

# STOFFWECHSELSTIMULIERENDE HORMONE ALS URSACHE DES VERHALTENS DER HONIGBIENE BEI DER AUFZUCHT VON GESCHLECHTSTIEREN

von

Fritz LUKOSCHUS

*Aus der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht, Celle (Deutschland).*

Die Bedeutung des innersekretorischen Systems für das Verhalten von Wirbeltieren ist bekannt. Neuere Untersuchungen von ΠΙΕΡΗΟ (1950), van der KLOOT u. WILLIAMS (1950), BÜCKMANN (1953) und WIEDBRAUCK (1955) zeigen, dass derartige Abhängigkeiten auch bei Insekten bestehen. Die im Lebensablauf der Bienenarbeiterin erfolgenden Verhaltens-

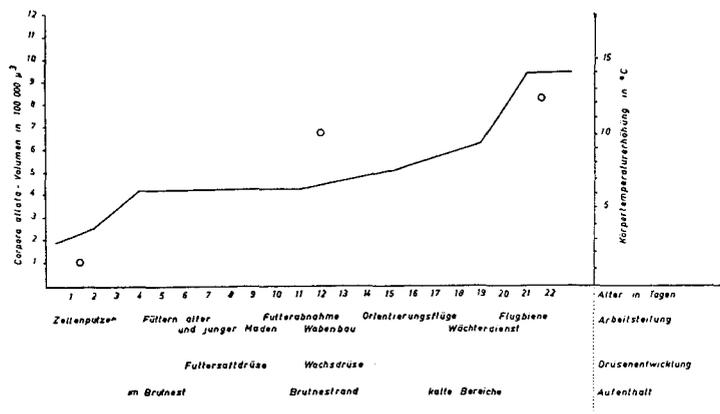


Abb. 1. — Arbeitsteilung, Entwicklung der Futtersaft- und Wachsdrüsen, Aufenthalt im Bienenstock, Volumen der Corpora allata und Körpertemperaturerhöhung im Lebensablauf der erwachsenen Arbeiterin.

änderungen sind eingehend studiert worden. In der Aufwärtsentwicklung des Volkes im Frühjahr fanden RÖSCH (1925), RIBBANDS (1952, 1953), BUTLER (1943) u.a. weitgehend übereinstimmend die in den Beobachtungen der imkerlichen Praxis vielfach bestätigte Arbeitsteilung, die in der vereinfachten Abfolge (ZANDER, 1947) in der Abb. 1 eingetragen ist.

Unter anderen Verhältnissen sind weitgehende Änderungen in der Arbeitsteilung beschrieben worden, die in diesem Zusammenhang jedoch nicht berücksichtigt werden sollen.

Diese gesetzmässige Folge von Leistungen im Lebensablauf der Einzelbiene führt dazu, dass wir in der Arbeiterin nur ein Glied eines „Organismus höherer Ordnung“ sehen (GÖTZE, 1943).

Parallel mit den Leistungen der Einzelbiene geht die Entwicklung ihrer Futtersaft- und ihrer Wachsdrüsen (KRATKY, 1931; ZANDER, 1947).

Es soll im folgenden versucht werden, weitere Zusammenhänge aufzuzeigen. Während die Jungbienen sich innerhalb des Brutnestes aufhalten, sind die Stockbienen am Brutnestrand beschäftigt. Die Flugbienen befinden sich jedoch stets ausserhalb des Brutnestes. Diese Regel wird in der Imkerei oftmals praktisch ausgenutzt (ZANDER, 1944).

Im Bienenstock ist nun im Bereich des Brutnestes eine stets gleichbleibende Temperatur von ca. 35° C vorhanden, während am Brutnestrand und im Honigraume geringere

