuführen, arbeitete ich mit dem LMM (dem linear-gemischten Modell bzw. der linear gemischten Regression). Dieses ermöglichte, individuelle Varianz eines Verhaltens innerhalb einer Population zu messen (Dingemanse & Dochtermann 2013). Die Analysen und Graphiken wurden mit dem Statistikprogramm SPSS und RStudio erstellt.

Ich arbeitete mit den Daten aus dem vorigen Abschnitt. Neben den Abweichtungstypen links, rechts und gesamt untersuchte ich eine weitere Abweichungs-Variable: die delta-Abweichung. Diese ist der aufgespannte Winkel zwischen der linken und rechten Abweichung. Um diese zu berechnen, musste die Differenz zwischen dem Mittelwert der linken Abweichungen aller Schwänzelläufe und den Mittelwert der rechten Abweichungen aller Schwänzelläufe eines Tanzes bestimmen (Abbildung 7). In der Tabelle wurde jedem Tanz die Abweichung delta zugeordnet.

Da ich den Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung untersuchen möchte, habe ich zu jedem ausgeführten Tanz die Temperatur bestimmt. Dafür habe ich vom Climate Data Center (CDC) die stündlichen Wetterdaten vom 20.08.2008 bis zum 22.08.2008 (00:00, 01:00,...) entnommen. Der genaue Temperaturwert zu einer Uhrzeit wurde mit dem Dreisatz berechnet und ebenfalls in die Tabelle (Tabelle 2) eingefügt (im Abschnitt 2.5.3 gehe ich genauer auf den festen Effekt Temperatur ein). Außerdem baute ich in den Daten einen Filter ein, der alle Tänze aussortierte, die eine Anzahl der Waggleläufe unter fünf hatten, um somit die Datenqualität zu erhöhen und eventuelle Störungen in der Analyse zu vermeiden. Es wurden dadurch 17 von 108 Tänzen aus der statistischen Analyse entfernt.

2.5.2 Individuelle Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung

Mein Ziel war es nun herauszufinden, ob es individuelle Varianz in der Genauigkeit der Richtungsweisung gibt bzw. ob ich meiner Hypothese „Bienen unterscheiden sich konsistent in ihrer Richtungsweisung“ zustimmen konnte oder sie verwerfen musste. Dafür wurde das Statistikprogramm SPSS genutzt, um den sogenannten Repeatability-Wert zu bestimmen. Mit diesem soll eine Aussage über die gesuchte Konsistenz getroffen werden.

Die Repeatability ist definiert als ein Maß an totaler (phänotypischer) Varianz, die durch Unterschiede innerhalb einer Gruppe erklärt werden. Sie ist „höchst relevant für die Persönlichkeit bei Tieren, die sich auf konsistente Unterschiede zwischen Individuen und ihrem Verhalten konzentriert“ (Nakagawa & Schielzeth, 2010).

Die Formel für die Berechnung der Repeatability lautet folgendermaßen:

$$R = \frac{\sigma_{\alpha}^2}{\sigma_{\alpha}^2 + \sigma_{\varepsilon}^2}$$

oder genauer:

$$\text{Repeatability} = \frac{\text{Varianz}_{\text{zwischen Individuen}}}{\text{Varianz}_{\text{zwischen Individuen}} + \text{Varianz}_{\text{eines Individuums}}}$$

Die mittlere Varianz innerhalb einer Biene (σ_{ε}^2) wird in der statistischen Analyse als *Residuum* bezeichnet, die mittlere Varianz zwischen Bienen (σ_{α}^2) als *Bienen_ID*. Die Summe der beiden ist die Restvarianz der Daten, die nicht durch feste Effekte / unabhängige Variablen erklärt werden kann. Die individuelle Konsistenz kann durch die Repeatability erst nachgewiesen werden, wenn es Varianz zwischen den Individuen in der Population gibt, dafür muss $\sigma_{\alpha}^2 > 0$ sein. Außerdem ist nach Nakagawa und Schielzeth (1997) die Repeatability klein, wenn eine hohe Varianz innerhalb eines Individuums festzustellen ist (σ_{ε}^2 ist hoch) oder eine niedrige Varianz zwischen den Individuen vorliegt (σ_{α}^2 somit niedrig ist).

Das Statistikprogramm SPSS berechnete direkt σ_{α}^2 und σ_{ε}^2 , das sind die Schätzungswerte für die Kovarianzparameter bezüglich der Abweichungstypen. Die Repeatability-Werte wurden mit obiger Formel händisch ausgerechnet. Ebenfalls wurde zu jeder Varianz zwischen den Bienen das Signifikanzniveau berechnet, das bei einem Wert kleiner 0,05 die individuelle Varianz befürwortete.

2.5.3 Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung

In dieser Arbeit wollte ich ebenfalls überprüfen, ob die unabhängigen Variablen wie Tag, Uhrzeit, Temperatur und die Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz die Genauigkeit der Richtungsweisung beeinflussen. Dabei ist Tag ein kategorialer Effekt (es sind drei Stufen vorhanden) und Uhrzeit, Temperatur und Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz sind kontinuierliche Effekte.

Hier differenziert man zwischen der Nullhypothese H_0 und der Gegenhypothese H_1 . Für kategoriale Effekte ist H_0 : „Es gibt keinen Unterschied zwischen den Stufen des kategorialen Effekts“ und H_1 : „Es gibt einen Unterschied zwischen den Stufen des kategorialen Effekts“.

Für kontinuierliche Effekte ist H_0 : „Es gibt keinen Zusammenhang / keine Abhängigkeit mit / zu dem kontinuierlichen Effekt“ und H_1 : „Es gibt einen Zusammenhang / eine Abhängigkeit mit / zu dem kontinuierlichen Effekt“.

Um zu überprüfen, ob die festen Effekte die mittleren Abweichtungstypen beeinflussen, wird der Signifikanzwert (p-Wert) bestimmt. Der p-Wert sagt aus, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist, dass unsere Nullhypothese wahr ist. Im Allgemeinen wird für den Signifikanzwert ein Alpha-Fehlerlevel bei 0,05 festgelegt. Das bedeutet, dass für einen p-Wert kleiner 0,05 die Nullhypothese verworfen werden kann und die Gegenhypothese i.A. angenommen werden könnte.

SPSS bestimmt für alle unabhängigen und abhängigen Variablen den Signifikanzwert.

2.5.4 Zusammenhänge zwischen der delta-Abweichung und der rechten, linken und gesamten Abweichung

Wie schon im obigen Abschnitt benannt wird die delta-Abweichung als der aufgespannte Winkel zwischen der linken und rechten Abweichung eines Tanzes definiert. Ich wollte herausfinden, ob es einen Zusammenhang zwischen diesem delta-Winkel und den Abweichungen gibt, die die Bienen nach links, nach rechts und insgesamt tanzt und ob dieser Winkel nähere Informationen über die Genauigkeit der Richtungsweisung einer Biene im Bienentanz geben kann.

