HAL
open science

EXPERIMENTELLER BEITRAG ZUR THERMOREGULATION DES BIENENVOLKS (APIS MELLIFERA L.)

Wolfgang Ritter

To cite this version:

Wolfgang Ritter. EXPERIMENTELLER BEITRAG ZUR THERMOREGULATION DES BIENENVOLKS (APIS MELLIFERA L.). Apidologie, 1982, 13 (2), pp.169-195. hal-00890567

HAL Id: hal-00890567

https://hal.science/hal-00890567

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Apidologie, 1982, **13** (2), 169-195.

EXPERIMENTELLER BEITRAG ZUR THERMOREGULATION DES BIENENVOLKS (*APIS MELLIFERA* L.)

Wolfgang RITTER*

Institut für Bienenkunde, an der J. W. Goethe Universität, D-6370 Oberursel

ZUSAMMENFASSUNG

Der Einfluss der Brut und der Königin auf die Temperaturregulation und den Stoffwechselumsatz von Honigbienenvölkern wurde untersucht. Die Versuche wurden während des Sommers in kleinen Versuchsvölkern mit 1 500 (± 300) Bienen durchgeführt. Nur die Messungen in der Nacht zwischen 22 und 4 Uhr wurden in die Auswertung einbezogen.

Das Wärmezentrum mit Temperaturen über bzw. um 30 °C ist bei Umgebungstemperaturen zwischen 4 °C und 24 °C entweder mit der Brut oder bei brutlosen Völkern mit der Königin festgelegt. Die von der Königin abgegebenen Pheromone scheinen hierbei als Auslöser zu wirken.

In einem bestimmten Bereich der Umgebungstemperatur können Honigbienenvölker durch die variable Isolation der Traube die Temperatur des Brutnestes bzw. des Zentrums der brutlosen Traube konstant halten. In Völkern ohne Brut ist die « untere kritische Temperatur », der Beginn der aktiven endogenen Wärmebildung, niedriger als in Völkern mit Brut. Die gewärmte Brutfläche wird bei niedrigen Umgebungstemperaturen eingeschränkt. Die Tendenz hierzu nimmt mit zunehmendem Alter der Brut ab.

Die Vorgänge, die zur Konstanthaltung der Nesttemperatur führen, können in einem einfachen Regelkreis dargestellt werden.

EINLEITUNG

Vögel und Säuger haben durch die Entwicklung der Homoiothermie ihre Körpertemperatur und damit ihre Stoffwechselaktivität von äusseren Temperaturbedingungen weitgehend unabhängig gemacht. Analog hierzu hat sich bei sozialen Insekten eine soziale Homoiothermie entwickelt, deren Ziel die Konstanthaltung der Nesttemperatur zur Aufzucht der Nachkommen und zum Überleben unter ungünstigen Umweltbedingungen ist.

* Neue Anschrift des Verfassers : Tierhygienisches Institut, Am Moosweiher 6, D-7800 Freiburg.

Verschiedene Übergänge zu dieser sozialen Thermoregulation treten bei staatenbildenden Hymenopteren auf, deren Nest mehr oder weniger mikroklimatisch isoliert ist.

Sehr gering sind die Temperaturschwankungen im Nest der höhlenbrütenden Arten, *Apis cerana* und *Apis mellifera*. So wird von *Apis mellifera* die Nesttemperatur im Sommer mit einer Genauigkeit von 0,3 °C (HIMMER, 1927) bis 0,5 °C (HESS, 1926) eingestellt. Im Frühjahr und Herbst beträgt die Nesttemperatur 32 °C bis 33 °C, steigt während der Hauptbrutperiode auf 34 °C bis 35 °C und kann an heissen Tagen Temperaturen bis 36 °C erreichen (BÜDEL, 1948; HIMMER, 1932). Der Temperaturbereich von 32 °C bis 36 °C entspricht der Zone für normale Brutentwicklung (HIMMER, 1932). Die mit Homoiothermen vergleichbare Genauigkeit der Thermoregulation erfordert die Fähigkeit zu hoher Wärmebildung und Isolation, die in einem weiten Bereich variiert werden können.

In Sommerbienenvölkern sind die Regulationsvorgänge bei Überhitzungsgefahr ebenso bekannt (BÜDEL, 1948; HESS, 1926; HIMMER, 1927 und 1932; LINDAUER, 1951 und 1954) wie die Reaktionen des überwinternden Volkes auf Unterkühlungsgefahr (CORKINS, 1930; FREE und SIMPSON, 1963; FREE und SPENCER-BOOTH, 1960; GATES, 1914; ISHAY und RUTTNER, 1971; OWENS, 1971; SIMPSON, 1961; WILSON und MILUM, 1927). Über die kältebedingten Reaktionen des Sommervolkes liegen jedoch keine speziellen Untersuchungen vor.

Im Sommervolk ist das Wärmezentrum entweder mit der Brut festgelegt oder wird im brutlosen Volk in verschiedenen Bereichen des Baus gebildet (RITTER und KOENIGER, 1977). Die Temperatur im Bienenvolk wird demnach nicht von saisonalen Faktoren sondern von der Brut bestimmt. Unbekannt ist jedoch, welchen Einfluss die Königin in brutlosen Völkern auf die Lage des Wärmezentrums hat, und ob die Temperatur im Wärmezentrum auch bei niedrigeren Umgebungstemperaturen und bei verschiedenen Brutmengen und - altersstufen konstant bleibt. Der Einfluss der Brut auf die Regelvorgänge, d. h. die Fähigkeit der Bienenvölker chemisch und physikalisch zu regulieren, soll anhand der gleichzeitigen Messung des Stoffwechselumsatzes und der Temperaturerhöhung in Völkern mit und ohne Brut bei verschiedenen Umgebungstemperaturen bestimmt werden. Die Vorgänge, die zur Konstanthaltung der Temperatur im Nest führen, sollen in Form eines Regelkreises dargestellt werden, um die Thermoregulation des Bienenvolkes mit der eines Homoiothermen vergleichen zu können.

METHODE

Haltung der Bienen

In einem Bienenvolk können unter natürlichen Bedingungen wegen der vielfältigen Aktivitäten kaum reproduzierbare Ergebnisse erzielt werden. Für die Versuche wurden daher kleine Völker mit 1 500 (± 300)

Bienen und einer Königin *(Apis mellifera carnica)* verwendet. Sie wurden in Kästen mit 3 Waben gehalten, da dies den natürlichen Bedingungen im Bau noch entspricht und dabei auch die gesamte Brut innerhalb kurzer Zeit ausgetauscht werden kann. Die Völker waren im Freiland aufgestellt und wurden im Abstand von 14 Tagen jeweils in einen Versuch genommen.

Versuchsaufbau und Ablauf

Jeweils 2 Tage vor dem Versuch wurde die mittlere Wabe, die stets Brut verschiedener Altersstufen enthielt, entfernt. Bei Völkern der Versuchsgruppe « ohne Brut » wurde sie gegen eine Leerwabe ausgetauscht. Die Königin war in der Mitte dieser Wabe gekäfigt, um sie an der weiteren Eiablage zu hindern (Abb. 1). In der Versuchsgruppe « mit Brut » wurde die mittlere Wabe durch eine halbe Brutwabe (500 Zellen) bzw. durch eine ganze Brutwabe (1 000 Zellen) ersetzt und die Königin bis 2 Stunden vor dem Versuch gekäfigt.

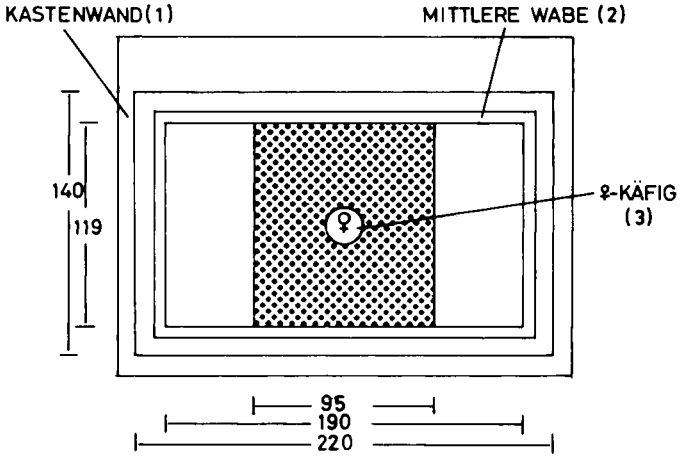

ABB. 1. — *Längsschnitt durch den Dreiwabenkasten in Höhe der mittleren Wabe : Der gepunktete Bereich entspricht einer halben Brutwabe* (Abmessungen in mm).
1 : Kastenwand.
2 : Mittlere Wabe.
3 : ♀ — Käfig.

FIG. 1. — *Longitudinal section of the three frame hive through central comb. The shaded area corresponds to a half comb of brood* (measures in mm).
1 : Hive wall.
2 : Central comb.
3 : ♀ — cage.

Für den Versuch wurde das Volk, nachdem der Bienenflug am Abend eingestellt worden war, in ein luftdichtes Plexiglasgefäss gestellt, das in einem Wasserbad mit Hilfe eines elektronischen Thermostaten (Typ : Bitric; Firma : Hartmann und Braun) auf die gewünschte Versuchstemperatur reguliert werden konnte. Über eine Pumpe wurde Aussenluft angesaugt, auf eine relative Luftfeuchtigkeit von 60 % gebracht und mit einer Geschwindigkeit von 40 l/h (maximale Abweichung 1,5 %) durch den Versuchskasten geleitet (Abb. 2). Ein ähnlich hoher von unten nach oben gerichteter Luftstrom wird auch von fächelnden Bienen erzeugt (HAZELHOFF, 1954).

Aus dem Versuchsgefäss wurde die Luft über Trockentürme (Natronkalk) in die Stoffwechselmessapparatur geleitet. Sie musste zuvor wasserfrei gemacht werden, da Wasser als polares Gas die Messung des Infrarotgasanalysators (Typ : URAS 2; Firma : Hartmann und Braun) verfälscht

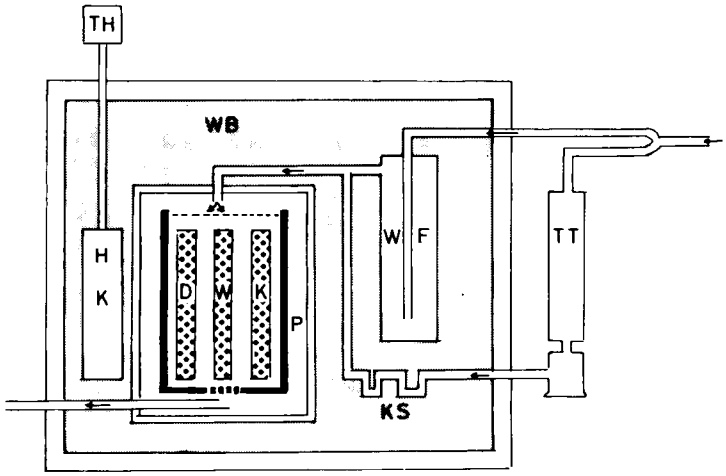

ABB. 2. — *Schematischer Versuchsaufbau.*

H : Heizer.
K : Tauchkühler.
KS : Kupferspirale.
P : Plexiglasgefäss.
TH : Thermostat.
TT : Trockenturm.
WB : Wasserbad.
WF : Waschflasche.
DWK : Dreiwabenkasten.
Die Pfeile geben die Strömungsrichtung der Luft an.

