

PRZEMYSŁAW GRODZICKI i MICHAŁ CAPUTA

*Uniwersytet Mikołaja Kopernika w Toruniu,  
Instytut Biologii Ogólnej i Molekularnej,  
Zakład Fizjologii Zwierząt  
Gagarina 9, 87-100 Toruń  
e-mail: grodzick@biol.uni.torun.pl*

## BIOLOGIA TERMICZNA PSZCZOŁ – ZDUMIEWAJĄCA PRZEMIANA OD ZMIENNOCIEPLNOŚCI DO STAŁOCIEPLNOŚCI

### WSTĘP

Środowisko, w jakim żyje organizm, determinuje przebieg jego procesów życiowych. Ponieważ wiele czynników środowiskowych wykazuje ogromną zmienność, zarówno pod względem przestrzennym (geograficznym), jak i czasowym (dobowym oraz sezonowym), dla zachowania czynności życiowych organizmu konieczne jest utrzymanie stałości jego środowiska wewnętrznego, czyli **homeostazy**.

Jednym z najważniejszych czynników fizycznych, mających wpływ na sprawność pro-

cesów fizjologicznych, jest temperatura. Aby mogły one przebiegać bez zakłóceń, każdy organizm zwierzęcy musi utrzymywać temperaturę wnętrza ciała na określonym, względnie stałym poziomie. O regulacji temperatury wnętrza ciała możemy mówić wtedy, gdy zwierzę, używając środków behawioralnych lub fizjologicznych, a najczęściej obu równocześnie, utrzymuje stałą temperaturę całego ciała, albo jego części, powyżej lub poniżej temperatury otoczenia (HEINRICH 1981a).

### STRATEGIE TERMOREGULACJI W ŚWIECIE ZWIERZĄT

Różne strategie termoregulacyjne stanowią kryterium termobiologicznej klasyfikacji zwierząt (CASEY 1981, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997, BLIGH 1998). Najbardziej znany i powszechnie używany jest podział zwierząt na stało- i zmiennocieplne.

Stałocieplność – **homeotermia** – jest wynikiem endogennej produkcji ciepła, umożliwiającej utrzymywanie temperatury wnętrza ciała na stałym poziomie, niezależnie od zmian temperatury na zewnątrz organizmu. Zdaniem NARĘBSKIEGO i GRYGOŃ (1981) stałocieplność jest ogromnym osiągnięciem ewolucyjnym, ponieważ pozwala na precyzyjne utrzymywanie temperatury wnętrza ciała w dość wąskim

zakresie (na poziomie  $38 \pm 2^\circ\text{C}$ ). W ten sposób zapewniona jest największa sprawność biochemiczna białek enzymatycznych i optymalny stan fizyczny błon lipidowo-białkowych, a więc istnieje możliwość optymalnej pracy narządów wewnętrznych organizmu.

W przypadku zmiennocieplności – **poikilotermii** – z powodu niewielkiego tempa metabolizmu i niewielkiej efektywności endogennej produkcji ciepła, temperatura wnętrza ciała nie różni się od temperatury otoczenia i zmienia się wraz z nią. Jednak zwierzęta zmiennocieplne potrafią niwelować termiczne wpływy środowiska i niekiedy utrzymują temperaturę ciała na względnie stałym poziomie.

Dlatego bardzo ważnym kryterium różnicującym organizmy zwierzęce pod względem termobiologicznym jest źródło energii używanej do podwyższenia i regulacji temperatury ciała. Pozyskiwanie energii cieplnej z otoczenia określa się jako **ektotermię**, natomiast jeśli pochodzi ona z procesów metabolicznych organizmu, mówimy o **endotermii** (HEINRICH 1981a, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997, BLIGH 1998).

Linie podziału świata zwierzęcego na stało- i zmiennocieplne łamią zwierzęta, które w pewnych okresach swojego życia regulują temperaturę wnętrza ciała, lub tylko pewnej jego części, z precyzją obserwowaną u zwierząt stałocieplnych, natomiast w innych okresach (np. w okresie spoczynku) zachowują się jak typowe zwierzęta zmiennocieplne. Podczas spoczynku temperatura wnętrza ich ciała może zmieniać się równoległe do zmian temperatury środowiska, natomiast w czasie aktywności jest od niej całkowicie niezależna. W tym przypadku mówimy o przemiennocieplności – **heterotermii**. Zwierzęta przemiennocieplne do regulacji temperatury wnętrza ciała naprzemiennie wykorzystują endo- i ektotermię (HEINRICH 1981, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997). Do tej grupy zwierząt należą na przykład drobne gryzonie, u których faza ektotermiczna przypada na okres zimy i nosi nazwę **hibernacji\***, oraz drobne ptaki i nietoperze, które w stan ektotermicznego **torporu** zapadają w rytmie dobowym. Dzięki tym stanom fizjologicznym zwierzęta mogą w niesprzyjających warunkach ograniczyć swoje zapotrzebowanie pokarmowe i energetyczne i w ten sposób przetrwać okresy niesprzyjające dla życia (NARĘBSKI i GRYGOŃ 1981, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

Uogólniając można stwierdzić, że temperatura wnętrza ciała zwierzęcia zależy od kombinacji wielu czynników: temperatury środowiska, fizjologicznej modulacji fizycznych dróg wymiany ciepła między organizmem a środowiskiem oraz od szybkości wytwarzania ciepła

w organizmie. Biorąc pod uwagę powyższe stwierdzenie, można wyróżnić dwa podstawowe mechanizmy regulacji temperatury wnętrza ciała: behawioralny i fizjologiczny.

Termoregulacja behawioralna (etologiczna), to strategia ektotermiczna, której istotą jest wykorzystywanie przez organizm zwierzęcy otaczającego środowiska jako źródła ciepła do ogrzania ciała lub jako pochłaniacza ciepła, umożliwiającego ochłodzenie ciała. Strategia ta jest realizowana poprzez odpowiednie zachowanie zwierzęcia, polegające na wyszukiwaniu preferowanych warunków mikroklimatycznych: wybieraniu miejsc o określonej temperaturze, ogrzewaniu ciała przy wykorzystaniu promieniowania słonecznego i wymianie ciepła z elementami środowiska nieożywionego lub innymi organizmami (CASEY 1981, JANISZEWSKI 1985, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

W odróżnieniu od behawioralnej termoregulacji ektotermicznej, termoregulacja fizjologiczna (endotermiczna) polega na endogennej regulacji temperatury wnętrza ciała, wynikającej z produkcji i wymiany ciepła za pośrednictwem wewnętrznych mechanizmów danego organizmu. Zwierzę zaspokaja potrzeby energetyczne wykorzystując własne procesy metaboliczne, których ubocznym produktem jest ciepło. W stresie chłodu możliwe jest jednak znaczne podwyższenie tempa metabolizmu, podyktowane wyłącznie potrzebami termoregulacyjnymi. Organizm endotermiczny jest zwykle bardzo efektywnie izolowany termicznie. Do najczęściej spotykanych izolatorów termicznych należą włosy (u ssaków), pióra (u ptaków), a także dobrze rozwinięta podściółka tłuszczowa (u przedstawicieli obu tych gromad żyjących w strefie podbiegunowej). Znakomitą izolację termiczną ciała mają również niektóre owady, o czym będzie mowa w rozdziale następnym. Nadmiar ciepła może być odprowadzany z jednego narządu do innego dzięki krążeniu płynów ustrojowych (HEINRICH 1981, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