Mit SPSS werden die Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen der delta-Abweichung und den anderen drei Abweichtungstypen berechnet. Der Korrelationskoeffizient

liegt zwischen -1 und +1. Wenn er größer 0 ist, dann handelt es sich um einen positiven Zusammenhang, wenn er kleiner 0 ist, dann um einen negativen Zusammenhang. Je näher er an der Null liegt, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit für eine Korrelation (Köhler et. al. 2012). Außerdem werden mit R Studio die linken, rechten und gesamten Abweichung in Abhängigkeit von der delta-Abweichung in einem Koordinatensystem aufgetragen.

3 Ergebnisse

3.1 Richtungsweisung im Bientanz über alle Individuen

Mit dem Softwareprogramm MATLAB wurden die getanzten Tanzrichtungen aller Schwänzelläufe berechnet, sowie die zugehörigen Abweichungen nach links bzw. rechts und die gesamte Abweichung, die eine Biene ausgeführt hat. Meine Kommilitonin Pia Behl hat die gemittelten gesamten Abweichungen (Abbildung 8), sowie die gemittelten rechten (Abbildung 9) und linken Abweichungen (Abbildung 10) nach Tänzen in einem Winkelhistogramm aufgetragen.

Die mittlere Abweichung aller linken Schwänzelläufe von der erwarteten Tanzrichtung (Fehler 1) liegt bei $13,7^\circ$, die mittlere Abweichung aller rechten Schwänzelläufe bei $17,9^\circ$. Aus diesen Daten lässt sich eine leichte Tendenz nach rechts vermuten, die auch in der Abbildung 9 und 10 erkennbar sind. Bei der Auswertung von Fehler 2, die linke und rechte Abweichung vom Divergenz-Winkel ($\pm 15^\circ$), lassen sich für die linke Abweichung ein Mittelwert von $-1,9^\circ$ und für die rechte Abweichung ein Mittelwert von $-2,9^\circ$ feststellen. Die Werte für den Fehler 2 sprechen ebenfalls für die leichte Tendenz nach rechts, die sich aber in unmittelbarer Nähe des Divergenzwinkels befinden.

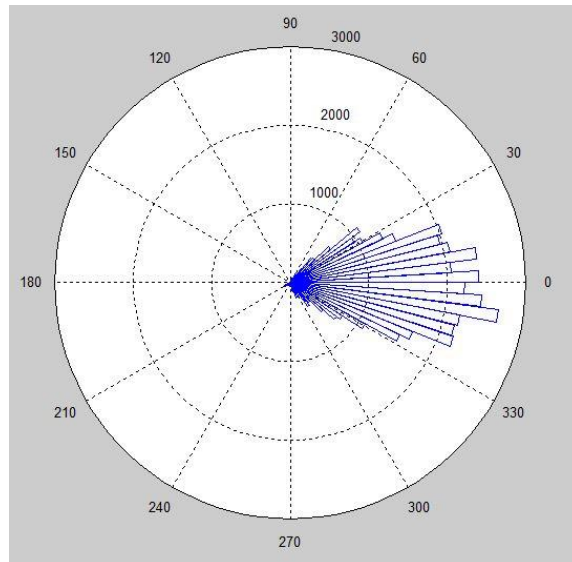


Abbildung 8: Winkelhistogramm der Abweichung aller 1007 Schwänzelläufe. Mit einem entwickelten Matlab-Programm wurden die Mittelwerte aller Abweichungen der 497 linken Schwänzelläufe und 510 rechten Schwänzelläufe berechnet und in dem Winkelhistogramm aufgetragen. Das Histogramm ist in 30°-Schritten aufgeteilt, wobei die 0° für die normalisierte erwartete Tanzrichtung stehen. Ein Großteil der Werte bewegt sich in einem Bereich zwischen 30° und -30° (hier als 330° gekennzeichnet). Dennoch lässt sich die berechnete gesamte Abweichung -1,3° hier wiedererkennen.

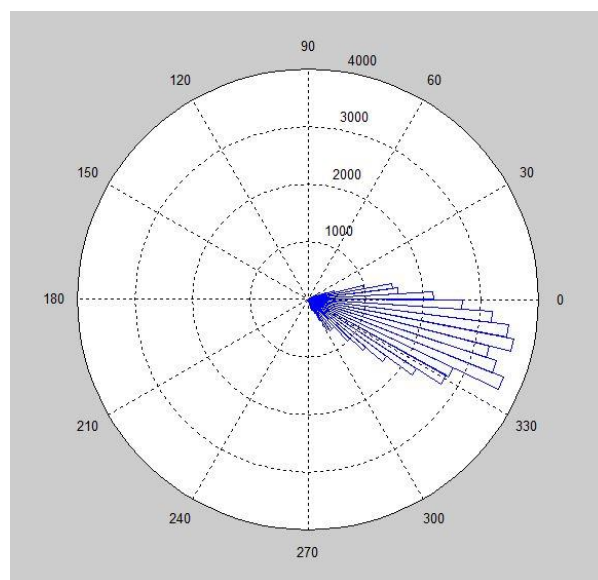


Abbildung 9: Winkelhistogramm der Abweichung aller 510 rechten Schwänzelläufe. Mit MATLAB wurde der Mittelwert der rechten Abweichungen aller Schwänzelläufe eines Tanzes bestimmt und in einem Winkelhistogramm aufgetragen. Die Daten bewegen sich in einem Bereich zwischen ca. 10° und ca. -40°. Die mittlere Abweichung aller rechten Schwänzelläufe (Fehler 1) liegt bei -17,9°. Der Fehler 2 ist 2,9° groß. Beide Fehlertypen weisen eine leichte Tendenz nach rechts vor.

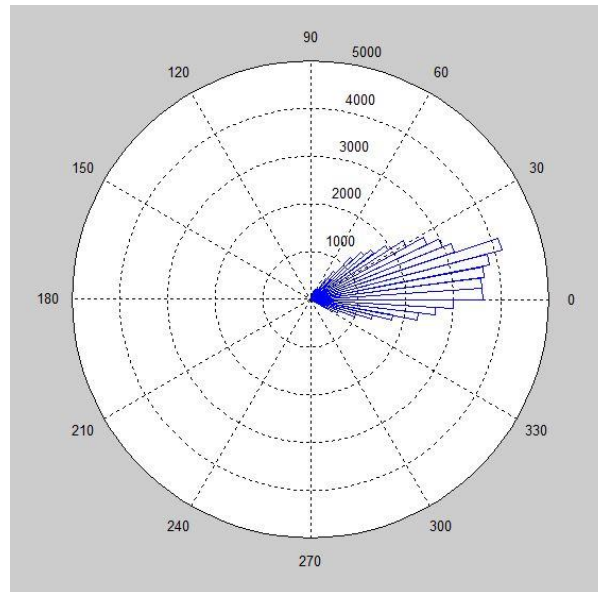


Abbildung 10: Winkelhistogramm der Abweichung aller 497 linken Schwänzelläufe. In diesem Winkelhistogramm wurden die Mittelwerte aller linken Abweichungen eines Tanzes aufgetragen. Die Daten befinden sich zwischen ca. 35° und -10° . Die mittlere Abweichung aller linken Schwänzelläufe (Fehler 1) ist $13,7^\circ$ groß. Der Fehler 2 liegt bei $-1,9^\circ$. Auch hier spiegelt sich die Tendenz nach rechts wieder.