FIG. 2. — *Experimental apparatus* (schematically).

H : Heater.
K : Immersion-cooler.
KS : Copper-coil.
P : Perspex box.
TH : Thermostat.
TT : Gas drying column.
WB : Waterbath.
WF : Wash-bottle.
DWK : Three comb hive.
Arrows give the direction of air-stream.

hätte. Der Null – und Endpunkt des Gasanalysators (Messbereich 0 bis 5 Vol % CO_2) wurde täglich abgeglichen (Abb. 3).

Die Temperatur im Dreiwabenkasten wurde mit 8 an einem Gitterrahmen befestigten Thermistoren (Typ : 22103; Firma : Valvo; Messbereich : 5° – 40 °C, ± 0,05 °C) gemessen. Sie waren so in den Wabengassen angeordnnet, dass sie alle Bereiche der Bienentraube erfassten (Abb. 4). Sowohl die Temperatur als auch der CO_2-Gehalt der Versuchsluft wurden mit einem automatischen Schreiber (Typ : Polycomb 2; Firma : Hartmann und Braun) registriert.

In Vorversuchen hatte sich gezeigt, dass der Stoffwechselumsatz und die Temperatur im Stock zwischen 22 und 4 Uhr ein gleichbleibend niedriges Niveau erreichten. Während sie am Vorabend wegen

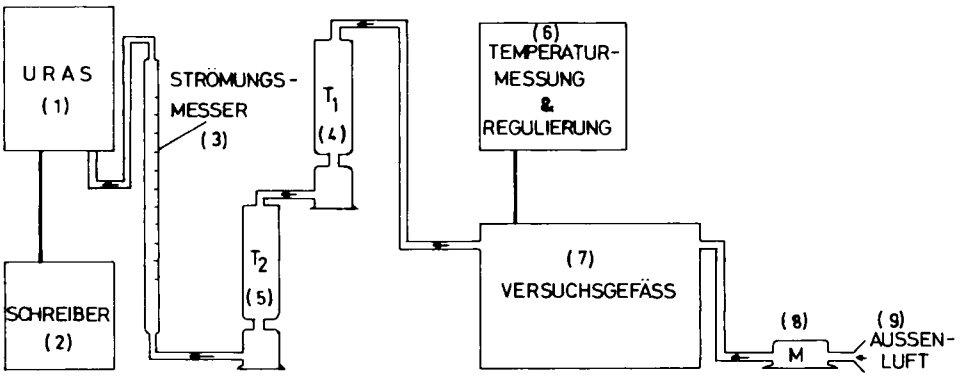

ABB. 3. — *Stoffwechselmessanordnung* (die Pfeile geben die Strömungsrichtung der Luft an).
1 : URAS.
2 : Schreiber.
3 : Strömungsmesser.
4 : Trockenturm (T_1).
5 : Trockenturm (T_2).
6 : Temperaturmessung und Regulierung.
7 : Versuchsgefäss.
8 : Membranpumpe.
9 : Aussenluft.

FIG. 3. — *Apparatus for measuring rate of metabolism*
(arrows give the direction of air-stream).
1 : Infrared-gas-analyser.
2 : Recorder.
3 : Measuring instrument for air-stream.
4 : Gas drying column T_1.
5 : Gas drying column T_2.
6 : Measurement and regulation of temperature.
7 : Experimental vessel.
8 : Membrane pump.
9 : Environmental air.

der Unruhe bei Versuchsbeginn und am Morgen wegen der einsetzenden Aktivität allgemein höher waren. Da die Wärmebildung (Temperaturregulation) in der Nacht am wenigsten von anderen Aktivitäten überlagert zu sein scheint, wurden nur die in diesem Zeitraum gemessenen Werte für die Untersuchungen herangezogen. In der Versuchszeit von 22 bis 4 Uhr wurden für jeden der 8 Temperaturfühler und für den Co_2-Gehalt jeweils 164 Messwerte ausgedruckt. Aus diesen wurde das arithmetrische Mittel berechnet. Insgesamt wurden 71 Versuche in die Auswertung einbezogen.

Am Morgen nach dem Versuch wurde die Volksstärke bestimmt, indem die Bienen innerhalb kurzer Zeit von den Waben abgesaugt und gewogen wurden.

Parallel zu diesen Versuchen wurde der Einfluss der Königin auf die Temperaturverteilung in brutlosen Völkern untersucht. Die Völker wurden entsprechend der Versuchsgruppe « ohne Brut » vorbereitet und die Königin ebenfalls in der Wabenmitte gesperrt. Die Temperatur im Bereich der Bienentraube wurde mit 5 Thermoelementen (Typ : Eisen/Konstantan; Eigenbau; Messbereich : 5 °C bis 35 °C; ± 0,18 °C) gemessen. Ein weiteres Thermoelement wurde mit Klebstoff auf der Königin, bzw. im Kontrollversuch auf einer Arbeiterin befestigt. Die Temperaturmessung erfolgte ebenfalls in der Nacht bei einer Umgebungstemperatur von 14 °C.

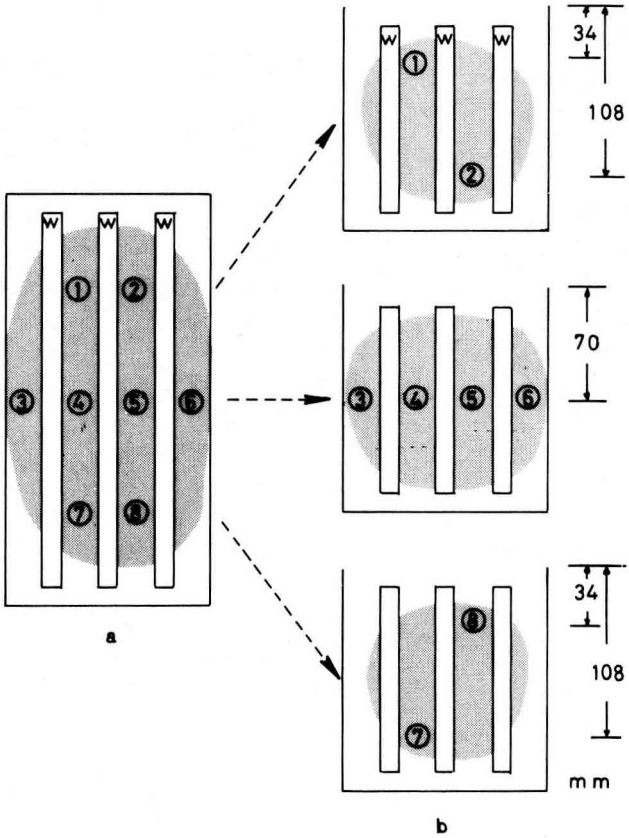

ABB. 4. — *Anordnung der Thermistoren im Dreiwabenkasten.*
(Es wird jeweils die Nummer und Einstecktiefe der Messstelle angegeben.)
a) Aufsicht auf den Dreiwabenkasten mit Waben (W).
b) Querschnitt durch den Dreiwabenkasten in Höhe der einzelnen Messstellen.

FIG. 4. — *Arrangement of thermistor probes in the three frame hive*
(The number and depth of insertion of measuring points).
a) Top view of the three frame hive with combs (W).
b) Vertical section through the three frame hive at the level of groups of measuring points.

ERGEBNISSE

Der Einfluss der Königin auf die Temperaturverteilung im Volk ohne Brut

Um die lebende Königin hatten die Bienen in allen 5 Versuchen eine Traube gebildet (Tab. 1). Sie war mit Temperaturen zwischen 32 °C und 34 °C der wärmste Bereich im Bienenstock. Diese hohen, auf ihrem Thorax gemessenen Temperaturen entstanden nicht durch die Wärmebildung der Königin selbst, da um eine 6 Stunden

TAB. 1. — *Der Einfluss der Königin auf die Temperaturverteilung*
TABL. 1. — *Influence of the queen on temperature distribution*

Art der Probe Kind of sample	Anzahl der Versuche Number of experiments	Wärmster Teil des Stocks Warmest part of the hive	
		Probe Sample	Andere Stelle Other place
Lebende ♀ Living ♀	5	5	0
Tote ♀ Dead ♀	6	5	1
♀-Extrakt + ☿ ♀-Extract + ☿	5	5	0
Kontrolle Control	5	0	5

Test : Vorzeichentest (SACHS, 1974).
Test : sign-test (SACHS, 1974).

Mit Ausnahme der toten Königin sind die Ergebnisse auf dem 5 % - Niveau signifikant.
The results were significant at the 5 % level with the exception of the dead queen.

zuvor abgetötete Königin in 5 Fällen ebenfalls eine Traube mit ähnlich hohen Temperaturen (31° bis 35 °C) gebildet wurde. Um zu klären, ob die Königin als mechanischer oder chemischer Auslöser bei der Traubenbildung wirkt, wurden Königinnen 20 Minuten im Soxlettapparat mit Diäthyläther extrahiert und die 1,5 Königinnen entsprechende Menge auf eine tote Biene aufgetragen. Die tote Biene mit dem Extrakt war ebenfalls in allen Versuchen der wärmste Teil im Stock. Bei einer Biene ohne Extrakt wurde dagegen die Traube in der Nähe der Kastenwandung gebildet.

Temperaturverteilung im Nest

In Völkern mit und ohne Brut war das Zentrum des Nests (T_M) stets der wärmste Bereich im Bienenkasten (Tab. 2), nur in Völkern mit ganzer Brutwabe wurden bis zu einer Umgebungstemperatur von 9 °C auch in den äusseren Bereichen der mittleren Wabengassen (T_{MA}) ähnlich hohe Temperaturen gemessen (Abb. 5). Bei 4 °C sank T_{MA} jedoch ab und erreichte Werte wie Völker mit einer halben Brutwabe (Abb. 6). Oberhalb von 9 °C nahm in Völkern mit einer halben Brutwabe die Temperatur in den äusseren Stockbereichen dagegen im gleichen Umfang zu wie die Umgebungstemperatur. Dies galt in gleicher Weise — jedoch bereits ab 4 °C — für Völker ohne Brut (Abb. 7).