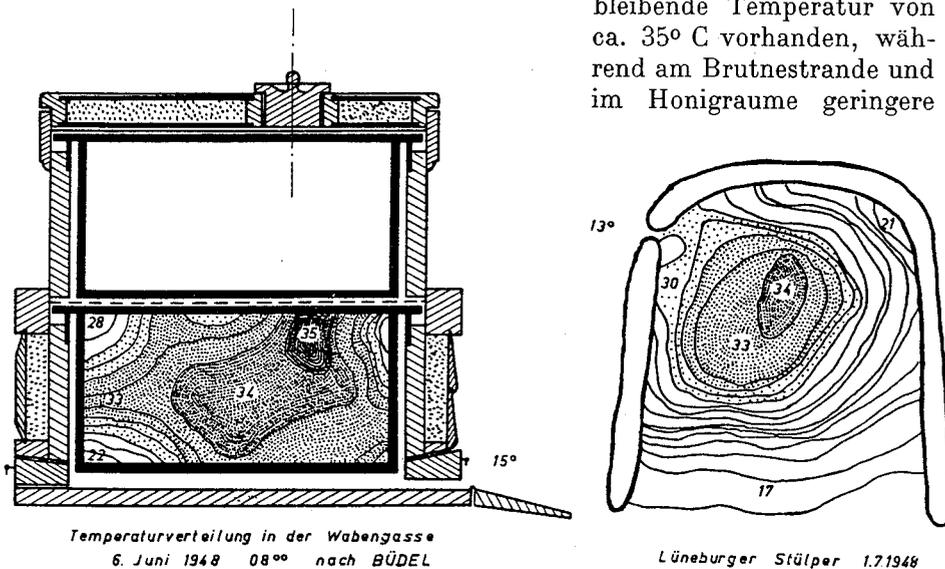


Abb. 2. — Temperaturverteilung im Bienenstock während der Zeit der Königinerneuerung (nach BÜDEL, 1952).

Wärmegrade die Regel sind. Die Jungbiene hält sich also bei ca. 35° C auf, die Flugbiene bei ca. 30° C.

Als experimentelle Bestätigung dieses Verhaltens im Stock können die Ergebnisse von MEYERHOFF (1953) gewertet werden. Danach erwählen die Bienen mit fortschreitendem Lebensalter geringere Wärmegrade als Vorzugstemperatur.

Die Corpora allata, innersekretorische Drüsen, zeigen starke Veränderungen im Lebensablauf. In Abb. 1 ist das Volumen der Drüsen eingetragen. In den ersten Tagen des Zellenputzens sind die Drüsen sehr klein. In dieser Zeit hält sich die Jungbiene verhältnismässig bewegungsarm im Brutnest auf.

In der folgenden Zeit des Fütterns der Maden steigt das Volumen an. Die Bienen sind schon etwas geschäftiger im Brutnest tätig. Die Stock-

bienen zeigen grosse Drüsen, sie halten sich entsprechend ihrer Arbeitseinteilung am Brutnestrande auf. Die Flugbienen schliesslich mit den riesig angewachsenen Drüsen sind in den kältesten Bereichen des Stockes, im Honigraum, zu finden.

Die Corpora allata sind nun, wie THOMSEN (1949) an *Calliphora* nachwies, für die Höhe des Sauerstoffverbrauches, d.h. des Gesamtstoffwechsels, bestimmend. Gleiche Verhältnisse bei der Biene konnten durch eigene Versuche wahrscheinlich gemacht werden (LUKOSCHUS, 1955).

Bei allen Stoffwechselfvorgängen, bei denen Sauerstoff verbraucht wird, geht ein Teil der frei werdenden Energie als Wärme verloren. Der Sauerstoffverbrauch eines Tieres gibt also einen Anhaltspunkt für das Ausmass der Wärmeerzeugung.

Bei Insekten wird die Körpertemperatur weitgehend von der Umgebung bestimmt. Als Folge des Stoffwechsels wird eine mehr oder minder grosse Menge Wärme frei, die infolge der fehlenden Wärmeisolierung, der ungünstig grossen Oberfläche und der Ausbildung des Tracheensystems sehr schnell an die Umgebung abgegeben wird. Dennoch lassen sich im Thorax Körpertemperaturen messen, die beachtlich über der Aussen-temperatur liegen. HIMMER (1925, 1927) fand bei seinen Messungen in den Brustmuskeln von Arbeiterinnen bei Jungbienen nur einen sehr geringen Wärmeüberschuss, während dieser bei Flugbienen beachtlich hoch ist (Abb. 1).

Die Körpertemperatur der Biene setzt sich also zusammen aus der Temperatur des Aufenthaltsortes und der eigenerzeugten Wärme. Bei der Jungbiene: hohe Vorzugstemperatur + wenig Eigenwärme, bei der Flugbiene: geringe Vorzugstemperatur + grosse Eigenwärme. Vorzugstemperatur + eigenerzeugte Wärme dürften in jedem Falle die gleiche Körpertemperatur ergeben (Optimaltemperatur?).