#### TERMOREGULACJA OWADÓW

Na termoregulację owadów składa się niezwykle bogaty repertuar reakcji behawioralnych i fizjologicznych. Większość gatunków tej

gromady realizuje ektotermiczną strategię termoregulacji. Jednak u niektórych owadów, głównie u owadów sprawnie latających, ponad

\*Więcej o zjawisku hibernacji dowie się Czytelnik z artykułów zamieszczonych w KOSMOSIE 50, 1–2, 2001

wszelką wątpliwość stwierdzono zdolność do okresowej endotermii (HOCKING 1953, BARTHOLOMEW i CASEY 1978, KAMMER i HEINRICH 1978, NARĘBSKI i GRYGOŃ 1981, GRYGOŃ i NARĘBSKI 1982, BEENAKKERS i współaut. 1984, JANISZEWSKI 1985, PO CZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

Temperatura wnętrza ciała owadów jest wypadkową działania wielu czynników. Wśród nich należy wymienić zmiany tempa metabolicznej produkcji ciepła oraz zmiany szybkości utraty ciepła do otoczenia lub napływu ciepła z otoczenia do organizmu. W warunkach spoczynkowych ciepło pochodzące z przemian metabolicznych nie ma większego znaczenia, dlatego że tempo metabolizmu jest wówczas bardzo niskie. Sytuacja zmienia się diametralnie podczas wysiłku fizycznego, głównie dzięki pracy mięśni poruszających skrzydłami, które są wtedy głównym źródłem ciepła dla ciała owada. Nadmiar wytwarzanego w ten sposób ciepła, który mógłby wywołać przegrzanie organizmu, zostaje rozproszony do środowiska poprzez reakcje fizjologiczne pobudzające promieniowanie, przewodnictwo, konwekcję i chłodzące parowanie wody (KAMMER i HEINRICH 1978, JANISZEWSKI 1985, PO CZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

Wymiana ciepła przez promieniowanie polega na jego emisji w postaci długofalowego promieniowania podczerwonego oraz pochłanianiu krótkofalowego promieniowania słonecznego i promieniowania podczerwonego, pochodzącego z innych źródeł. Warunkiem wymiany ciepła na tej drodze jest istnienie różnicy temperatury między ciałem owada a jego otoczeniem. Efektywność uzyskiwania ciepła przez promieniowanie zależy od kształtu ciała, powierzchni absorbującej promieniowanie oraz jej ustawienia względem źródła ciepła – na przykład słońca (kąt padania promieni słonecznych).

Wymiana ciepła na drodze przewodnictwa polega na przekazywaniu energii bezładnego ruchu (energii kinetycznej) jednym grupom cząsteczek przez inne, przy czym żadne z nich nie zmieniają swojego położenia. Przy wymianie ciepła na tej drodze konieczny jest fizyczny kontakt między ciałami.

Wymiana ciepła na drodze konwekcji polega na unoszeniu ciepła razem z ośrodkiem, czyli otaczającym powietrzem lub wodą. Naturalna konwekcja zachodzi wtedy, gdy ruch ośrodka, w obrębie którego przenoszone jest ciepło, jest wynikiem istnienia gradientów gęstości, spowodowa-

nych niejednakową temperaturą różnych okolic ośrodka. W przypadku konwekcji wymuszonej, ruch ośrodka spowodowany jest działaniem sił zewnętrznych, na przykład ciśnienia.

Rozpraszanie ciepła na drodze parowania polega na pobieraniu ciepła przez wodę parującą z powierzchni ciała. W wyniku tego procesu temperatura ciała może być utrzymywana na poziomie niższym od temperatury otoczenia (JANISZEWSKI 1985, PO CZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

#### TERMOREGULACJA BEHAWIORALNA

Termoregulacja behawioralna obejmuje różne przejawy zachowania związane z wyborem przez zwierzę określonej temperatury otoczenia, umożliwiające stabilizację temperatury wnętrza ciała na optymalnym poziomie. Do najbardziej typowych zachowań termoregulacyjnych owadów należy zmiana ustawienia ciała względem padających promieni słonecznych. Przykładem może tu być wystawianie pewnych części ciała owada na działanie promieni słonecznych. Tak zwana pozytywna orientacja (ang. positive orientation) w stosunku do promieni słonecznych, wygrzewanie się (ang. basking), występuje w okresach, kiedy temperatura powietrza jest niższa od zakresu temperatury, w którym te zwierzęta mogą się sprawnie poruszać. Owady ustawiają wtedy długą oś ciała prostopadłe do źródła promieniowania i maksymalnie zwiększają pobieranie ciepła na drodze promieniowania – wskutek zwiększenia powierzchni ciała wystawionej na jego działanie. W wysokiej temperaturze otoczenia ustawienie długiej osi ciała w stosunku do źródła promieniowania zmienia się z prostopadłego na równoległe. W ten sposób pochłanianie ciepła na drodze promieniowania, zmniejsza się do minimum, natomiast wydawnie rośnie tempo oddawania ciepła przez organizm na drodze konwekcji. Wyżej opisane reakcje behawioralne występują u cykad, ważek, chrząszczy oraz niektórych motyli i ich gąsienic.

Bardzo ważną rolę w termoregulacji owadów odgrywają skrzydła. Jeżeli charakteryzują się dużą powierzchnią, jak na przykład u motyli, stanowią doskonały efektor absorbujący ciepło na drodze promieniowania. Niektóre motyle, na przykład *Papilio polyxenes*, w niskiej temperaturze, ustawiają grzbietową stronę ciała oraz przednie i tylne skrzydła prostopadłe do promieni słonecznych, natomiast w

wysokiej składają skrzydła do góry. Inne – na przykład *Colias eurytheme* – w niskiej temperaturze składają skrzydła do góry, ale jednocześnie ustawiają boczną stronę ciała prostopadle do promieni słonecznych. Podczas wygrzewania się zmieniają kąt nachylenia ciała i skrzydeł aby maksymalnie wykorzystać energię światła słonecznego (CLENCH 1966, CASEY 1981, JANISZEWSKI 1985).

