

Energetic and thermal optimization of foraging honeybees in a variable environment

Anton Stabentheiner & Helmut Kovac

Institut für Zoologie der Universität Graz, Austria

Abstract: Energetische und thermische Optimierung der Sammeltätigkeit von Honigbienen in einer variablen Umwelt.

Honigbienen (*Apis mellifera carnica*, Apidae, Hymenoptera) sind beim Sammeln fast immer endotherm. Wegen ihrer geringen Größe ist die Kompensation des Wärmeverlusts eine große Herausforderung. Sie müssen daher ihren energetischen Aufwand optimieren. Eine höhere Körpertemperatur kann andererseits das Sammeln erheblich beschleunigen, weil die Muskelfunktion temperaturabhängig ist. Wir untersuchten die Abstimmung zwischen Thermoregulation (gemessen mittels Infrarot-Thermografie) mit dem energetischen Gewinn (Saccharose), dem energetischen Aufwand (gemessen via CO₂ Produktion, V_{CO₂}) und Energiegewinn aus solarer Strahlung bei Honigbienen, die Saccharoselösung in einer 12 ml Durchfluss-Respirometer-Kammer sammelten.

Im Schatten (< 100 W/m²) regulierten Bienen, die 0,5 M Saccharoselösung im unlimitierten Fluss sammelten, ihre Thorax-Oberflächentemperatur (T_{th}) im Mittel auf 39,5 und 37,4 °C bei Umgebungstemperaturen (T_a) von 34 bzw. 15 °C, was einer V_{CO₂} von 109 bzw. 164 µl/min bedurfte. Die Sonnenstrahlung (>500 W/m²) wurde sowohl dafür verwendet die T_{th} zu erhöhen, als auch die V_{CO₂} zu verringern, allerdings in unterschiedlicher Weise bei verschiedenen T_as. Die T_{th} erhöhte sich bei T_a = 34 °C nur um 0,9 °C (auf 40,4 °C), bei T_a = 15 °C jedoch um 3,8 °C (auf 41,2 °C). Das reduzierte die V_{CO₂} auf 67 µl/min bei T_a = 34 °C, erhöhte sie jedoch auf 81 µl/min bei T_a = 15 °C. Die Erhöhung der Körpertemperatur in der Sonne erhöhte die Trinkgeschwindigkeit erheblich.

Bei weniger rentablem Futter (0,5 M Saccharose im limitierten Fluss von 0,9 ml/h) verringerten die Bienen im Schatten sowohl ihre T_{th} als auch ihre V_{CO₂}, auf 37,6 bzw. 36,9 °C bei einer V_{CO₂} von 46 bzw. 165 µl/min, bei T_a = 34 bzw. 15 °C. In der Sonne erhöhte sich ihre T_{th} auf 38,7 bzw. 37,4 °C und ihre V_{CO₂} sank auf 33 bzw. 129 µl/min.

Das Sammeln in der Sonne verringerte die energetischen Kosten pro Aufenthalt bei allen T_as und Rentabilitätsstufen, um ~30–64 %. Unsere Untersuchungen zeigen, dass sammelnde Honigbienen bei wechselnden Umgebungsbedingungen ihre thermische Strategie differenziert anpassen, um die Sammeleffizienz zu optimieren.

Key words: honeybee, CO₂ production, heat production, body temperature, thermoregulation, thermography

Anton Stabentheiner & Helmut Kovac, Institut für Zoologie der Universität Graz,
Universitätsplatz 2, A-8010 Graz;
E-Mail: Anton.Stabentheiner@uni-graz.at; He.Kovac@uni-graz.at

Introduction

Foraging honeybees are nearly always endothermic (SCHMARANZER & STABENTHEINER 1988, SCHMARANZER & al. 1987, 1988a,b; KOVAC & SCHMARANZER 1996; SCHMARANZER 2000). Because of their small body size compensation of heat loss is a great challenge (compare BISHOP & ARMBRUSTER 1999, STABENTHEINER & KOVAC 2009). This calls for energetic optimization to avoid unnecessary heat loss. A high body temperature, on the other hand, may speed up foraging (KOVAC & al. 2010) because muscle function is temperature dependent (COELHO 1991). Despite the necessity of a higher energy turnover to achieve a higher body temperature, energetic investment may improve foraging efficiency *via* an acceleration of suction speed

(KOVAC & al. 2010). We investigated the balancing of thermoregulation with reward, CO₂ production as a correlate of energetic investment, and solar heat gain in bees foraging sucrose from an artificial flower.

Materials and Methods

Bees (*Apis mellifera carnica*, Apidae, Hymenoptera) were trained to forage sucrose solution from an artificial flower placed within a 12 ml flow-through respirometer chamber. The flow of sucrose was either unlimited or restricted to 0.9 ml/h. CO₂ production was measured by an URAS 14 measurement system (ABB). We compensated the loss of CO₂ during chamber opening at the end of the stays by special calibrations. Body surface temperature of the foragers inside the chamber was measured by infrared thermography (ThermaCam SC2000, FLIR; STABENTHEINER & SCHMARANZER 1987) through an infrared transmissive film of the measurement chamber lid. Ambient temperature was controlled by immersing the brass measurement chamber in a water bath. This also helped to prevent overheating of the chamber in bright sunshine. Ambient temperature and solar radiation were measured by thermocouples (OMEGA) and a miniature global radiation sensor (AHLBORN), respectively; data were recorded by an Almemo data logger (AHLBORN).

