Wie viele Begattungen sind bei Varroamilben nötig?

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

Während ihrer Vermehrung in verdeckelten Brutzellen der Bienen zeigen Varroamilben ein hochorganisiertes Verhalten. Dabei scheinen die Parasiten einen guten Fortpflanzungserfolg anzustreben, ohne den Wirt übermässig zu schädigen. In der Januarnummer der Schweiz. Bienen-Zeitung haben wir das Geschehen in der Brutzelle eingehend dargestellt. Hier wollen wir an diese Beobachtungen nochmals anknüpfen und erläutern, warum sich die jungen Weibchen so oft mit dem einzigen männlichen Nachkommen paaren, bevor sie mit der jungen Biene die Zelle verlassen.

Die Fortpflanzung der Varroamilben

Imkerinnen und Imker bekommen bei ihren Arbeiten mit Bienenvölkern einzig die weiblichen Milben zu sehen, die sich auf Bienen transportieren lassen (phoretische Phase). Zur Vermehrung steigen diese Weibchen in eine verdeckelungsreife Brutzelle ab (reproduktive Phase). Dort werden die jungen Milben geboren und grossgezogen. Mit der jungen Biene schlüpfen die begatteten Weibchen aus der Zelle. Sie halten sich auf Stockbienen auf, bevor auch sie zur Vermehrung in eine Brutzelle einsteigen. Manche Muttermilben durchlaufen mehrere Fortpflanzungszyklen. Die Männchen andererseits leben nur in den verschlossenen Zellen und sterben, wenn die Biene ausschlüpft. Die Entwicklung und das Verhalten der Milben sind optimal an den Wirt angepasst. Ohne dies wäre der Parasit nicht so erfolgreich. In jedem Zyklus legt die Varroa in Intervallen von 30 Stunden 5-6 Eier. Aus dem ersten entsteht ein Männchen, die folgenden entwickeln sich zu Weibchen. Das Männchen ist als erstes geschlechtsreif und begattet das erste Weibchen, sobald dieses erwachsen ist. Danach folgt alle 30 Stunden ein weiteres reifes Weibchen, das sofort mehrmals begattet wird. Das einseitig zugunsten der weiblichen Nachkommen verschobene Geschlechterverhältnis ist für die Vermehrung der Art von Vorteil. Eine Voraussetzung ist aber, dass die Weibchen vor dem Verlassen der Zelle vom Bruder oder vom Männchen einer anderen Familie (in Zellen mit mehreren Müttern) begattet werden; denn ausserhalb der Zellen gibt es keine Männchen. Junge Weibchen, die vor dem Schlüpfen der Biene nicht begattet worden sind, bleiben unfruchtbar. Die Vermehrungsrate wird somit durch die Verdeckelungszeit begrenzt.

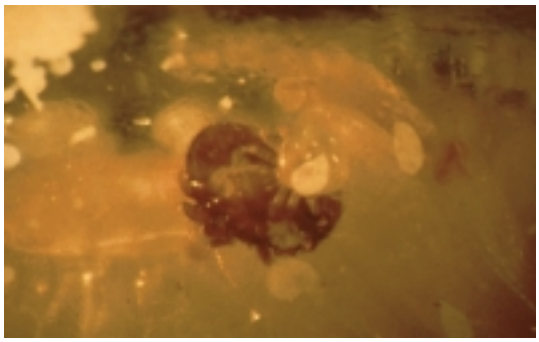


Abb. 1: Begattung von Varroa. Das Männchen (hell) tastet die Bauchzone des Weibchens ab (dunkel), das sich an der Zellwand hält. Es ist ziemlich selten, dass Begattungen so leicht beobachtet werden können, da die meisten auf dem Kotpaket (links oben) stattfinden.

Ihren Erfolg verdanken die Milben unter anderem ihrem hochentwickelten Raumverhalten: Im hinteren Teil der Zelle legt die Mutter einen Kothaufen an der Decke über dem Hinterleib der Bienenmade an. Später koten auch alle Nachkommen an dieser Stelle. Sie dient der Milbenfamilie zudem als verbindlicher Aufenthaltsort. Dieses Verhalten stellt sicher, dass sich die jungen Weibchen und das Männchen unmittelbar nach der Imaginalhäutung zur Begattung treffen (Abb. 1, links). Von den 287 Paarungen, die wir beobachtet haben, fanden 90% auf oder am Rand des Kothaufens statt.