Jednym z najbardziej istotnych czynników wpływających na ilość ciepła absorbowanego przez owada na drodze promieniowania jest kolor powierzchni ciała. Z fizycznego punktu widzenia organizm owada jest ciałem doskonale czarnym dla promieniowania podczerwonego, czyli praktycznie cała energia tego promieniowania jest pochłaniana (SCHMIDT-NIELSEN 1997). Około 50% energii promieniowania słonecznego stanowi promieniowanie widzialne, które jest w różnym stopniu absorbowane przez powierzchnie o różnych kolorach. U większości owadów wzory ubarwienia mają podłoże strukturalne i nie mogą być zmieniane w odpowiedzi na zmiany temperatury środowiska. Jednak niektóre owady, na przykład australijskie koniki polne (*Kosciuscola tristis*), zmieniają kolor powierzchni ciała w odpowiedzi na zmiany temperatury zewnętrznej. Poniżej 15°C, gdy wygrzewają się, przyjmują czarną barwę ciała, natomiast przy wyższych temperaturach, powierzchnia ciała staje się niebieska. Taka reakcja jest skutkiem migracji ziaren pigmentu w komórkach nabłonkowych w odpowiedzi na zmianę temperatury (CASEY 1981, JANISZEWSKI 1985).

Poza zmianami ułożenia ciała i jego ubarwienia owady mogą też regulować temperaturę wnętrza ciała przez wybór określonego mikrośrodowiska. Jeżeli temperatura otoczenia jest tak wysoka, że eliminuje normalną aktywność ruchową, przedstawiciele wielu gatunków owadów poszukują miejsc zacienionych i przerywają aktywność ruchową do czasu, kiedy temperatura obniży się. W niskiej temperaturze otoczenia poszukują natomiast miejsc cieplejszych, na przykład zagrzebują się w gnijących szczątkach organicznych. U owadów prowadzących naziemny tryb życia znaczenie w termoregulacji mają szczególne formy zachowania, na przykład „szczudłowanie” (ang. stilting), polegające na wyniesieniu ciała w górę, jakby na szczudłach, gdy temperatura gruntu podnosi się powyżej temperatury powietrza oraz przyleganie do podłoża (ang. crouching), gdy temperatura powietrza staje się za

niska, a grunt utrzymuje wyższą temperaturę, przez co zwiększa się tempo pochłaniania ciepła na drodze przewodnictwa, a znacznie zmniejsza się konwekcyjna utrata ciepła. Dzięki samym tylko zmianom pozycji ciała możliwe jest utrzymanie temperatury ciała na stałym poziomie mimo zmian temperatury powietrza (CASEY 1981, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

Podczas lotu niektóre owady, na przykład motyle, ważki czy szarańcza, mogą zmieniać sposób lotu z trzepoczącego na ślizgowy w wysokich temperaturach i odwrotnie w niskich. Owady aktywne w ciągu dnia muszą uwzględniać absorpcję ciepła pochodzącego z promieniowania słonecznego. Jeżeli nie mają sprawnych mechanizmów oddawania ciepła, są zmuszone do drastycznego ograniczania aktywności w określonych porach dnia, gdy suma ciepła powstającego w czasie pracy mięśni poruszających skrzydłami i ciepła wymienianego na drodze promieniowania pozwala na utrzymanie temperatury tułowia w zakresie odpowiednim dla lotu (CASEY 1981, JANISZEWSKI 1985).

Bardzo ciekawym przejawem termoregulacji behawioralnej jest spotykana u owadów społecznych termoregulacja zespołowa. W tym przypadku współdziałanie poszczególnych członków kolonii przyczynia się do zapewnienia optymalnych warunków termicznych całej grupie. Termoregulacja zespołowa odbywa się w miejscach gniazdowania, dzięki skupianiu się zwierząt w zespoły o dużej liczbie osobników, izolacji termicznej gniazd i wzajemnemu ogrzewaniu się przez poszczególne osobniki kolonii. Jej skutkiem jest zapewnienie odpowiednich warunków dla rozwoju całej społeczności zwierzęcej, aktywności pojedynczych osobników, wychowywania potomstwa niemal przez cały rok i przeżycie niesprzyjającego okresu zimowego (CASEY 1981, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

#### TERMOREGULACJA FIZJOLOGICZNA

Regulacja temperatury wnętrza ciała wiąże się z utrzymywaniem równowagi dynamicznej pomiędzy produkcją ciepła przez organizm a jego utratą do otoczenia. Fizjologiczne mechanizmy regulacji temperatury wnętrza ciała (temperatury tułowia) owadów współdziałają z mechanizmami behawioralnymi, wpływającymi na wymianę ciepła między organizmem a otoczeniem. Oba te procesy, kontrolujące produkcję ciepła i jego wymianę, są uzależnio-



ne od budowy anatomicznej zwierzęcia i jego właściwości fizjologicznych oraz warunków środowiska. Najważniejszą rolę w anatomicznych uwarunkowaniach regulacji temperatury ciała owadów odgrywają następujące czynniki: masa ciała, jego powierzchnia względna, czyli stosunek powierzchni do masy ciała oraz izolacja termiczna ciała (BARTHOLOMEW 1981). Tułów wielu owadów, na przykład motyli, pszczół i trzmieli, jest pokryty szczecinkami – gęsto ułożonymi włoskami albo łuskami włosowatego kształtu. Tworzą one izolację termiczną, która bardzo efektywnie zmniejsza szybkość wymiany ciepła między tułowiem a otoczeniem. Stwierdzono, że pozbawienie owada tej osłony znacznie ogranicza możliwość kumulowania ciepła wewnątrz tułowia. (NARĘBSKI i GRYGOŃ 1981, KAMMER 1981, GRYGOŃ i NARĘBSKI 1982, JANISZEWSKI 1985, POCZOPKO 1990, SCHMIDT-NIELSEN 1997).

Podczas lotu, z powodu intensywnego i ciągłego wysiłku mięśniowego, związanego z tym sposobem poruszania się, produkcja ciepła jest bardzo wysoka, bowiem aż 80% energii wytwarzanej podczas skurczów mięśni ulega zamianie na ciepło. Doprowadza to do szybkiego ogrzewania pracującej tkanki, a zarazem całego wnętrza tułowia (KAMMER i HEINRICH 1978, JANISZEWSKI 1985, SCHMIDT-NIELSEN 1997). Podczas lotu stabilizacja temperatury wnętrza tułowia owada okresowo endotermicznego, na przykład cmy, pszczoły miodnej czy chrząszcza biegacza, polega na regulacji tempa rozpraszania ciepła, nie zaś tempa jego produkcji. Ilość energii produkowanej przez mięśnie poruszające skrzydłami zależy od potrzeb wysiłkowych i nie ulega zmianie w warunkach przegrzania czy przechłodzenia. Stała, bezpieczna dla życia temperatura tułowia w wysokich temperaturach otoczenia jest utrzymywana dzięki maksymalizacji tempa utraty ciepła, zaś w niskich temperaturach otoczenia – dzięki jej minimalizacji. Jednym z głównych czynników odpowiedzialnych za regulację przepływu ciepła w ciele owada jest krążenie hemolimfy. U ciem, trzmieli i ważek w wysokich temperaturach otoczenia krążąca

hemolimfa przenosi nadmiar ciepła z tułowia do słabo izolowanego termicznie odwłoka, z którego ciepło jest łatwo oddawane do otaczającego środowiska. W niskich temperaturach środowiska przepływ ciepła z tułowia do odwłoka jest ograniczany przez mechanizmy fizjologiczne. U ciem (HEINRICH i BARTHOLOMEW 1972) odbywa się to przez zmniejszenie częstotliwości i amplitudy skurczów serca. U trzmieli (HEINRICH 1974, 1976, 1977) zmienia się charakterystyka pracy serca i przepływu krwi, tak że staje się możliwa przeciwna wymiana ciepła między strumieniem hemolimfy opuszczającej tułów, a tym skierowanym dotułowiu. Mechanizm ten zapewnia kumulację ciepła w tułowiu podczas ekspozycji owada na chłód. U pszczół odpowiednie ustawienie naczyń krwionośnych w styliku (łac. *petiolus*), nazywanym także trzonkiem, sugeruje istnienie podobnego mechanizmu przeciwnego, zapewniającego kumulację ciepła wewnątrz tułowia (HEINRICH 1993, 1996, GRYGOŃ i NARĘBSKI 1982).