TAB. 2. — *Stoffwechsel und Temperatur bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.*
TABL. 2. — *Metabolism and temperature at different ambient temperatures.*

Versuchsgruppe Experimental group	T_U	Zahl der Versuche Number of experiments	Bienen-Gewicht Weight of bees	Stoffwechsel Metabolism		ΔT_A	T_M	T_{MA}	T_A
	°C	*n*	g	$cm^3 CO_2 h^{-1}$	$cm^3 CO_2 h^{-1}/g^{-1}$	°C	°C	°C	°C
Mit ganzer gedeckelter Brutwabe (1 000 Zellen) With full comb of sealed brood (1 000 cells)	4	7	151,9	842,5	5,50	21,6	31,6	25,9	18,9
			s (21,2)	(181,5)	(0,48)	(2,1)	(2,1)	(3,1)	(3,0)
	9	8	148,4	586,2	4,05	18,5	31,4	29,9	18,7
			s (21,3)	(154,8)	(0,84)	(1,2)	(0,7)	(2,1)	(1,0)
	14	6	150,9	410,3	2,79	16,4	32,9	32,7	23,2
			s (24,9)	(67,5)	(0,71)	(0,6)	(0,6)	(0,4)	(1,7)
	19	6	152,3	286,0	1,90	12,1	33,5	32,7	25,5
			s (18,4)	(42,3)	(0,29)	(0,4)	(1,3)	(0,7)	(0,7)
	24	8	148,6	419,8	2,77	8,4	33,9	33,1	29,0
			s (21,9)	(141,5)	(0,63)	(0,8)	(0,7)	(1,0)	(1,2)
Mit halber gedeckelter Brutwabe (500 Zellen) With half comb of sealed brood (500 cells)	4	4	156,1	853,8	5,46	21,1	31,6	23,2	21,2
			s (12,7)	(107,3)	(0,30)	(2,0)	(1,5)	(1,3)	(0,8)
	9	4	142,6	362,7	2,56	15,0	34,3	21,1	19,7
			s (16,7)	(23,7)	(0,14)	(1,6)	(0,5)	(2,8)	(1,3)
	14	4	134,8	264,7	1,99	10,5	34,2	21,8	21,6
			s (17,0)	(27,6)	(0,27)	(1,0)	(0,5)	(1,0)	(1,2)
	19	4	153,6	310,2	2,05	8,0	33,5	24,5	24,9
			s (22,8)	(40,1)	(0,30)	(0,4)	(0,9)	(0,6)	(1,7)
	24	4	143,8	321,6	2,22	6,7	32,7	30,4	28,8
			s (23,9)	(74,1)	(0,16)	(0,8)	(0,9)	(2,1)	(1,1)
Ohne Brut Broodless	4	7	151,8	462,6	3,05	14,1	29,9	14,9	15,3
			s (17,2)	(102,2)	(0,45)	(1,0)	(2,2)	(3,7)	(1,9)
	9	6	151,1	355,2	2,36	13,4	32,9	19,3	18,2
			s (14,8)	(39,5)	(0,19)	(1,0)	(0,8)	(2,2)	(0,7)
	14	6	151,0	347,0	2,25	9,8	30,2	21,4	21,3
			s (23,9)	(117,9)	(0,44)	(1,4)	(1,8)	(1,5)	(1,5)
	19	6	153,7	349,9	2,21	7,7	32,5	24,8	25,4
			s (27,1)	(95,0)	(0,26)	(0,8)	(1,8)	(1,8)	(0,9)
	24	7	149,1	281,2	1,88	5,9	32,7	29,1	28,5
			s (22,2)	(52,5)	(0,14)	(1,2)	(0,8)	(1,4)	(1,9)

T_U = Umgebungstemperatur
Ambient temperature.

ΔT_N = Temperaturdifferenz zwischen Stock und Umgebung.
Difference of temperature between hive and environment.

T_A = Temperatur in den äusseren Wabengassen.
Temperature in the outer beeways.

T_{MA} = Temperatur in den mittleren Wabengassen (aussen).
Temperature in the inner beeways (front, back).

T_M = Temperatur in den mittleren Wabengassen (innen).
Temperature in the inner bee ways (centre of hive).

s = Standardabweichung.
Standard deviation.

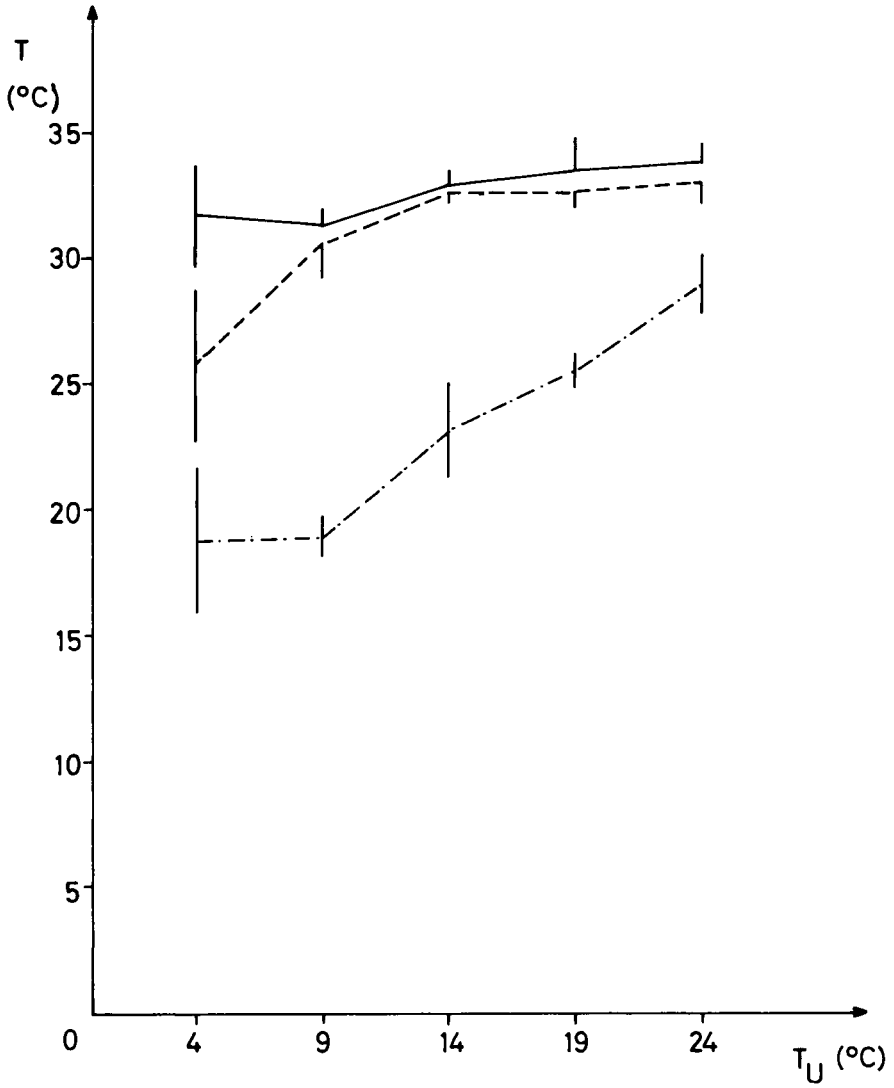

ABB. 5. — *Temperatur im Stock von Völkern mit ganzer Brutwabe.*

- · - · - · - · - T_A : Temperatur in den äusseren Wabengassen.
- — — — — T_{MA} : Temperatur in den mittleren Wabengassen (aussen).
- ———— T_M : Temperatur in den mittleren Wabengassen (innen).
- T_U : Umgebungstemperatur.

FIG. 5. — *Temperature in the hive of colonies with full comb of sealed brood.*

- · - · - · - · - T_A : Temperature in the outer bee ways.
- — — — — T_{MA} : Temperature in the inner bee ways (front, back).
- ———— T_M : Temperature in the inner bee ways (centre of hive).
- T_U : Ambient temperatur.

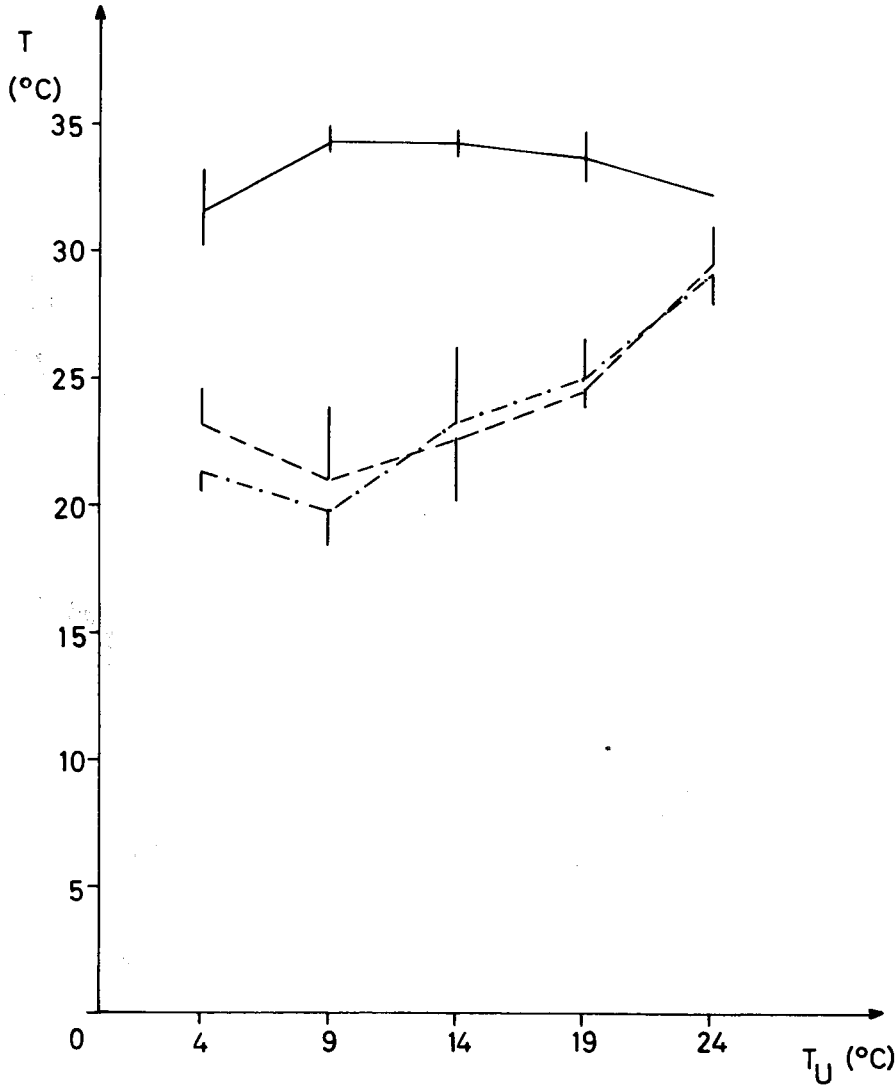

ABB. 6. — *Temperatur im Stock von Völkern mit halber Brutwabe.* (siehe Abb. 5).
FIG. 6. — *Temperature in the hive of colonies with half comb of sealed brood* (see fig. 5).

