



Regulation der Lebensdauer bei Arbeiterinnen der Honigbienen: Bedeutung der Brutpflege, des Nachwuchses und der Volksgrösse

Technisch-wissenschaftliche Informationen

Autor: Peter Fluri

Zusammenarbeit: Luzio Gerig, Anton Imdorf, Charles Maquelin, Jean-Daniel Charrière, Georges Bühlmann, Stefan Bogdanov, Franz-Xaver Dillier, Peter Gallmann, Jochen Pflugfelder, Marcoliver Schaefer und Vincent Dietemann

Versuchsdurchführung: Rolf Kuhn, Verena Kilchenmann





Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Eidgenössisches
Volkswirtschaftsdepartement EVD
Forschungsanstalt
Agroscope Liebefeld-Posieux ALP -Haras

Impressum

ISSN	1660-7856 (online)/ 04.10.2012
ISBN	978-3-905667-83-7
Herausgeberin	Forschungsanstalt Agroscope Liebefeld-Posieux ALP-Haras Schwarzenburgstrasse 161, CH-3003 Bern Telefon +41 (0)31 323 84 18, Fax +41 (0)31 323 82 27 info@alp.admin.ch, www.agroscope.ch
Photos	ALP-Haras
Layout	RMG Design, CH-1700 Fribourg
Copyright	© 2012 ALP-Haras Nachdruck bei Quellenangabe und Zustellung eines Belegexemplars an die Herausgeberin gestattet.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	4
2.	Material und Methoden	7
2.1.	Bienenvölker	7
2.2.	Populationsschätzung	8
2.3.	Messung der Lebensdauer von Arbeiterinnen	8
2.4.	Jahreszeit und Dauer der Versuche	9
2.5.	Versuchsfragen und durchgeführte Versuche	10
2.6.	Graphische Darstellung und statistische Analysen der Daten	11
3.	Ergebnisse	12
3.1.	Wie lange leben Bienenarbeiterinnen in Beobachtungsvölkern (BV) und Normalvölkern (NV)? (Versuchsfrage 1)	12
3.2.	Wie lange leben Bienenarbeiterinnen, wenn die aufgezogene Brut vor dem Schlüpfen entfernt wird, so dass keine Nachwuchsbienen schlüpfen? (Versuchsfrage 2)	13
3.3.	Wie lange leben Bienenarbeiterinnen, wenn die aufgezogene Brut vor dem Schlüpfen entfernt und durch fremde Jungbienen ersetzt wird? (Versuchsfrage 3)	14
3.4.	Lebensdauer von Bienenarbeiterinnen in den Jahren 1980 bis 1987 (ohne Varroabefall der Völker) im Vergleich zu 1988 bis 2004 (mit zunehmendem Varroabefall)? (Versuchsfrage 4)	15
4.	Diskussion	16
5.	Zusammenfassung	19
6.	Literatur	19

Dank

An der Entstehung der vorliegenden Arbeit haben verschiedene Personen der Forschungsanstalt Agroscope Liebefeld-Posieux ALP-Haras mitgewirkt. Ihnen allen danke ich nochmals herzlich.

Namentlich danke ich Rolf Kuhn und Verena Kilchenmann für technische Unterstützung bei den Versuchen. Für Fachgespräche und andere wissenschaftliche Unterstützung danke ich Luzio Gerig, Anton Imdorf, Charles Maquelin, Jean-Daniel Charrière, Georges Bühlmann, Stefan Bogdanov, Franz-Xaver Dillier, Peter Gallmann, Jochen Pflugfelder, Marcoliver Schaefer und Vincent Dietemann.

Peter Fluri
Februar 2010

Titelbild:
Ausschnitt aus einer Brutwabe. Die Arbeiterinnen mit der rosaroten Markierung auf dem Thorax gehören zu einer Bienengruppe bekannten Alters. In den Versuchen wird ihre Lebensdauer bestimmt.

