

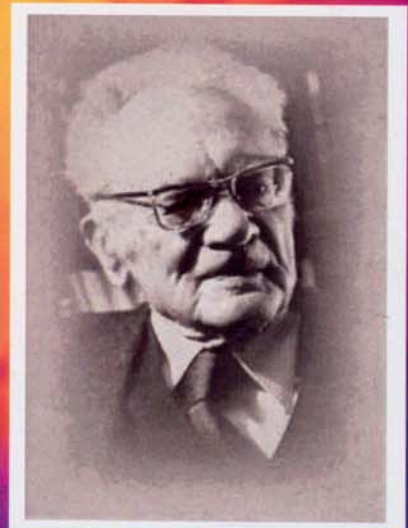
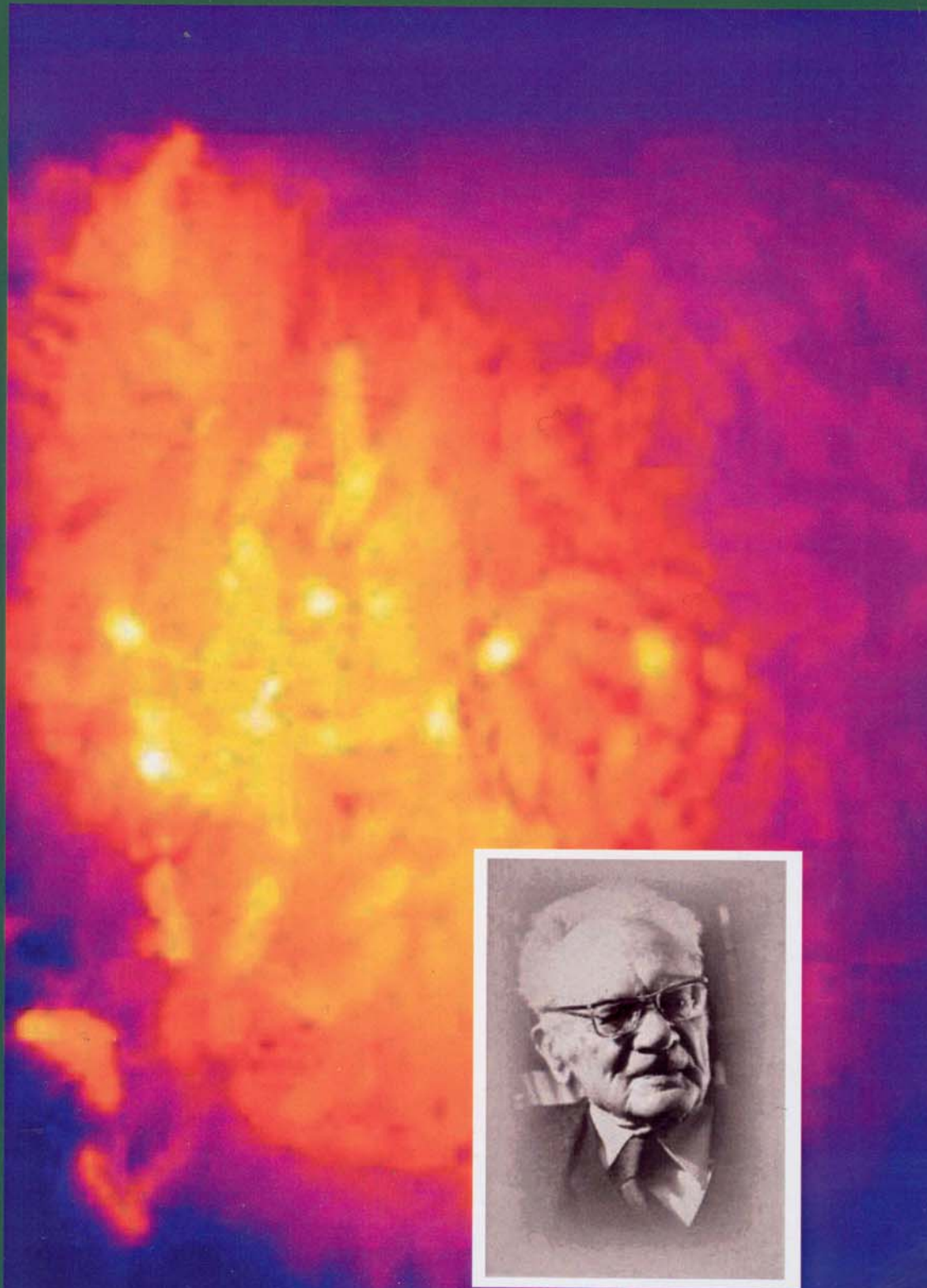
Entomologica Austriaca



Heft 12/2005
ISSN 1681-0406

Zeitschrift der Österreichischen Entomologischen Gesellschaft

Heft 12/2005 Die Bienenforschung in Graz nach Karl von Frisch (K. CRAILSHEIM) ■ Mathematische Modellierung der Populationsdynamik eines Bienenvolkes (T. SCHMICKL) ■ Individuelle und soziale Thermoregulation der Honigbiene (A. STABENTHEINER) ■ Was hat die Pflege von Drohnenlarven in Königinnenzellen (*Apis mellifera* L.) mit Konfliktvermeidung zu tun? (N. HRASSNIGG) ■ Forschung mit der Riesenhonigbiene *Apis dorsata* (G. KASTBERGER) ■



Bienenforschung in Graz

Individuelle und soziale Thermoregulation der Honigbiene

Individual and social thermoregulation of the honeybee

Anton Stabentheiner

Institut für Zoologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Austria; Anton.Stabentheiner@uni-graz.at, <http://www.uni-graz.at/anton.stabentheiner>, Tel.: +43/316/380-5705

Abstract

Honeybees are able to produce heat actively with their thoracic flight muscles. They use this ability to adjust the costs according to the gain during foraging and recruitment of helpers in the waggle dance. When foraging from a profitable food source (sweet nectar close to the hive) they invest much energy to regulate the thorax temperature at a high level (up to 45 °C). This way they can gather larger loads in a shorter time and recruit more bees. Foraging from a source of low profitability (dilute nectar, low nectar flow, long foraging distance) they lower the thorax temperature to balance the costs to the now lower gain/unit time and the lower need of helpers. In the social context in the summer colony they use their ability of heat production to regulate the brood temperature to 34-36 °C. In the winter cluster they use it to achieve a high core temperature (ca. 25-35 °C) and to prevent the outer bees from cooling below 10 °C, which would make them fall off the cluster.

Keywords

Honeybee thermoregulation thermography energetics social behaviour

Zusammenfassung

Honigbienen haben die Fähigkeit, mit ihrer thorakalen Flugmuskulatur aktiv Wärme zu produzieren. Sie nutzen diese Fähigkeit, um beim Sammeln und bei der Rekrutierung von Helferinnen im Schwänzeltanz die Kosten dem zu erzielenden Gewinn anzupassen. Ist die Futterquelle rentabel (süßer Nektar sehr nahe beim Nest) investieren sie viel Energie, um die Temperatur der Flugmuskulatur auf hohem Niveau (bis 45 °C) zu regulieren. Durch die höhere Thoraxtemperatur können sie dann größere Lasten schneller nach Hause bringen bzw. mehr Bienen rekrutieren. Ist die Futterquelle wenig rentabel (z.B. verdünnter Nektar, geringer Nektarfluß, große Flugentfernung) senken sie die Thoraxtemperatur ab, um die Kosten dem niedrigeren Gewinn/Zeiteinheit bzw. dem dadurch geringeren Bedarf an Hilfskräften anzupassen. Im sozialen Kontext nutzen sie die Fähigkeit zur Wärmeproduktion, um im Sommer die Bruttemperatur auf 34-36 °C einzuregulieren. Im Winter hilft ihnen diese Fähigkeit, eine hohe Kerntemperatur aufrecht zu erhalten (ca. 25-35 °C) und ein Abkühlen der Außenbienen unter 10 °C und damit ihr Abfallen von der Wintertraube zu verhindern.