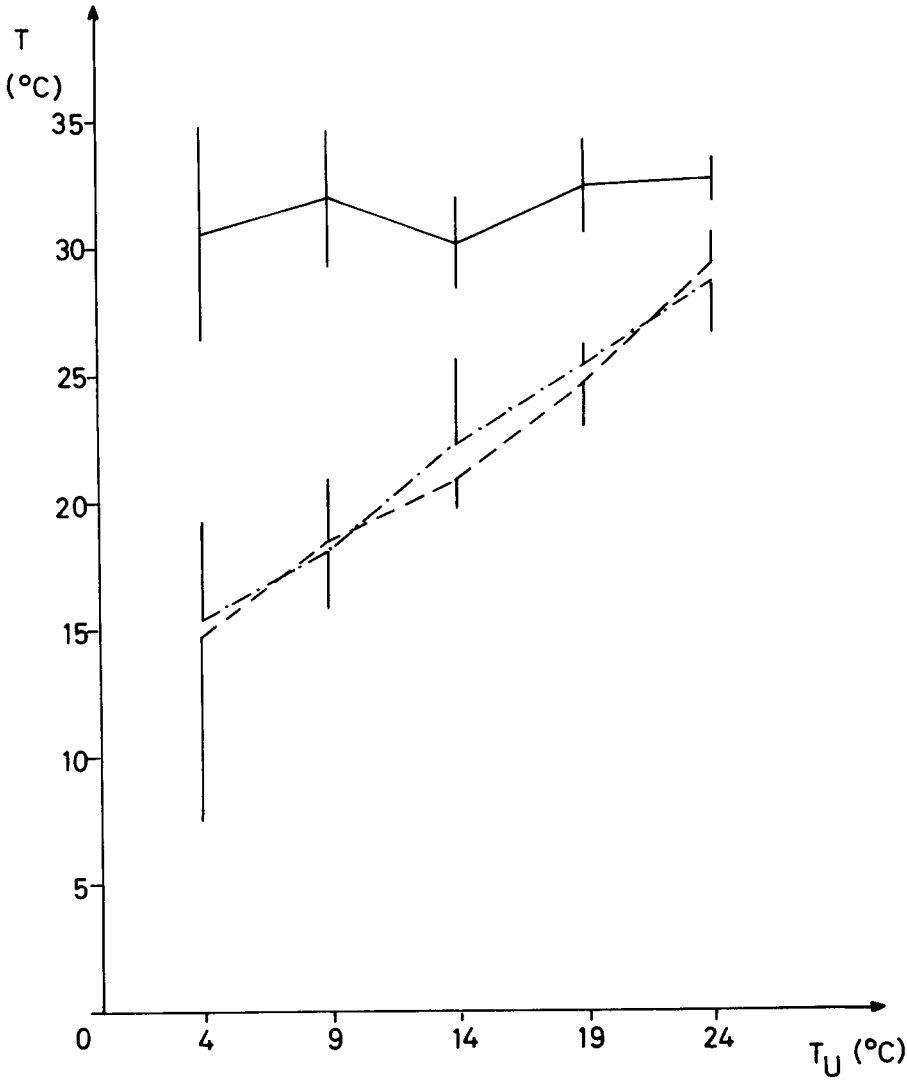

ABB. 7. — *Temperatur im Stock von Völkern ohne Brut* (siehe Abb. 5).
FIG. 7. — *Temperature in the hive of colonies without brood* (see fig. 5).

Temperaturdifferenz zwischen Bau und Umgebung

Eine Temperatur im Stock ergab sich aus den Messungen an den acht Punkten, die mit gleichem Gewicht in das gemeinsame Mittel eingingen. Hieraus wurde die Differenz zur jeweiligen Umgebungstemperatur (Wasserbadtemperatur) berechnet.

Im untersuchten Temperaturbereich von 4 °C bis 24 °C nahm in Bienenvölkern mit und ohne Brut die Temperaturdifferenz zwischen Nest und Umgebung mit sinkender Umgebungstemperatur zu (Abb. 8). Das Temperaturgefälle zwischen Nest und Umgebung war in Völkern mit ganzer Brutwabe ($y = 24{,}7 - 0{,}7\,x$) signifikant (Varianzanalyse : $p \geqslant 0{,}01$) grösser als in Völkern ohne Brut ($y = 16{,}3 - 0{,}4\,x$). Völker mit der halben Brutfläche ($y = 22{,}3 - 0{,}7\,x$) unterschieden sich nur bei einer Umgebungstemperatur von 4 °C signifikant von Völkern ohne Brut, und erreichten dort ähnlich hohe Temperaturdifferenzen wie die Völker mit der doppelten Brutmenge.

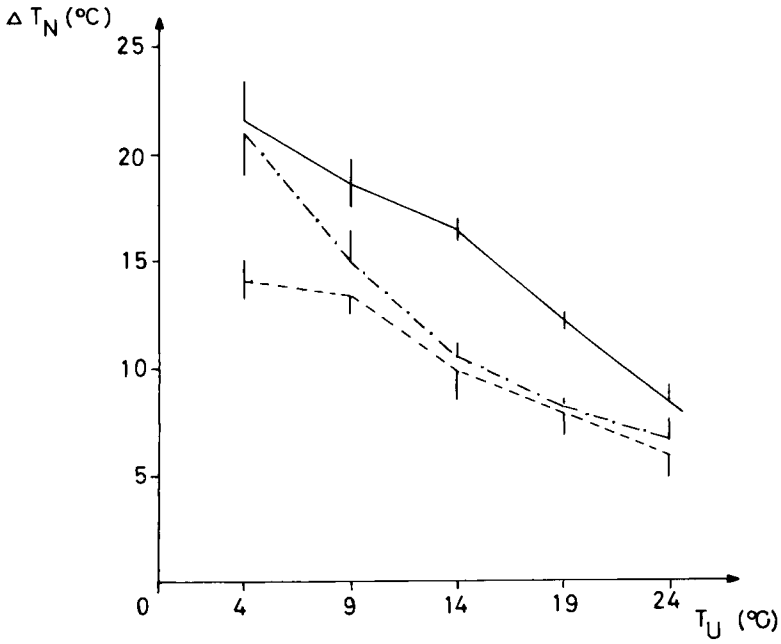

ABB. 8. — *Temperaturerhöhung bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.*
T_U : Umgebungstemperatur.
$\Delta\ T_N$: Temperaturdifferenz zwischen Stock und Umgebung.
- - - - : Ohne Brut.
—— : Mit ganzer gedeckelter Brutwabe.
-.-.-.- : Mit halber gedeckelter Brutwabe.

FIG. 8. — *Rise of temperature at different ambient temperatures.*
T_U : Ambient temperature.
$\Delta\ T_N$: Difference of temperature between hive and environment.
- - - - : without brood.
—— : With a full comb of sealed brood.
-.-.-. : With a half comb of sealed brood.

Stoffwechselumsatz bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

In 6 Vorversuchen wurde bei 34 °C in nur mit Brutwaben (durchschnittlich 250 gedeckelten Brutzellen) gefüllten Kästen eine durchschnittliche Kohlendioxidabgabe von 0,066 cm^3 CO_2 in der Stunde pro Brutzelle ermittelt. Im Bereich von 30° bis 36 °C waren die Abweichungen von diesem Wert nur geringfügig. Da alleine die Imagines die Temperatur im Stock aktiv regulieren, wurde ein der Brutzellenzahl entsprechender Anteil in jedem Versuch von der Gesamtkohlendioxidabgabe abgezogen.

In Bienenvölkern mit einer ganzen gedeckelten Brutwabe (1 000 Zellen) war der Stoffwechselumsatz bei 19 °C am geringsten (1,9 cm^3 CO_2 h^{-1} g^{-1}) und nahm unterhalb von 19 °C proportional zum Temperaturgefälle zu (Abb. 9). In Völkern ohne Brut blieb der Stoffwechselumsatz zwischen 9 °C und 24 °C zunächst auf einem gleichbleidend niedrigen Niveau von 1,9 bis 2,4 cm^3 CO_2 h^{-1} g^{-1} und stieg erst bei

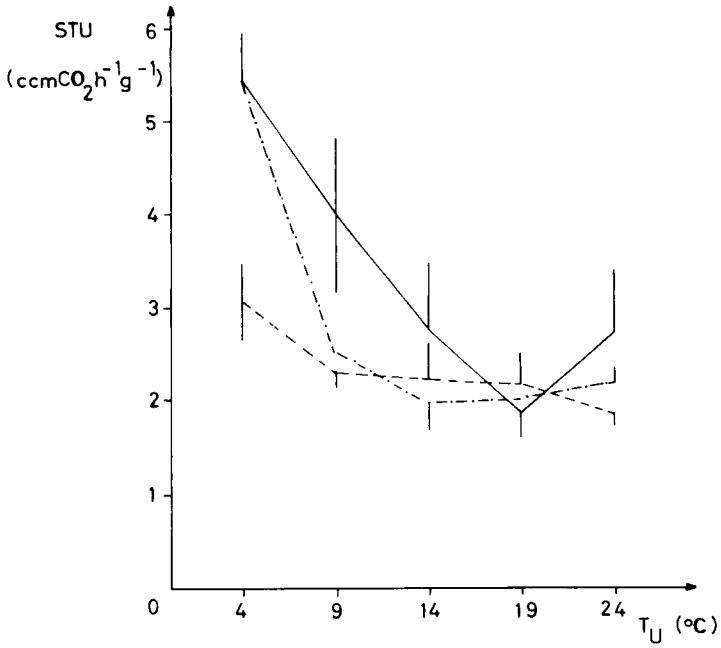

ABB. 9. — *Stoffwechselumsatz bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.*
T_U : Umgebungstemperatur.
STU : Stoffwechselumsatz.
- - - - : Ohne Brut.
—— : Mit ganzer gedeckelter Brutwabe.
-.-.-. : Mit halber gedeckelter Brutwabe.

FIG. 9. — *Metabolic rate at different ambient temperatures.*
T_U : Ambient temperature.
STU : Metabolic rate.
- - - - : Broodless.
—— : With full comb of sealed brood.
-.-.-. : With half comb of sealed brood.

niedrigeren Umgebungstemperaturen auf einen höheren Wert an. In Völkern mit einer halben gedeckelten Brutwabe (500 Zellen) war der Stoffwechselumsatz oberhalb von 14 °C annähernd gleich und unterschied sich nicht signifikant von Völkern ohne Brut. Unterhalb von 14 °C stieg er jedoch an und erreichte bei 4 °C ähnliche Werte wie in Völkern mit der doppelten Brutmenge.