Es ist eine in der Praxis der Königinnenzucht und in vielen Laboratorien bekannte Erscheinung, dass sich in einem Thermostaten mit Brutnesttemperatur von 35° c wohl Jungbienen tagelang halten lassen, nicht aber Flugbienen. Flugbienen ohne Möglichkeit aktiver Wärmeregulierung verbräunen bei Brutnesttemperatur. Da das Eiweiss nur wenig oberhalb der Brutnesttemperatur gerinnt, ist es verständlich, dass eine Temperaturerhöhung zu Schädigungen führt (vergl. HIMMER, 1927).

Im Imaginalleben der Arbeiterin ist also folgende Kausalkette wahrscheinlich: Corpora allata-Hormon → Stoffwechselintensität → Wärmeerzeugung → Körpertemperatur → Wahl des Aufenthaltsortes innerhalb des Stockes.

In der Puppenzeit liegen ähnliche Verhältnisse vor.

Während die Arbeiterinnen in normalen Wabenzellen aufwachsen, werden für Königinnen besonders geformte und an auffälliger Stelle liegende Weiselzellen ausgezogen. ZANDER (1947) nimmt an, dass dies eine von den Vorfahren übernommene Eigentümlichkeit sei, wie wir sie ähnlich bei stachellosen Bienen und Hummeln finden, die alle Zellen nur einmal benutzen.

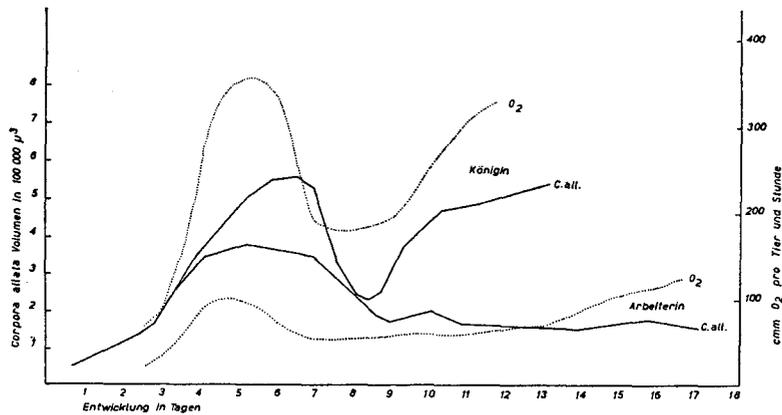


Abb. 3. — Corpora allata-Volumen und Sauerstoffverbrauch während der Entwicklung von Königin und Arbeiterin. Sauerstoffverbrauch nach MELAMPY und WILLIS (1939).

Während der Puppenzeit von Königin und Arbeiterin unterscheiden sich die Corpora allata als Bildungsstätten stoffwechselstimulierender Hormone besonders auffällig (LUKOSCHUS, 1954). Parallel dazu verlaufen die Sauerstoffverbrauchskurven (MELAMPY und WILLIS, 1939). Die Körpertemperaturmessungen während der Puppenzeit der Königin sind leider noch nicht ausreichend, um als Beweis angesehen werden zu können. Sie sind jedoch nicht dringend erforderlich, da — wie bereits vorher erwähnt — Sauerstoffverbrauch ohne Wärmeerzeugung undenkbar ist.

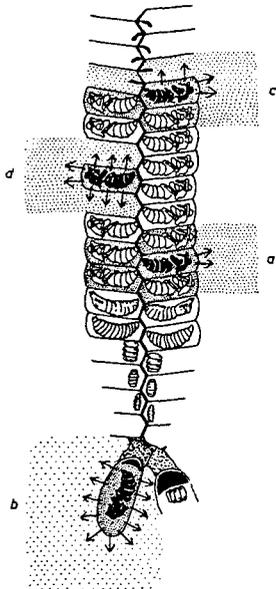


Abb. 4. — Schematischer Schnitt durch den unteren Teil einer Brutwabe eines schwarmreifen Volkes. Höhe der Temperatur ist durch Dichte der Punktierung, Temperaturabgabe durch Pfeile dargestellt.