Die Paarung - eine festgelegte Folge von Handlungen

Die einzige Vorbereitung besteht darin, dass das Männchen seine Cheliceren (Mundwerkzeuge) und Pedipalpen (sensorische Extremitäten neben dem Mund) reinigt. Aus der Abbildung 2 (oben rechts) ist ersichtlich, dass die Cheliceren eine röhrchenähnliche Form haben. Das Männchen benützt sie später, um das Sperma von seiner Geschlechtsöffnung in der Mitte seines Bauches aufzunehmen und in jene auf der Bauchseite des Weibchens zu übertragen. Zu Beginn der Paarung klettert das Männchen auf den Rücken einer weiblichen Varroa und bewegt sich in Richtung ihrer Mundwerkzeuge. Hierauf dreht es sich um und tastet sich entlang des seitlichen Randes des Rückenschildes nach hinten. Dieser Rand ist mit einer auffälligen Reihe von Borsten besetzt. Wenn es die Analzone erreicht hat, die keine Borsten mehr aufweist, kriecht es unter den Bauch des Weibchens. Dieses ist ihm dabei behilflich, indem es den Leib anhebt. Danach tastet das Männchen den Bauch des Weibchens mit den Pedipalpen und den Vorderbeinen ab. Dabei wechselt es mehrmals von einer Seite zur andern (Abb. 1). Dann bleibt es in der Mitte stehen, richtet seine Mundwerkzeuge gegen seine eigene Geschlechtsöffnung, bis ein Samenpaket in der Form einer glänzenden Kugel (Spermatophor) auftaucht. Diese nimmt es mit seinen Cheliceren auf und bewegt sich zur Seite, um die Samen in die Geschlechtsöffnungen des Weibchens (Solenostomen) einzuführen. Sie befinden sich beidseitig zwischen den Ansatzpunkten des 3. und 4. Beinpaares. Die Samenzellen (Spermatozoen) gelangen nachher in die Samenblase (Spermatheka), wo sie gelagert bleiben. Von hier aus erreichen sie später, wenn die Milbe zur Fortpflanzung kommt, die zu besamenden Eier. Das erste Ei wird allerdings nicht befruchtet (parthenogenetische Entwicklung des Männchens).

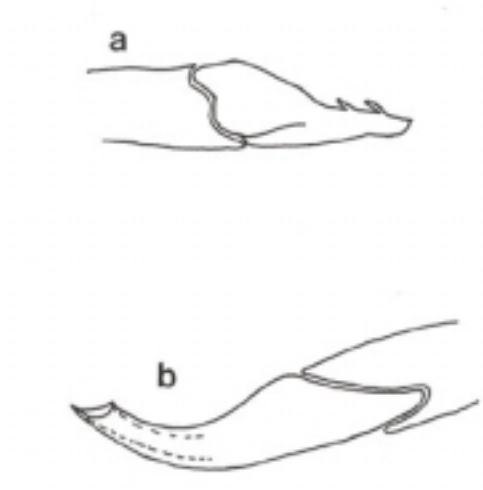


Abb. 2: Die Cheliceren (Mundwerkzeuge) des Weibchens sind spiessförmig und dienen dazu, die Bienenkutikula zu durchbohren (a). Die Cheliceren des Männchens haben eine röhrchenähnliche Form (b) und dienen dazu, das Sperma zu transportieren.