Einleitung

Honigbienen zählen zu den heterothermen Insekten. In Gegensatz zu poikilothermen und homoiothermen Tieren wechseln sie regelmäßig vom ektothermen in den endothermen Zustand (Abb. 1). Um fliegen zu können, müssen sie ihre Flugmuskulatur auf mindestens etwa 27 °C aufheizen (Abb. 2; ESCH 1960,

HEINRICH 1993). Die Fähigkeit zur Endothermie entwickelt sich erst in den ersten Lebensstagen (STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987, VOLLMANN et al. 2004). Wenn sie schlüpfen, haben sie diese Fähigkeit noch nicht. Erst im Alter von etwa 5-9 Tagen sind die Flugmuskeln strukturell (HEROLD 1965) und enzymatisch (HERSCH et al. 1978, MORITZ 1988), so weit entwickelt, daß sie ihre Funktion für Flug und Thermoregulation voll wahrnehmen können (VOLLMANN et al. 2004). Bevor Bienen zum Sammelflug aufbrechen, heizen sie ihren Thorax auf (Abb. 2) und halten die Temperatur über den gesamten Sammelzyklus auf hohem Niveau (ESCH 1969, HEINRICH 1993, SCHMARANZER & STABENTHEINER 1988, STABENTHEINER & HAGMÜLLER 1991, STABENTHEINER et al. 1995). Die im endothermen Status gemessenen Körpertemperaturen sind allerdings sehr variabel, von nahe Umgebungsniveau bis über 45 °C (Abb. 1c). Bei vielen anderen heterothermen Insekten schwankt die Thoraxtemperatur im endothermen Status nicht in diesem Ausmaß (HEINRICH 1993). Es lag die Vermutung nahe, daß dieser Variabilität im Verhalten der Bienen eine funktionelle Bedeutung zukommt (SCHMARANZER & STABENTHEINER 1988). Die Arbeitsgruppe Thermoregulation und Energetik des Instituts für Zoologie der Universität Graz hat es sich zur Aufgabe gemacht, die Bedeutung dieser Variabilität aufzuklären. In dieser Zusammenschau wird nur die wichtigste Literatur zitiert, weitere Literatur findet sich in HEINRICH (1993) und in den zitierten Arbeiten.

Meßmethodik

Üblicherweise wird die Körpertemperatur von Insekten mit feinen Thermoelementen gemessen, die in die zu untersuchenden Körperteile eingestochen werden. Das hat mehrere gravierende Nachteile: Erstens müssen die Tiere gefangen und berührt werden, was die Messung erheblich beeinträchtigen kann. Zweitens kann die Temperatur eines Insekts meist nur einmal in seinem Leben bestimmt werden. Drittens wird das Tier aus dem individuellen und sozialen Verhaltenskontext gerissen, was gerade bei heterothermen sozialen Insekten wie Bienen und Wespen die Thermoregulation in nicht vorhersagbarer Weise stören und verändern kann. Als Meßmethode der Wahl zur Umgehung dieser Schwierigkeiten wird daher für Temperaturmessungen an Bienen und ähnlichen Insekten an unserem Institut seit langer Zeit die berührungslose Infrarot-Thermografie verwendet (SCHMARANZER 1983, 1984). Nach Bestimmung der Abstrahleigenschaften der Insekten cuticula (Emissionsgrad ~0,97; SCHMARANZER 1984,

STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987, KOVAC & STABENTHEINER 1999) und durch Kalibrierung der Thermografiekamera gegen einen kalibrierten Referenzstrahler ist es möglich, die Körpertemperatur von Insekten und ihre Änderung über die Zeit mit einer Genauigkeit von ca. 0,7 °C in Echtzeit, viele Male im Leben eines Tieres berührungslos zu messen. Da es sich um ein bildgebendes Verfahren handelt, kann die Temperatur verschiedener Körperteile (Abb. 2) oder vieler Bienen gleichzeitig erfasst werden (Abb. 2, 11, 13, 14). Der bei Insekten nicht sehr bedeutende Nachteil, daß man thermografisch die Oberflächentemperatur, nicht aber die Innentemperatur messen kann, wird durch die vielen Vorteile mehr als aufgewogen (STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987).

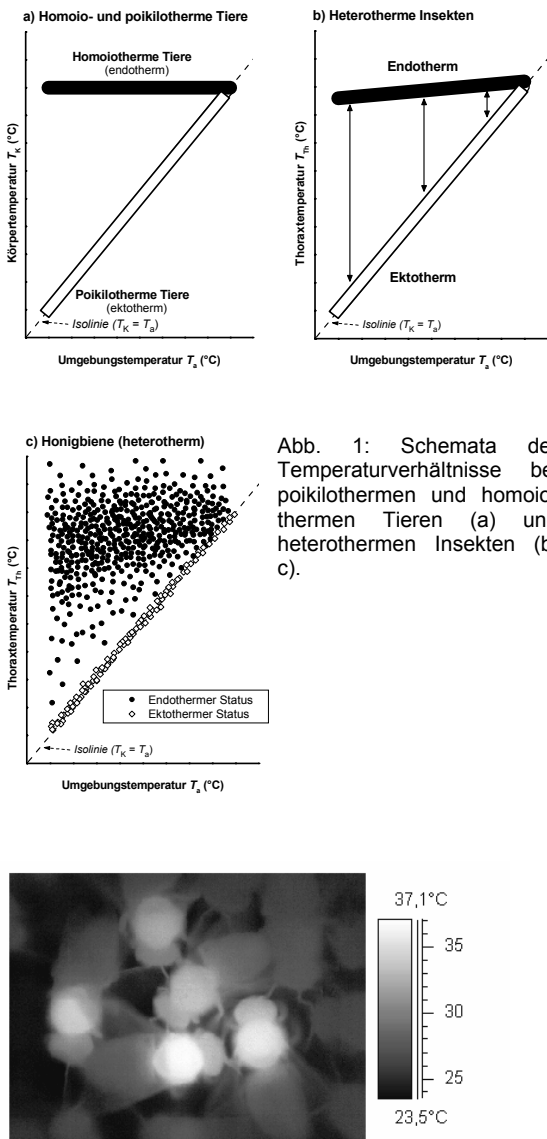


Abb. 1: Schemata der Temperaturverhältnisse bei poikilothermen und homoiothermen Tieren (a) und heterothermen Insekten (b, c).

Abb. 2: Thermografische Makroaufnahme von aktiv heizenden (endothermen, Thorax hellgrau und weiß) und ektothermen Honigbienen (alle Körperteile gleich temperiert, dunkelgrau) in einem Wintervolk. Die Flugmuskulatur des Thorax ist das Wärmezentrum, über den Kreislauf erreicht ein Teil der thorakalen Wärme den Kopf, das Abdomen bleibt am kühleren.

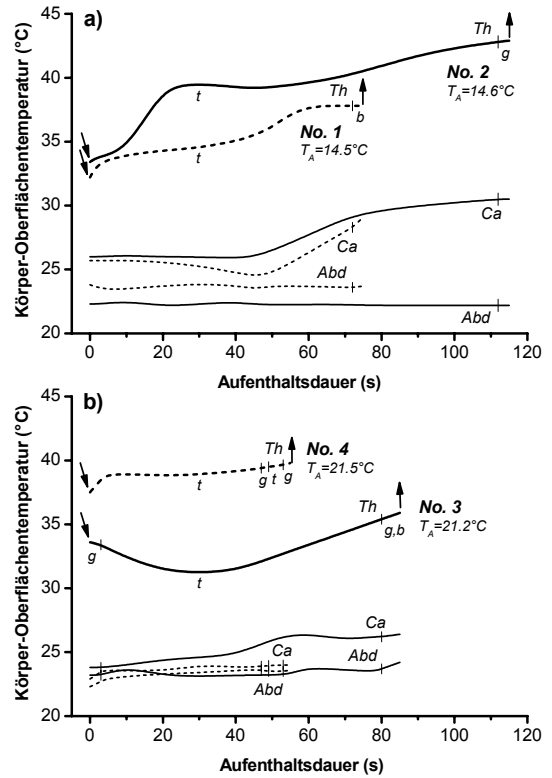


Abb. 3: Thermografisch gemessene Körper-Oberflächentemperaturen von Wasser sammelnden Honigbienen (*Apis mellifera carnica*) von Caput (Ca) Thorax (Th) und Abdomen (Abd). (a) bei niedriger und (b) bei mittelhoher Umgebungstemperatur. T_A = Umgebungstemperatur; t = trinkt, g = geht, b = bewegt sich hin und her (nach SCHMARANZER 2000).

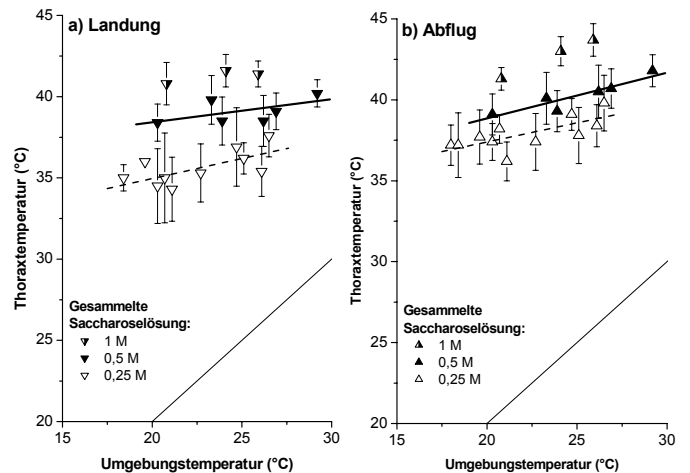


Abb. 4: Thorax-Oberflächentemperatur von Zuckerwasser sammelnden Honigbienen (a) bei der Landung an und (b) beim Abflug von einem Futterschälchen (unlimitierter „Nektar“-Fluß). Die Temperatur ändert sich stark mit dem Energiegehalt des gesammelten Futters. Sammelfernung: ca. 3 m bei 1 M Lösung, sonst 335 m. Balken = Standardabweichung (nach SCHMARANZER & STABENTHEINER 1988 bzw. STABENTHEINER & SCHMARANZER 1988).