Temperaturerhöhung und Stoffwechselumsatz

Der Zusammenhang zwischen Temperaturerhöhung und Stoffwechselumsatz war für Völker mit ganzer Brutwabe (1 000 Zellen) bei einer Umgebungstemperatur unter 24 °C mit einem Korrelationskoeffizienten von $r = 0{,}78$ auf dem 0,1 % Niveau signifikant linear. Dies galt in gleicher Weise für Völker mit halber Brutwabe ($r = 0{,}85$) im Bereich von 9 °C bis 24 °C und für Völker ohne Brut ($r = 0{,}74$) im Bereich von 4 °C bis 24 °C. Aus den Steigungen der Regressionsgeraden ergibt sich, dass Völker mit ganzer Brutwabe 0,3 cm^3 CO_2 h^{-1} g^{-1} und Völker ohne Brut 0,1 cm^3 CO_2 h^{-1} g^{-1} freisetzen müssen, um die Temperatur im Stock um 1 °C zu erhöhen. Völker mit einer halben Brutwabe benötigen zwar nur 0,04 cm^3 CO_2 h^{-1} g^{-1} pro °C, dies gilt jedoch nur für den Temperaturbereich von 9 °C bis 24 °C.

Völker mit Brut unterschiedlichen Alters bei niedrigen Umgebungstemperaturen

Der Stoffwechsel und die Temperaturerhöhung nahmen bei einer Umgebungstemperatur von 4 °C, bei der sie in allen Versuchsgruppen am höchsten waren, mit dem Alter der Brut zu (Abb. 10). Zwischen den einzelnen Versuchsgruppen (ohne Brut, Ei-, Maden-, Puppenbrut) nahm der Stoffwechsel um durchschnittlich etwa 20 % zu. Mit Ausnahme der Nesttemperatur von Völkern mit Maden- und Puppenbrut und dem Stoffwechsel von Völkern ohne Brut und mit Eibrut waren die Unterschiede signifikant (Mediantest, $p \geqslant 0{,}05$). (Tab. 3.)

DISKUSSION

Temperaturverteilung in den Versuchsvölkern

Ein brutloses Bienenvolk bildet bei niedrigen Umgebungstemperaturen im Sommer eine Traube mit einem ähnlich kleinen Wärmezentrum wie im Winter (RITTER und KOENIGER, 1977). Die Temperaturen im Wärmezentrum, dem Traubenkern, lagen im untersuchten Temperaturbereich von 4 °C bis 24 °C meist über 30 °C, während sie in den äusseren Nestteilen mit der Umgebungstemperatur abnahmen. Ein Zusammenhang zwischen der Umgebungs- und Kerntemperatur konnte nicht festgestellt werden. Auch im Winter werden im Kern Temperaturen über 30 °C erreicht (HIMMER, 1926; SOUTHWICK und MUGAAS, 1971). Im brutlosen Bienenvolk im Sommer herrschen somit ähnliche Temperaturverhältnisse wie im Wintervolk. Eine

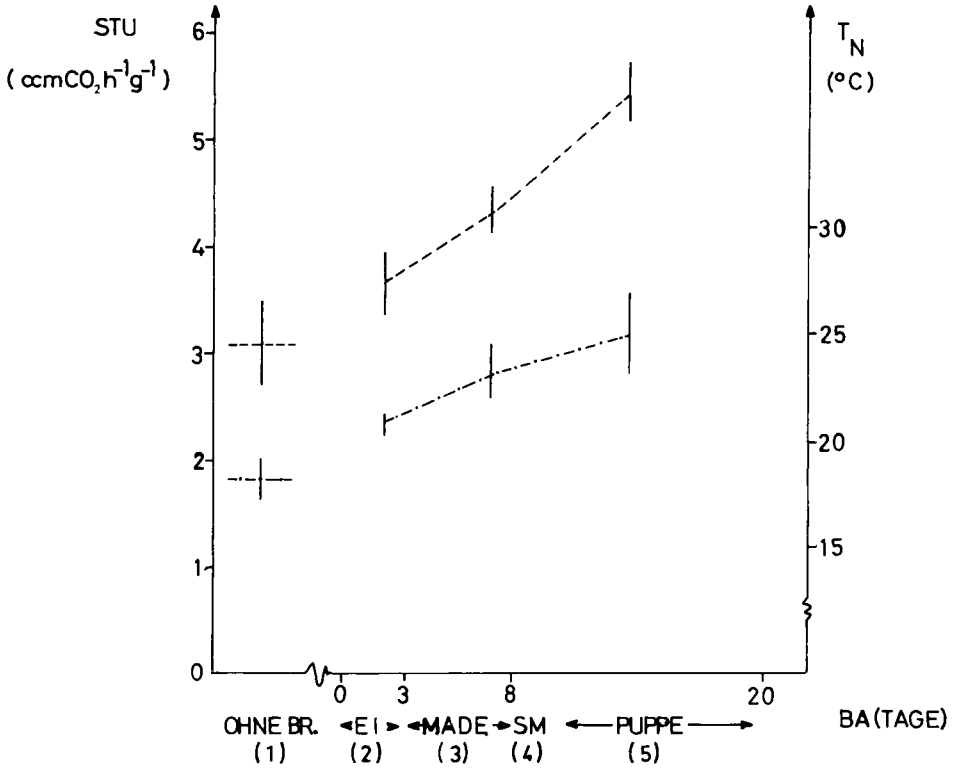

ABB. 10. — *Stoffwechsel und Nesttemperatur in Völkern mit verschiedenen Brutstadien.*
- - - - : Stoffwechsel.
-.-.-. : Nesttemperatur.
STU : Stoffwechselumsatz.
T_N : Nesttemperatur.
BA : Brutalter in Tagen.
1 : Ohne Brut.
2 : Ei.
3 : Made.
4 : Streckmade.
5 : Puppe.

FIG. 10. — *Metabolism and nest-temperature in colonies with different stages of brood.*
- - - - : Metabolism.
-.-.-. : Brood nest-temperature.
STU : Metabolic rate.
T_N : Brood nest-temperature.
BA : Age of brood in days.
1 : Broodless.
2 : Egg.
3 : Larvae.
4 : Praepupae.
5 : Pupae.

TAB. 3. — *Stoffwechsel und Nesttemperatur in Völkern mit verschiedenen Brutstadien*

TABL. 3. — *Metabolism and brood nest-temperature in colonies with different stages of brood.*

Brutstadium Stage of brood	Zahl der Versuche Number of experiments	Bienengewicht Weight of bees	Stoffwechsel Metabolism		T_N Nest-temperature
	n	g	$cm^3\ CO_2\ h^{-1}$	$cm^3\ CO_2\ h^{-1}\ g^{-1}$	°C
Ohne Brut Broodless	7	151,8 s (17,2)	462,6 (102,2)	3,05 (0,45)	18,1 (1,0)
Eibrut (1-3 Tage) Eggs (1-3 days)	6	158,1 s (15,4)	577,0 (42,2)	3,67 (0,26)	20,9 (0,4)
Madenbrut (4-8 Tage) Larvae (4-8 days)	5	155,3 s (11,7)	674,2 (66,6)	4,34 (0,29)	23,2 (1,3)
Puppenbrut (10-14 Tage) Pupae (10-14 days)	4	156,1 s (12,7)	853,8 (107,3)	5,46 (0,30)	25,1 (2,0)

s = Standardabweichung.
s = Standard deviation.

ähnliche Untersuchung im Wintervolk konnte wegen der bei Zugabe der Brut zwangsläufigen Zerstörung der Wintertraube und der starken Beunruhigung der Bienen nicht durchgeführt werden.

Die Position der Wintertraube wird unter anderem von der Lage des Fluglochs und der letzten geschlüpften Brut bestimmt. In den Versuchsvölkern ohne Brut schien sie dagegen — wegen der kurzen Zeit zur Bildung der Traube — nicht in dieser Art festgelegt zu sein. Bereits in kleinen Gruppen mit mehr als 50 Bienen, die eine lockere Traube bilden, wird der Zusammenhalt durch eine anwesende Königin wesentlich erhöht (RIBBANDS, 1953).

Wurde die Königin in den brutlosen Versuchsvölkern im Zentrum der mittleren Wabe gekäfigt, so wird um sie herum das Wärmezentrum gebildet. In gleicher Weise reagieren die Arbeiterinnen auf tote Königinnen und deren Extrakt. Dagegen wird in Völkern ohne Königin — ebenso wie bei einer nicht gekäfigten Königin — die Traube in anderen Nestbereichen gebildet. Der eigentliche Auslöser für das Verhalten der Arbeiterinnen dürfte auch hier die von der Königin abgegebenen Pheromone sein. Die Bedeutung der Königin auch im brutlosen überwinternden Volk wird dadurch einsichtig, dass ein Bienenvolk ohne Königin im Frühjahr nur kurze Zeit überleben kann.

In Bienenvölkern mit Puppenbrut (10-14 Tage) wird die Grösse und Lage des Wärmezentrums durch die Position und Fläche der Brut bestimmt (RITTER und

KOENIGER, 1977). Die Temperatur des Wärmezentrums bleibt im untersuchten Temperaturbereich von 4 °C bis 24 °C auf einem Niveau zwischen 32 °C und 35 °C. In den äusseren Wabengassen und in Völkern mit der halben Brutfläche auch in den brutlosen äusseren Bereichen der mittleren Wabengassen wird die Temperatur dagegen wesentlich von der Umgebungstemperatur beeinflusst. In Völkern mit einer ganzen Puppenbrutwabe wird bei einer Umgebungstemperatur von 9 °C die Temperatur im gesamten Bereich der Brut auf eine um 2 °C niedrigere Temperatur eingestellt als bei 19 °C. Bei unter 9 °C sinkenden Umgebungstemperaturen nimmt nur die Temperatur in den äusseren Nestbereichen weiter ab, während sie in der Nestmitte auf einem Niveau bleibt. Bei 4 °C werden Werte wie in Völkern mit der halben Brutfläche erreicht. Die Bienen hatten offensichtlich zunächst versucht, die gesamte Wabe auf eine energiesparende niedrigere Temperatur einzustellen und bei weiter sinkender Umgebungstemperatur die Traube zusammengezogen. Der Feuchtigkeitsniederschlag auf den Brutdeckeln im äusseren Bereich der Wabe zeigte an, dass dieser Teil der Brut nicht mehr gewärmt wurde.

Bei einer niedrigen Umgebungstemperatur ist die Temperatur in der Brutzelle um 1,6 °C höher als in den benachbarten Wabengassen (RITTER und KOENIGER, 1977), d.h. Bienen scheinen wie andere Hymenopteren z. B. Hornissen (KOENIGER, 1978) und Hummeln (HEINRICH, 1972), die Wärme direkt an die Brut abzugeben. Sie erreichen jedoch, indem sie mehrere Schichten mit dazwischen liegenden Luftpolstern bilden, eine bessere Isolation und durch die in der Brutzelle eingeschlossene Luft eine wesentlich konstantere Temperatur. Allein aus der niedrigen Temperatur in den Wabengassen kann daher nicht geschlossen werden, ob und in welchem Umfang die Bienen Wärme erzeugen. Hierzu muss zusätzlich der Stoffwechselumsatz des Bienenvolks gemessen werden.