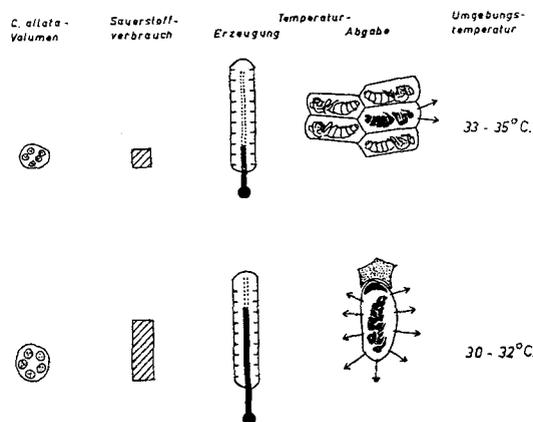
Das heisst jetzt aber, die Königinpuppe erzeugt viel Wärme, die Arbeiterinpuppe nur wenig. Die erzeugte Wärme wird in beiden Fällen an die umgebende Luft in der Wabenzelle abgegeben. Nun ist die Arbeiterin in der üblichen Wabenzelle in der Regel allseitig umgeben von gleichalten Entwicklungsstadien (Abb. 4 a). Auf die abgewandelten Verhältnisse bei lückenhafter Brut (d) und im Augenblick des Schlüpfens (c) will ich in diesem Zusammenhang nicht näher eingehen. Die Umgebungstemperatur der zu betrachtenden Wabenzelle ist an den begrenzenden sechs Zellen der gleichen Wabenseite und an den drei Zellen der entgegengesetzten Seite die gleiche wie in der beobachteten Zelle.

Nur an dem kleinen Zelldeckel herrscht die Wabengassentemperatur. Ein Temperatureausgleich kann innerhalb der Wabe nicht erfolgen. Eine Wärmeabgabe ist nur möglich durch die

kleine Fläche des Zeldeckels hindurch. Bei der Königinzelle (b) dagegen ist die Wärmeabgabe nach allen Seiten möglich.

Es ist nun zu berücksichtigen, dass die Schwarmweiselzelle stets am unteren oder seitlichen Rande des Brutnestes angebracht ist, d.h. in einer geringeren Brutnestrandtemperatur, dargestellt durch die Dichte der Punktierung. Das Temperaturgefälle zwischen Zellinnerem und Umgebung ist im Vergleich zur Arbeiterinzelle vergrössert.

Man kann also gegenüberstellen :



	Arbeiterin.	Königin.
Corpora allata-Volumen .....	klein.	gross.
Sauerstoffverbrauch .....	klein.	gross.
Temperaturerzeugung .....	klein.	gross.
Temperaturabgabemöglichkeit .....	klein.	gross.
Umgebungstemperatur .....	hoch.	gering.

Die daraus resultierende Körpertemperatur ist in beiden Kästen vermutlich die gleiche Optimaltemperatur.

Während die Stoffwechselfvorgänge im Imaginalleben der Arbeiterin die Ursache für ihr eigenes Verhalten zu sein scheinen, beeinflussen ähnliche Vorgänge in der Puppenzeit nicht das Verhalten der Puppen selbst, sondern das der bauenden Stockbienen zu einem viel früheren Zeitpunkt. Die Anordnung der Zellen darf deshalb nicht nur als Relikt primitiver Brut- und Bauformen aus der Stammesentwicklung der Honigbiene angesehen werden, sondern muss als zweckdienlicher Brutpflegeinstinkt gewertet werden.

Bei der Aufzucht von Ersatzgeschlechtstieren erscheint gegenüber der normalen Aufzucht von Schwarmköniginnen (Abb. 5) eine Abänderung in der Anordnung der Zellen.

Zellen mit jungen Maden werden von den Pflegebienen zu Nachschaffungsweiselzellen ausgezogen und reichlich mit Futtersaft versehen. Diese Zellen liegen in der Regel in der Nähe des unteren oder seitlichen Brutnestrandes mitten in den Wabengassen. Dadurch werden die Tempe-

raturverhältnisse bei Nachschaffungsköniginnen ähnlich wie bei Schwarmköniginnen. Nur in seltenen Fällen, wenn im unteren Bereich des Brutnestes keine geeigneten Maden vorhanden sind, werden auch im mittleren und oberen Teil des Brutnestes Nachschaffungszellen ausgezogen (Abb. 6).