Individuelle Thermoregulation (Endothermie)

Regelung der Körpertemperatur

Am Sammelflug regeln die Bienen ihre Thoraxtemperatur beim Aufenthalt an Futter- oder Wasserquellen auf hohem Niveau. Der Thorax als Wärmequelle ist am wärmsten. Den Kopf erreicht (über den Kreislauf) nur ein Teil der Wärme, das Abdomen bleibt generell am kühlgsten (Abb. 3). Dabei wurden Temperaturen bis 45 °C gemessen (STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987). Der Verlauf der Temperaturkurven der Körperteile kann sehr unterschiedlich sein. Bei längeren Aufenthalten kühlen die Bienen oft stark aus, um erst vor dem Abflug wieder aufzuheizen. Andere Bienen landen bereits mit hoher Thoraxtemperatur und halten die Temperatur oder heizen bis zum Abflug kontinuierlich auf (STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987, SCHMARANZER & STABENTHEINER 1988, KOVAC & SCHMARANZER 1996, SCHMARANZER 2000; Abb. 3).

Bei der Messung der Körpertemperatur von Zuckerwasser sammelnden Bienen stellte sich heraus, daß ihre Körpertemperatur stark vom Zuckergehalt des Futters abhängt. Beim Sammeln von verdünnter Saccharoselösung landeten die Bienen deutlich kühler am Futterplatz als bei stärker konzentrierter (STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987, SCHMARANZER & STABENTHEINER 1988; Abb. 4). Beim Aufenthalt kühlten sie öfter und stärker aus, um erst vor dem Abflug wieder aufzuheizen. Mit steigendem Energiegehalt des Futters stiegen auch die Abflugtemperaturen, meist auf Werte über den Landetemperaturen. Einen ähnlichen Effekt berichteten DYER & SEELEY (1987) bei asiatischen Honigbienen, WADDINGTON (1990) bei *Apis mellifera*, UNDERWOOD (1991) bei *Apis dorsata*, und – etwas weniger stark ausgeprägt als bei Honigbienen – KOVAC & STABENTHEINER (1999) bei Wespen (*Paravespula vulgaris*). Das Auftreten dieses Effektes bei verschiedenen Honigbienen und bei Wespen mit vergleichbarer Thermoregulation führte zur Hypothese, daß es sich dabei um einen allgemeinen ökopysiologischen Zusammenhang handelt.

Die Frage, ob diese Anpassung der Thermoregulation durch den Energiegehalt des Futters oder – allgemeiner – durch die Rentabilität der Sammeltätigkeit bewirkt wird, wurde eingehend bei der Kommunikation im Bienentanz untersucht. Auch hier stellte sich heraus, daß die Bienen bei steigender Qualität (Energiegehalt) der beworbenen Futterquelle mit höherer Thoraxtemperatur tanzten (STABENTHEINER & HAGMÜLLER 1991, STABENTHEINER et al. 1995, STABENTHEINER 1996; Abb. 5). Der Anstieg mit der Zuckerkonzentration war allerdings nicht linear. Bei Flugentfernungen von 30-500 m betrug die Tanztemperatur nach dem Sammeln einer 0,5 M Saccharoselösung im Mittel 37,9 °C, bei 1 M Lösung 40,1 °C, bei 1,5 M Lösung 40,6 °C und bei 2 M

Lösung 40,7 °C. Mit steigender Konzentration nahm auch die Genauigkeit der Thermoregulation zu, d.h. die Temperaturen streuten weniger und die Bienen kompensierten Schwankungen der Lufttemperatur am Tanzboden besser. Beim Verfütterungskontakt mit Stockbienen kühlten die Tänzerinnen bei minderwertigem Futter häufig aus, während sie bei sehr süßem Futter häufiger aufheizten (am öftesten bei 1,5 mol/l) (STABENTHEINER et al. 1995).

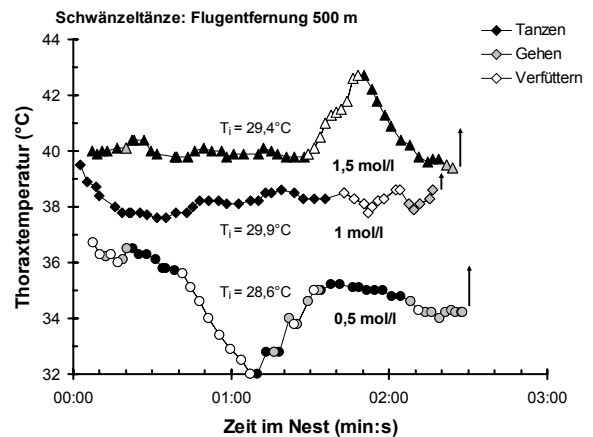


Abb. 5: Thermoregulation bei der Kommunikation im Bienentanz bei verschiedener Konzentration der gesammelten Zuckerlösung. T_i = Lufttemperatur neben den Tänzerinnen (nach STABENTHEINER et al. 1995).

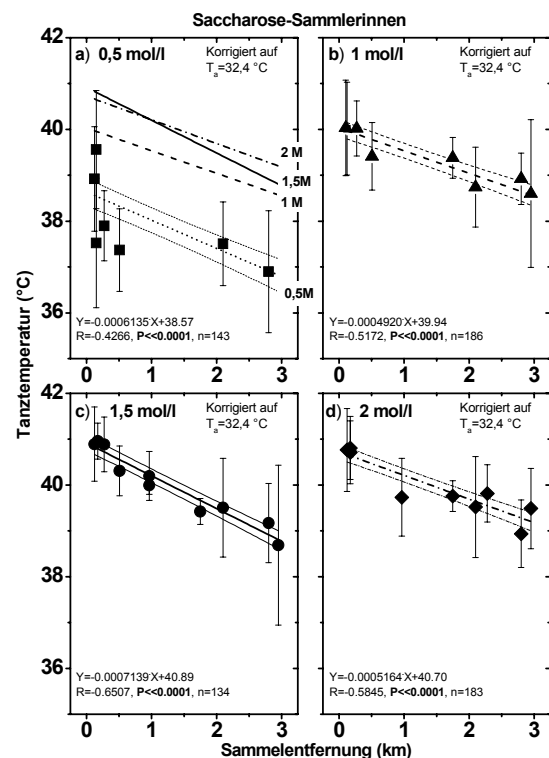


Abb. 6: Mittlere Thorax-Oberflächentemperaturen bei der Rekrutierung im Bienentanz von Zuckerwasser sammelnden Honigbienen. Die Tanztemperatur ändert sich stark mit der Rentabilität der Sammeltätigkeit (Zuckergehalt und Erreichbarkeit des gesammelten Futters). Balken = Standardabweichung (nach STABENTHEINER 1996a).

Die Rentabilität der Sammeltätigkeit kann man bei Bienen nicht ausschließlich in Einheiten des energetischen Gewinns (eingetragene Zuckermenge – Sammelaufwand) bzw. des Massegewinns (Pollenmenge – Sammelaufwand) definieren. Um überleben zu können, braucht ein Bienenvolk vom Frühjahr bis in den Herbst auch Wasser. Zeitig im Frühjahr, wenn meist noch nichts blüht, sammeln die Bienen schon Wasser zur Verdünnung des Honigs und zur Versorgung der Brut, sogar bei Umgebungstemperaturen von 5-10 °C (STABENTHEINER & KOVAC 2004). Ihre Körpertemperatur ist dabei gleich hoch oder sogar höher als im Sommer, wenn sie Wasser vermehrt zur Kühlung der Waben eintragen (SCHMARANZER 2000). Obwohl Wasser keine durch die Bienen direkt nutzbare Energie enthält, zeigten die Wassersammlerinnen ähnliche Thoraxtemperaturen wie Bienen, die 0,25 M-0,5 M Saccharoselösung sammelten (SCHMARANZER 2000). Das bestätigt eindrucksvoll die Theorie, daß sammelnde Honigbienen ihre Thermoregulation nicht nur entsprechend dem Energiegehalt, sondern nach der Wichtigkeit und allgemeinen Rentabilität der Sammeltätigkeit adaptieren.

Entfernte Trachtquellen sind für Bienen weniger rentabel als nahe. Die Sammel- und Tanzmotivation nimmt daher mit steigender Sammelentfernung ab. Entsprechend tanzten die Bienen bei steigender Entfernung mit niedrigerer Thoraxtemperatur (STABENTHEINER 1996a; Abb. 6). Bei Tänzen für natürliche Futterquellen wirkt sich das so aus, daß die Streuung der Tanztemperatur mit der Entfernung abnimmt. Einerseits sinkt die Tanztemperatur, andererseits steigt die Tanzschwelle, d.h. steigt die Anforderung an den Ertrag der Trachtquellen (z.B. Zuckerkonzentration, Nektarflußrate, Pollenertrag), für die es die Sammlerinnen als noch vertretbar erachten, andere Bienen zur schnelleren Ausbeutung zu rekrutieren (STABENTHEINER 2001).