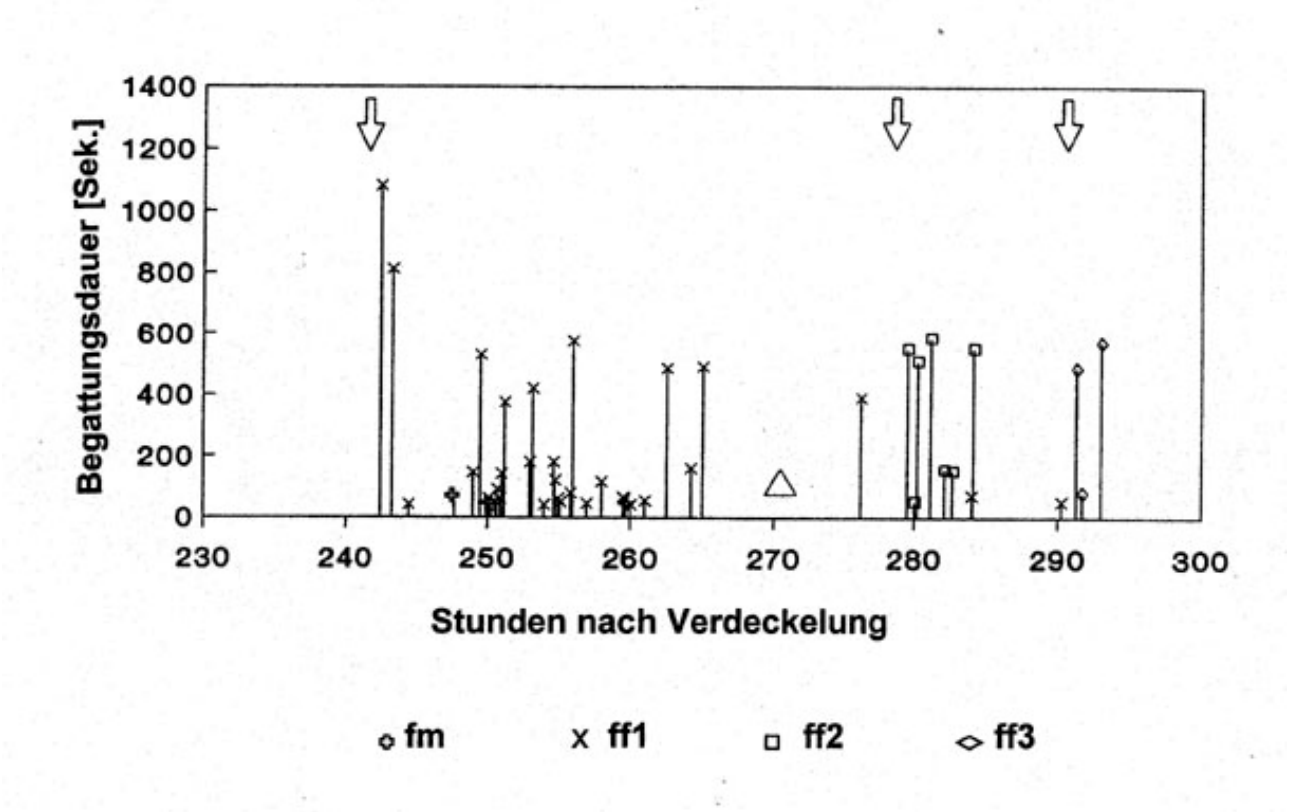


Abb. 3: Dauer und Häufigkeit der Begattungen zwischen dem einzigen Männchen und 3 Varroa-Töchtern (ffl, ff2, ff3) in einer künstlichen Zelle mit einer Muttermilbe (fm). Die Adulthäutung des Männchens erfolgte 222 Stunden nach der Verdeckelung. Die 3 Pfeile markieren die Zeitpunkte der Adulthäutungen der 3 Tochterweibchen. Die Bienenpuppe begann mit der Adulthäutung im Zeitpunkt von 294,5 Stunden. Das Dreieck zeigt ein achtstündiges Intervall ohne Beobachtungen an.

Die meisten Paarungen (71 %) dauerten weniger als drei Minuten. Es waren unvollständige Versuche, welche vorzeitig abgebrochen wurden. Sperma wurde nur in jenen 26 % der Paarungen übertragen, die länger als 6 Minuten dauerten. Die komplizierte Folge von Verhaltenschritten bei der Paarung stellt sicher, dass das Weibchen die richtige Milbe (d.h. ein Jungtier) und das Männchen gesund ist. Dass es junge Weibchen von älteren unterscheidet, ergibt sich aus der Beobachtung, dass Begattungen mit Muttermilben oder älteren Töchtern abgebrochen werden (Abb. 3, oben). Diese Graphik zeigt weiter, dass die erste Begattung mit einem neuen Jungtier sofort nach seiner Ankunft am Treffpunkt beginnt. Die Paarungen wiederholen sich danach unablässig.