Nerwowe mechanizmy koordynujące efekty produkcji ciepła i jego rozpraszania są jeszcze słabo poznane u owadów. Obecność neuronów termowrażliwych (których aktywność bioelektryczna zależy od temperatury), sterujących reakcjami termoregulacyjnymi, stwierdzono w zwojach tułowiowych u cmy oraz w mózgu pszczoły i karaczana (KAMMER 1981, JANISZEWSKI 1985).

Jakkolwiek temperatura wpływa na aktywność neuronów, tak jak na przebieg wszystkich procesów biologicznych, jej oddziaływanie nie jest jedynym czynnikiem koordynującym procesy termoregulacyjne. Poziom regulowanej temperatury może być też dostosowywany do rodzaju zachowania (żerowanie, opieka nad potomstwem, zachowania agresywne) i obciążenia organizmu wysiłkiem fizycznym (HEINRICH 1979). Tak więc mechanizmy nerwowe kontrolujące temperaturę ciała zwierzęcia współgrają z nerwowymi mechanizmami kontrolującymi różne rodzaje zachowania (KAMMER 1981).

#### TERMOREGULACJA PSZCZOŁY MIODNEJ (*APIS MELLIFERA* L.)

##### TERMOREGULACJA POJEDYNCZEGO OSOBNIKA

Pszczoła miodna, *Apis mellifera*, należy do owadów heterotermicznych, które wykształciły zdolność okresowego, ograniczone-

go do okresu aktywności, utrzymywania temperatury wnętrza ciała na określonym, względnie stałym poziomie, niezależnie od temperatury otoczenia. Dzięki tej właściwości może zachować pełną aktywność w bardzo szerokim,

sięgającym 39°C (7–46°C), zakresie temperatury środowiska. Głównym źródłem ciepła, podobnie jak u innych owadów charakteryzujących się okresową endotermią, jest termogeneza mięśni poruszających skrzydłami. W chłodzie, poniżej temperatury pozwalającej na ciągły lot, odbywa się on z przerwami. Podczas przerw w locie włącza się termogeneza polegająca na drzeniu mięśniowym, czyli izometrycznych skurczach mięśni poruszających skrzydłami. W czasie spoczynku przed lotem w wysokiej temperaturze otoczenia taka rozgrzewka jest niepotrzebna, mięśnie poruszające skrzydłami są nieaktywne i produkcja ciepła jest niska.

Wzorzec skurczów mięśni obserwowany podczas rozgrzewki różni się od wzorca rejestrowanego podczas lotu, głównie synchronicznym pobudzeniem mięśni antagonistycznych, które w locie działają naprzemiennie. Dzięki spoczynkowej termogenezie drzeniowej, wewnątrz tułowia pszczoły i zlokalizowane tam mięśnie osiągają temperaturę 36–37°C. Pozwala to na podjęcie lotu w chłodzie oraz zapewnia długotrwałe utrzymanie w tych warunkach podwyższonej temperatury tułowia. Ciepło produkowane przez pracujące mięśnie pozwala też na ogrzewanie i regulowanie temperatury gniazda, w którym zamieszkuje rój pszczoł (HEINRICH 1993, 1996).

W związku ze stosunkowo małą masą ciała, która wynosi zaledwie 0,11 g, i niekorzystną proporcją powierzchni do masy ciała, pszczoły są bardzo podatne na utratę ciepła. Kompenzują to bardzo wydajne mechanizmy oszczędzania ciepła. Mechanizmy te, tak samo jak u innych owadów charakteryzujących się okresową endotermią, wiążą się z regulacją rozpraszania ciepła. Natomiast regulacja temperatury tułowia przez dostosowanie produkcji ciepła w mięśniach występuje jedynie podczas rozgrzewki przed lotem i podczas aktywności naziemnej. Praca mięśni poruszających skrzydłami podlega w tych warunkach regulacji neurogennej, czyli zależy od częstotliwości potencjałów czynnościowych w motoneuronach tych mięśni. Podczas lotu nie jest możliwe wykorzystanie tego mechanizmu, gdyż regulacja pracy mięśni jest miogenna (niezależna od częstotliwości potencjałów czynnościowych w motoneuronach pobudzających te mięśnie, wynikająca ze sprężystości włókien mięśniowych oraz ściskanego przez nie zewnętrznego szkieletu tułowia). W takich warunkach produkowane są duże ilości ciepła, a zużycie energii

zmienia się czynnie jedynie w odpowiedzi na zapotrzebowanie wysiłkowe, nie zaś pod wpływem zmian temperatury tułowia. Pogląd ten, głoszony przez HEINRICHA (1993, 1996) jest obecnie krytykowany. ROBERTS i HARRISON (1998), badając tempo metabolicznej produkcji ciepła u *Apis mellifera* i *Centris pallida*, stwierdzili, że ze wzrostem temperatury otoczenia mięśniowa produkcja ciepła podczas lotu obniża się. Sugeruje to, że mięśniowa produkcja ciepła podporządkowana jest także potrzebom termoregulacji, a nie wyłącznie potrzebom wysiłkowym. Przy zmianie temperatury otoczenia z 21 na 33°C tempo produkcji ciepła obniża się ponad sześciokrotnie silniej niż wzrasta rozpraszanie ciepła na drodze parowania, co sugeruje, że u pszczoł podczas lotu właśnie zmiana tempa metabolizmu może być głównym mechanizmem termoregulacji.

Pszczoły *Apis* tworzą społeczności liczące nawet dziesiątki tysięcy osobników. Są one stłoczone w gnieździe, w niewielkiej przestrzeni, co umożliwia kumulację ciepła metabolicznego poszczególnych osobników wewnątrz gniazda. Można powiedzieć, że życie społeczne pszczoł rzutuje na regulację temperatury przez pojedynczego osobnika, ponieważ pozwala mu na rozpoczęcie lotu bez konieczności uprzedniego rozgrzewania mięśni. Temperatura regulowana w gnieździe (36–37°C) umożliwia optymalną pracę narządów organizmu, głównie zaś układu nerwowego i mięśniowego (HEINRICH 1981b, SOUTHWICK 1983).