Natürliche Trachtquellen (Blüten, Honigtau, etc.) variieren sehr stark im Ertrag, sowohl was die Nektarkonzentration wie auch den Nektarfluß und den Pollenertrag betrifft (DROEGE 1989). Zusätzlich kann der Ertrag tageszeitlich stark schwanken. Wenn die Intensität der Endothermie (entspricht der Höhe der Thoraxtemperatur) durch die Rentabilität der Sammeltätigkeit und damit über die Sammelmotivation moduliert wird, muß erwartet werden, daß die Temperatur beim Sammeln auf Blüten starken Schwankungen unterliegt. KOVAC & SCHMARANZER (1996) konnten dies nachweisen. Die mittleren Thoraxtemperaturen schwankten im Jahreslauf zwischen 27,3 und 37,9 °C, Einzelwerte waren deutlich höher bzw. niedriger (Abb. 7a). Ganz analog waren auch die Tanztemperaturen von Nektar- und Pollensammlerinnen im Jahreslauf starken Schwankungen unterworfen (STABENTHEINER 2001; Abb. 7b).

Die Tanztemperaturen von Bienen, die immer zur gleichen Tageszeit von einer sehr rentablen Futterquelle sammelten (2 M Saccharoselösung ad libitum nur 120 m vom Nest entfernt) waren deutlich höher und schwankten viel weniger (GERM et al. 1997, Abb. 7b), was die Rentabilitäts- bzw. Motivationshypothese stützt. Überraschenderweise waren die Temperaturen im Frühling deutlich höher als im Sommer, sowohl auf den Blüten als auch im Nest beim Tanzen (Abb. 7a,b), obwohl es auf den Blüten im Frühling sicher kühler war. Beim Sammeln dürfte dies zum Teil physiologische Ursachen haben, da die Abdomentemperatur bei Umgebungstemperaturen über 20 °C auf etwas erhöhtem Niveau annähernd der Umgebungstemperatur folgte, unter 20 °C aber offensichtlich aktiv geregelt wurde (Abb. 7a). Ähnlich war es auch bei Wassersammlerinnen im Sommer: wenn es kalt war, erhöhten sie ihre Thoraxtemperatur und konnten damit das Abdomen vor zu starker Auskühlung bewahren (SCHMARANZER 2000; Abb. 3).

Es wird vermutet, daß die Sammlerinnen, wenn es kalt ist, die Thoraxtemperatur etwas erhöhen, um mehr Wärme ins Abdomen schleusen zu können, da von dort (vom Honigmagen und Mitteldarm) ja die Bereitstellung der enormen Energiemengen für die Thermoregulation (siehe Kap. *Kosten der Thermoregulation*) erfolgen muß. Eine zu niedrige Abdomentemperatur könnte dies wahrscheinlich behindern. Aufgrund der höheren Lufttemperatur im Nest spielt dies dort keine wesentliche Rolle.

Dies alleine kann aber nicht die höheren Tanztemperaturen von Pollen- und Nektarsammlerinnen im Frühjahr erklären. Es wird daher vermutet, daß zusätzlich zu physiologischen Erfordernissen und Qualität der Tracht die Nachfrage im Volk modulierend auf die Sammel- und Tanztemperatur einwirkt (STABENTHEINER 2001). Die Tanztemperatur von Pollen- und Nektarsammlerinnen stieg mit dem Umfang der zu versorgenden Brut.

Da zu Zeiten intensiver Brutpflege viel Energie und Eiweiß benötigt wird, wird vermutet, daß die erhöhte Nachfrage die Sammlerinnen stärker motivierte, mehr Tracht möglichst schnell zu sammeln, wozu auch eine motiviertere und vermehrte Rekrutierung gehört.

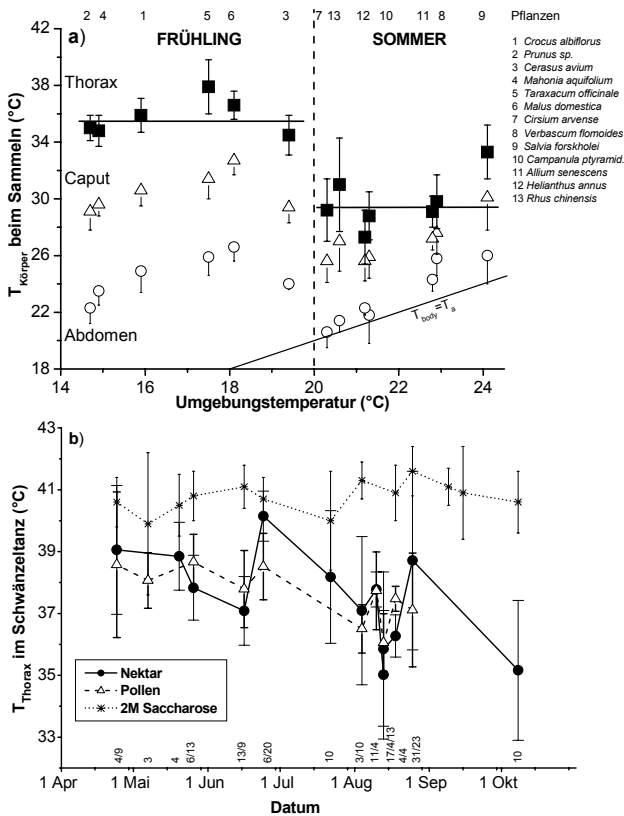


Abb. 7: Körpertemperaturen von Honigbienen bei der Ausbeutung natürlicher Trachtquellen. a) Mittlere Körpertemperaturen auf verschiedenen Pflanzen zu verschiedenen Jahreszeiten (nach KOVAC & SCHMARANZER 1996). b) Mittlere Körpertemperaturen bei der Kommunikation im Schwänzeltanz im Jahreslauf von Nektar- und Sammlerinnen von Zuckerwasser (unlimitierter „Nektar“-Fluß, Sammelfernung: 120 m; nach GERM et al. 1997). Balken = Standardabweichung, Zahlen = Messungen.

Kosten der Thermoregulation (Energetik)

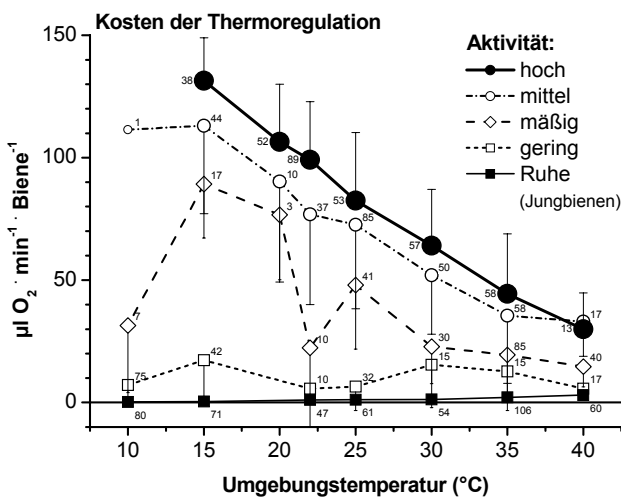


Abb. 8: Sauerstoffverbrauch von Honigbienen in Abhängigkeit von Umgebungstemperatur und Aktivität (Grad der Endothermie). Balken = Standardabweichung, Zahlen = Messungen (nach STABENTHEINER et al. 2003).

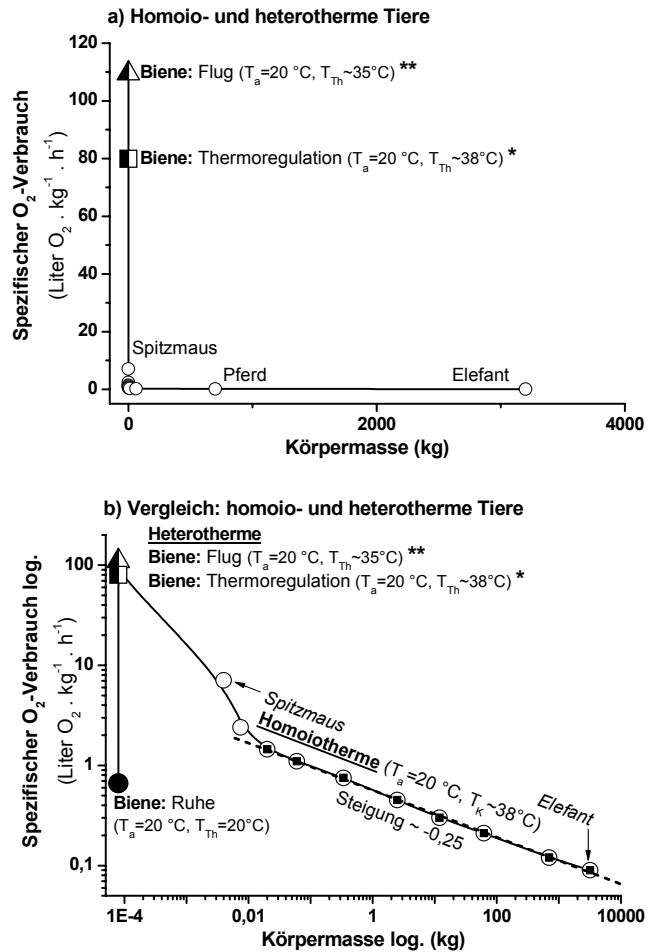


Abb. 9: Kosten der Endothermie thermoregulierender Honigbienen im Vergleich zu homoiothermen Tieren verschiedener Masse bei einer Umgebungstemperatur (T_a) von 20 °C. T_K = Körpertemperatur, T_{Th} = Thoraxtemperatur. (* nach STABENTHEINER et al. 2003; ** nach ROBERTS & HARRISON 1999; Homoiotherme nach SCHMIDT-NIELSEN 1999).