Die in der imkerlichen Praxis in grossen Mengen benötigten Königinnen werden überwiegend als Nachschaffungsköniginnen gezogen. ZANDER u. BECKER (1923) stellten in umfangreichen Versuchen fest, dass bis zu einem Futterwechseltermin von drei Tagen Larvenzeit vollwertige Königinnen beim Umlarvverfahren entstehen. Sie weisen anatomisch keine Unterschiede zu Schwarmköniginnen auf. Bei der angewandten Methode werden die Weiselstopfen in mehreren Etagen des Zuchträhmchens mitten in das Brutnest des möglichst starken Pflegevolkes gestellt, „damit die Königinnen schön warm stehen“ (Abb. 7). Dabei treten in den oberen Latten des Zuchtrahmens andere Verhältnisse auf, als wir sie vorhin bei der Schwarmzelle besprochen haben. Die Umgebungstemperatur ist höher.

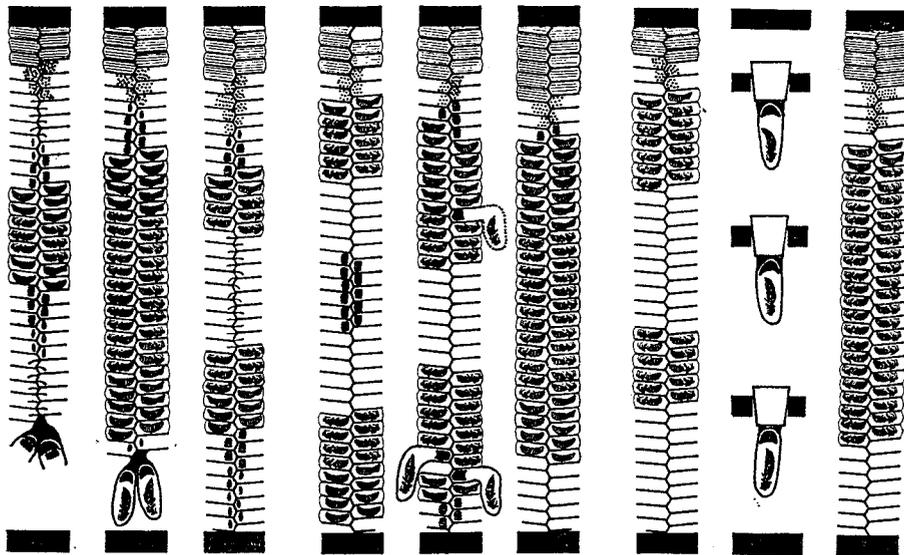


Abb. 5. — Schematischer Schnitt durch einen Teil eines schwarmreifen Volkes.

Abb. 6. — Schematischer Schnitt durch einen Teil eines Volkes mit Nachschaffungszellen.

Abb. 7\*: Schematischer Schnitt durch einen Teil eines Pflegevolkes.

\* Zellen mit Honig sind durch Schraffur, Zellen mit Pollen durch Punktierung dargestellt.

Die Abbildungen wurden nach Stempeln und Vorlagen der „Übungsbeute“ zusammengestellt, die Dr. Wohlgemuth, Landesinst. für Bienenforschung, Celle, freundlicherweise zur Verfügung stellte.

Die Erfahrung lehrt nun, dass die Weiselstopfen in der unteren Zuchtlatte bei starken Pflegevölkern besser angenommen werden als in den oberen. Auch wollen die Klagen der Imker darüber nicht verstum-

men, dass die in der Praxis der Königinnenzucht in grossen Mengen herangezogenen Nachschaffungsköniginnen den Schwarmköniginnen nicht ebenbürtig seien. Während anatomisch keine Unterschiede zu finden sind, sollen solche in der Leistung bestehen.

Dies könnte möglicherweise durch überoptimale Temperaturen verursacht sein, die innerhalb der Nachschaffungszelle entstehen.