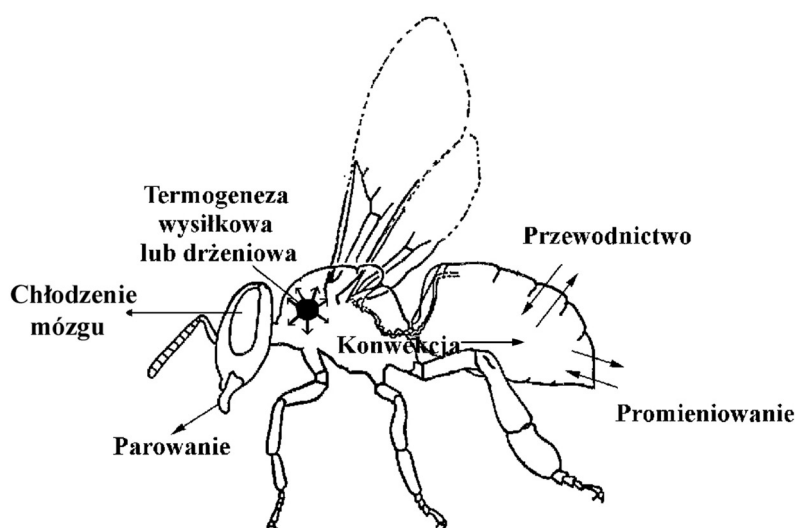
W chłodzie podczas wylotu z ula następuje natychmiastowy wzrost szybkości utraty ciepła na drodze konwekcji. Ruch z dość dużą prędkością powoduje znaczne straty ciepła z organizmu i doprowadza do obniżenia jego temperatury. Konwekcyjna utrata ciepła jest częściowo niwelowana dzięki gęstemu pokryciu tułowia włoskami. Pszczoła opuszcza gniazdo, gdy temperatura jej tułowia osiąga około 37°C. Podczas lotu w skrajnym chłodzie ciepłota tułowia może się obniżyć nawet do 25°C. W tych warunkach temperatura tułowia pszczoł wracających do ula wynosi mniej więcej 30°C, co jest wartością minimalną dla sprawnego lotu. W zimnie pszczoła musi co pewien czas przerywać lot, przez co zmniejsza się konwekcyjna utrata ciepła. Jednocześnie następuje włączenie termogenezy drzeniowej, dzięki której temperatura tułowia zostaje podwyższona i owad może wznowić lot (HEINRICH 1993, 1996).

Rozgrzewanie mięśni i utrzymywanie wysokiej temperatury tułowia umożliwiają specy-

ficzne mechanizmy anatomiczne. W trzonku, drugim, silnie zwężonym segmencie odwłoka, znajduje się 9 pętli aortalnych przebiegających w sąsiedztwie naczyń brzusznego. Hemolimfa ogrzana w tułowiu omywa te pętle i zanim powróci do serca leżącego w odwłoku, schładza się, ogrzewając hemolimfę przepływającą przez pętle aortalne z odwłoka do tułowia. Tworzy się w ten sposób przeciwprądowy wymiennik ciepła, którego funkcję fizjologiczną opisaliśmy w poprzednim rozdziale. Pętle aorty stanowią wielką powierzchnię czynną wymiany ciepła, a ponadto powodują powstanie oporu przepływu hemolimfy, zmniejszającego szybkość jej przepływu i wydłużającego czas wymiany ciepła. Pozwala to na uniknięcie przepływu ochłodzonej hemolimfy z odwłoka do tułowia.

umożliwiający transport ciepła na drodze przewodnictwa. Nie mniej ważne jest jednak występujące wówczas chłodzenie do  $44^{\circ}\text{C}$  mózgu owada, który prawdopodobnie, tak samo jak u ssaków, jest szczególnie wrażliwy na przegrzanie. Mechanizm ten jest więc analogiczny do mechanizmu wybiórczego chłodzenia mózgu, funkcjonującego u ssaków (CAPUTA 1993). Regulacja rozpraszania ciepła przez przegrzany organizm odbywa się poprzez wydzielanie lub wciąganie kropli. (HEINRICH 1993, 1996). Automatyczne mechanizmy regulacji temperatury ciała u pszczoły ilustruje Rycina 1.

Poza automatycznymi mechanizmami regulacji temperatury wnętrza ciała, opartymi na modulacji termogenezy i termolizy,



Ryc. 1. Procesy termoregulacyjne pszczoły miodnej (wg Snodgrassa za HEINRICHEM 1996, zmodyfikowana).

Podczas lotu w upalne dni pszczoła wykorzystuje mechanizmy zapewniające sprawne oddawanie ciepła z organizmu do środowiska i ochłodzenie przegrzanego organizmu. Lot jest możliwy nawet w temperaturze otoczenia  $46^{\circ}\text{C}$ . W tych warunkach temperatura tułowia pozostaje o  $1^{\circ}\text{C}$  niższa niż temperatura powietrza. Mechanizmem sprawnie obniżającym temperaturę głowy i tułowia jest utrata ciepła na drodze parowania. W wysokich temperaturach otoczenia lub przy selektywnym ogrzewaniu głowy owad „zwraca” i utrzymuje w okolicy otworu gębowego kroplę zawartości wola, tak zwany nakrop, czyli nektar pobrany z kwiatów i poddany wstępnej obróbce w przewodzie pokarmowym. Jest to dość rozcieńczony wodny roztwór cukrów. Parowanie wody z tego roztworu pociąga za sobą utratę znacznej ilości ciepła. Dzięki temu pomiędzy ochłodzoną głową a tułowiem powstaje gradient temperatury

pszczoła wykorzystuje mechanizmy behawioralne. Polegają one na poszukiwaniu mikrośrodków o określonej temperaturze, oraz na współdziałaniu z innymi osobnikami kolonii, którego łącznym efektem jest regulacja temperatury całej kolonii.

#### RÓJ PSZCZELI – SUPERORGANIZM STAŁOCIEPLNY

Termoregulacja zespołowa jest domeną owadów tworzących mniej lub bardziej zorganizowane społeczności, takich jak termity, mrówki, osy i pszczoły. Precyzja stabilizacji temperatury podczas termoregulacji zespołowej zależy od wielkości kolonii, im bardziej liczna, tym dokładniej i na wyższym poziomie regulowana jest temperatura. Z drugiej strony, wielkość kolonii determinują wa-



runki klimatyczne, ponieważ ze wzrostem temperatury otoczenia liczebność kolonii maleje (SEELEY i HEINRICH 1981, DYER i SEELEY 1987). Istnieją rozmaite strategie utrzymywania stałej temperatury wnętrza gniazda. U termitów i mrówek, które są owadami typowo ektotermicznymi, duże znaczenie ma wybór miejsc gniazdowania i sposób budowy gniazd. Przy zmianie warunków termicznych środowiska zewnętrznego owady te przenoszą się wraz z potomstwem do części gniazda, gdzie panują korzystniejsze warunki termiczne. W termoregulacji socjalnej os, pszczoł i trzmieli najważniejszym czynnikiem regulacyjnym jest metaboliczna produkcja ciepła. Dzięki pracy mięśni i kumulacji ciepła powstającego podczas zbiorowego wysiłku licznych osobników może być utrzymywana wysoka temperatura we wnętrzu gniazda. To z kolei determinuje zdolność do lotu pojedynczych osobników i optymalny rozwój form młodocianych: jaj, larw i poczwerek. U pszczołowatych intensywność produkcji ciepła wytwarzanego przez osobniki przebywające w gnieździe zmienia się w odpowiedzi na zmiany temperatury otoczenia (SEELEY i HEINRICH 1981).