Bei ruhenden Bienen (im ektothermen Zustand) nimmt der Sauerstoffverbrauch – und damit der Energieumsatz – (auf niedrigem Niveau) mit steigender Umgebungstemperatur annähernd exponentiell zu. Aufgrund ihrer geringen Masse und des damit einhergehenden sehr ungünstigen Verhältnisses zwischen Masse (bzw. Volumen) und Oberfläche müssen thermisch aktive (endotherme) Bienen sehr viel mehr Energie aufwenden, wenn sie ihre Thoraxtemperatur auf einem hohen Niveau regeln wollen. Sehr aktive, endotherme Bienen müssen ihren Energieumsatz bei 40 °C um das 10-fache, bei 15 °C um ca. das 340-fache über den Ruheumsatz steigern, um ihren Thorax auf einer Temperatur von 38-39 °C einregeln zu können (STABENTHEINER et al. 2003, Abb. 8). Abb. 9 zeigt einen Vergleich des O_2 -Verbrauches der Honigbiene mit dem homoiothermen Tiere bei vergleichbarer Körpertemperatur. Bei Homoiothermen nimmt der Logarithmus des spezifischen O_2 -

Verbrauches mit dem Logarithmus der Masse linear, mit einer Steigung von $-0,25$ ab (Abb. 9b). Spitzmäuse sind unter den Homoiothermen bekannt dafür, extreme Umsätze für die Thermoregulation zu benötigen. Sie liegen mit ihrem Umsatz sogar noch außerhalb dieser doppelt-logarithmischen Gerade. Honigbienen liegen noch einmal um mehr als den Faktor 10 über den Spitzmäusen! Im Vergleich zu einem Pferd muß eine Honigbiene mehr als 660-mal so viel Energie pro Einheit der Körpermasse umsetzen, um bei 20 °C Lufttemperatur ihren Thorax auf 38 °C halten zu können. Die Energieersparnis bei der Rückkehr in den poikilothermen Zustand (bei vielen Aktivitäten im Nest der Fall) ist enorm (Abb. 9b).

Die hohen Energieumsätze im endothermen Status kann sich die Honigbiene nur leisten, weil sie sich in ihrer Evolution Zugang zu großen und hochwertigen Energieressourcen erschlossen hat (Nektar, Honigtau).

Erst dadurch wird es ihr möglich, während des gesamten Sammelzyklus aufgeheizt zu bleiben. Trotzdem muß auch sie mit den Energieressourcen sparsam umgehen. Die graduierte Thermoregulation, angepaßt an die Rentabilität der Sammeltätigkeit und den Bedarf des Volkes, dient diesem Zweck. BALDERRAMA et al. (1992) und MOFFAT & NÚÑEZ (1997) konnten zeigen, daß der Energieumsatz der Sammlerinnen nicht nur mit sinkendem Energiegehalt des Futters, sondern auch mit der Nektarflußrate, d.h. mit dem Ertrag/Zeiteinheit abnimmt, was die Rentabilitätshypothese bestätigt.

Biologische Bedeutung des Rentabilitätseffektes

Frisch (1965) berichtete, daß Honigbienen beim Sammeln höher konzentrierten Zuckerwassers schneller zum Futterplatz flogen. Am Heimflug zeigte sich keine Änderung. Die biologische Bedeutung des Rentabilitätseffektes kann daher darin gesehen werden, daß wärmere Sammlerinnen mehr gute Tracht schneller nach Hause bringen können, da enzymatische Prozesse des Energiestoffwechsels stark temperaturabhängig sind. Auf dem schwer beladenen Rückflug sind sie zwar nicht schneller, dafür tragen sie aber größere Lasten (MOFFAT & NÚÑEZ 1997). Im Schwänzeltanz kann vermutet werden, daß eine höhere Temperatur der Flugmuskeln die Laut- (MICHELSEN et al. 1987) und Vibrationsproduktion (TAUTZ 1996) im Schwänzeltanz verbessern und auf diese Weise z.B. die Rekrutierungsreichweite am Tanzboden erhöhen könnte. Die niedrigere Thoraxtemperatur bei geringer Rentabilität der Sammeltätigkeit hilft, die energetischen Kosten im Vergleich zum dann reduzierten möglichen Gewinn bzw. dem geringeren Bedarf an Hilfskräften in Balance zu halten. Geregelt

wird die Körpertemperatur, optimiert wird der dafür notwendige Energieeinsatz. Gesteuert wird die Anpassung über die Sammelmotivation.

Körpertemperatur im Wachdienst

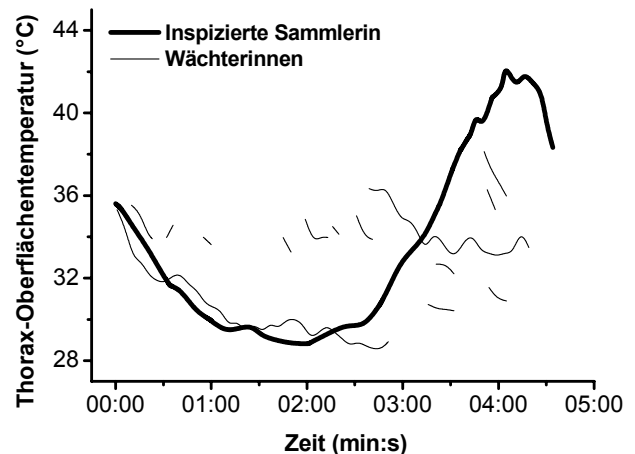


Abb. 10: Heizschub einer von Wächterinnen intensiv inspizierten Biene im Vergleich zur Thoraxtemperatur der Wächterinnen (nach STABENTHEINER et al. 2002).

Wenn Sammlerinnen nach Hause kommen, werden sie stichprobenartig von Wächterinnen kontrolliert. Dies geschieht sowohl am Nesteingang (Wächterinnen) als auch auf den Waben („Stockpolizei“). Die Thermografie eignet sich hervorragend, die Körpertemperaturen von beiden bei dieser Interaktion simultan, ohne Störung des Sozialkontaktes zu untersuchen. Es stellte sich heraus, daß Wächterinnen während der Inspektionsphase entgegen den Erwartungen meistens auskühlten. Die von ihnen inspizierten Bienen hingegen zeigten bei intensiver, länger dauernder Inspektion ($>30\text{ s}$) ein überraschendes Temperaturverhalten: etwa 60% heizten ihren Thorax um mehrere Grade auf (im Mittel $4,9\text{ °C}$), manchmal sofort nach Kontakt mit der ersten Wächterin, manchmal verzögert (STABENTHEINER et al. 2002; Abb. 10). Die höchste dabei gemessene Thoraxtemperatur betrug 48 °C (vor dem Flugloch)! Diese Heizschübe wurden sowohl am Nesteingang, als auch im Inneren auf den Waben beobachtet. Betreffend die biologische Bedeutung dieses Phänomens kann ausgeschlossen werden, daß die inspizierten Bienen aufheizten, um den Wächterinnen leichter entkommen zu können. Auch nach Ende der Inspektion blieben sie oft noch einige Zeit sitzen, um sich zu putzen. Zwischen den Waben im Nest ist ein Entkommen im Flug sowieso unmöglich. Übrig blieb die Hypothese, daß sie aufheizen, um die chemische Erkennbarkeit zu verbessern. Entweder, um über eine Erhöhung des Dampfdruckes die Erkennung störende Fremd Düfte (z.B. Blütenduft) schneller loszuwerden, oder aber, um

die Verdunstung von der Identifikation dienenden Stoffen zu fördern (außer über den Körper verteilten Drüsensekreten z.B. auch an der Cuticula haftende Fettsäuren und ihre Ester und kurzkettige Alkane und Alkene von Stockdüften; BREED 1998).

Soziale Thermoregulation

Wintertraube

Honigbienen bewohnen viele Klimazonen der Erde, von den Tropen bis in das südliche Skandinavien (RUTTNER 1992). Auf Grund ihrer sozialen Organisation und thermoregulatorischen Fähigkeiten können sie auch kalte nordische oder alpine Winter als Gesamtvolk überstehen. Gegenüber Wespen und Hummeln, deren Völker sich im Herbst auflösen, hat dies den Vorteil, daß sie auch die reichliche Frühjahrstracht sehr effizient nützen können, um schnell starke Völker für die Vermehrung aufzubauen.

