Hochorganisiertes Leben auf kleinem Raum: Die Fortpflanzung der Varroa-Milben in den verdeckelten Brutzellen der Bienenvölker

Gérard Donzé
Institut de Zoologie, Universität, 2007 Neuchâtel;
Peter Fluri und Anton Imdorf,
Schweizerisches Zentrum für Bienenforschung
Forschungsanstalt für Milchwirtschaft, Liebefeld, CH-3003 Bern

Bei ihren Arbeiten an den Bienenvölkern hoffen Imkerinnen und Imker, nur wenige Milben anzutreffen; denn das Gegenteil würde bedeuten, dass die Bekämpfungsmassnahmen nicht genügten und das Überleben der Völker gefährdet wäre. Anders ergeht es uns als Varroa-Forscher: Wir sind zufrieden, wenn in den Versuchsvölkern Varroen leicht zu finden sind. Dies erleichterte es, den Geheimnissen im verborgenen Leben der Milben auf die Spur zu kommen. Hier bringen wir Ihnen unsere Entdeckungen aus den letzten Jahren der Varroaforschung näher.

Transparente Brutzellen - der Schlüssel zum Geheimnis

Ausserhalb der Brutzellen leben die weiblichen Varroen auf den erwachsenen Bienen, wo sie zwischen den ersten Bauchschuppen auf dem Hinterleib ein Loch bohren, um sich von Hämolymphe (Bienenblut) zu ernähren. Die Fortpflanzung andererseits erfolgt ausschliesslich in den verschlossenen Brutzellen. Kurz vor dem Verdeckeln dringen die Milbenweibchen in eine Zelle ein, schlüpfen unter die ausgewachsene Bienenmade und setzen sich in den klebrigen Futtersaft. Dieses Verhalten scheint zum Schutz der Milben vor den brutpflegenden Bienen zu erfolgen. Sobald die Arbeiterinnen die Zelle mit einem Wachsdeckel verschlossen haben, bleiben den Milben 12 Tage Zeit (Arbeiterinnenzellen) respektive 14 Tage (Drohnenzellen) für die Fortpflanzung (s. Abb. 1, nächste Seite). Da es nicht möglich ist, die Milben an diesem Ort zu beobachten, sind wir auf die Idee gekommen, durchsichtige, mobile Zellen zu entwickeln. Dazu wurden Röhrchen aus Polystyrol in der Grösse von Brutzellen zugeschnitten und auf einem Plastikträger zusammengefasst. Um eine gute Annahme durch die Bienen zu gewährleisten, wurde das Röhrchenbündel mit Honig überstrichen und in eine normale Brutwabe eines varroabefallenen Volkes eingesetzt (Abb. 2, Seite 3). Mit Hilfe eines Kästchens wurde die Königin für 12 Stunden über den künstlichen Zellen eingesperrt, so dass sie hier Eier legte. Während den folgenden acht Tagen zogen die Arbeiterinnen die Larven in den Plastikzellen auf. In einzelne von ihnen drangen vor dem Verdeckeln Varroaweibchen ein. Danach wurden die künstlichen Zellen aus dem Volk entnommen und ins Labor in einen Brutschrank gebracht. Hier herrschten die gleichen Klimabedingungen (Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit) wie im Stock. Ausserdem war der Brutschrank mit einer Lupe und einer Videokamera ausgestattet, welche das direkte Beobachten so wie das Fotografieren und Filmen ermöglichten (Abb. 3a und 3b).