3.2 Individuelle Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung

Mit dem Statistikprogramm SPSS wurde überprüft, ob die Daten normalverteilt waren. Da dieser Fall eingetroffen ist, musste also keine weitere Datentransformation vorgenommen werden.

Ebenso wurden im linear-gemischten Modell die Schätzung der Zufallseffekte, die Varianz innerhalb einer Biene (*Residuum*) und die Varianz zwischen den Bienen (*Bienen_ID*) bezüglich der abhängigen Variablen *Abweichung links / rechts / gesamt / delta* direkt berechnet (Tabelle 3). Außerdem wurde für die Schätzung der Varianz zwischen den Bienen ein Signifikanzniveau (in eckigen Klammern) angegeben. Wenn dieser Signifikanzwert kleiner gleich 0,05 ist, schließt man daraus, dass die Varianz zwischen den Bienen signifikant von 0 verschieden war bzw. dass die Varianz zwischen den Bienen signifikant ist. Diese war bei der rechten (0,027), bei der linken (0,05) und bei der gesamten Abweichung (0,026) größer als 0. Somit können konsistente Unterschiede zwischen den Bienen bei der rechten, linken und gesamten Abweichung, aber nicht bei der delta-Abweichung bestätigt werden.

Tabelle 3: Schätzung der Kovarianzparameter. Es sind die Varianz innerhalb einer Biene (*Residuum*) und die Varianz zwischen den Bienen (*Bienen_ID*) zu den mittleren Abweichungen nach links/rechts, sowie die mittlere gesamte Abweichung und die delta-Abweichung aufgelistet. Während die Varianzen zwischen den Bienen für alle Abweichungen fast gleich groß sind, sind größere Differenzen bei der Varianz innerhalb der Biene festzustellen. Zur Varianz zwischen den Bienen wurde ein Signifikanzniveau angegeben, was bei einem Wert kleiner gleich 0,05 (in fett gedruckt) unsere Repeatability bestätigt, dass sich Bienen konsistent unterscheiden

Schätzung	Residuum (Varianz innerhalb Biene)	Bienen_ID (Varianz zwischen Bienen) [Signifikanzniveau]
Abweichung rechts	44,154	43,006 [0,027]
Abweichung links	61,178	45,954 [0,05]
Abweichung gesamt	32,508	34,290 [0,026]
delta-Abweichung	91,262	36,006 [0,119]

Mit der Bestimmung der Varianzen innerhalb einer Biene und zwischen den Bienen ließen sich nun mit der obigen Formel die Repeatability-Werte für jeden Abweichtungstyp berechnen (Tabelle 4). Mit den Signifikanzwerten aus der Tabelle 3 zeigte sich in der Auswertung, dass sich Repeatability bei der rechten (49,3%), bei der linken (42,9%) und bei der gesamten Abweichung (51,3%) feststellen lässt. Der höchste Repeatability-Wert ergibt sich für die gesamte Abweichung, das heißt, dass ca. 51% der Varianz in der gesamten Abweichung sich durch individuelle Unterschiede zwischen den Bienen erklären lassen, was sich in der Abbildung 13 widerspiegelt. Für die linke und rechte Abweichung lassen sich ebenso große Repeatability-Werte festlegen. Rund 43% der Varianz der linken Abweichung lassen sich durch Differenzen zwischen den Bienen erklären, während es bei der rechten Abweichung ca. 49% der Varianz sind. In der Abbildung 12, die die rechte Abweichung der Bienen an allen drei Tagen beschreibt, lassen sich mehr individuelle Unterschiede vermuten, als bei der linken Abweichung der Bienen, da es dort mehr Überschneidungen in den Werten gibt (Abbildung 11).

Für die delta-Abweichung wurde ebenfalls der Repeatability-Wert (28,3%) bestimmt. Da die Signifikanzwerte für die Varianz zwischen den Bienen bei allen Abweichtungstypen außer der delta-Abweichung signifikant von 0 verschieden war (für die delta-Abweichung liegt sie bei 0,119), kann man insgesamt daraus schließen, dass sich nur bei der linken, rechten und

gesamten Abweichung die Aussage bestätigen lässt, dass sich Bienen konsistent unterscheiden bzw. ein Teil der Varianz sich durch individuelle Unterschiede zwischen den Bienen erklären lassen.

Tabelle 4: Repeatability-Werte. Es werden in dieser Tabelle die Repeatability-Werte für die *linke*, *rechte* und *gesamte Abweichung*, sowie die *delta-Abweichung* angegeben. Die Repeatability-Werte sind in Prozent angegeben. Der größte Repeatability-Wert ist bei der gesamten Abweichung festzustellen (51,3%), der Repeatability-Wert für die linke Abweichung liegt bei 42,9% und für die rechte Abweichung bei 49,3%. Mit den Signifikanzwerten für jeden Abweichtungstyp aus der Tabelle 3 lässt sich nun bestätigen, dass sich in der gesamten, linken und rechten Abweichung die Bienen konsistent unterscheiden (signifikante Repeatability-Werte sind fett gedruckt).

Repeatability R [%]	abhängige Variable
51,3	<i>gesamte Abweichung</i>
42,9	<i>linke Abweichung</i>
49,3	<i>rechte Abweichung</i>
28,3	<i>delta Abweichung</i>

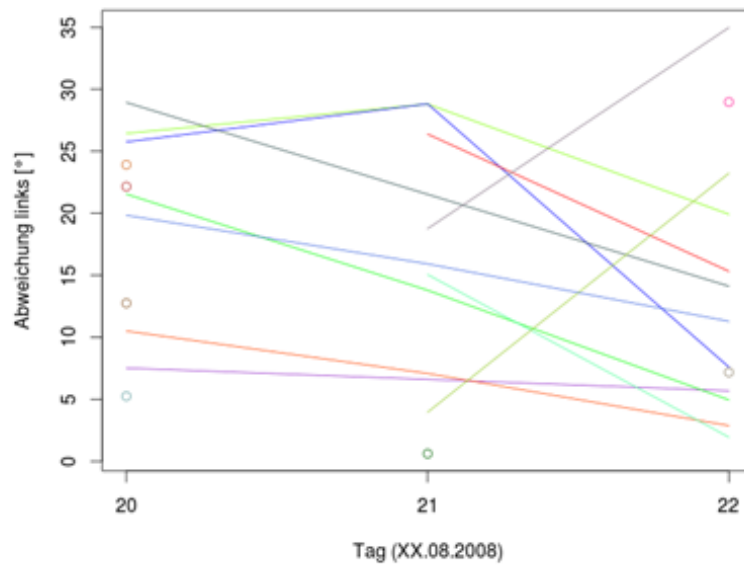


Abbildung 11: mittlere linke Abweichung (in Grad) in Abhängigkeit zu den Tagen vom 20.08.08 bis zum 22.08.08. Mit R Studio wurde für jede einzelne Biene der Mittelwert aller Abweichungen nach links an einem Tag berechnet und als Bildpunkt aufgetragen. Sieben Bienen haben an nur einem Tag getanzt und sind als Kreis aufgetragen worden. Bienen, die an allen Tagen mit Abweichungen nach links getanzt haben, sind sehr gut an den „Knickgeraden“ erkennbar. Bei Bienen, die nur an zwei Tagen Links-Läufe haben, wurden die Mittelwerte der Abweichungen nach links durch eine Gerade verbunden. Die mittleren linken Abweichungen halten sich in einem Bereich von 2° bis 35°, wobei der Großteil der Mittelwerte sich zwischen 28° und 5° aufhielt. Es lassen sich einige Parallelitäten feststellen, sowie hohe Varianzwerte einzelner Bienen (zum Beispiel Schwankungen von 28° bis 7°).