Results and discussion

Fig. 1 shows a thermogram of an endothermic forager sucking sucrose from the artificial flower inside the respirometric chamber.



Fig. 1: Infrared thermogram of a honeybee forager sucking 0.5 M sucrose from an artificial flower inside the respirometric chamber. Surface temperatures are 35.6 °C for the thorax, ~26.7 °C for the head, and ~25.7 °C for the abdomen. T_a (chamber) = 20 °C. Radiation < 100 W/m². Right hand rectangle shows Peltier-driven reference source for infrared camera calibration.

Average thorax surface temperature (T_{th}) and CO₂ production (V_{CO_2}) were determined from polynomial interpolation curves of means per stay plotted in dependence on ambient temperature (T_a). Bees receiving a profitable reward (foraging 0.5 M sucrose solution with unlimited flow) regulated the T_{th} in shade (global radiation < 100 W/m²) at average values of 39.5 and 37.4 °C at a T_a of 34 and 15 °C, respectively. V_{CO_2} amounted to 109 and 164 µl/min on average at these T_a s, respectively. Solar radiation (>500 W/m²; ~750 W/m² on average) was invested to do both increase T_{th} and decrease V_{CO_2} . However, this was done differently at different T_a s. T_{th} increased by only 0.9 °C at $T_a = 34$ °C (to 40.4 °C) but by 3.8 °C at $T_a = 15$ °C (to 41.2 °C). This caused V_{CO_2} to decrease to 67 µl/min at $T_a = 34$ °C but to increase to 181 µl/min at $T_a = 15$ °C. The increase of T_{th} in sunshine increased suction speed. This increase was most pronounced at low ambient temperatures.

With less profitable reward of 0.5 M sucrose at a limited flow of 0.9 ml/h, bees in shade decreased both T_{th} and V_{CO_2} . Mean T_{th} amounted to 37.6 and 36.9 °C at a T_a of 34 and 15 °C, respectively. Mean V_{CO_2} amounted to 46 and 165 µl/min, respectively. Solar radiation increased T_{th} to 38.7 and 37.4 °C, and decreased V_{CO_2} to 33 and 129 µl/min at these T_a s, respectively.

Foraging in sunshine reduced V_{CO_2} (and thus energetic costs) per stay at all ambient temperatures and reward rates, by ~30% to ~64%. Our investigation shows that foraging honeybees exhibit differential adaptations of their thermal and energetic strategies to variable environmental conditions and rewards to optimize the efficiency of foraging.

Acknowledgements

Supported by grants of the Austrian Science Fund (FWF), P16584-B06 and P20802-B16. Thanks are due to G. Stabentheiner and S.K. Hetz for electronics support.

References

- BISHOP, J.A., ARMBRUSTER, W.S. (1999): Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. – *Functional Ecology* **13**, 711-724.
- COELHO, J.R. (1991). The effect of thorax temperature on force production during tethered flight in the honeybee (*Apis mellifera*) drones, workers and queens. – *Physiological Zoology* **64**, 823–835.
- KOVAC, H., SCHMARANZER, S. (1996): Thermoregulation of honeybees (*Apis mellifera*) foraging in spring and summer at different plants. – *Journal of Insect Physiology* **42**, 1071-1076.
- KOVAC, H., STABENTHEINER, A., SCHMARANZER, S. (2010): Thermoregulation of water foraging honeybees – Balancing of endothermic activity with radiative heat gain and functional requirements. – *Journal of Insect Physiology* **56**, 1834-1845.
- SCHMARANZER, S. (2000): Thermoregulation of water collecting honeybees (*Apis mellifera*). – *Journal of Insect Physiology* **46**, 1187-1194.
- SCHMARANZER, S., STABENTHEINER, A. (1988): Variability of the Thermal Behaviour of Honeybees on a Feeding Place. – *Journal of Comparative Physiology B* **158**, 135-141.
- SCHMARANZER, S., STABENTHEINER, A., HERAN, H. (1987): Thermografie bei Bienen. – Film C 2046 des ÖWF Wien: Bundesinstitut für den Wissenschaftlichen Film. 16-mm-Film, Magnetton, Farbe, Deutscher Kommentar.
- SCHMARANZER, S., STABENTHEINER, A., HERAN, H. (1988a): Begleitveröffentlichung zum wissenschaftlichen Film C 2046 des ÖWF, 'Thermografie bei Bienen'. – *Wiss. Film* 38/39: 64-68.
- SCHMARANZER, S., STABENTHEINER, A., HERAN, H. (1988b): Wissenschaftlicher Film: Thermografie bei Bienen. – *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent.* **6**, 136-139.
- STABENTHEINER, A., KOVAC, H. (2009): Energetik und Thermoregulation sammelnder Honigbienen. – *Entomologica Austriaca* **16**, 152-154.
- STABENTHEINER, A., SCHMARANZER, S. (1987): Thermographic determination of body temperatures in honey bees and hornets: calibration and applications. – *Thermology* **2**: 563-572.