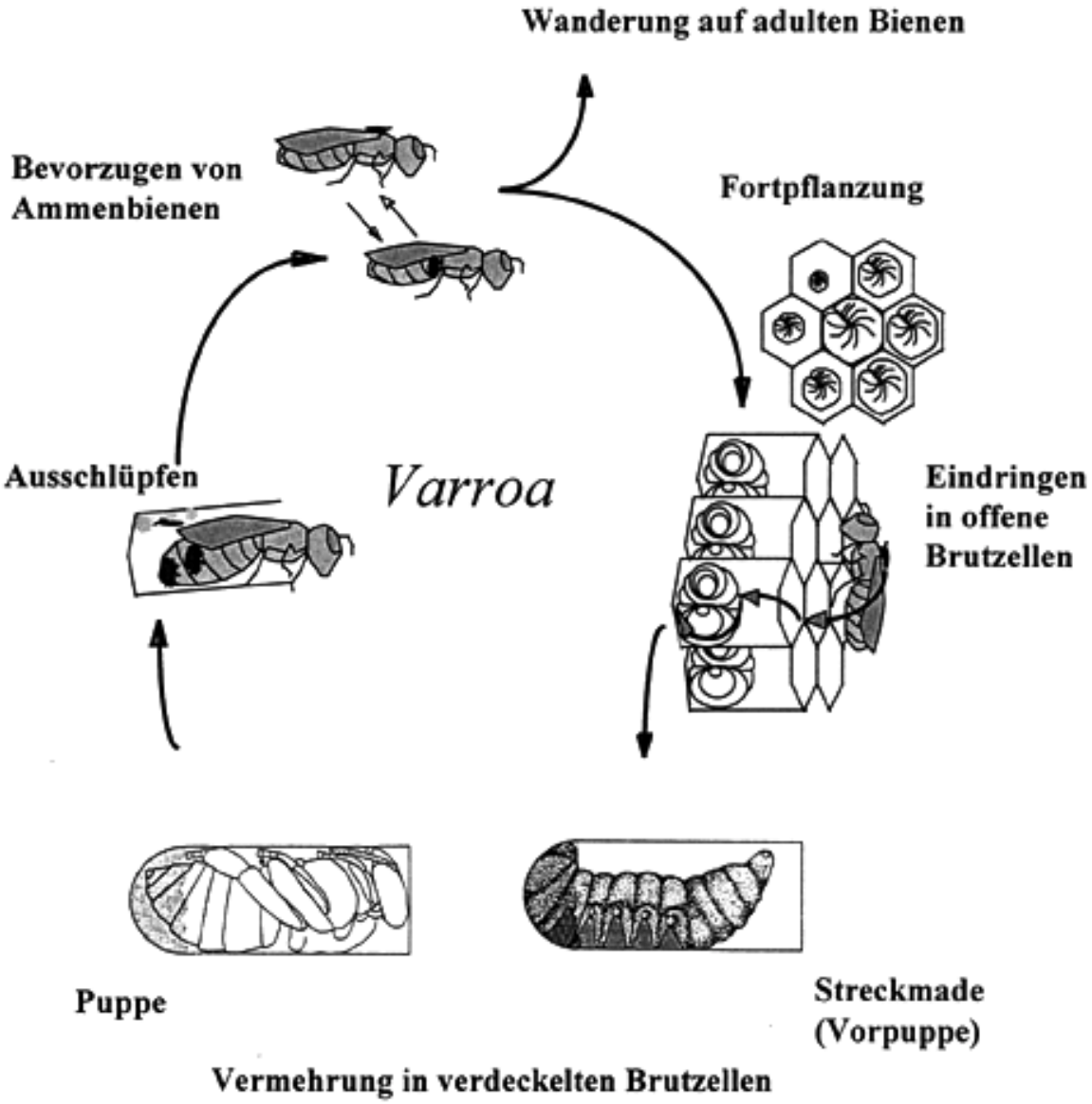


Abb. 1. Biologischer Zyklus von Varroa. Ausserhalb der Brutzellen lassen sich die weiblichen Varroen von Ammenbienen herumtragen (phoretische Phase). Um sich fortzupflanzen, dringen die Milben in die Brutzelle einer alten Larve ein und kriechen unter sie. Hier warten sie versteckt auf die Verdeckelung der Zelle. Jedes Varroa Weibchen legt 5-6 Eier (reproduktive Phase). Einzig aus dem ersten entsteht ein Männchen. Sobald die Nach kommen erwachsen sind, paaren sie sich. Nach dem Schlüpfen Puppe der Biene überleben nur die erwachsenen Weibchen, alle übrigen sowie die Männchen sterben in der Zelle.



Abb. 2. Künstliche Zellen auf einer Bienenwabe, die Arbeiterinnen- und Drohnenlarven enthalten.