Um den Winter zu überstehen, schließen sie sich zu einer sogenannten Wintertraube zusammen. Diese verkleinert sich, wenn die Temperatur sinkt. Die äußeren Bienen rücken zur besseren Isolation eng zusammen. Im Inneren der Traube bleibt es dabei ca. 25-35 °C warm (STABENTHEINER et al. 2003). Es stand immer außer Zweifel, daß die Verkleinerung der Traube die Isolation verbessert und damit den Wärmeverlust drastisch verringert (SOUTHWICK 1985, HEINRICH 1981; weitere Literatur s. HEINRICH 1993 und STABENTHEINER et al. 2003). Dabei wurde vor allem in theoretischen Arbeiten eine aktive Wärmeproduktion als für die Aufrechterhaltung einer hohen Kerntemperatur nicht für notwendig erachtet (LEMKE & LAMPRECHT 1990, MYERSCOUGH 1993, WATMOUGH & CAMAZINE 1995), obwohl der Energieumsatz mit sinkender Temperatur ansteigt (SOUTHWICK 1985).

Wir konnten erstmals direkt beweisen, daß Bienen in brutlosen Wintertrauben ihre Fähigkeit zur Endothermie einsetzen, um thermische Stabilität zu erreichen (STABENTHEINER et al. 2003). Dabei wurden Wintertrauben in einem speziellen Bienenkasten möglichst erschütterungsfrei zwischen den Zentralwaben geöffnet und die Körpertemperaturen der Bienen thermografisch gemessen.

Abb. 11 zeigt thermisch aktive Bienen als helle Punkte im Zentrum der Traube konzentriert. Abb. 2 zeigt eine Nahaufnahme endothermer Bienen. Die Zahl endothermer Bienen nimmt zur Traubenoberfläche hin ab (Klasse a in Abb. 12), die Zahl jener Bienen, deren Körpertemperatur primär dem lokalen Temperaturgradienten folgt, hingegen zu (Klasse c in Abb. 12). Auch die Stärke des Heizens nimmt zur Oberfläche hin ab (STABENTHEINER et al. 2003). Die Ergebnisse bringen erstmals einen Beweis für eine zentrale Forderung des Superorganismus-Modells der sozialen Thermoregulation bei Bienen (MORITZ &

SOUTHWICK 1992): Die Zentrumsbienen spielen eine aktive Rolle in der thermischen Homöostase der Traube. Sie produzieren Wärme für sich *und* die weiter außen sitzenden Genossinnen, obwohl sie selbst nicht in Gefahr sind, in die Kältestarre zu verfallen (beginnt bei Körpertemperaturen unter 10 °C; GOLLER & ESCH 1990) oder zu erfrieren. Außenbienen heizen selten und wenn, nur in sehr geringem Ausmaß oder als Notmaßnahme. Aus Effizienzgründen sollten daher die Außenbienen gut isolieren und die Zentrumsbienen über die thermischen Bedürfnisse der Außenbienen Bescheid wissen. Es wurde beobachtet, daß aufgeheizte Innenbienen immer wieder die Traubenoberfläche besuchen bzw. die Wabengassen wechseln (STABENTHEINER et al. 2003). Künftige Untersuchungen sollen klären, welche Rolle diese Bienen in der Homöostase der Traubentemperatur spielen.

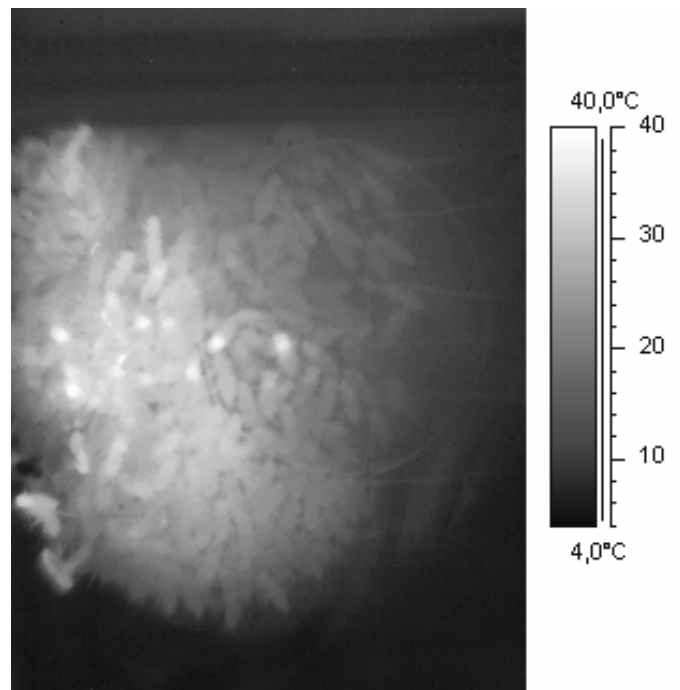


Abb. 11: Thermogramm einer Zentralwabe einer Wintertraube. Neben vielen ektothermen Bienen findet man auch endotherme Bienen mit aktiv aufgeheiztem Thorax (helle Punkte). Stark endotherme Bienen finden sich vor allem im Traubenzentrum. Außentemperatur: ca. -3 °C (nach STABENTHEINER et al. 2003).

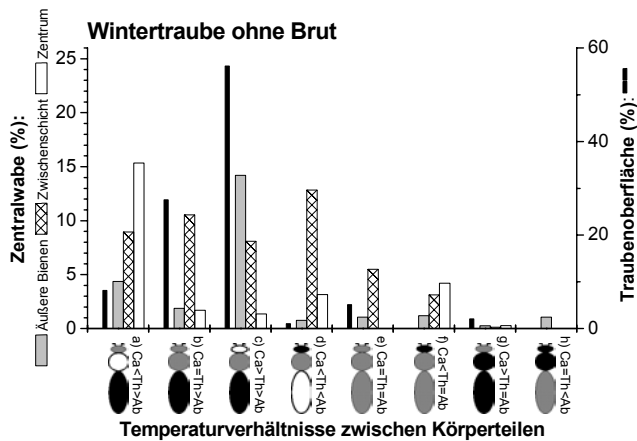


Abb. 12: Temperaturverhältnisse zwischen den Körperteilen in Wintertrauben (Mittel von 4 Trauben) in Prozent aller Bienen auf der Zentralwabe bzw. Traubenoberfläche. Aktiv heizende Bienen (Klasse a) findet man am häufigsten im Zentrum, in ihrer Körpertemperatur primär dem lokalen Temperaturgradienten folgende Bienen (Klasse c, vorwiegend ektotherm) am häufigsten in den äußeren Traubenbereichen (nach Stabentheiner et al. 2003).

Sommervolk

Honigbienen zeichnen sich durch eine ausgeprägte thermische Homöostase ihrer Brut aus. Sie regeln die Temperatur sehr genau zwischen 34-36 °C. Die Entwicklungsgeschwindigkeit (STABE 1930, WANG 1965) und die Atmung (PETZ et al. 2004) der Bienenlarven ist stark temperaturabhängig. Es bringt den Bienen daher in kühlen Nächten oder kalten Gegenden einen großen Vorteil, die Bruttemperatur auf einem hohen Niveau zu halten. Auf diese Weise ist die Entwicklungsdauer nicht nur kurz, sondern auch genau definiert. Bei Untersuchungen der sozialen Thermoregulation wurde meist nur die Temperatur der Luft in den Wabengassen oder die Wabentemperatur gemessen (siehe HEINRICH 1993).

Mit Hilfe der Thermografie konnten wir erstmals die Körpertemperatur aller Bienen auf einer Brutwabe erfassen. Abb. 13 zeigt thermografische Aufnahmen von der Zentralwabe eines brütenden Sommervolkes (MANDL, STABENTHEINER & KOVAC, unveröffentlicht). Bei für unsere Breiten normaler Außentemperatur (20 °C) sitzen relativ viele Bienen auf der Wabe. Auch wenn die meisten Bienen nicht aktiv heizen, führt der bei 33 °C recht hohe Ruhestoffwechsel (STABENTHEINER et al. 2003) auf Grund der großen Zahl zu einer nicht unbedeutenden Wärmeproduktion. Die trotz guter Isolierung verloren gehende und daher für die Brut fehlende Wärme wird durch aktiv heizende Bienen nachgeliefert (Abb. 13a; siehe auch BUJOK et al. 2002, KLEINHENZ et al. 2003). Eine endotherme, nur 2,5 °C über die umgebende Luft des Brutnestes aufgeheizte Biene ersetzt die Wärmeproduktion von etwa 10 ektothermen Bienen, ist sie 8 °C aufgeheizt,