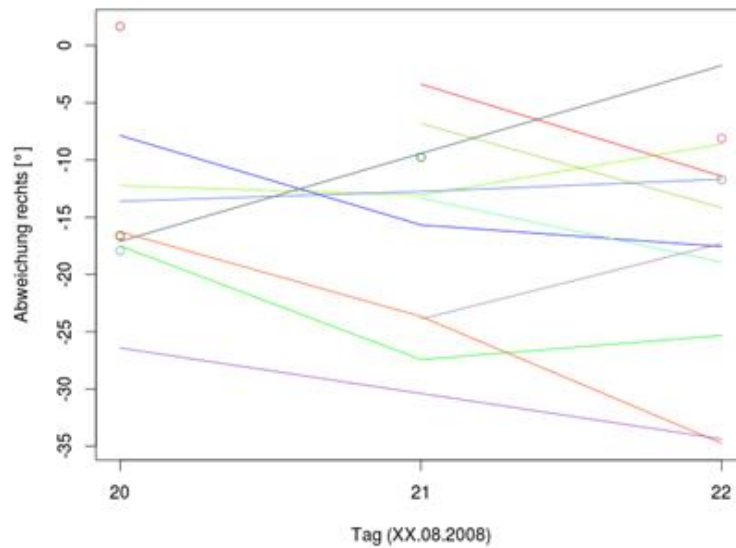


Abbildung 12: mittlere rechte Abweichung (in Grad) in Abhängigkeit zu den Tagen vom 20.08.08 bis zum 22.08.08. Es wurde der Mittelwert von den rechten Abweichungen aller Tänze an einem Tag für jede Biene bestimmt und in der Graphik aufgetragen. Die mittleren Abweichungen nach rechts befinden sich zwischen 1° und -35° , wobei der Großteil der Daten sich zwischen -8° und -25° bewegt. Auch hier sind einige Parallelitäten zu erkennen, jedoch gibt es nicht so viele Schwankungen innerhalb einer Biene wie in der gemittelten Abweichung nach links.

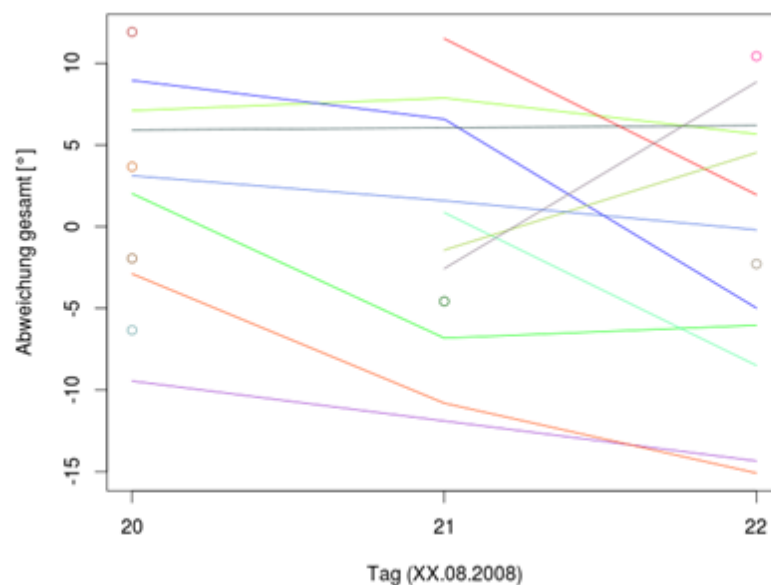


Abbildung 13: mittlere gesamte Abweichung (in Grad) in Abhängigkeit zu den Tagen vom 20.08.08 bis zum 22.08.08. Es wurde für alle Bienen der Mittelwert aller gesamten Abweichungen von allen Tänzen an einem Tag bestimmt und als Bildpunkt aufgetragen. Die gesamte Abweichung der Tänze befindet sich in einem Bereich von 12° bis -15° . Hier treten mehr Geraden auf, die eine gewisse Parallelität zueinander aufweisen bzw. größere Abstände zueinander haben, was auf einen hohen Repeatability-Wert hinweist.

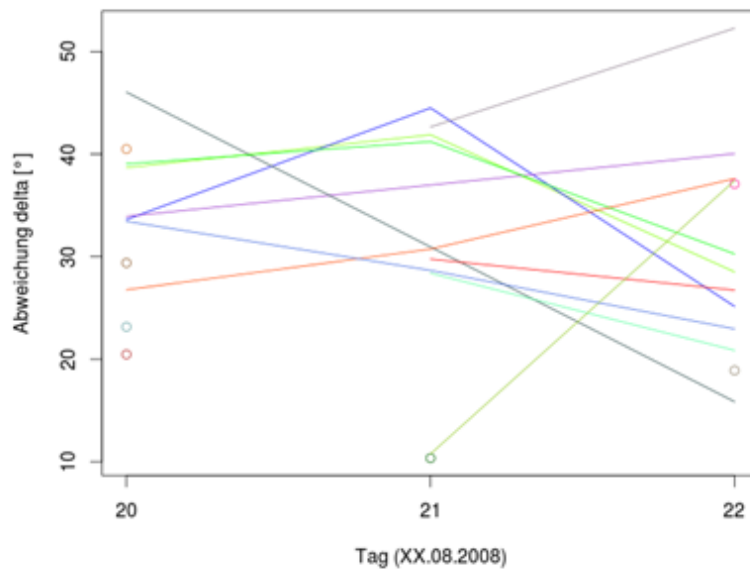


Abbildung 14: delta Abweichung (in Grad) in Abhängigkeit zu den Tagen vom 20.08.08 bis zum 22.08.08. Mit R Studio wurde der Mittelwert aller aufgespannten Winkel zwischen der rechten und linken Abweichung aller Tänze eines Tages für jeweils eine Biene berechnet. Die mittlere Abweichung delta ist zwischen 10° und 50° groß, wobei der Großteil der Mittelwerte sich zwischen ca. 20° und 40° aufhielt. In dieser Graphik sind sehr viele Überschneidungen der Geraden herauszusehen, was auf einen weniger großen Repeatability-Wert hinweist.