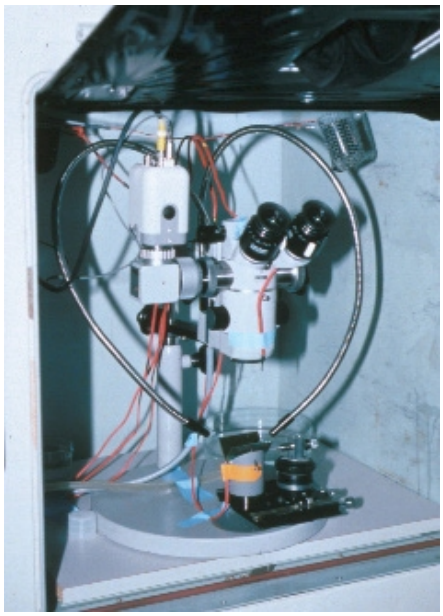


Abb. 3a. Die befallenen Zellen werden in einem Brutschrank beobachtet, in dem die Stock-bedingungen (Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit) simuliert sind.



Abb. 3b. Eine Zelle wird unter einer Lupe betrachtet, die mit einer Videokamera ausgestattet ist. Die Beobachtungen erfolgen entweder direkt durch das Binokular oder indirekt auf dem Videomonitor. (Foto: J. Hättenschwiler)

Von der Verdeckelung der Zelle zur ‚Verpuppung der Bienenlarve

Dem Larvenkokon weiss die Varroa auszuweichen

Kurz nach der Verdeckelung beendet die Made ihre eingerollte, bewegungsarme Haltung. Sie beginnt die nächste, sehr bewegungsintensive Phase der Spinnmade, indem sie sich ausstreckt und den Vorrat an Futtersaft verzehrt. Die Milbe nutzt diese Möglichkeit, um sich aus dem Futtersaft zu befreien: Sie klammert sich an der Larve fest und lässt sich aus der klebrigen Masse ziehen (Abb. 4). Nun kann die Fortpflanzung von Varroa beginnen. Während etwa 33 Stunden ist die Arbeiterinnenlarve (48 Stunden bei der Drohnenlarve) mit dem Spinnen ihres Kokons beschäftigt. Mit pendelnden Kopfbewegungen überzieht sie die Zellwand mit einem Sekret, so dass ein feines Gewebe entsteht. Die Milbe hält sich vorwiegend auf der Larve auf. Sie vermeidet auf diese Weise, dass sie zwischen Zellwand und Kokon eingeschlossen wird. Zudem saugt sie vom Blut ihres Wirtes. Diese Nahrungsaufnahme ist wichtig, damit sich die Eizellen der Varroaweibchen ohne Verzug entwickeln. Die knappe Zeit für die Fortpflanzung wird so optimal ausgenutzt; denn sobald sich die Larve zur Biene entwickelt hat und aus der Zelle schlüpft, wird der Fortpflanzung unvermittelt ein Ende gesetzt.

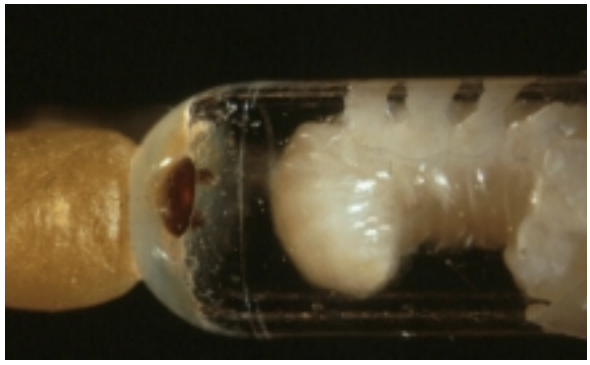


Abb. 4. Nach der Verdeckelung der Zelle liegt eine Varroa 1 m Futtersaft. Sie klammert sich an der Bienenmade fest, sobald diese beginnt, den restlichen Futtersaft aufzufressen.

Der Kotplatz - künftiger Aufenthaltsort der Varroafamilie.

Nach dem Spinnen des Kokons streckt sich die Larve in Rückenlage in der Zelle aus. Brust und Kopf sind dabei nach oben (zum Wachsdeckel) gerichtet (Abb. 1, 5b). Bei diesem bewegungslosen Entwicklungsstadium (Vorpuppe) werden nur zwei Drittel des Zellvolumens durch die Streckmade besetzt, so dass die weibliche Varroa über den oberen Teil der Zelle und die seitlichen Teile in Richtung Deckel verfügt. Sie setzt ihren Kot kontinuierlich an der Zelldecke nahe der analen Zone der Vorpuppe ab (Abb. 5a, 5b). Mit der Zeit entsteht ein weisses Kotpaket, das beim Öffnen von Zellen den Befall mit Varroamilben deutlich anzeigt.