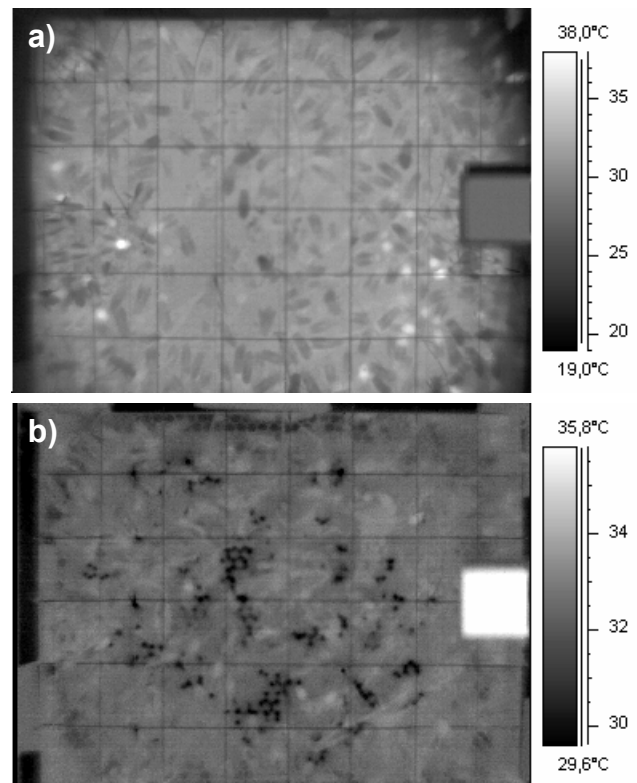


Abb. 13: Thermografische Aufnahmen der Zentralwabe eines brütenden Sommervolkes. a) Umgebungstemperatur 20 °C. Neben vielen ektothermen Bienen findet man auch aktiv heizende (helle Punkte). b) Umgebungstemperatur 40 °C. Nur wenige Bienen sind (leicht) endotherm. Die meisten heben sich daher thermisch kaum vom Hintergrund ab. Schwarze Flecken: von den Bienen verteiltes Wasser kühlt die verdeckelte Brutwabe. Rechtecke am rechten Bildrand: Referenzstrahler zur Kalibrierung der Infrarotkamera (MANDL, STABENTHEINER & KOVAC 2004 und unveröffentlicht).

kompensiert sie etwa 30 ektotherme Bienen (vergl. STABENTHEINER et al. 2003). Droht das Volk zu überhitzen, findet man kaum noch aufgeheizte Bienen. Die Bienen sind dann thermisch kaum noch von der umgebenden Wabe zu unterscheiden (Abb. 13b). Sie sammeln dann Wasser, verteilen es auf den Waben und werben sogar Nestgenossinnen mit Tänzen zum Wassersammeln an (LINDAUER 1954, VISSCHER et al. 1996). Abb. 13b zeigt erstmals den Kühleffekt des eingetragenen Wassers auf die Brutzellen (schwarze Flecken).

Temperatur als „Waffe“

Honigbienen nutzen ihre enorme Fähigkeit zur Wärmeproduktion auch zur Abwehr von Feinden. Sie attackieren in das Nest eingedrungene oder es bedrohende Wespen, indem sie sie in eine Bienenraube einschließen und zu heizen beginnen (ONO et al. 1995, STABENTHEINER 1996b). Abb. 14 zeigt so einen heißen Bienenball gegen eine eingedrungene Wespe bei *Apis mellifera carnica*. Die Bienen erreichen dabei Körpertemperaturen bis 46 °C. Während sie diese Temperaturen noch aushalten, werden die Wespen dadurch getötet.

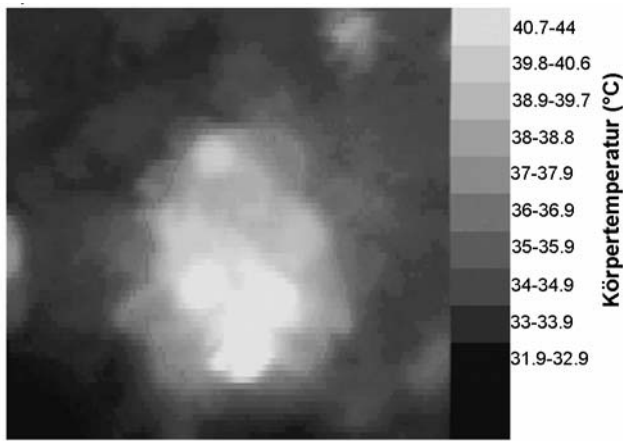


Abb. 14: Heißer „Bienenball“ von *Apis mellifera carnica* bei der Abwehr einer in das Nest eingedrungenen Wespe (STABENTHEINER 1996b). Die Bienen heizen ihren Thorax auf Temperaturen bis 44 °C, um die Wespe durch Hitze zu töten. Wespentemperatur: maximal 42 °C.

Danksagung

Ich danke Sigurd Schmaranzer und Helmut Kovac für die Überlassung von Abbildungen aus ihren Publikationen. Die in diesem Artikel referierten Arbeiten wurden gefördert durch den Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (FWF), das Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt- und Wasserwirtschaft und das Land Steiermark (Wissenschaft).

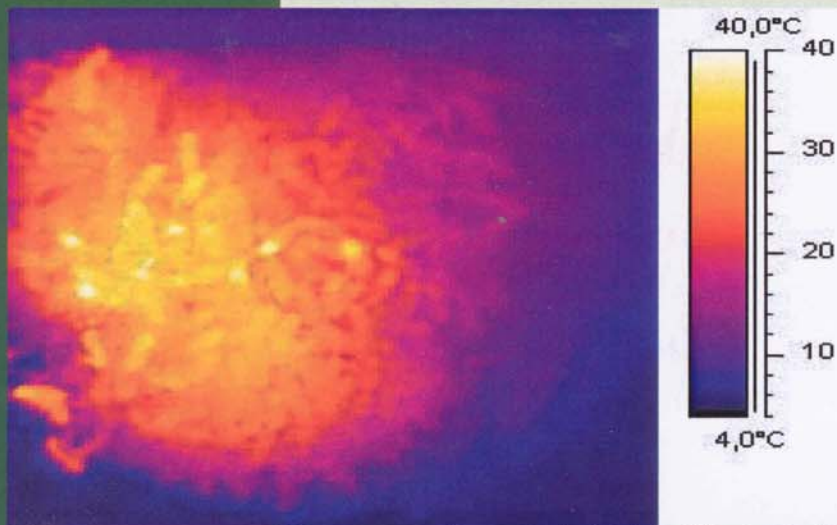
Literatur

- BALDERRAMA, N.M., ALMEIDA DE B., L.O., NÚÑEZ, J.A. (1992): Metabolic rate during foraging in the honeybee. – J. Comp. Physiol. B 162: 440-447.
- BREED, M.D. (1998): Chemical cues in kin recognition: criteria for identification, experimental approaches, and the honey bee as an example. – In: Pheromone Communication in Social Insects (Vander Meer, R.K., Breed, M.D., Espelie, K.E. & Winston, M.L., eds.), pp. 57-78. Westview Press: Boulder.
- BUJOK, B., KLEINHENZ, M., FUCHS, S., TAUTZ, J. (2002): Hot spots in the bee hive. – Naturwissenschaften 89: 299-301.
- DROEGE, G. (1989): Das Imkerbuch. Neumann-Neudamm: Melsungen.
- DYER, C.D., SEELEY, T.D. (1987): Interspecific comparison of endothermy in honey-bees (*Apis*): deviations from the expected size-related patterns. – J. Exp. Biol. 127: 1-26.
- ESCH, H. (1960): Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. – Z. Vergl. Physiol. 43: 305-335.
- FRISCH, K. von (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
- GERM, M., STABENTHEINER, A., KASTBERGER, G. (1997): Seasonal and daily variation of honeybee dancing temperature under constant feeding conditions. – Apidologie 28: 385-398.
- GOLLER, F., ESCH, H. (1990): Comparative study of chill coma temperatures and muscle potentials in insect flight muscles. J. Exp. Biol. 150: 221-231.
- HEINRICH, B. (1981): The mechanisms and energetics of honeybee swarm temperature regulation. – J. Exp. Biol. 91: 25-55.
- HEINRICH, B. (1993): The Hot-Blooded Insects, Strategies and Mechanisms of Thermoregulation. – Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
- HEROLD, R.C. (1967): Development and ultrastructural changes of sarcosomes during honeybee flight muscle development. – Devel. Biol. 12: 49-58.
- HERSCH, M.I., CREWE, R.M., HEPBURN, H.R., THOMPSON, P.R., SAVAGE, N. (1978): Sequential development of glycolytic competence in the muscles of worker honeybees. – Comp. Biochem. Physiol. 61B: 427-431.
- KLEINHENZ, M., BUJOK, B., FUCHS, S., TAUTZ, J. (2003): Hot bees in empty broodnest cells: heating from within. – J. Exp. Biol. 206: 4217-4231.
- KOVAC, H., SCHMARANZER, S. (1996): Thermoregulation of honeybees (*Apis mellifera*) foraging in spring and summer at different plants. – J. Insect Physiol. 42: 1071-1076.
- KOVAC, H. & STABENTHEINER, A. (1999): Effect of food quality on the body temperature of wasps (*Paravespula vulgaris*). – J. Insect Physiol. 45: 183-190.
- LEMKE, M., LAMPRECHT, I. (1990): A model of heat production and thermoregulation in winter clusters of honeybees using differential heat conduction equations. – J. Theor. Biol. 142: 261-273.
- LINDAUER, M. (1954): Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. – Z. Vergl. Physiol. 36: 391-432.
- MANDL M., STABENTHEINER, A., KOVAC, H. (2004): Cooling by water droplets in a breeding honeybee colony. – In: Proceedings of the First European Conferenc of Apidology EurBee (Bernardinelli, I. & Milani, N., eds.), Arti Grafiche Friulane SpA: Udine, pp. 59.
- MICHELSSEN, A., TOWNE, W.F., KIRCHNER, W.H., KRYGER, P. (1987): The acoustic near field of a dancing honeybee. – J. Comp. Physiol. A 161: 633-643.
- MOFFAT, L., NÚÑEZ, J.A. (1997): Oxygen consumption in the foraging honeybee depends on the reward rate at the food source. J. Comp. Physiol. B 167: 36-42.
- MORITZ, R.F.A. (1988): Biochemical changes during honey bee flight muscle development. – In: BIONA-report 6 (Nachtigall W., ed.), Akademie der Wissenschaften und Literatur zu Mainz, Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, New York, pp 51-64.
- MORITZ, R.F.A., SOUTHWICK, E.E. (1992): Bees as superorganisms: an evolutionary reality. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
- MYERSCOUGH, M. (1993): A simple model for temperature regulation in honeybee swarms. – J. Theor. Biol. 162: 381-393.
- ONO, M., IGARASHI, T., OHNO, E., SASAKI, M. (1995): Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. – Nature 377: 334-336.
- PETZ, M., STABENTHEINER, A., CRAILSHEIM, K. (2004): Respiration of individual honeybee larvae in dependence on age and ambient temperature. – J. Comp. Physiol. B 174: 511-518.
- ROBERTS, S.P., HARRISON, J.F. (1999): Machanisms of thermal stability during flight in the honeybee *Apis mellifera*. – J. Exp. Biol. 202: 1523-1533.
- RUTTNER, F. (1992): Naturgeschichte der Honigbienen. – Ehrenwirth: München.
- TAUTZ, J. (1996): Honeybee waggle dance: the recruitment success depends on the dance floor. – J. Exp. Biol. 199: 1375-1381.
- SCHMARANZER, S. (1983): Thermovision bei trinkenden und tanzenden Honigbienen (*Apis mellifera carnica*). – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 76: 319.
- SCHMARANZER, S. (1984): Die Körpertemperaturen belasteter Bienen in Fesselflug und Beobachtungen frei