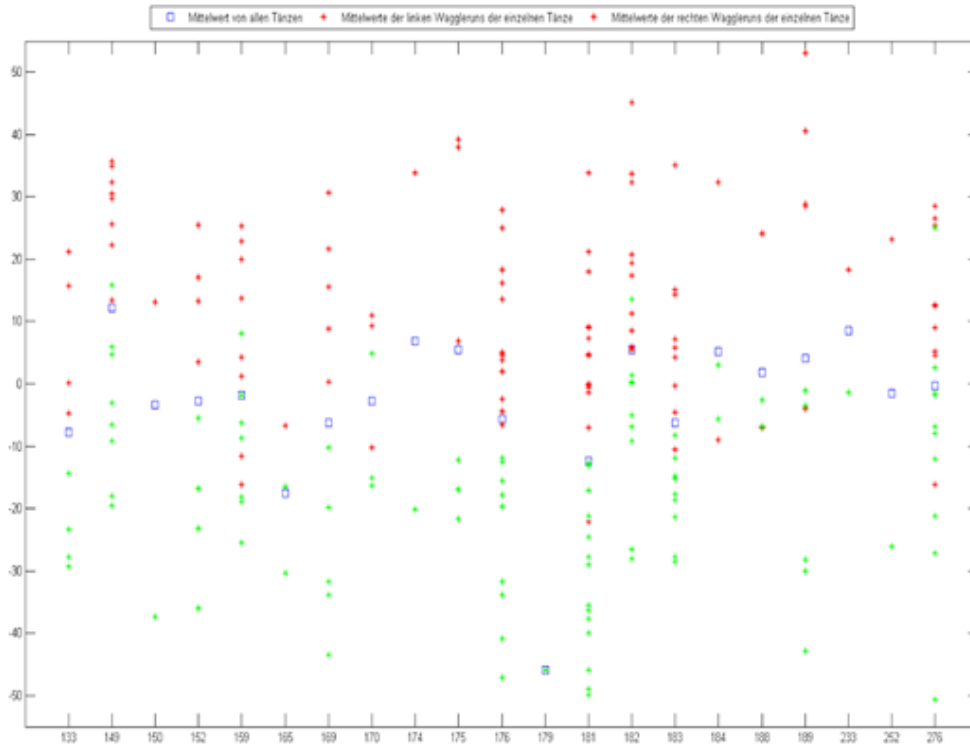


Abbildung 15: Mittelwerte der linken und rechten Abweichungen der Schwänzelläufe in Tänzen zusammengefasst pro Biene. Mit der Software MATLAB wurden von meiner Kommilitonin Mittelwerte der linken (rot) und rechten (grün), sowie der gesamten (blaue Kreise) Abweichungen ermittelt und als Datenpunkte in der Graphik aufgetragen. Dabei sind die Werte nach der jeweiligen Biene angeordnet. Anhand der Ordinatenachse lässt sich der Mittelwert einer Abweichung in Grad ablesen. Die Daten befinden sich in einem Bereich von -50° bis $+50^\circ$. Diese Abbildung veranschaulicht, dass es Bienen gibt, die sehr große Schwankungen in den Abweichungsdaten haben (siehe dafür Biene 181 und 189), so wie es auch Bienen mit kleinen Schwankungen gibt (siehe dafür Biene 165 und 233).

3.3 Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung

Um zu überprüfen, ob es einen Zusammenhang bzw. eine Abhängigkeit zwischen der Genauigkeit der Richtungsweisung und den unabhängigen Variablen *Tag*, *Temperatur*, *Uhrzeit* und *der Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz* gibt, wurde mit dem Statistikprogramm der jeweilige Signifikanzwert bestimmt (Tabelle 5).

In der Auswertung fällt auf, dass die Uhrzeit einen leichten signifikanten Effekt ($p = 0,042$) auf die gesamte Abweichung hat. In der Abbildung *Mittelwerte der gesamten Abweichung (in Grad) aller Bienen nach der Uhrzeit* lässt sich unabhängig von den Ausreißern ein sehr leichter Anstieg der gesamten Abweichung in der Uhrzeit ablesen. Auf die linke und rechte

Abweichung und die delta-Abweichung lässt sich kein Einfluss feststellen (für alle ist p größer als das Signifikanzlevel 0,05).

Bei den festen Faktoren *Tag*, *Temperatur* und *die Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz* lässt sich kein Einfluss auf die vier Abweichungstypen ablesen. Für alle wurde ein Signifikanzwert größer 0,05 errechnet, was darauf schließt, dass die Abweichungen sich nicht in den Tagen unterscheiden, sowie nicht abhängig von der Temperatur und der Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz ist.

Tabelle 5: Test auf feste Effekte *Tag*, *Temperatur*, *Uhrzeit* und *die Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz*. Mit dem Statistikprogramm SPSS wurden für die abhängigen Faktoren *Abweichung rechts/links/gesamt/delta* die Signifikanzwerte bestimmt. Die fett markierte Zahl weist auf die Signifikanz zwischen der Uhrzeit und der Abweichung gesamt hin, bei der der p-Wert bei **0,042** liegt. Für alle anderen p-Werte lässt sich keine Signifikanz aufweisen (da $p > 0,05$).

Signifikanz (p-Wert)	Tag	Temperatur	Uhrzeit	Anzahl WR pro Tanz
Abweichung rechts	0,377	0,114	0,090	0,632
Abweichung links	0,271	0,348	0,135	0,954
Abweichung gesamt	0,278	0,090	0,042	0,721
delta-Abweichung	0,796	0,642	0,977	0,653

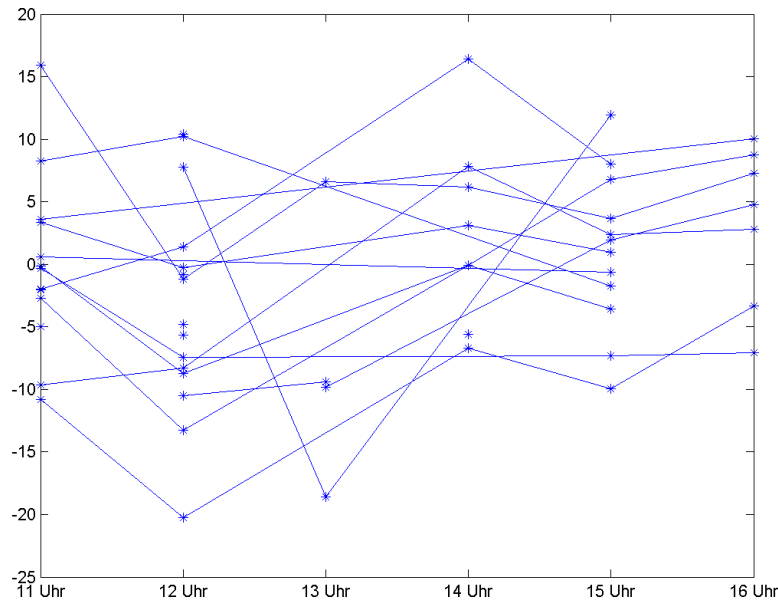


Abbildung 16: Mittelwerte der gesamten Abweichung (in Grad) aller Bienen nach der Uhrzeit.

Mit R Studio wurde der Mittelwert der gesamten Abweichung aller Tänze zu je einer Stunde für jeweils eine Biene berechnet und in der Abbildung zwischen 11 und 16 Uhr aufgetragen.

Zusammenhängende Punkte sind einer Biene zuzuordnen. Es ist ein leichter Anstieg der Datenpunkte zu späterer Uhrzeit zu erkennen, was auf einen signifikanten Effekt der Uhrzeit auf die gesamte Abweichung hinweist.