Häufige Paarungen sind nötig für eine hohe Fruchtbarkeit

Weil es nur ein Männchen unter den Nachkommen einer Muttermilbe gibt, könnte man erwarten, dass es seine begrenzten Samenpakete gleichmässig auf alle künftigen Töchter verteilen würde. Unsere Beobachtungen haben jedoch etwas anderes gezeigt: Das Männchen begattet das erste geschlechtsreife Weibchen sofort und so oft wie möglich, bis das zweite erwachsen ist. Dann erfolgen fortlaufende Paarungen nur mit der zweiten Tochtermilbe bis zur Ankunft der dritten und so fort (Abb. 3). Die Graphik zeigt ein typisches Muster der Paarungshäufigkeiten: Die drei ersten Töchter paarten sich acht- bzw. vier- oder zweimal. Die dritte Tochter konnte keine weiteren Paarungen mehr vornehmen, da die Biene auszuschlüpfen begann. Hier stellt man sich auch die Frage, woher das Männchen die Nährstoffe für die Bildung der zahlreichen Samenpakete nimmt. Wir haben beobachtet, dass es häufig am Mahlzeitenloch der Familie Bienenblut saugt. Die zu Spermadactylen (Samentransportorganen) umgewandelten Mundwerkzeuge (Cheliceren) sind

also kein Hinderungsgrund, dass sich das Männchen ähnlich wie die Weibchen am Saugloch ernährt.

Wie viele Samenzellen nimmt ein Weibchen auf?

Um diese Frage zu prüfen, führten wir folgenden Versuch durch: In durchsichtigen Arbeiterinnenzellen liessen wir jeweils zwei Varroa-Weibchen zu erwachsenen Milben heranwachsen, ohne dass ein Männchen anwesend war. Später wurden zwei ausgewachsene Männchen aus natürlichen Zellen zugesetzt und das Geschehen mit dem Binokular in Verbindung mit Videoaufzeichnung in einem Brutschrank beobachtet (34ºC, 60% relative Luftfeuchtigkeit).Als vollständige Begattungen wurden jene betrachtet, die länger als 6 Minuten dauerten. Drei Testgruppen wurden gebildet: (A) die Weibchen, die einmal begattet wurden, (B) die Weibchen, die zweimal begattet wurden, und (C) die Weibchen, die beliebig oft während 48 Stunden begattet wurden. Muttermilben aus verdeckelten Brutzellen wurden als Kontrollgruppe (D) eingesetzt. Drei Tage nach den Begattungen waren die Samenzellen in der Samenblase der Weibchen zu finden. Sie haben eine birnen- und später eine streifenähnliche Form (Abb. 4). Um sie zu zählen, wurden die Weibchen in einer physiologischen Salzlösung seziert. Die Samen-blase wurde entnommen, und die darin enthaltenen Spermatozoen wurden unter dem Mikroskop gezählt. Die Resultate sind aus Abb. 5 ersichtlich: Keines von den fünf Weibchen, die nur einmal begattet wurden, hatte Spermatozoen in der Samenblase. Im Gegensatz dazu hatten die 14Weibchen, die zweimal begattet wurden, zwischen 0 (5 Weibchen) und 26 Spermatozoen. Mit der Ausnahme von einem Weibchen hatten die 11 Milben, die beliebig oft während 48 Stunden begattet wurden, mehr als 24 Spermatozoen und 3 Milben über 40. Frühere Autoren fanden ähnliche Zahlen. Ihre Maximalwerte lagen aber unter 40 Samenzellen pro Spermatheca. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit dem mutmasslichen Spermienbedarf während des Lebens einer Milbenmutter: Untersuchungen anderer Autoren zeigten, dass eine solche bei maximal 5-6 Vermehrungszyklen insgesamt höchstens etwa 30 Eier zu befruchten hat. Die dafür benötigten Samenzellen muss das frisch erwachsene Weibchen bei den wiederholten Begattungen in seine Spermatheca aufnehmen können.

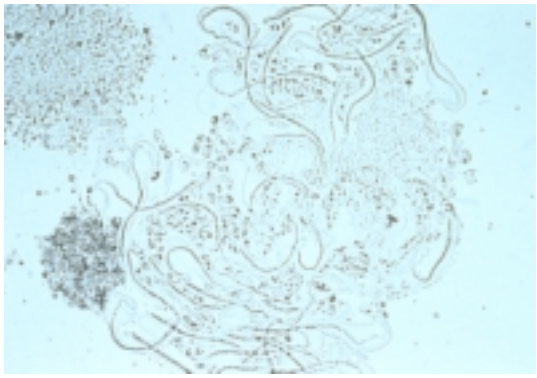


Abb. 4: Samenzellen in einer geöffneten Samenblase eines Weibchens. Die meisten sind noch nicht reif. Sie weisen am einen Ende eine bläschenförmige Verdickung auf und gegen das andere Ende hin einen schlanken Fortsatz. Es sind etwa 30 Zellen sichtbar. *(Foto: Miriam Herrmann)*