### *Summary.*

In the course of life of a working-bee the volume of the corpora allata increases tremendously. The production of warmth depends on the hormones which are stimulating the assimilation. The production of warmth is in positive correlation to the size of the glands. The temperature of preference and the stay of the worker within the hive during the different periods of life are influenced by the intensity of assimilation and the production of warmth combined with it. The temperature of nest-breeding and the production of warmth by the swarming bees leads to superoptimal temperatures of the body.

The chrysalis of worker and queen-bee shows a different size of corpora allata-volume, as well as a different intensity of assimilation, and a different grade of warmth-production. The arrangement of the covered combs and the cells for the queen-bee makes a greatly differing delivery of temperature possible. Equal events at the breeding of queen-bees created in the manner of others are analyzed. The instincts of brood-care at the arrangement and building of swarming-cells and queen-cells created in the manner of others as well as the different acceptance of plugs for the queen-cells in the breeding-frameshow, that the condition of temperature in the cell of the queen-bee must be regarded. The inferior value of later bred queen-bees, which is so often reported, will be discussed under this aspect.

### *Résumé.*

Au cours de la vie d'une ouvrière, le volume des Corpora allata s'accroît considérablement. La production de la chaleur animale dépend de l'hormone de ces glandes stimulatrices du métabolisme. Elle est en corrélation positive par rapport à la grosseur des glandes.

La température privilégiée et le lieu de séjour des ouvrières dans la ruche durant les différents stades de leur existence sont influencées par l'intensité du métabolisme et la production de chaleur qui en dépend. La température du nid où se fait la couvée et la production de chaleur des ouvrières amènent des températures corporelles superoptimales.

Les chrysalides des ouvrières et de la reine présentent des différences dans le volume des Corpora allata, dans l'intensité du métabolisme et la production de chaleur. La disposition des rayons et des cellules de la reine qui sont tous recouverts rend possibles de grandes différences du rendement calorifique. Des phénomènes identiques peuvent être étudiés pendant l'élevage de futures reines productives. L'instinct qui se manifeste dans la protection de la couvée lors de l'établissement et de la construction des cellules de l'essaim et des futures reines productives, de même que les différences que l'on trouve dans l'emploi des couvercles des cellules dans le cadre où se fait l'élevage, amènent à tenir compte des conditions de la température dans la cellule de la reine. L'infériorité souvent mentionnée des futures reines productives doit être traitée en partant de ce point de vue.

## LITERATURVERZEICHNIS.

1953. BÜCKMANN (D.). — Über den Verlauf und die Auslösung von Verhaltensänderungen und Umfärbungen erwachsener Schmetterlingsraupen (*Biol. Zbl.*, **72** 276-311).
1952. BÜDEL (A.). — Oberes oder unteres Flugloch? (*Der Imkerfreund*, **7** [11], 107-108).
1943. BUTLER (C. G.), JEFREE (E. P.), KALMUS (H.). — The behaviour of a population of honeybees on artificial and natural life (*J. exper. Biol.*, **20**, 65-73).
1943. GÖTZE (G.). — Das Bienenvolk als psycho-physische Einheit (*Antrittsvorlesungen d. Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. a. Rh.*, H. **20**).
1925. HIMMER (A.). — Körpertemperaturmessungen an Bienen und anderen Insekten (*Erlanger Jb. Bienenkd.*, **3**, 44-115). — 1927. Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. II. Die Wärme der Bienenbrut (*Erlanger Jb. Bienenkd.*, **5**, 1-32). — 1927. Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushaltes im Nestbau sozialer Hautflügler (*Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **5**, 375-389).
1950. KLOOT (W. van der), WILLIAMS (C. M.). — An experimental analysis of the spinning behaviour of the Cecropia Silkworm (*Anat. Record*, **108**, 511-512). — 1953. Cocoon construction by the Cecropia Silkworm. II. The role of the internal environment (*Behaviour* [Leiden], **5**, 157-174).
1931. KRATKY (E.). — Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (*Z. wiss. Zool.*, **139**, 120-200).
1954. LUKOSCHUS (F.). — Untersuchungen zur Entwicklung der Kastenmerkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Dissertation, Göttingen*). — 1955. Untersuchungen zur Metamorphose der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Insectes sociaux*, **2**, 147-162).
1939. MELAMPY (R. M.), WILLIS (E. R.). — Respiratory metabolism during larval and pupal development of the female honeybee (*Apis mellifica* L.) (*Physiol. Zool.*, **12**, 302-311).
1953. MEYERHOFF (G.). — Untersuchungen über die Thermotaxis der Honigbiene *Apis mellifica* L. (*Arch. Geflügelzucht u. Kleintierkunde*, **2**, 36-68).
1950. PIEPHO (H.). — Hormonale Grundlagen der Spinnfähigkeit bei Schmetterlingsraupen (*Z. Tierpsychologie*, **7**, 424-434).
1952. RIBBANDS (C. R.). — Division of labour in the honeybee community (*Proc. Roy. Soc. London*, ser. B., **140**, 32-43).
1953. RIBBANDS (C. R.). — The behaviour and social life of honeybees (*Bee Research Assoc.*, 352 S., London).
1925. RÖSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. vergl. Physiol.*, **2**, 571-631). — 1927. Über die Bautätigkeit und das Alter der Baubienen (*Z. vergl. Physiol.*, **6**, 264).
1949. THOMSEN (E.). — Influence of the corpus allatum on the oxygen consumption of adult *Calliphora erythrocephala* (*J. exper. Biol.*, **26**, 137).
1955. WIEDBRAUCK (J.). — Vom Spinnen bei Schmetterlingsraupen und seiner Abhängigkeit von Metamorphosehormon [*Z. f. Tierpsychologie (im Druck)*].
1925. ZANDER (E.), BECKER (F.). — Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene II. (*Erlanger Jb. Bienenkd.*, **3**, 161-223).
1944. ZANDER (E.). — *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*. V. Die Zucht der Biene (Ulmer, Stuttgart, 6. Aufl.). — 1947. *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*. IV. Das Leben der Biene (Ulmer, Stuttgart, 5. Aufl.). — 1951. *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*. III. Der Bau der Biene (Ulmer, Stuttgart, 4. Aufl.).