3.4 Zusammenhänge zwischen der delta-Abweichung und der rechten, linken und gesamten Abweichung

Mithilfe von SPSS wurde überprüft, ob sich ein Zusammenhang bei dem aufgespannten Winkel zwischen der linken und rechten Abweichung und der linken, rechten und gesamten Abweichung bei der Richtungsweisung feststellen lässt. In der Auswertung wird zwischen dem delta-Winkel und der Abweichung nach links und rechts eine positive Korrelation festgestellt. (Tabelle 6). Dies ist in der Abbildung 17 sehr gut nachzuvollziehen. Es wurden die rechten (blau), die linken (rechts) und die gesamten (grau) Abweichungen aller Tänze entlang der Abweichung delta aufgetragen. Aus dem Verlauf der Regressionsgeraden ist zu erkennen, dass bei größerer Abweichung delta die Abweichung nach links und rechts ebenso größer werden. Die Besonderheit, die hier hervortritt, ist, dass wenn zum Beispiel die Bienen eine kleine Abweichung nach rechts tanzen, die Abweichung nach links ebenso klein ist, sowie bei einer großen Abweichung nach links sie auch eine große Abweichung nach rechts tanzen. Bei größer werdenden Abweichungen nach links und rechts verbleibt dennoch

die gesamte Abweichung in einem Bereich um die 0°. Diese Aussagen lassen vermuten, dass die getanzten Abweichungen einer Biene beabsichtigt und somit sinnvoll sein können.

Tabelle 6: Korrelationskoeffizienten nach Pearson zwischen der delta-Abweichung und der gesamten, linken und rechten Abweichung. Mit SPSS wurden Korrelationskoeffizienten bestimmt. Es stellt sich heraus, dass es einen jeweiligen positiven Zusammenhang zwischen der delta-Abweichung und der Abweichung nach links (**0,619**) und rechts (**0,444**) gibt.

Korrelationskoeffizient	Abweichung gesamt	Abweichung links	Abweichung rechts
Abweichung delta	0,15	0,619	0,444

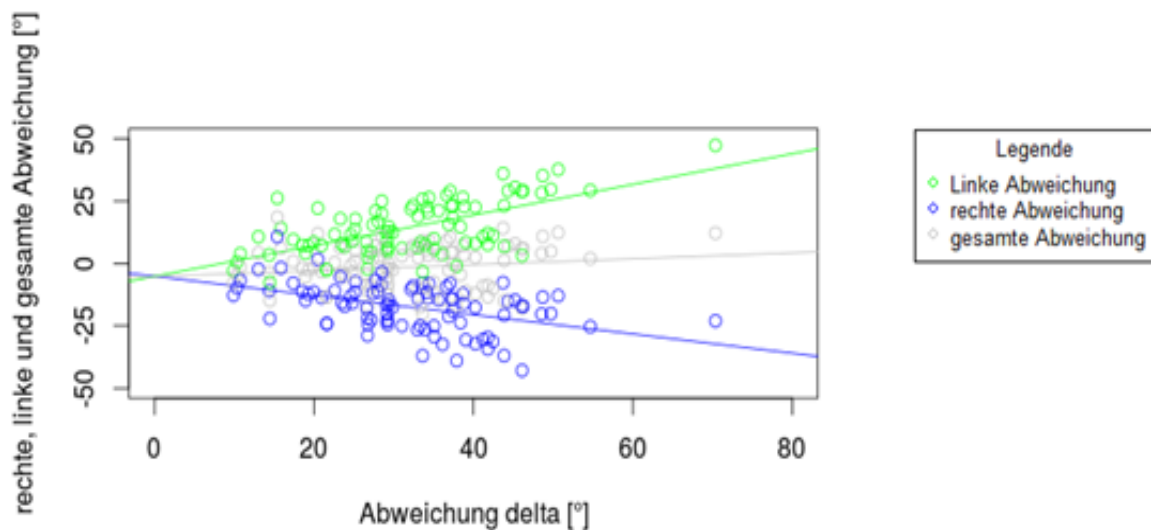


Abbildung 17: rechte, linke und gesamte Abweichung in Abhängigkeit von der Abweichung delta. Mit R Studio wurden von allen Tänzen die Abweichungen nach links (in grün), nach rechts (in blau) und die gesamten Abweichungen (in grau) als Bildpunkte entlang der Abweichung delta aufgetragen. Durch die verschiedenen Punktwolken wurden Regressionsgeraden gelegt. Der Zusammenhang zwischen der Abweichung delta und der rechten und linken Abweichung lässt sich sehr deutlich feststellen.

4 Diskussion

4.1 Individuelle Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung

Der Schwerpunkt der Arbeit liegt bei den Untersuchungen um die individuelle Varianz in der Genauigkeit der Richtungsweisung. Aus den statistischen Berechnungen hat sich ergeben, dass es für alle Abweichungen außer der delta-Abweichung ein signifikanter Repeatability-Wert festzustellen war (es ist leider unbekannt, welcher Faktor bei den Bienen genau für den aufgespannten Winkels zwischen der linken und rechten Abweichung ursächlich ist, dennoch gehen wir in 4.3 genauer auf den Zusammenhang zwischen diesem und der rechten und linken Abweichung ein). Es lassen sich somit konsistente Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung nach links, rechts und insgesamt bei den Bienen nachweisen. Wie könnte man nun diese Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung erklären?

Ein Erklärungsansatz wären die Unterschiede in der Erfahrung, die Bienen in der Nahrungssuche haben. Wie Grüter und Farina (2009) beschrieben haben, finden Bienen, die schon Erfahrung mit der Nahrungsquelle haben und eine spezifische Stelle schon besucht haben, diese nach kurzer Zeit wieder (Grüter et. al. 2008). Bienen, die nur über die im Tanz beschriebene Richtung zur Futterstelle verfügen, finden diese nur in einem größeren Zeitraum auf oder sind auf die Anwesenheit von anderen Bienen angewiesen (Grüter & Farina 2009; Esch & Bastian 1970). Zusätzlich behalten erfahrenere Bienen visuelle Informationen zu einer Nahrungsquelle (Collett et. al. 2003). Die Erfahrung, die Bienen insgesamt als eine Sammlerbiene gemacht haben, könnte sich in der Genauigkeit, in der sie die Richtung zu einer Futterquelle beschreiben, widerspiegeln und somit zu anderen Artgenossinnen variieren.

Ein Ansatz für die Erklärung signifikanter Repeatability für die linke, rechte und gesamte Abweichung könnte sich ebenso auf der kognitiven Ebene finden lassen: Bis heute haben sich Anzeichen von Lateralisation bei den Invertebraten nur bei der klassischen olfaktorischen Wahrnehmung nachweisen lassen (Letzkus et. al. 2006; Rogers & Vallortigara 2008). Das Lernen und Abrufen von olfaktorischen Erinnerungen aus dem Kurzzeitgedächtnis der Honigbiene wird mit der rechten Antenne besser ausgeführt, während das Abrufen von Erinnerungen aus dem Langzeitgedächtnis mit der linken Antenne genauer ist (Letzkus et. al. 2006). In einer anderen Arbeit von Letzkus et. al. (2007) konnte ebenfalls das Lernen eines Farbstimulus mit dem rechten Auge besser erfolgen. Möglicherweise spiegeln sich diese bis heute entdeckten Tatsachen über kognitive Einflüsse (und es gibt sicherlich noch weitere unentdeckte) in den konsistenten Unterschieden in der

Genauigkeit der Richtungsweisung wieder, sodass die Unterschiede zwischen den Individuen sich auf die unterschiedlich ausgeprägten kognitiven Leistungen der Bienen beziehen könnten.