- beweglicher Tiere mit Hilfe der Thermovision. Dissertation, Universität Graz, Austria.
- SCHMARANZER, S., (2000): Thermoregulation of water collecting honeybees (*Apis mellifera*). – J. Insect Physiol. 46: 1187-1194.
- SCHMARANZER, S., STABENTHEINER, A. (1988): Variability of the thermal behavior of honeybees on a feeding place. – J. Comp. Physiol. B 158: 135-141.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1999) Physiologie der Tiere. – Spektrum, Fischer: Heidelberg, Berlin.
- SOUTHWICK, E.E. (1985): Allometric relations, metabolism and heat conductance in clusters of honey bees at cool temperatures. – J. Comp. Physiol. B 156: 143-149.
- STABE, H.A. (1930): The rate of growth of worker, drone and queen larvae of the honeybee, *Apis mellifera* Linn. – J. Econ. Entomol. 23: 447-453.
- STABENTHEINER, A. (1996a): Effect of foraging distance on the thermal behavior of honeybees during dancing, walking and trophallaxis. – Ethology 102: 360-370.
- STABENTHEINER, A. (1996b): Thermische Aggression im Bienenvolk. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 89.1: 297.
- STABENTHEINER, A. (2001): Thermoregulation of dancing bees: thoracic temperature of pollen and nectar foragers in relation to profitability of foraging and colony need. – J. Insect Physiol. 47: 385-392.
- STABENTHEINER, A., HAGMÜLLER, K. (1991a): Sweet food means 'hot dancing' in honey bees. – Naturwissenschaften 78: 471-473.
- STABENTHEINER, A., KOVAC, H. (2004): Thermoregulation of water collecting honeybees under extremely cold conditions. – In: Proceedings of the First European Conferenc of Apidology EurBee (Bernardinelli, I. & Milani, N., eds.), Arti Grafiche Friulane SpA: Udine, pp. 160.
- STABENTHEINER, A., KOVAC, H., HAGMÜLLER, K. (1995): Thermal behavior of round and wagtail dancing honeybees. – J. Comp. Physiol. B 165: 433-444.
- STABENTHEINER, A., KOVAC, H., SCHMARANZER, S. (2002): Honeybee nestmate recognition: the thermal behaviour of guards and their examinees. – J. Exp. Biol. 205: 2637-2642.
- STABENTHEINER, A., PRESSL, H., PAPST, TH., HRASSNIGG, N., CRAILSHEIM, K. (2003): Endothermic heat production in honeybee winter clusters. – J. Exp. Biol. 206: 353-358.
- STABENTHEINER, A., SCHMARANZER, S. (1987): Thermographic determination of body temperatures in honey bees and hornets: calibration and applications. – Thermology 2: 563-572.
- STABENTHEINER, A., SCHMARANZER, S. (1988): Flight-related thermobiological investigations of honeybees (*Apis mellifera carnica*). – In: BIONA-report 6 (Nachtigall, W., ed.), Akademie der Wissenschaften und Literatur zu Mainz, Gustav Fischer: Stuttgart, New York, pp 89-102.
- STABENTHEINER, A., VOLLMANN, J., KOVAC, H., CRAILSHEIM, K. (2003): Oxygen consumption and body temperature of active and resting honeybees. – J. Insect Physiol. 49: 881-889.
- UNDERWOOD, B.A. (1991): Thermoregulation and energetic decision-making by the honeybees *Apis cerana*, *Apis dorsata* and *Apis laboriosa*. – J. Exp. Biol. 157: 19-34.
- VISSCHER, K.P., CRAILSHEIM, K., SHERMAN, G. (1996): How do honey bees (*Apis mellifera*) fuel their water foraging flights? – J. Insect Physiol. 42: 1089-1094.
- VOLLMANN, J., STABENTHEINER, A., KOVAC, H. (2004): Die Entwicklung der Endothermie bei Honigbienen (*Apis mellifera carnica* Pollm.). – Mitt. DGaaE 14: 467-470.
- WADDINGTON, K. (1990): Foraging profits and thoracic temperature in honey bees (*Apis mellifera*). – J. Comp. Physiol. B 160: 325-329.
- WANG, D.I. (1965): Growth rates of young queen and worker honeybee larvae. – J. Apic. Res. 4: 3-6.
- WATMOUGH, J., CAMAZINE, S. (1995): Self-organized thermoregulation of honeybee clusters. – J. Theor. Biol. 176: 391-402.

Entomologica Austriaca

Journal of the Entomological Society of Austria



Thermogramm einer Zentralwabe einer Wintertraube. Neben vielen ektothermen Bienen findet man auch endotherme Bienen mit aktiv aufgeheiztem Thorax (helle Punkte). Stark endotherme Bienen finden sich vor allem im Traubenzentrum. Außentemperatur: ca. -3 °C. (nach STABENTHEINER et al. 2003)



Wächterbienen der Kapbiene (*Apis mellifera capensis*) haben einen Afrikanischen Kleinen Stockkäfer (*Aethina tumida*, Nitidulidae) entdeckt und versuchen ihn zu ergreifen. (Foto: G. Kastberger)



Eine Bienenarbeiterin der Riesenhonigbiene *Apis dorsata* an der Nestoberfläche mit charakteristischer Flügelhaltung, bei der sie alle vier Flügel auseinanderspreizt. Dies dient unter anderem zur Wärmedämmung, Sonnenlicht wird nach außen und Nestwärme nach innen zurückreflektiert. (Foto: G. Kastberger)

No. 12/2005 Honeybee research in Graz after Karl von Frisch (K. CRAILSHEIM) ■ A mathematical model of the population-dynamics in a honeybee colony (T. SCHMICKL) ■ Individual and social thermoregulation of the honeybee (A. STABENTHEINER) ■ What has the rearing of drone larvae in queen cells (*Apis mellifera* L.) got to do with avoidance of conflict? (N. HRASSNIGG) ■ Research projects on the giant honeybee *Apis dorsata* (G. KASTBERGER) ■

Gedruckt mit Förderung des Bundesministeriums für Bildung, Wissenschaft und Kultur in Wien sowie durch die Kulturabteilung der Stadt Wien, Wissenschafts- und Forschungsförderung, weiters vom Land Niederösterreich.



Herausgeber: Johannes Gepp
Institut für Naturschutz und Landschaftsökologie Steiermark
Heinrichstraße 5/3 8010 Graz