Abb. 5a. Zelle mit zwei Varroamilben. Die Biene ist im Vorpuppenstadium (Streckmade). Der weisse Fleck im hinteren Teil ist das Kotpaket. Zwei Eier sind im vorderen Teil gelegt worden. Eine Varroa sitzt auf der Zellwand, die andere bewegt sich auf der Streckmade.

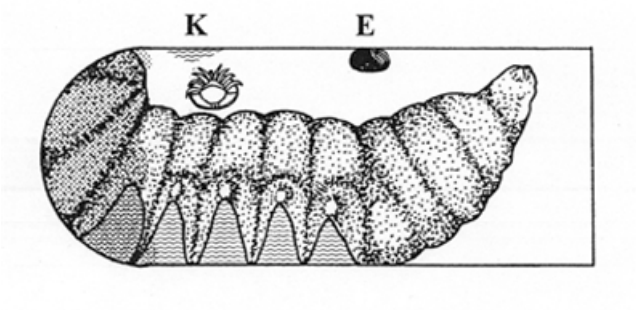


Abb. 5b. Schematische Seitenansicht der Raumaufteilung in einer künstlichen Zelle im Stadium der Streckmade (Vorpuppe). K = Kotpaket; E = erstes Ei.

Strategie des Parasiten:Das Überleben des Wirtes sichern.

Allmählich ändert sich das Verhalten des Milbenweibchens: Es schränkt seine Aktivität ein und bleibt immer länger auf der Zellwand, wo es bald 90% seiner Zeit auf dem Kotpaket, den Kopf nach unten gerichtet, verbringt. Auf diese Weise spart es Energie, was die Körperreserven von Wirt und Parasit schont. Es verlässt den Ort nur noch, um auf die Bienenlarve abzusteigen und sich zu ernähren. Nach jeder Mahlzeit kehrt es ohne Verzug zum Kotpaket zurück. Bemerkenswert ist, dass es dabei nie den Kopf oder die Brustsegmente der Vorpuppe ansticht, sondern immer nur die seitlichen Wülste des Hinterleibs. Es ist davon auszugehen, dass dieses Verhalten eine Schädigung der Mundwerkzeuge, Antennen, Flügel und Beine der Biene verhindert. Dies ist für die Milbe lebenswichtig; denn die Biene muss am Ende ihrer Entwicklung fähig sein, den Deckel der Zelle zu öffnen. Im anderen Fall bliebe die Milbenfamilie in der Zelle eingesperrt und ginge zugrunde.

Sorgfältige Wahl des Ortes für das erste Ei ungefähr 60 bis 70 Stunden nach der Verdeckelung ist das Kotpaket der Ausgangspunkt für die Suche nach dem Ort für die Ablage des ersten Eis. Gleich wie beim Kotpaket wird auch er nicht dem Zufall überlassen. Zuerst begibt sich die Milbe in das vorderste Viertel der Zelle. Dann läuft sie auf der Zelldecke wiederholt von einer Seite zur andern, bis sie schliesslich stehen bleibt. Dieses Plätzchen liegt im vorderen Teil der Zelle, und zwar fast immer in einem der drei oberen Winkel des sechseckigen Raumes. Wenn man die Zellen mit Vorpuppen bei guter Beleuchtung behutsam öffnet, kann man das Ei dort meistens leicht finden. Vor seiner Ablage krümmt das Weibchen die zwei ersten Beinpaare nach innen in die Richtung der Austrittsöffnung, die sich in der Mitte des Bauchpanzers befindet. Mit den Beinen sucht die Milbe guten Halt an der Zelldecke, damit sie das Ei herauspressen und an der Oberfläche ankleben kann (Abb. 6). Wegen seiner beachtlichen Grösse scheint das Ausstossen des Eis nicht leicht zu sein. Jedenfalls sieht man während dieses Vorgangs die Beine der Mutter zittern. Nach der Ablage des Eis bleibt sie 20 bis 30 Minuten still und stützt es mit 4 Beinen gegen die Zelldecke. Danach geht sie weg, unterlässt es aber nicht, zu kontrollieren, ob das Ei an der Zelldecke klebt. Etwa 30 Stunden später schlüpft die Jungmilbe (Protonymphe), indem sie sich mit den Beinen an der Zellwand festhält und aus der Eihülle zieht.