Stoffwechselumsatz und Wärmeerzeugung

Wird in einen Organismus keine äussere Arbeit geleistet, so geht der gesamte Energieumsatz in Wärme über. Aus der Kohlendioxidabgabe, die bei einem RQ von 1 (JONGBLOED und WIERSMA, 1934) dem Gesamtstoffwechsel entspricht, kann auf die freiwerdende Wärmemenge (indirekte Kaloriemetrie bzw. Joulometrie) geschlossen werden. 1 cm^3 Kohlendioxid entspricht somit einem Wärmeäquivalent von 21,13 Joule.

In Völkern ohne Brut steigt die Wärmeerzeugung trotz zunehmender Temperaturdifferenz zwischen Stock und Umgebung erst unterhalb von 9 °C deutlich an, während in Völkern mit ganzer gedeckelter Brutwabe die Wärmeerzeugung bereits unterhalb von 19 °C proportional zur Temperaturerhöhung im Stock zunimmt.

Der signifikante Anstieg oberhalb von 19 °C könnte mit einer zunehmenden Aktivität des Bienenvolks erklärt werden, wenn es nicht im deutlichen Widerspruch zum niedrigeren Stoffwechsel in Völkern ohne Brut stände. In Völkern mit einer halben Brutwabe entspricht die Wärmebildung und Temperaturerhöhung bei Temperaturen über 14 °C denen von Völkern ohne Brut. Unter 14 °C nehmen sie dagegen zu und

erreichen bei 4 °C ähnliche Werte wie Völker mit der doppelten Brutmenge. Dies kann als weitere Bestätigung dafür angesehen werden, dass in diesen Völkern die gewärmte Puppenbrutfläche reduziert worden war. Hätte das Bienenvolk das Temperaturgefälle auf der gesamten Brutfläche (1 000 Zellen) aufrechtgehalten, so hätte es 30 % mehr Wärmeenergie freisetzen müssen, und damit die begrenzten Nahrungsvorräte übermässig in Anspruch nehmen müssen.

Obwohl die Temperaturerhöhung und Wärmebildung bei einer Umgebungstemperatur von 4 °C mit dem Alter der Brut zunehmen, nimmt die Tendenz die gewärmte Brutfläche einzuschränken mit dem Alter der Brut ab.

Um die Temperatur im Nest um 1 °C zu erhöhen, müssen Völker mit einer ganzen gedeckelten Brutwabe (1 000 Zellen) 6 Joule h^{-1} g^{-1} und damit 33 % mehr Energie freisetzen als Völker ohne Brut.

Bei einer Umgebungstemperatur von 19 °C war in allen Versuchsgruppen – mit Ausnahme der Völker ohne Brut bei 24 °C – die Wärmebildung mit 43 Joule h^{-1} g^{-1} am geringsten.

Die Zone metabolischer Neutralität ist bei homoiothermen Organismen als Grundumsatz definiert. Derartige Bedingungen sind für Insekten, wie überhaupt für poikilotherme Organismen, nicht genau festzulegen. Oft wird an Stelle des Grundumsatzes der Stoffwechsel bei einer bestimmten Temperatur angegeben. Vergleicht man die Wärmebildung bei 19 °C mit dem Grundumsatz verschiedener Homoiothermer, so nehmen die Völker mit 1 500 (± 300) Arbeiterinnen eine Stellung im Bereich von kleinen Säugern ein (Abb. 11).

Die durchschnittliche Wärmebildung einer einzelnen Biene im Volk bei 19 °C ist mit 4 Joule h^{-1} $Biene^{-1}$ um 19 % höher als die einer isolierten Biene bei Nacht (STUSSI, 1972). Das Bienenvolk scheint auch in der Nacht eine gewisse Grundaktivität zu besitzen. Sinkt die Umgebungstemperatur auf 4 °C, so muss eine Biene im brutlosen Volk ihren Wärmeumsatz verdoppeln und zur Aufzucht der Nachkommen verdreifachen.

Dieser Energieaufwand ist relativ gering, denn eine nektaraufnehmende Biene verbraucht 20 mal (NUNEZ *et al.*, 1970) und eine fliegende Biene 1 000 mal (JONGBLOED und WIERSMA, 1934) mehr als eine im brutlosen Volk an der sozialen Thermoregulation beteiligte Biene. Nur die Bienen auf der Brut bzw. im Traubenkern bilden aktiv Wärme. Die Funktion der anderen besteht darin, den Wärmeabstrom an die Umgebung zu verringern. Der Stoffwechselumsatz einer aktiv wärmenden Biene wird demnach wesentlich grösser sein als das hier angegebene arithmetische Mittel.

Im Vergleich zur Einzelbiene ausserhalb des Stocks kann eine Biene im Volk mit einem geringeren Energieaufwand länger Wärme erzeugen. So kann eine Einzelbiene bei einer Umgebungstemperatur wenig über 13 °C nur für 20 Minuten im Durchschnitt 2,72 Joule Min^{-1} Wärme bilden. In einer Gruppe von 25 Bienen gibt sie dagegen unter gleichen Temperaturbedingungen mit durchschnittlich 1,09 Joule Min^{-1} $Biene^{-1}$

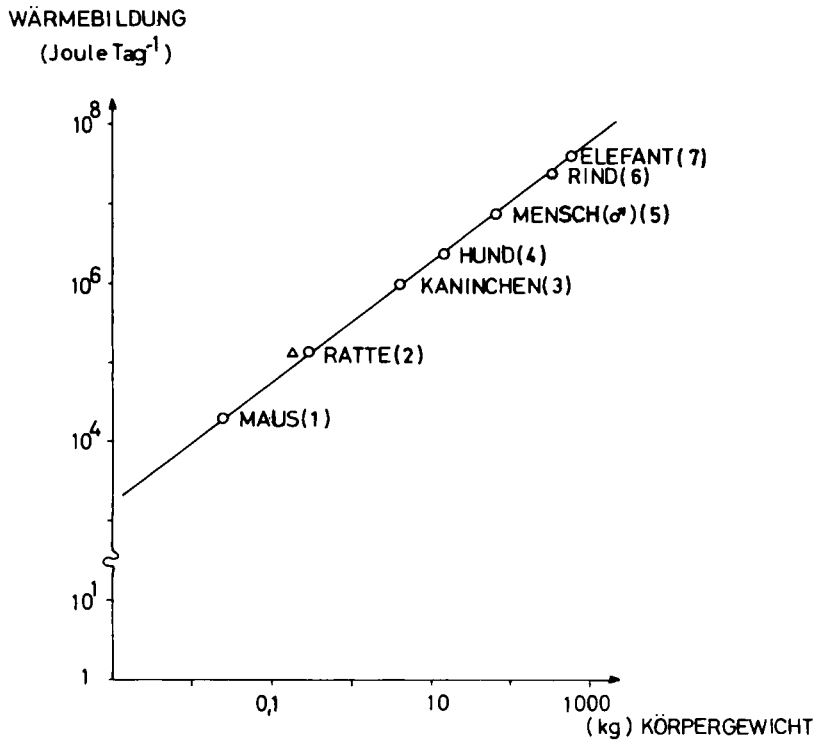

ABB. 11. — *Wärmebildung als Funktion des Körpergewichts in log-log Darstellung* (verändert nach KLEIBER, 1947).

Δ : Versuchsvölker.

FIG. 11. — *Heat production as a function of body weight in a log-log diagram* (changed from KLEIBER, 1947).

Δ : Experimental colonies.
1 : Mouse.
2 : Rat.
3 : Rabbit.
4 : Dog.
5 : Man.
6 : Cow.
7 : Elephant.

wesentlich weniger Wärme ab (ROTH, 1965). Mit zunehmender Bienenzahl (25 bis 200) wächst mit der Fähigkeit zur Isolation auch die Fähigkeit der Gruppe, die Eigentemperatur bei niedrigen Umgebungstemperaturen zu erhöhen und wegen des geringeren Energieverbrauchs pro Biene auch deren Chance zu überleben (FREE und SPENCER-BOOTH, 1958). Hieran wird deutlich, dass die Thermoregulation der Honigbiene (*Apis mellifera*) beim Einzeltier wenig effektiv ist, während im Sozialverband eine ungleich bessere Wirkung erzielt wird.

REGELKREIS

Ein vereinfachtes Blockschema für das Funktionssystem, mit dessen Hilfe die Temperatur im Sommer- und Winterbienenvolk reguliert wird, ist in Abb. 12 in Form eines Regelkreises wiedergegeben.

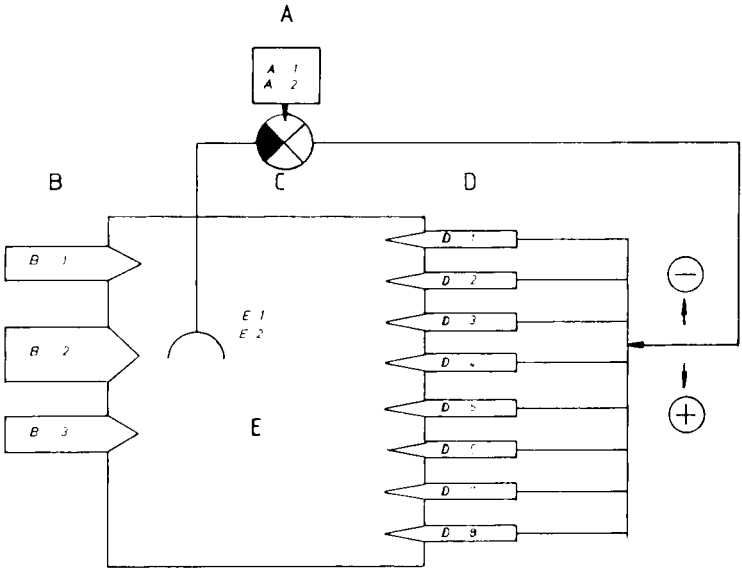

ABB. 12. — *Temperaturregulation im Bienenvolk : Vereinfachtes Blockschema eines Regelkreises.*

FIG. 12. — *Thermoregulation of honeybee colony : Simplified block diagram of a feedback controll system.*

A : *Führungsgrösse.* Zustand des Bienenvolks.	*Reference input.* Condition of bee colony.
A 1 : Brutalter.	Age of brood.
A 2 : Brutlos.	Broodless.
B : *Störgrösse.*	*Disturbance variable.*
B 1 : Wärme.	Heat.
B 2 : Wärmebildung der Bienen im Grundumsatz.	Heat production of bees at basal metabolic rate.
B 3 : Kälte.	Cold.
C : *Regler.*	*Controller.*
D : *Stellglied.*	*Regulating element.*
D 1 : Wasserverteilen.	Distribution of water.
D 2 : Fächeln.	Fanning.
D 3 : Bienendichte vermindern.	Decrease of bee density.
D 4 : Bienendichte erhöhen.	Increase of bee density.
D 5 : Traubenbildung.	Cluster formation.
D 6 : Endogene Wärmebildung auf der Brut.	Endogenous heat production over brood.
D 7 : Einengen der gewärmten Brutfläche.	Reduction of warmed brood area.
D 8 : Aktive Wärmebildung im Traubenkern.	Active heat production in cluster center.
E : *Regelgrösse.*	*Controlled condition.*
E 1 : Bruttemperatur.	Temperature of brood.
E 2 : Temperatur des Traubenkerns.	Temperature of cluster center.