Weiterhin könnte die Morphologie der verschiedenen Bienen ebenfalls Einfluss auf die individuelle Varianz zwischen den Bienen nehmen. Wie schon in der Arbeit erläutert gibt es keine genauen Informationen, wie eine Sammlerbiene Informationen zur horizontalen Flugrichtung in Informationen der vertikalen Tanzrichtung dekodiert und ausführt. Dennoch könnte genau diese Dekodierung bei den Bienen unterschiedlich gut ausgeprägt sein, sodass die Tanzrichtung abhängig davon unpräziser oder präziser ist. Außerdem sind neben der Sinneshärchen am Nacken ebenso die Sinneshärchen am Abdomen essentiell für das Orientierungsverhalten einer Biene auf der Wabe relativ zur Gravitationskraft (Lindauer & Nedel 1959; Horn 1973). Diese Sinnesrezeptoren könnten ebenfalls bei den Bienen unterschiedlich ausgeprägt sein, sodass bei einigen Bienen die Orientierung auf der Tanzfläche genauer erfolgt, als bei anderen Bienen, was sich ebenso auf den Bienentanz auswirken könnte. Die Gravitationskraft ist insbesondere ein physischer Einfluss, der während des Tanzes auf der vertikalen Oberfläche einer Wabe auf die Bienen einwirkt, bei der sich die Biene an der Wabe festhält (Landgraf et. al. 2011). Ich vermute, dass diese die Genauigkeit der Richtungsweisung beeinflussen könnte. Die Tänze, die in vertikaler Richtung (nach oben und nach unten) verlaufen, sind einfacher zu tanzen, als die Tänze, die auf horizontaler Ebene stattfinden, da es somit den Bienen mit unterschiedlicher Schwierigkeit und Genauigkeit gelingt, die genaue horizontale Tanzrichtung auf der Wabe stetig zu tanzen.

Für weitere Untersuchungen sollten im Allgemeinen nicht nur die Identität einer Biene in die Daten miteingebunden werden, sondern auch Informationen wie die Erfahrungen, die sie in der Futtersuche schon gesammelt haben, sowie zur Morphologie bzw. die Größe der Bienen und das Alter (welches mit der Erfahrung und der Morphologie zusammenhängt), um die individuellen Unterschiede in der Genauigkeit der Richtungsweisung deutlicher zu identifizieren und genauere Rückschlüsse aus der signifikanten Repeatability zu ziehen. Weiterhin müsste für ein weiteres Projekt die genaue Orientierung der Biene auf der Wabe in den aufzunehmenden Informationskomponenten berücksichtigt werden. Diese könnte nicht nur die Informationen darüber geben, wie die Orientierung während eines Tanzes ist, sondern wie im Allgemeinen die Orientierungspräferenz einer Biene im Laufe des Tages (und auch während der Nacht) sein kann und wie genau die Gravitationskraft sich auf die Genauigkeit der Richtungsweisung auswirken kann.

4.2 Einfluss von unabhängigen Variablen auf die Genauigkeit der Richtungsweisung

In dieser Arbeit stellten wir uns ebenfalls die Frage, welche unabhängigen Faktoren sich auf die Genauigkeit der Richtungsweisung auswirken. In dem statistischen Test ließ sich als einzige eine leichte Signifikanz zwischen der gesamten Abweichung und der Uhrzeit, zu der die Bienen getanzt haben, feststellen. Bei der gesamten Abweichung handelt es sich um den Mittelwert der linken und rechten Abweichung. Da der Azimuth und somit auch der erwartete Tanzwinkel sich stetig im Laufe des Tages ändern, wirkt sich dies auf die Tanzrichtung aus. Wie in 4.1 angesprochen könnte es zu bestimmten Uhrzeiten eine erwartete Tanzrichtung gegeben haben, die auf eher horizontalen Ebene stattgefunden haben, als auf vertikaler Ebene, was sich auf die gesamte Abweichung von der erwarteten Tanzrichtung auswirken kann. Bei einem weiteren Projekt, bei dem Informationen über die genaue Orientierung der Bienen in den Trajektorien miteinbezogen werden können, könnten somit auch die genaue Abhängigkeit der gesamten Abweichung von der Uhrzeit untersucht werden.

Ein Punkt, der sich auch auf die berechneten Repeatability-Werte beziehen könnte, ist die Tatsache, dass zu allen Uhrzeiten, zu denen Bientänze und die jeweiligen Abweichungen ausgewertet wurden, nicht alle Bienen getanzt haben. Es gab sogar einige Bienen (insgesamt vier), die an nur einem Tag getanzt haben. Um die Repeatability-Werte und die Signifikanz zwischen der Uhrzeit und der gesamten Abweichung zu verifizieren, sollten bei einem neuen Projekt Schwänzelläufe bzw. Tänze ausgewertet werden, die zur selben Uhrzeit stattgefunden haben, um eine genauere Aussage über individuelle Varianz in der Genauigkeit zu treffen.

Letztendlich stellte sich heraus, dass die anderen festen Faktoren keinen Einfluss auf die Abweichungstypen haben. Es gibt somit einmal keinen Unterschied in der Abweichung zwischen den einzelnen Tagen. Für weitere Untersuchungen sollten die Tanztrajektorien von nicht nur drei Tagen, sondern von einem größeren Zeitraum (evtl. mehrere Wochen) ausgewählt werden. Es lässt sich ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Tanzabweichung finden. Um einen Einfluss der Temperatur gänzlich auszuschließen, sollten Bientänze zu Zeiten ausgewertet werden, die größere Temperaturschwankungen haben. An unseren drei ausgewählten Tagen gab es keine großen Temperaturschwankungen (zwischen ca. 25°C und 19,5°C), die es somit erschwerten, eine mögliche Signifikanz festzustellen. Außerdem lässt sich kein Zusammenhang zwischen der Anzahl der Schwänzelläufe pro Tanz und der getanzen Abweichung finden. Somit können wir keine Aussagen darüber treffen, dass die Bienen bei mehr Schwänzelläufen genauer oder ungenauer in ihrer Richtungsweisung werden.

4.3 Zusammenhänge zwischen der delta-Abweichung und der rechten, linken und gesamten Abweichung

In unseren Untersuchungen über die Genauigkeit der Richtungsweisung betrachteten wir ebenfalls die Bedeutung der delta-Abweichung. Es stellte sich heraus, dass bei kleiner/großer Abweichung nach links/rechts die Abweichung nach rechts/links ebenfalls klein/groß ist. Aus dieser Tatsache lässt sich schließen, dass der Fehler, den eine Biene beim Schwänzellauf tanzt, nicht bedeutet, dass sie in Links- oder Rechtsläufen „schlechter“ tanzen kann, sondern, dass die Abweichungen nach links und rechts im Allgemeinen von einer Biene beabsichtigt sind, auch, wenn es sich um hohe Abweichungen handelt. Es lässt sich momentan keine Begründung finden, weswegen sie hohe oder niedrige Abweichungen beabsichtigen, dennoch ist es erstaunlich, dass eine Biene sich den Winkel, den sie zuerst beim rechten/linken Schwänzellauf getanzt ist, sich merken kann und dann auch beim folgenden linken/rechten Schwänzellauf ausführt. Hiermit könnte verifiziert werden, dass Bienen die kognitiven Leistungen erbringen können, sich einen getanzten Winkel zu merken und ihn bei dem folgenden Waggellauf in die andere Richtung auszuführen (Behalten von Informationen im Kurzzeitgedächtnis nach Letzkus et. al. 2006).