Na termoregulację zespołową pszczoły miodnej składa się kilka rodzajów zachowań. Rojące się pszczoły muszą przede wszystkim znaleźć odpowiednie miejsce na gniazdo. Najlepszym i najbezpieczniejszym miejscem są dziuple – izolują termicznie i mechanicznie chronią rój wraz z plastrami. Podczas wyboru takiego miejsca pszczoły potrafią dokonać pomiaru objętości dziupli. Osobniki chodzące po wewnętrznej powierzchni dziupli integrują informacje o odległościach i kierunkach tych ruchów i w ten sposób tworzą przestrzenny obraz penetrowanego miejsca. Dla europejskich ras pszczoł miejsce na gniazdo musi mieć objętość co najmniej 20 litrów. Preferują one wejście do gniazda skierowane na stronę południową, co umożliwia lepsze jego nasłonecznienie. Ponadto wejście musi być małe i niskie, co zapobiega nadmiernemu ochładzaniu gniazda. Pszczoły poprawiają izolację termiczną gniazda, zatykając specjalną wydzieliną, zwaną kitem pszczelim lub propolisem, wszelkie otwory, poza wejściem do gniazda, które jedynie profilują. Wnętrze gniazda ma bardzo charakterystyczną architekturę. Wyższe i zewnętrzne regiony gniazda są przeznaczone do składowania miodu i pyłku. Środkowa część, jądro gniazda, jest przeznaczona dla larw, nazywanych czerwiami.

Najważniejszą funkcją termoregulacyjną pojedynczego osobnika jest dostarczanie kolonii ciepła. Zdolność pszczoł do produkcji ciepła zmienia się z wiekiem. Głównymi dostarczycielami ciepła są osobniki dorosłe.

Bardzo charakterystyczną cechą termoregulacji zespołowej pszczoły miodnej jest zmiana wzorca kontroli temperatury gniazda w cyklu rocznym. W zależności od tego czy w gnieździe obecny jest czerw, czy tylko owady dorosłe, zmienia się dokładność regulacji jego temperatury. W okresach, kiedy w gnieździe znajduje się czerw temperatura we wnętrzu gniazda jest utrzymywana na poziomie 32–36°C, niezależnie od zmian temperatury otoczenia w bardzo szerokim zakresie (od –40°C do +40°C). Takie zachowanie wymaga dużego nakładu energii. Późną zimą i wczesną wiosną pnie z czerwiami konsumują znacznie więcej zapasów miodu niż zimujące roje tej samej wielkości przed okresem czerwienia.

W koloniach bez czerwii wahania temperatury wnętrza gniazda są znacznie większe. Jest to przejaw zachowania pozwalającego na oszczędne gospodarowanie zapasami pokarmowymi. W temperaturze otoczenia niższej niż 18°C następuje zacieśnianie się roju. Pszczoły grupują się na pustych plastrach, wchodzą do pustych komórek. W miarę dalszego obniżania się temperatury u ras pszczoły miodnej ze strefy umiarkowanej (w tym u przeważającej w Europie rasy włoskiej *Apis mellifera mellifera* L.) wzrasta spoistość (upakowanie) roju. Owady ustawiają się bardzo blisko siebie, zasłaniając wszelkie szczeliny w powłoce roju, które umożliwiałyby ruchy powietrza i zwiększały intensywność prądów konwekcyjnych wewnątrz roju. Głowy owadów są zawsze skierowane do wnętrza kolonii. Dzięki zmianie kształtu roju (kłębu) na kulisty, stosunek powierzchni do objętości osiąga wartość najmniejszą z możliwych. Pozwala to na oszczędność energii przez zmniejszenie powierzchni narażonej na oziębienie. W temperaturze poniżej 14°C pszczoły znajdujące się na obrzeżu tworzą zwartą warstwę (kopertę) nieruchomych osobników. Następuje jednak ciągłe wymienianie się osobników w tej warstwie. Ochłodzone pszczoły, które przebywały na obrzeżu kłębu powoli przemieszczają się do jego wnętrza, natomiast ogrzane owady z wnętrza wychodzą po pewnym czasie na zewnątrz. Poza tymi ruchami pszczoły niekiedy łamią strukturę kłębu tylko w celu przeniesienia się w kierunku źródła pokarmu, jakim są plastry z



zapasami miodu. Generowanie ciepła odbywa się z przerwami, tylko przez krótkie okresy, co pociąga za sobą oscylacyjne ogrzewanie gniazda (SEELEY i HEINRICH 1981, HEINRICH 1981c, SOUTHWICK 1983). Temperatura w gnieździe nie może bowiem spaść poniżej 13°C. Dalsze jej obniżenie może spowodować, że pszczoły z obrzeża kolonii nie będą w stanie wejść do jej środka i zginą z zimna.

W okresie letnim, kiedy panują upały, zachodzi konieczność chłodzenia gniazda. Granica temperatury w gnieździe, powyżej której rozpoczynają się procesy termolityczne wynosi 36°C. Oziębianie gniazda następuje dzięki wentylacji, polegającej na odpowiednich ruchach skrzydeł zmieniającej się liczby pszczół oraz wnoszeniu wody do gniazda (której parowanie przyspieszają te właśnie ruchy wentylacyjne) i przenoszeniu się owadów w kierunku wyjścia z gniazda. Kiedy temperatura i wilgotność powietrza osiągają wysokie wartości, w okresie letnim, pod wieczór, na wylotkach uli można zaobserwować „brody” utworzone z osobników wychodzących z gniazda i grupujących się poniżej wejścia (SEELEY i HEINRICH 1981; HEINRICH 1981a, b; 1993, 1996; SOUTHWICK 1983).