Die Temperaturregulation ist in Völkern mit Brut auf die Konstanthaltung der Bruttemperatur und in Völkern ohne Brut auf die des Traubenkerns ausgerichtet. Die Regelstrecke ist somit die Brut bzw. der Traubenkern, deren Temperatur (Regelgrösse) auf einem bestimmten Sollwert konstant gehalten wird.

Wird das Bienenvolk einer warmen oder kalten Umgebung ausgesetzt, so wirkt diese Störung zunächst auf den äusseren Bereich des Bienenvolks. Durch die isolierende Wirkung des Kastenmaterials, der Waben und der Bienen im äusseren Bereich der Traube (Traubenschale) erreicht die Störung wesentlich abgeschächt die Regelstrecke (ANDERSON, 1948).

Abweichungen des « Istwerts » der Regelgrösse vom Sollwert werden von den Messfühlern, den Thermorezeptoren der Bienen, registriert. Die Thermorezeptoren auf den Fühlern können noch Unterschiede von 0,25 °C wahrnehmen (HERAN, 1952). Die Schwankungen der direkt in der Brutzelle gemessenen Temperaturen liegen in diesem Bereich (RITTER und KOENIGER, 1977).

Die an den Regler weitergegebene Abweichung der Regelgrösse vom Nullwert des Fühlers kann durch das Eingehen einer Führungsgrösse eine Veränderung erfahren. Mit der Führungsgrösse kann der Sollwert verstellt werden. Der einregulierte Sollwert hängt davon ab, ob eine Königin und Brut vorhanden ist, welches Alter die Brut hat und in welchem Zustand das Bienenvolk ist. Besteht nach Eingehen eine Abweichung, so verstellt der Regler ein Stellglied an der Regelstrecke. Da am Regler das Vorzeichen umgekehrt wurde, wirkt die Stellgrösse der Störgrösse in Form eines « negativen feed backs » entgegen.

In einem bestimmten Bereich kann der Sollwert, auf den die Brut bzw. die Traubenkerntemperatur reguliert wird, ohne Änderung des Stoffwechselumsatzes (Grundumsatz) aufrecht gehalten werden.

Die Wärmeabgabe der Bienen im Grundumsatz kann bei höheren Umgebungstemperaturen selbst als Störgrösse wirken. Bei einer Umgebungstemperatur von 30 °C rücken die Bienen zunächst auseinander, verlassen zunehmend den Stock und beginnen schliesslich am Flugloch zu fächeln. Erst bei einer Umgebungstemperatur von 32 °C erzeugen die Bienen durch Versprengen kleinster Wassermengen (Rüsselschlagen) und gleichzeitiges Fächeln Verdunstungskälte (LINDAUER, 1954).

Bei niedrigeren Umgebungstemperaturen wirkt die Eigenwärme der Bienen und der Brut nicht mehr als Störung, sondern ermöglicht durch Veränderung der Isolation, d.h. durch engeres Zusammenrücken der Bienen, geringe Temperaturabweichungen auszugleichen.

In Bienenvölkern mit Brut ist der Brutnestrand zunächst eine Grenze, über die nicht weiter zusammengerückt wird. Die Bienen auf der Brut beginnen mit aktiver endogener Wärmebildung.

Diese Grenze zwischen physikalischer Regulation, d.h. durch variable Isolation im Grundumsatz, und chemischer Regulation, d.h. durch aktive endogene

Wärmebildung, wird « untere kritische Temperatur » genannt. Sie nimmt mit der gewärmten Brutfläche ab. Über einen gewissen Punkt wird die Wärmebildung nicht weiter erhöht und die Bienen auf der Brut rücken enger zusammen. Da die Bienen in der Schale nachrücken, wird die gewärmte Brutfläche, d. h. die Regelstrecke, eingeschränkt. Gedeckelte Brut wird hierbei wesentlich später reduziert als Brut mit Maden oder sogar Eiern.

In Bienenvölkern ohne Brut bilden die Bienen bei einer Umgebungstemperatur zwischen 14 °C und 18 °C eine Traube (PHILLIPS und DEMUTH, 1914; WILSON und MILUM, 1927). Die kritische Temperatur für die Traubenbildung ist nicht ganz klar definiert und wegen der zahlreichen Parameter (Volkstärke, Kastenisolation usw.) nur schwer zu bestimmen. Um den Traubenkern mit relativ geringer Bienendichte bilden die Bienen eine mit sinkender Umgebungstemperatur dichter werdende Schale. Mit der Dauer der Einwirkung tiefer Temperaturen ändert sich die Anordnung der Bienen (TYLDEN, 1952). Bei einer Umgebungstemperatur von 5 °C erreicht sie ihre grösste Dichte (WEDMORE, 1953). In einer kompakten Traube befinden sich 20 Bienen auf 16 cm^3 (JEFFREE, 1959). Die physikalische Regulation wird jedoch nicht nur durch die maximale Dichte (Isolation), sondern auch durch die Kältestarretemperatur von 9 °C bis 10 °C bestimmt (FREE und SPENCER-BOOTH, 1960). Sinkt die Temperatur auf der Traubenoberfläche unter diesen Wert, der « unteren kritischen Temperatur », so beginnen die Bienen im Kern mit aktiver Wärmebildung. Sinkt die Umgebungstemperatur weiter ab, so nimmt der Stoffwechselumsatz proportional zur Temperaturdifferenz zwischen Stock und Umgebung zu. Die « untere kritische Temperatur » ist in Völkern ohne Brut niedriger als in Völkern mit Brut. Eine Ursache hierfür könnte sein, dass sich die Bienen enger zusammenziehen und hierdurch die wärmeableitende Oberfläche verringern können.

Vergleicht man die Regulationsvorgänge im Bienenvolk mit denen eines homoiothermen Organismus, so ergeben sich in der Fähigkeit zur chemischen und physikalischen Regulation sowie in der Art der Regulationsmechanismen zahlreiche Parallelen.

Während die Regulation bei Homoiothermen auf den Einzelorganismus ausgerichtet ist, wird im Bienenvolk nur nach den Bedürfnissen des sozialen Verbandes reguliert. Jedoch fehlt hier das steuernde Zentrum in Form des Gehirns (Hypothalamus) und die zwischen den Gliedern des Regelkreises verbindenden Nervenbahnen. Die Einzelbiene im sozialen Verband ist somit Regelzentrum und ausführendes Organ zugleich.

Die Temperatur im Bienenvolk wird mit Hilfe von mehreren tausend Regelkreisen eingestellt, ohne dass einer der Regelkreise, d.h. eine einzelne Biene, isoliert für sich arbeitet.

Es wirken entweder gleichartige oder bei Arbeitsteilung verschiedenartige Regelkreise nebeneinander. Die verschiedenen Signalüberträger ermöglichen jedoch ein auf ein Ziel, d.h. die Thermoregulation, ausgerichtetes Handeln. So stellen bei

Überhitzungsgefahr die Bienen in der Fächlerkette gleichartige sowie die Wasserholer und Wasserverteiler ungleichartige Regelkreise dar, deren Signalübertragung durch den erzeugten Luftstrom bzw. die Schnelligkeit der Wasserabnahme am Flugbrett erfolgt (LINDAUER, 1952 und 1954).

Auch bei Unterkühlung tritt eine Signalübertragung zwischen zwei verschiedenen Regelkreisen, den Bienen im Kern bzw. auf der Brut und den Bienen in der Schale auf. Sie scheint hier im wesentlichen auf dem Kontakt der Bienen zu beruhen. Rücken die Bienen im Kern enger zusammen, so versuchen die Bienen in der Schale durch Nachrücken, den Kontakt aufrecht zu halten. Ist maximale Isolation erreicht und die Temperatur an der Traubenoberfläche unter 10 °C gesunken, so treten mechanische Impulse als Signalüberträger auf. Die Bienen in der Schale können durch erhöhte Unruhe (HIMMER, 1926) und durch Einwanderung zur Futteraufnahme (GATES, 1914; ESCH, 1960) bei den Bienen im Kern eine erhöhte Wärmebildung auslösen.

Dagegen scheinen bei geringer Änderung der Umgebungstemperatur die Zusammenhänge wesentlich einfacher zu sein. Sinkt die Temperatur in der Umgebung, so steigt das Temperaturgefälle zwischen Kern und Umgebung an. Die hierdurch zunehmend abfliessende Wärme führt zu kurzzeitigem Absinken der Temperatur im Kern. Durch erhöhte Wärmebildung kann der alte Sollbereich wieder einreguliert und gleichzeitig ein Absinken der Schalentemperatur unter 10 °C verhindert werden.

Bei Unterkühlungsgefahr stellen die einzelnen auf der Brut wärmenden Bienen gleichartige Regelkreise dar. Aktive Wärmebildung wird durch eine unter dem Sollwert liegende Bruttemperatur ausgelöst. Für das Erkennen der Brut scheinen dagegen chemische und physikalische Faktoren, wie sie KOENIGER (1978) an Weiselzellen nachweisen konnte, wesentlich zu sein. Eine ähnliche Rolle spielt offensichtlich die Königin als chemischer Auslöser im Bienenvolk ohne Brut.

Die Darstellung der Zusammenhänge in Form eines Regelkreises hat zwar das Zusammenspiel der einzelnen Kühl-bzw. Wärmemechanismen verdeutlicht. Gleichzeitig wurden aber neue Fragen, vor allem der Kommunikation im Inneren des Bienenvolks, aufgeworfen, die weiterer Untersuchungen bedürfen.

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. N. KOENIGER möchte ich für die Überlassung des Themas danken. Ihm und Herrn Prof. Dr. Dr. F. RUTTNER gilt mein Dank für die wertvollen Anregungen, Diskussionen und den oft gewährten Rat.

Eingegangen im September 1981.
Reçu pour publication en septembre 1981.

RÉSUMÉ

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA THERMORÉGULATION DANS LA COLONIE D'ABEILLES (*APIS MELLIFERA* L.)

Introduction

Les colonies peuvent réguler la température de leur nid en été pour élever le couvain et en hiver pour survivre dans le froid. Il n'existe jusqu'à présent aucune étude particulière concernant les réactions conditionnées par le froid d'une colonie d'été. Au centre de ce travail figurent l'influence du couvain et de la reine sur la thermorégulation, ainsi que le volume des échanges métaboliques nécessaires au maintien de la température.