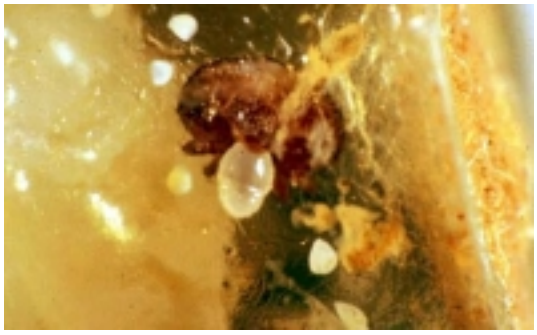


Abb. 6. Ablage eines Eis. Es wird so an die Zellwand geklebt, dass die Bauchseite der darin befindlichen Nymphe zur Zellwand gerichtet ist. Auf diese Weise kann sie sich beim Schlüpfen mit den Beinen an der Wand halten und aus der Eihülle ziehen.

Orientierung im Dunkeln

Die meisten befallenen Zellen enthalten am Ende der Verpuppung nur ein einziges Kotpaket am hinteren Zelldach sowie ein Ei (Arbeiterinnenzellen) oder zwei Eier (Drohnenzellen) im vorderen Teil. Die Frage stellt sich, wie die im Dunkeln lebenden, augenlosen Milben diese Stellen auswählen und zu welchem Zweck. Da niemals Kot oder Eier auf der Vorpuppe beobachtet wurden, kann man annehmen, dass die Milben den Geruch des Kokons von jenem der Kutikula des Wirts unterscheiden können. Ausserdem stellten wir in Experimenten mit um 180' gedrehten Zellen fest (Vorpuppe an der Decke statt am Boden), dass sich die Milben mit Hilfe der Schwerkraft sowie wahrscheinlich mit chemischen Reizen der analen Zone der Biene orientieren.

Höchste Sicherheit für das erste Ei

Die Feststellung, dass die Milben das Kotpaket und das erste Ei immer an den erwähnten Stellen anlegen (Abb. 5a, 5b), kann als Strategie zur Sicherung des Vermehrungserfolgs gedeutet werden: Da sich die Muttermilben im hinteren Teil der Zelle in der Nähe des Kotpakets aufhalten, wird der vordere Teil nur selten begangen. Damit bleibt das Risiko, dass die Lage des Eis durch eine Berührung verändert würde, gering. Dies ist wichtig, weil das Ei eine Protonymphe enthält, deren Beine gegen die Zelldecke gerichtet sein müssen. Sollte das Ei auf die Seite oder auf den Rücken gedreht werden, wäre die Protonymphe nicht mehr fähig, sich mit ihren Beinen aus der Eihülle herauszuziehen. Auch die Umwandlung der Vorpuppe zur Puppe stellt eine solche Gefahr dar: Die hervorwachsenden Mundwerkzeuge und Beine der zukünftigen Biene könnten das Ei drehen. Da es aber im vorderen Teil der Zelle und dazu noch in einem Winkel klebt, ist auch dieses Risiko sehr klein.