Badania nad korzyściami wynikającymi ze społecznego trybu życia pszczół dla utrzymania równowagi termicznej roju prowadził SOUTHWICK (1983). Podaje on następujący przykład. Gdyby sprowadzić kształt ciała pojedynczej robotnicy pszczoły do walca o wysokości około 1,4 cm i średnicy 0,4 cm uzyskalibyśmy bryłę o powierzchni 1,76 cm<sup>2</sup>. Kolonia złożona z 20 tysięcy rozproszonych osobników miałaby całkowitą (zsumowaną z powierzchni poszczególnych osobników) powierzchnię wymiany ciepła wynoszącą około 35184 cm<sup>2</sup>. Gdyby nawet wziąć pod uwagę, że osobniki w centralnym obszarze kolonii nie są tak bardzo narażone na chłód jak te znajdujące się na zewnątrz, to i tak ogólna powierzchnia wymiany ciepła byłaby zbyt wielka w stosunku do aktualnej jego produkcji. Ścisłe upakowanie osobników kolonii ogranicza **ośmiokrotnie** powierzchnię wymiany ciepła (do około 4189 cm<sup>2</sup> dla kulistego roju o średnicy 20 cm). Rój pszczeli stanowi zatem bardzo stabilny termicznie superorganizm, zachowujący się w sposób analogiczny do organizmu stałocieplnego o podobnej masie. Może on regulować temperaturę swojego wnętrza dzięki dostosowaniu produkcji ciepła przez poszczególne

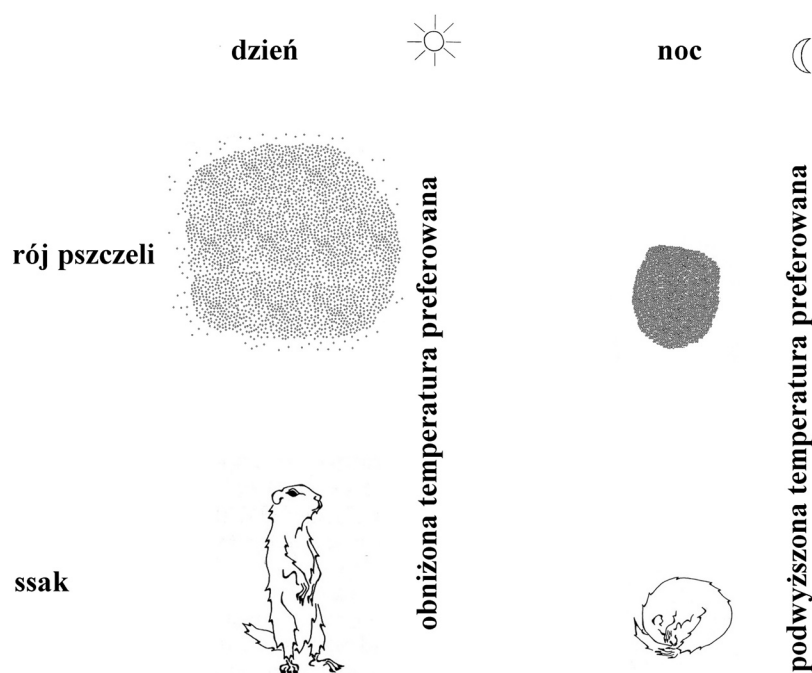
jego składniki i powierzchni czynnej wymiany ciepła z otoczeniem.

Z powyższych rozważań wynika, że współdziałanie tysięcy osobników tworzących rój pszczeli wywołuje głęboką termobiologiczną zmianę jakościową. Pojedyncza pszczoła izolowana od roju, jest organizmem heterotermicznym, zdolnym do endotermii jedynie w krótkich okresach aktywności ruchowej, a gdy ta aktywność zostanie przerwana, natychmiast staje się typowym owadem – zwierzęciem ektotermicznym, a zarazem zmiennocieplnym. Rój jako całość ma natomiast wszelkie cechy organizmu stałocieplnego. Izolowana pszczoła ma wprawdzie potencjał fizjologiczny, niezbędny do długotrwałego utrzymywania wysokiej temperatury ciała, przeszkodą nie do pokonania jest jednak zbyt wysoki koszt energetyczny ciągłego podtrzymywania endotermii. Jak, wobec powyższego, zachowałaby się izolowana pszczoła w sztucznie stworzonym środowisku, umożliwiającym swobodny wybór temperatury otoczenia i pozwalającym na zminimalizowanie energetycznego kosztu termoregulacji? Czy optymalna temperatura panująca w gnieździe pszczelim (32–36°C) jest zarazem temperaturą preferowaną przez pojedyncze owady? Aby odpowiedzieć na te pytania badaliśmy pszczoły w laboratoryjnej komorze z gradientem termicznym (GRODZICKI, CAPUTA dane niepublikowane). Komora jest tunelem, w którym na długości 1 metra temperatura zmienia się liniowo od 15°C do 45°C. Pszczoła, umieszczona w tym tunelu, ma więc pełną swobodę wyboru temperatury, praktycznie bez żadnego wysiłku, a wybierana temperatura jest w sposób ciągły rejestrowana na ekranie monitora i zapisywana na twardym dysku komputera.

Okazało się, że temperaturę zgodną z przewidywaniem (33–34°C) izolowane pszczoły wybierały jedynie w ciągu dnia. Na nocny spoczynek wybierały natomiast zaledwie 28°C. Mamy tu więc nadal do czynienia z heterotermią, chociaż oscyluje ona w rytmie dobowym. Istnieją podstawy aby przypuszczać, że w okresie dziennej aktywności temperatura wewnętrzzłowiowa u badanych przez nas pszczół utrzymuje optymalną wartość 36–38°C, wskutek endotermii, natomiast podczas nocnego spoczynku jest dokładnie taka sama, jak w wybranym mikrośrodowisku, czyli wynosi około 28°C.

Czy tak samo będą reagowały pszczoły w grupie? Aby to sprawdzić badaliśmy zachowanie się pszczół umieszczonych w komorze z gradientem termicznym w grupach złożonych z 10–20 osobników. Nastąpiła zaskakująca zmiana behawioru pojedynczych pszczół współtworzących ten miniaturowy rój. W ciągu dnia były one bardzo aktywne i w dużym rozproszeniu penetrowały komorę w przedziale temperatury 16–44°C. Średnia temperatura wybierana przez pszczoły była wówczas zna-

mina reakcję behawioralną ssaka w gradiencie termicznym (Ryc. 2). W dobowej fazie aktywności ssak także powiększa powierzchnię ciała wystawioną na wymianę ciepła z otoczeniem (kończyny, głowa i ogon nie przylegają do tułowia), a jednocześnie wybiera stosunkowo chłodne otoczenie, co pozwala na rozproszenie nadmiaru ciepła, powstającego w aktywnym organizmie. W okresie snu natomiast zwierzę zwija się „w kłębek” zmniejszając powierzchnię wymiany ciepła z otoczeniem, a



Ryc. 2. Okołodobowe reakcje posturalne ssaków i analogiczne do nich zmiany organizacji roju pszczelego.

miennie niższa niż u owadów izolowanych i wynosiła 29–30°C. Natomiast podczas nocnego spoczynku pszczoły – w przeciwieństwie do owadów izolowanych – przebywały w temperaturze znacząco wyższej (31°C), większa część grupy była zaś ciasno skupiona, zmniejszając w ten sposób sumaryczną powierzchnię wymiany ciepła z otoczeniem. Zachowanie się tego miniaturowego roju do złudzenia przypo-

jednocześnie na czas spoczynku wybiera nieco cieplejsze otoczenie (GORDON 1990). Rozpiętość zmian sumarycznej powierzchni wymiany ciepłej, świadcząca o potencjale termoregulacyjnym, przemawia jednak wyraźnie na korzyść pszczół.