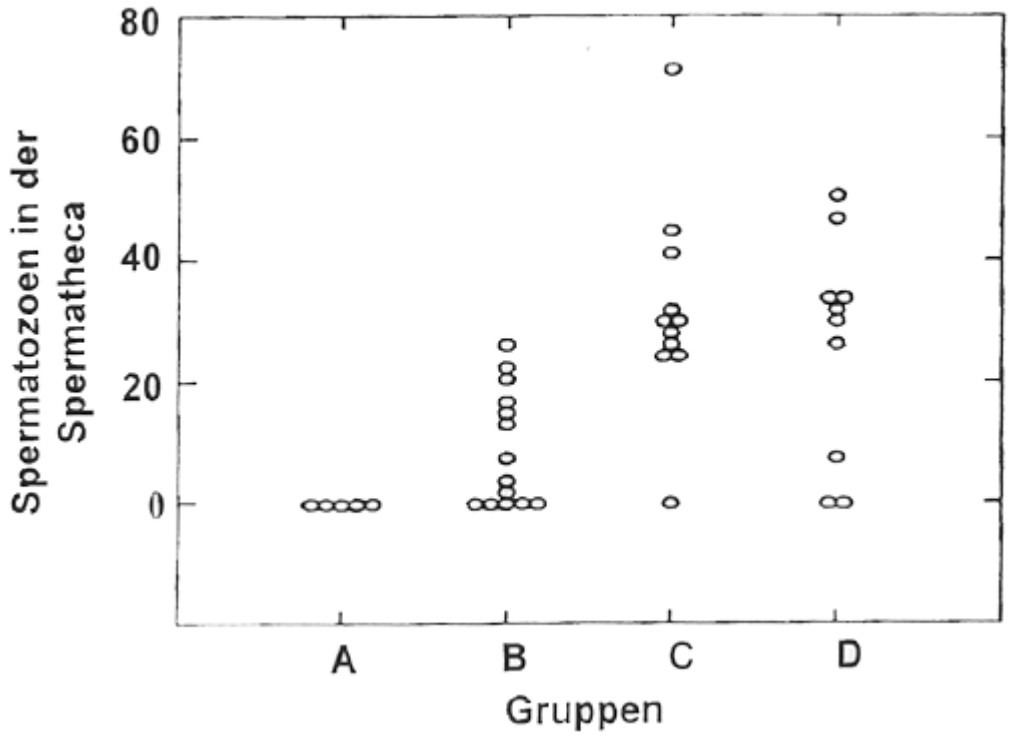


Abb. 5: Anzahl Sperrnatozoen in den Samenblasen von Weibchen. Die Gruppen stellen junge Weibchen dar, die einmal (A), zweimal (B) oder ad libitum während 48 Stunden (C) begattet wurden. Die Muttermilben (D) stammen aus natürlichen ArbeiterinnenBrutzellen. Bei ihnen ist nicht unterschieden, ob und wie viele Eier sie schon gelegt haben.

Schlussfolgerungen

Unsere Beobachtungen haben gezeigt, dass die Jungmilben in den verdeckelten Brutzellen unter Zeitdruck stehen, um eine genügende Anzahl Begattungen der Weibchen sicherzustellen. Der Kothaufen als ständiger Treffpunkt aller Milben ist eine wirksame Verhaltensweise, um Zeitverluste zu vermeiden, wenn sich die Geschlechter zur Paarung finden müssen. Damit die erwachsenen Töchter ihre Samenblase mit den ungefähr 30 erforderlichen Samenzellen füllen können, sind wiederholte Paarungen nötig. Das Männchen zeigt ein Verhalten, welches dieser Anforderung entspricht: Es bevorzugt stets die frisch gehäuteten adulten Weibchen gegenüber allen älteren. Solange kein neues Weibchen zum Treffpunkt kommt, begattet es das jüngste Erwachsene so oft wie möglich. Begattungen mit älteren Weibchen bricht es vorzeitig ab. Dieses Verhalten ermöglicht eine optimale Fruchtbarkeit für all jene Tochtermilben, die bis zu einigen Stunden vor dem Ausschlüpfen der Biene erwachsen geworden sind.

Nach Donzé G., Fluri P, Imdorf A. (1998) Wie viele Begattungen sind bei Varroamilben nötig? Schweiz. Bienenztg. 121 (2) 90-94.

Literaturhinweise

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.

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

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