Von der Verpuppung bis zum Schlüpfen der Biene

Die Milbenmütter erweitern ihren Raum und bereiten das Saugloch vor

Die Verpuppung der Biene (Umwandlung der Vorpuppe zur Puppe) dauert 30 bis 40 Minuten. Dies ist erstaunlich kurz, wenn man bedenkt, dass nicht nur die alte Körperhülle abgelöst und wie ein Hemd abgestreift wird, sondern auch eine neue Körperdecke entsteht. Gleichzeitig wachsen die Anlagen der Beine, Mundwerkzeuge, Fühler und Flügel hervor, und der Körper erhält erstmals eine bienenähnliche Form. Dabei wird der Lebensraum der Milben stark verändert (Abb. 5b, 7a, 7b). Während dieser Verwandlung werden die Milben öfters durch die Bewegungen der Biene gestört und vom Kotpaket weggetrieben. Sie kehren aber schnell zu ihren Fäkalien zurück. Unmittelbar nach der Verpuppung stossen die Milben häufig das dritte Beinpaar der Puppe auseinander und erweitern auf diese Weise den freien Raum im Bereich des Kotpakets (Abb. 7a, 8). Die nächste Aufgabe der Mütter besteht darin, ein Saugloch in die neue Kutikula der Puppe zu bohren. Die ersten Saugakte dauern bis zu zwei Stunden, während sie auf der Vorpuppe nach durchschnittlich 2,7 Minuten bereits beendet wurden. Mit viel Energie unterhält die Muttermilbe das Futterloch, das als einziger Mahlzeitenort allen Milben dient. Wir konnten zeigen, dass die Protonymphen unfähig sind, sich allein zu ernähren, weil sie es nicht fertig bringen, ein Loch zu bohren. Sie sind somit gezwungen, sich an der gemeinsamen Haemolymphequelle zu versorgen und sich der Gruppe anzuschliessen. Beim Öffnen älterer Zellen beobachtet man, dass sich alle nicht in einer Häutung begriffenen Varroa auf oder in der Nähe des Kotpaketes aufhalten (Kopf nach unten gerichtet). Wenn sie hungrig sind, steigen sie zur Puppe ab und suchen das Mahlzeitenloch. Wenn sie Haemolymphe gesaugt haben, klettern sie zum Kotpaket zurück (Abb. 7 und 8). Dieses streng geregelte Gruppenverhalten bringt dem Parasiten mehrere Vorteile: Einerseits wird der Puppe verhältnismassig wenig Schaden zugefügt (ein einziges Loch), so dass ihre Kräfte erhalten bleiben bis zum Ausschlüpfen aus der Zelle. Andererseits wird der Zugang zum Loch nicht von herumstehenden Milben versperrt. Während der Häutungen lassen sich die Milben etwas abseits, aber immer noch in der Nähe des Kotpakets nieder.

Abb. 7a. Seitliche Ansicht einer Puppe. Auf der Zellwand sind das Kotpaket, zwei Varroaweibchen und ein Ei zu erkennen. Das dritte Beinpaar der Puppe ist auseinander gestossen, so dass die Milben mehr Platz haben. Eine Protonymphe sucht das Saugloch auf dem Puppenhinterleib.



Abb. 7b. Schematische Seitenansicht der Raumaufteilung in einer künstlichen Zelle im Stadium der Puppe. K = Kotpaket; S = Saugloch; H = Aufenthaltsbereich von Jungmilben während den Häutungen.

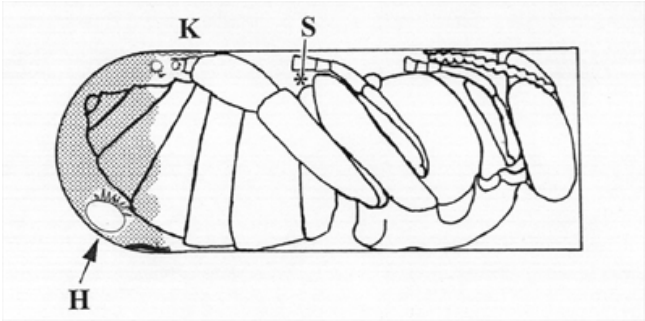
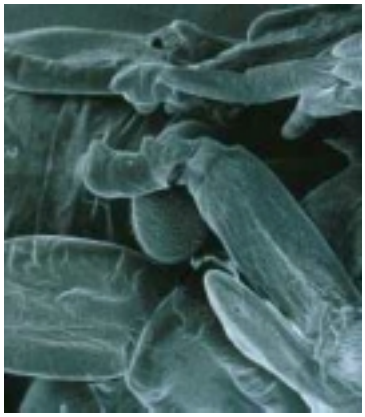


Abb. 8. Aufnahme mit dem Raster-Elektronenmikroskop. Ein Varroa-Weibchen (z.T. verdeckt duch das 2. Beinpaar) ernährt sich auf dem 5. Segment der Puppe. Das dritte Beinpaar wurde durch die Varroa-Familie beiseite geschoben, um auf dem Bauch Platz zu schaffen.