Wyniki naszych badań dostarczają nowych argumentów, że pszczoły w zespole zachowują się jak superorganizm stałocieplny.

#### THERMAL BIOLOGY OF THE HONEY BEE: AMAZING TRANSFORMATION FROM POIKILOTHERMY TO HOMEOTHERMY

##### S u m m a r y

Animals show various strategies of thermal regulation. Lower vertebrates and invertebrates are classified as poikilotherms. Some insects, however, are endothermic (they can maintain a high body temperature by internal heat production) when they are active. In contrast, at rest they become ectothermic and their body temperature changes parallel to ambient temperature. Such a strategy, similar to that used by

small mammals and birds, is referred to as heterothermy. Most insects can use a variety of behavioural responses to escape from both cold and hot micro-environments, so they are able to prevent excessive changes in body temperature. Both physiological and behavioural mechanisms are extremely well developed in honey bees. In the cold, an isolated bee is able to warm up its thoracic flight muscles by simultaneous

contractions of the antagonistic muscles. Because the thorax is covered by furry scales the generated heat is retained in the body. In the heat, an active bee needs to dissipate excessive amount of heat generated by flight. This is achieved through evaporative cooling and increased heat convection, resulting from circulation of blood between the thorax and the abdomen. Because bees live in colonies consisting of thousands individuals, behavioural thermoregulatory responses of a single bee serve not only its own body temperature, but that of the entire colony as well. Such a social behaviour results in a permanent thermal stabilization of the colony. In the colony the majority of bees are no longer heterothermic individuals since, from the thermal

biology viewpoint, the group as a whole behaves like a mammal or a bird. Even small groups of bees (10–20 individuals), placed in a thermal gradient system, behave like a mammal. Both a mammal and a group of bees for night sleep choose a slightly warmer environment than for their diurnal activity. To reduce surface heat transfer at night bees cluster together and a mammal curls up. Such behavioural responses of the honeybee swarm are obviously superior to those available to a single mammal. Therefore, the swarm can be regarded as a homeothermic superorganism.

## LITERATURA

- BARTHOLOMEW G. A., CASEY T. M., 1978. *Oxygen consumption of moths during rest, pre-flight warm-up, and flight in relation to body size and wing morphology*. J. Exp. Biol. 76, 11–25.
- BARTHOLOMEW G. A., 1981. *A matter of size: An examination of endothermy in insects and terrestrial vertebrates*. [W:] *Insect thermoregulation*. HEINRICH B. (red.). A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 79–114.
- BEENAKKERS A. M. Th., VAN DER HORST D. J., VAN MARREVIJCK W. J. A., 1984. *Insect flight muscle metabolism*. Insect Biochem. 14, 243–260.
- BLIGH J., 1998. *Mammalian homeothermy: an integrative thesis*. J. Therm. Biol. 23, 143–258.
- CAPUTA M., 1993. *Dlaczego skóra twarzy zdradza nasze emocje? Termoregulacja mózgu*. Kosmos 42, 247–163.
- CASEY T. M., 1981. *Behavioral mechanisms of thermoregulation*. [W:] *Insect thermoregulation*. HEINRICH B. (red.). A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 79–114.
- CLENCH H. K., 1966. *Behavioral thermoregulation in butterflies*. Ecology 47, 1021–1034.
- DYER F. C., SEELEY T. D., 1987. *Interspecific comparisons of endothermy in honey-bees (Apis): deviations from the expected size-related patterns*. J. Exp. Biol. 127, 1–26.
- GORDON C. J., 1990. *Thermal biology of the laboratory rat*. Physiol. Behav. 47, 943–991.
- GRYGOŃ B., NARĘBSKI J., 1982. *Termoregulacyjne mechanizmy fizjologiczne owadów*. Przegląd Zoologiczny XXVI, 359–375.
- HEINRICH B., 1974. *Thermoregulation in endothermic insects*. Science 185, 747–756.
- HEINRICH B., 1976. *Heat exchange in relation to blood flow between thorax and abdomen in bumblebees*. J. Exp. Biol. 64, 561–585.
- HEINRICH B., 1977. *The physiology of exercise in the bumblebee*. American Scientist 65, 455–465.
- HEINRICH B., 1979. *Thermoregulation of African and European honeybees during foraging, attack, and hive exits and returns*. J. Exp. Biol. 80, 217–229.
- HEINRICH B., 1981a. *Definitions and thermoregulatory taxonomy*. [W:] *Insect thermoregulation*. HEINRICH B. (red.). A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 3–6.
- HEINRICH B., 1981b. *The regulation of temperature in the honeybee swarm*. Scientific American 244, 146–160.
- HEINRICH B., 1981c. *Energetics of honeybee swarm thermoregulation*. Science 212, 565–566.
- HEINRICH B., 1993. *The hot-blooded insects. Hot-headed honeybees*. Harvard University Press, Cambridge, 292–322.
- HEINRICH B., 1996. *How the honey bee regulates its body temperature*. Bee World 77, 130–137.
- HEINRICH B., BARTHOLOMEW G. A., 1972. *Temperature control in flying moths*. Scientific American 226, 71–78.
- HOCKING B., 1953. *The intrinsic range and speed of flight in insects*. Trans. Roy. Ent. Soc. Lond. 104, 223–245.
- JANISZEWSKI J., 1985. *Termoregulacja owadów*. Kosmos 4, 609–622.
- KAMMER A. E., 1981. *Physiological mechanisms of thermoregulation*. [W:] *Insect thermoregulation*. HEINRICH B. (red.). A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 79–114.
- KAMMER A. E., HEINRICH B., 1978. *Insect flight metabolism*. [W:] *Advances in insect physiology, vol. B*. TREHERNE J. E., BERRIDGE M. J., WIGGLESWORTH V. B. (red.). Academic Press: London, New York, San Francisco, 133–228.
- NARĘBSKI J., GRYGOŃ B., 1981. *Termoregulacja i endotermia u owadów latających*. Problemy 3, 13–17.
- POCZOPKO P., 1990. *Ciepło a życie. Zarys termofizjologii zwierząt*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe-Warszawa.
- ROBERTS S. P., HARRISON J. E., 1998. *Mechanisms of thermoregulation in flying bees*. Amer. Zool. 38, 459–502.
- SCHMIDT-NIELSEN K., 1997. *Fizjologia zwierząt. Adaptacja do środowiska*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- SEELEY T., HEINRICH B., 1981. *Regulation of temperature in the nests of social insects*. [W:] *Insect thermoregulation*. HEINRICH B. (red.). A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 79–114.



ce Publication, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 159–234.

SOUTHWICK E. E., 1983. *The honey bee cluster as a homeothermic superorganism*. Comp. Biochem. Physiol. 75A, 641–645.