Matériel et méthode

Toutes les expériences ont été menées durant la période naturelle d'élevage du couvain (de mars à septembre) pendant trois années consécutives. On a utilisé de petites colonies de 1 500 (± 300) abeilles et d'une reine *(Apis mellifica carnica)* dans des ruchettes sur trois cadres. Les températures ont été mesurées avec divers appareils (thermistores et thermoéléments) et le dégagement de CO_2 avec un analyseur à infrarouge. On déduit du dégagement de CO_2 le métabolisme global (RQ = 1) et de là la quantité de chaleur libéré (joulométrie indirecte). Lors du dépouillement on n'a tenu compte que des mesures faites la nuit (de 22 heures à 4 heures), puisque les abeilles avaient le reste du temps un métabolisme bien plus élevé en raison de leurs nombreuses autres activités. Pour estimer l'influence de la reine sur la distribution de la température dans une colonie sans couvain, on a encagé au milieu des rayons une reine soit vivante, soit morte ou bien une ouvrière avec ou sans de l'extrait de reine.

Résultats

1. Dans les colonies avec couvain operculé, le centre thermique, où les mesures ont donné des températures supérieures à 30 °C, est situé avec le couvain. Dans les colonies sans couvain il est établi au cœur de la grappe avec des températures aux alentours de 30 °C. Dans ce cas la grappe se forme autour de la reine. Le véritable déclencheur semble être la phéromone émise par la reine.

2. Dans un domaine déterminé de températures extérieures, la colonie peut maintenir constante la température du couvain ou du cœur de la grappe simplement par une variation de l'isolation fournie par la grappe. La colonie a dans ce domaine des échanges métaboliques (43 joule/h^{-1}/g^{-1}) égalant le métabolisme basal, qui se situe, pour les colonies étudiées, dans le domaine de celui des petits mammifères.

3. La « température critique inférieure », c'est-à-dire le début de la thermogenèse endogène, a été atteinte par les colonies avec un couvain operculé complet (100 cellules) dès la température extérieure de 19 °C. Par contre les colonies sans couvain ne commencent à fabriquer activement de la chaleur qu'à la température extérieure de 9 °C. L'augmentation de la thermogenèse dépend de la quantité de couvain présent. Dans les colonies ayant une surface de couvain de 50 % (500 cellules) et avec une température extérieure de 14 °C, on a mesuré des différences thermiques et des échanges métaboliques semblables à ceux des colonies sans couvain. En dessous de 14 °C les échanges métaboliques augmentent et atteignent à 4 °C des valeurs semblables à celles de colonies ayant une surface de couvain double. La surface de couvain qui est réchauffée diminue lorsque les températures extérieures sont basses, pour restreindre au maximum la consommation d'énergie.

4. A la température extérieure de 4 °C les échanges métaboliques dans des colonies avec du couvain d'un seul stade (œuf, larve ou nymphe) et la température atteinte dans le nid augmentent avec l'âge du couvain; par contre la tendance à réduire la surface de couvain chauffée diminue.

5. Les mécanismes qui conduisent au maintien de la température du nid peuvent être décrits par un ensemble de règles simples. Ils montrent que la colonie d'abeilles atteint des performances semblables à celles des organismes homéothermes, non seulement dans la précision du réglage de la température mais aussi dans la capacité de régulation physique et chimique.

SUMMARY

EXPERIMENTAL STUDY OF THE THERMOREGULATION OF HONEYBEE COLONIES

Introduction

A honeybee colony can regulate its nest temperature to rear brood in summer and to survive under cold conditions in winter. Only a few experiments have been made to study reactions of bee colonies to low temperatures. The object of this paper is to examine the influence of the brood and the queen on colony thermoregulation and metabolism.

Materials and methods

All the experiments were conducted during the natural breeding period from March to September for three successive years. Three frame hives containing small colonies with 1 500 (± 300) bees and a mated queen *(Apis mellifera carnica)* were used. Temperatures were measured with thermistor probes and thermoelements, carbon dioxyde emission by infrared gas analysis. Heat production was calculated from the rate of carbon dioxyde emission assuming an RQ of 1.0. Only night readings from 10 p.m. to 4 a.m. were taken into consideration because during the rest of the time metabolism was higher due to the activities of the honeybee colony.

The influence of the queen on thermoregulation was tested in broodless colonies by caging a dead or living queen or a worker bee with or without queen extract.

Results

1. In colonies with sealed brood, the center of heat with temperatures more than 30 °C is determined by position of the brood. Temperatures up to and more than 30 °C are reached in the cluster center of broodless colonies. The bees form a cluster around the queen. A releaser may be pheromones from the queen.

2. In a fixed ambient temperature range, honeybee colonies can maintain the temperature of the brood or the center of the broodless cluster. The honeybee metabolic rate of 43 Joule h^{-1} g^{-1} is equivalent to the basal metabolic rate in this situation. The mean experimental value is equivalent to that of small mammals.

3. The critical temperature at which bees begin to produce endogenous heat is reached in colonies with one comb of sealed brood (1 000 cells) at an ambient temperature of 19 °C and in broodless colonies at 9 °C. Increased heat production depends upon the presence of brood. At temperatures higher than 14 °C, differences in nest temperatures and metabolic rates are nearly the same in colonies with one-half comb of sealed brood (500 cells) and in broodless colonies. Metabolic rate increases as ambient temperatures fell lower than 14 °C, reaching the same mean values at 4 °C as colonies with double the brood surface. As ambient temperatures decrease the area of brood warmed decrease too. This results in a lower energy consumption.

4. At an ambient temperature of 4 °C, when only one stage of brood (eggs, larvae or puppae) is present, metabolic rate and nest temperature increase with increasing age of brood. At the same time the tendency to limit the surface of brood warmed decreases.

5. A simple feed back controll system demonstrates how bees can maintain nest temperatures constant. Bee colonies can regulate temperatures as precisely and with similar thermoregulatory activity as homoiotherms.

LITERATURVERZEICHNIS

ANDERSON E. J., 1948. — Hive humidity and its effect upon wintering of bees. *J. Econ. Ent.*, **41**, 608-615.

BÜDEL A., 1948. — Der Frühjahrsbruteinschlag und der Wasserdampfhaushalt im Stock. *Archiv. f. Bienenkunde*, **26**, 11-14.

CORKINS C. L., 1930. — The metabolism of the honeybee colony during winter. *Bull. Wyo. Agric. Exp. Sta.*, **175**, 1-52.

ESCH H., 1960. — Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von Apis Mellifica. *Z. vergl. Physiol.*, **43**, 305-335.

FREE J. B. und SIMPSON J., 1963. — The respiratory metabolism of honeybee colonies at low temperatures. *Ent. exp. u. appl.*, **6**, 234-238.

FREE J. B. und SPENCER-BOOTH, 1958. — Observation on the temperature regulation and food consumption of honeybees *(Apis mellifica)*. *J. Exp. Biol.*, **35**, 930-937.

FREE J. B. und SPENCER-BOOTH Y., 1960. — Chill-Coma and cold death temperature of *Apis mellifera*. *Ent. exp. et appl.*, **3**, 222-230.

GATES B. N., 1914. — The temperature of the bee colony. *Bull. U.S. Dep. agric.*, **96**, 1-29.

HAZELHOFF E. H., 1954. — Ventilation in a beehive during summer. *Physiol. comp.*, **3**, 343-364.

HEINRICH B., 1972. — Physiology of brood incubation in the bumblebee queen *Bombus vosnesenskii*. *Nature*, **239**, 223-225.

HERAN H., 1952. — Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene *(Apis mellifica)* unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.*, **34**, 179-206.

HESS W. R., 1926. — Die Temperaturregulierung im Bienenvolk. *Z. vergl. Physiol.*, **4**, 465-487.

HIMMER A., 1926. — Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. I. Die Wärme im nicht brütenden Wintervolk. *Erlangener J. Bienenkunde*, **4**, 1-51.

HIMMER A., 1927. — Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushaltes im Nestbau sozialer Hautflügler. *Z. vergl. Physiol.*, **5**, 375-389.

HIMMER A., 1932. — Die Temperaturverhältnisse bei sozialen Hymenopteren. *Biol. Rev.*, **7**, 224-253.

ISHAY J. und RUTTNER F., 1971. — Thermoregulation im Hornissennest. *Z. vergl. Physiol.*, **72**, 423-434.

JEFFREE E. P., 1959. — The size of honeybee colonies throughout the year and the best size to winter. Rept. cent. Assoc. Beekeepers 4.

JONGBLOED J. und WIERSMA C. A., 1934. — Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens. *Z. vergl. Physiol.*, **21**, 519.

KLEIBER M., 1947. — Body size and metabolic. *Physiol. rev.*, **27**, 511-541.

KOENIGER N., 1978. — Das Wärmen der Brut bei der Honigbiene *(Apis mellifera* L.*)*. *Apidologie*, **9** (4), 321-340.

LINDAUER M., 1951. — Die Temperaturregulierung der Bienen bei Stocküberhitzung. *Naturwiss.*, **38**, 308-309.

LINDAUER M., 1952. — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, **34**, 299-345.

LINDAUER M., 1954. — Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, **36**, 391-432.

NUNEZ J. A., NESSE A. und FISCHBARG B., 1970. — Metabolismo de actividad y de reposo en abejas recolectoras. *Physis.*, Tomo **30** (80), 155-166.

OWENS C. D., 1971. — The thermology of wintering honeybee colonies. *Tech. Bull. USA Dep. Agric.*, **1429**, 1-32.

PHILLIPS E. F. und DEMUTH G. S., 1914. — The temperature of the honeybee cluster in winter. *Bull. U.S. Dep. Agric.*, **93**, 1-16.

RIBBANDS C. R., 1953. — The behaviour and social life of honeybees. Bee Research Association, London.

RITTER W. und KOENIGER N., 1977. — Influence of the brood on the thermoregulation of honeybee colonies. Proc. VIII Congr. I.U.S.S.I. Wageningen, 283-284.

ROTH M., 1965. — La production de chaleur chez *Apis mellifica* L. *Ann. Abeille,* **8** (1), 5-77.

SACHS L., 1974. — Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

SIMPSON J., 1961. — Nest-climate regulation in honeybee colonies. *Science,* **133,** 1327-1333.

SOUTHWICK E. E. und MUGAAS J. N., 1971. — A hypothetical homeotherm : The honey bee hive. *Comp. Biochem. and Physiol.,* **40** A (4), 935-944.

STUSSI T., 1972. — L'heterothermie de l'abeille. *Arch. sci. Physiol.,* **26** (2), 131-159.

TYLDEN E., 1952. — Das Verhalten der Bienen in der Wintertraube. Nord. *Bitidskr.* 1942. Ref. : *Dtsch. Bienenw.* 1952, 217.

WEDMORE E. B., 1953. — Some problems of the winter cluster. Bee Research Association, London.

WILSON H. F. und MILUM V. G., 1927. — Winter protection for the honeybee colony. *Res. Bull. Wiss. Agric. Exp. Sta.,* **75,** 1-47.