## DISCUSSION

Dr. GONTARSKI. — Nach eigenen thermoelektrischen Messungen an ♀-Zellen möchte ich nicht annehmen, dass thermische Reize für die Lokalisation beim Bau der ♀-Zellen in Frage kommen. Theoretisch kann ebensogut angenommen werden, dass die ♀-Larve infolge eines intensiveren Stoffwechsels ein anderes Temperatur-Optimum besitzt als die ♂-Larve. Im übrigen sind die Brutzellen weit weniger Wärmeproduzenten als Rezipienten für die durch die Arbeiterinnen erzeugte Brutwärme. In dieser Hinsicht bietet aber gerade die ♀-Zelle infolge ihrer grösseren Oberfläche weit günstigere Wärmeaufnahmemöglichkeiten.

Dr. KARLSON. — Ist es gerechtfertigt, aus dem histologischen Bild und aus der Grösse der innersekretorischen Drüsen so weitgehende Schlüsse auf ihre Funktion und Hormonproduktion zu ziehen ?

Dr. LUKOSCHUS. — Die Beobachtung der Drüsen bei kurz aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien ist die bei derartigen Untersuchungen übliche Methode. Ihre Berechtigung ist auch bei der Biene experimentell bestätigt.

Dr. HÜSING. — Ist bei Beurteilung der Lage der Weiselzellen am Rande des Brutnestes an eventuelle Einflüsse der Luftfeuchtigkeit gedacht, die innerhalb des Brutnestbereiches ebenfalls Änderungen aufweist wie die Temperatur.

Dr. LUKOSCHUS. — Die Feuchtigkeit wurde in diesem Zusammenhang nicht beachtet.

Dr. DREHER. — Nach den Ausführungen des Herrn Dr. Lukoschus könnte der Eindruck entstehen, daß die Anordnung der Weiselzellen nur durch Temperaturreize bestimmt wird. Diese Auffassung erscheint mir sehr bedenklich. Sie steht nämlich im Widerspruch zu praktischen Beobachtungen, vor allem auch an den Bienenkörben der Lüneburger Imker. Wenn die Waben im Innern des Brutnestes beschädigt sind (z.B. durch durchgebohrte Holzstäbe), so zögern die Bienen nicht, dort Weiselzellen anzusetzen. Dies spricht dafür, daß die Anordnung der Weiselzellen in erster Linie ein Raumproblem ist. Daneben könnte auch die Verteilung der aus dem Brutnest verdrängten Jungbienen eine Rolle spielen.