(Foto: Heinz Bolli)



Ziel: Junge begattete Weibchen

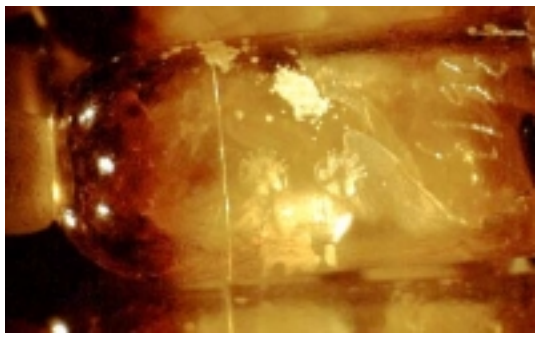
Das wohl bedeutendste Ziel des Gruppenverhaltens und der räumlichen Anpassungen des Parasiten ist ein hoher Begattungserfolg der jungen Weibchen. Es ist nicht selbstverständlich, dass sich das einzige Männchen in jeder Familie und alle Tochterweibchen mehrmals für Paarungen zusammenfinden. Erschwerend wirkt sich aus, dass die Zelle durch das dritte Beinpaar der Puppe unterteilt ist. Würden die Nachkommen herumstreunen, wäre ihr Zusammentreffen noch mehr erschwert. Dies wirkte sich fatal aus, weil alle Milbenweibchen, die beim Verlassen der Zelle noch nicht begattet sind, unfruchtbar bleiben.

Die Verdeckelungsdauer begrenzt die Vermehrung

Die Muttermilbe legt etwa 70 Stunden nach der Verdeckelung ihr erstes Ei und dann alle 30 Stunden eine weiteres. Aus dem ersten Ei entsteht ein Männchen, das geschlechtsreif ist, wenn das erste Weibchen erwachsen wird. Das Männchen begattet es mehrmals, bis die zweite Tochtermilbe erwachsen und begattungsreif wird und so fort. Die Anzahl junger begatteter Weibchen wird aber durch die Verdeckelungsdauer der Brutzellen beschränkt, so dass nicht alle Nachkommen erwachsen werden resp. bis zur Paarung kommen. Pro Muttermilbe findet man im Mittel etwa 1 bis 1,5 fortpflanzungsfähige Tochtermilben in Arbeiterinnenzellen oder 1,5 bis mehr

als 2 in Drohnenzellen. Die Drohnenzellen werden wohl dieses Vorteils wegen von den Milben deutlich bevorzugt.

Abb. 9. Befallene Drohnenzelle. Zwei Deutonymphen haben sich etwas abseits des Kothaufens zurückgezogen (Bildmitte), um sich zu häuten. Die gelbbraune Farbe der Puppe ist ein Zeichen dafür, dass sie älter ist als die Puppe in Abb. 7a.



Schlussfolgerung

Imker sind von der einzigartigen Lebensweise der Bienen fasziniert. Ebenso interessant ist das ausgeklügelte Zusammenleben mit dem Parasiten Varroa. Die Milben

zeigen während ihrer Vermehrungsphase in den verdeckelten Brutzellen eine hochentwickelte Anpassung an den Wirt. Dies zeigt sich in der Art und Weise, wie die Parasiten die Brutzelle als Lebensraum und die Bienenlarve als Ernährungsgrundlage nutzen. Mit ihrem Verhalten scheinen die Parasiten ein Optimum herauszuholen für ihren Vermehrungserfolg. Dazu gehört, dass der Wirt nicht übermässig Schaden nehmen darf.

Wenn Sie als Imkerin oder Imker das nächste Mal ein Volk öffnen, nehmen Sie sich ein wenig Zeit, um in einige Brutzellen zu schauen. Eine Lupe ist dabei nützlich. Mit etwas Glück erhalten Sie Einblick in das hochorganisierte Leben auf kleinem Raum.

Nach Donzé G., Fluri P, Imdorf A. (1998) Hochorganisiertes Leben auf kleinem Raum: Die Fortpflanzung der Varroa-Milben in den verdeckelten Brutzellen der Bienenvölker. Schweizerische Bienen-Zeitung 121 (1) 26-33.

Literaturhinweise

Donzé G., Guerin P.M. (1994). Behavioralattributes and parental care of Varroa mites parasitizing honeybee brood. Behav. Ecol. and Sociobiol. 34: 305-319.

Donzé G., Guerin P.M. 1997. Time-Activity budgets and space structuring by the different life stages of Varroa jacobsoni in capped brood of the honey bee, Apis mellifera. J. Insect Behavior 10 (3): 371-393.

Donzé G., Herrmann M., Bachofen B., Guerin P. (1996). Effect of mating frequency and brood cell infestation rate on the reproductive succes of the honeybee parasite Varroa jacobsoni. Ecological Entomology 21: 17-26.