4.4 Fehlereinflüsse

Während des Projekts wurden mögliche Fehlereinflüsse festgestellt, die in einem weiteren Projekt gegebenenfalls ausgebessert werden sollten, um neue Daten zu erfassen und diese ebenfalls zu analysieren.

Bei dem Tracking der Highspeed-Videos war der räumliche Abbildungsprozess gut, die Bienen, sowie die Tags auf ihnen, waren deutlich erkennbar. Es sollte jedoch ein Ansatz entwickelt werden, der das Markieren der Biene nicht auf einer Fläche, sondern in dreidimensionalen Raum ausführt, um spezifischere Informationen über die genaue Position und Orientierung auf der Wabe und über die genauen Bewegungen der Bienen zu entnehmen.

In der entwickelten Tracking-Software wurden für den vereinfachten Vergleich der einzelnen Schwänzellaufe alle erwarteten Tanzrichtungen auf 0° normalisiert. Um zu überprüfen, wie genau das Programm die Winkel rotiert hat, sollten neue Messdaten aufgenommen werden, um sie mit den vorigen zu vergleichen und somit die Software zu aktualisieren und sie eventuell zu verbessern.

5 Danksagung

Zuerst bedanke ich mich bei meiner Familie und insbesondere bei meinem Bruder Oliver Hanßen und meinem Freund Philip Naitychia, die mich immer unterstützt haben. Außerdem möchte ich mich bei meinem Betreuer Dr. David Bierbach bedanken, der mich im Rahmen dieser Bachelorarbeit begleitet hat. Ganz besonders gilt der Dank Dr. Tim Landgraf, der meine Arbeit ermöglicht hat und somit auch mich die ganze Zeit betreut hat. Ebenso bedanke ich mich bei Pia Behl, die immer bei Erklärungsbedarf zur Verfügung stand.

6 Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die Bachelorarbeit selbstständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Quellen und Hilfsmittel verfasst habe. Die Arbeit wurde noch nicht in einem anderen Studiengang als Prüfungsleistung verwendet.

Katharina Stefanie Hanßen

7 Literaturverzeichnis

Abbott KR & Dukas R (2009) Honeybees consider flower danger in their waggle dance. *Animal Behaviour* 78, 633-635

Arathi H & Spivak M (2001) Influence of colony genotypic composition on the performance of hygienic behavior in the honeybee, *Apis mellifera* L. *Animal Behaviour* 62.1, 57-66

Biesmeijer JC & Seeley TD (2005) The use of waggle dance information by honey bees throughout their foraging careers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59.1, 133-142.

Brockmann A & Sen Sarma M (2009) Honey dance language: is it overrated? *Trends Ecol Evol.* 24, 583

Collett TS et. Al. (2003). Route learning by insects. *Curr. Opin. Neurobiol.* 13, 718-725

Dingemanse NJ & Dochtermann NA (2013) Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology* 82.1, 39-54

Esch H & Bastian JA (1970) How do newly recruited honey bees approach a food site? *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 68.2, 175-181.

von Frisch K (1946) Die Tänze der Bienen. *Österr Zool Z* 1, 1-48

von Frisch K (1965) Tanzsprache und Orientierung von Bienen. Springer-Verlag.

von Frisch K (1967). The Dance Language and Orientation of Bees...Translated by Leigh E. Chadwick. With Illustrations, Belknap Press of Harvard University Press

Grüter C et. al. (2008). Informational conflicts created by the waggle dance. *Proc. R. Soc. B* 275, 1321-1327

Grüter C & Farina WM (2009) Why do honeybee foragers follow waggle dances? *Trends in Ecology & Evolution* 24, 584-585

Grüter C & Farina WM (2009) The honeybee waggle dance: can we follow the steps? *Trends in Ecology & Evolution* 24.5, 242-247.

Horn E (1973) Die Verarbeitung des Schwerereizes bei der Geotaxis der höheren Bienen (Apidae). *Journal of comparative physiology* 82.4, 379-406.

Köhler W, Schachtel G & Voleske P (2012). Biostatistik: Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler, Springer Spektrum Verlag, 5. Auflage.

Landgraf T & Rojas R (2007) Tracking honey bee dances from sparse optical.

Landgraf T, et al. (2011) Analysis of the waggle dance motion of honeybees for the design of a biomimetic honeybee robot. *PLoS one* 6.8, e21354

Letzkus P et al. (2006). Lateralization of olfaction in the honeybee *Apis mellifera*. *Current Biology* 16.14, 1471-1476.

Lindauer M, Nedel JO (1959). Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 42.4, 334-364.

Letzkus P et al. (2008). Lateralization of visual learning in the honeybee. *Biology Letters* 4.1, 16-19.

Nakagawa S & Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 85.4, 935-956

Oldroyd BP & Wongsiri S, (2009) Asian honey bees: biology, conservation, and human interactions. *Harvard University Press*

Rogers LJ & Vallortigara G (2008). From antenna to antenna: lateral shift of olfactory memory recall by honeybees. *PLoS One* 3.6, e2340.

Rogers LJ, et. al. (2013) A right antenna for social behavior in honeybees. *Scientific reports* 3

Rothenbuhler WC (1964). Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees 1. Responses of 4 inbred lines to disease-killed brood. *Animal Behaviour*. 12, 578-583

Sandman D, Sandeman R & Tautz J (1997) Head and abdominal posture and the orientation of honeybees on vertical combs. *ZOOLOGY-ANALYSIS OF COMPLEX SYSTEMS* 100, 85-97

Seeley TD (1994) Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34.1, 51-62

Seeley TD (1997) Honigbienen: Im Mikrokosmos des Bienenstocks. The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies...Translated by Ute Döring, Birkhäuser Verlag.

Seeley TD et. al. (2000). Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(9), 813-819.

Smith BR & Blumstein DT (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19.2, 448-455.

Stabentheiner A & Hagmüller K (1991). Sweet food means "hot dancing" in honeybees. *Naturwissenschaften* 78.10, 471-473.

Towne WF & Gould JL (1988). The spatial precision of the honey bees' dance communication. *Journal of Insect Behavior* 1.2, 129-155.

Thom C et al. (2007). The scent of the waggle dance. *PLoS Biol* 5.9, e228.

Waddington KD (1982) Honey bee foraging profitability and round dance correlates. *Journal of comparative physiology* 148.3, 297-301.

Wario F, et. al. (2015) Automatic methods for long-term tracking and the detection and decoding of communication dances in honeybees. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 103

Weidenmüller A & Seeley TD (1999). Imprecision in waggle dances of the honeybee (*Apis mellifera*) for nearby food sources: error or adaptation?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(3), 190-199.

Wray MK et. al. (2011). Collective personalities in honeybee colonies are linked to colony fitness. *Animal Behaviour* 81.3, 559-568.