1. Einleitung

Unterschiedliche Lebensdauer von Sommer- und Winterbienen

Im Leben der Honigbienen sind zwei ganz verschiedene Abschnitte zu unterscheiden: Der erste ist die Jugendentwicklung, die in einer Brutzelle stattfindet (5 Larvenstadien, dann Puppenstadium). Der zweite ist jener des erwachsenen Insekts. Der Übergang vom ersten zum zweiten Abschnitt erfolgt durch eine vollständige Verwandlung (Metamorphose). Die Bienen gehören somit zu den holometabolen Insekten, zu denen auch die Schmetterlinge, Käfer, Fliegen und weitere systematische Gruppen gehören.

Die Jugendentwicklung dauert bei den Honigbienen 21 Tage und weist nur eine geringe zeitliche Variabilität auf. Im Gegensatz dazu zeigt die Dauer des Lebensabschnitts als adulte Biene eine erstaunliche Plastizität.

In freifliegenden, brütenden Völkern im Sommer leben die adulten Arbeiterinnen in der Regel 3 bis 5 Wochen lang. Sie werden als Sommerbienen bezeichnet. Im Gegensatz dazu leben Winterbienen während 5 bis 8 Monaten, also ungefähr sieben mal länger. Dieser saisonale Dimorphismus wird in zahlreichen Untersuchungen vor allem aus den nördlichen gemässigten Zonen Europas, Nordamerikas und Japans beschrieben. Dzierzon J. (1857); Dadant, C.P. (1922); Rösch, G.A. (1925); Anderson J. (1931); Nickel K.H. und Armbruster L. (1937); Fukuda H. and Sekiguchi K., (1966)

Entstehung von kurz- und langlebigen Bienen im Herbst

Von den Arbeiterinnen, die ab September bis zum Ende der Brutaktivität im Oktober oder November schlüpfen, erweist sich ein wachsender Anteil als langlebig. Sie stellen die künftigen Winterbienen dar. Parallel dazu nimmt der Anteil der kurzlebigen Bienen ab. Anfangs September liegt der Anteil der potentiell langlebigen Bienen in der Regel noch deutlich unter 50 Prozent der schlüpfenden Bienen. Im Laufe der Herbstmonate ändert sich das Verhältnis. Im Oktober und November ist die Mehrheit der Jungbienen auf Langlebigkeit „eingestellt“. Nickel K.H. und Armbruster L. (1937); Merz R., Gerig L., Wille H., Leuthold R. (1979); Mattila H.R., Harris J.L. and Otis G.W. (2001)

Es wurde beobachtet, dass kurz- und langlebige Bienen am selben Tag aus derselben Brutwabe schlüpfen können. Diese Beobachtung spricht dafür, dass die Determination der Kurz-/ Langlebigkeit nicht im Voraus für ein bestimmtes Schlüpfdatum oder Brutnestareal festgelegt ist. Nickel K.H. und Armbruster L. (1937); Merz R., Gerig L., Wille H., Leuthold R. (1979)

In einem Experiment mit freifliegenden Völkern wurde gezeigt, dass mehr Herbstbienen auf Langlebigkeit umstellen, wenn die Königin im August-September während 5 Wochen keine Eier legt (künstlicher Brutstopp durch Haltung der Königin in einem Gitterkäfig im Volk). Die Brutstopp-Völker zogen im Herbst 6000 Bienen weniger auf im Vergleich zur Kontrolle. Trotzdem zählten beide Gruppen am Ende des Winters gleich viele Bienen [Fluri P., Imdorf A. (1989)]. Dieser Versuch lässt die Schlussfolgerung zu, dass die Determination der Kurz-/Langlebigkeit weder im Ei- noch im Larvenstadium erfolgt, sondern erst im Adultstadium. Dies bedeutet auch, dass sich Sommer- und Winterbienen gene-

tisch nicht unterscheiden. Jede Arbeiterin besitzt das genetische Potential für den Sommer-Winterbienen-Dimorphismus.

Zwischen den potentiell kurz- und langlebigen Herbstbienen sind aufgrund des äusseren Erscheinungsbildes keine Unterschiede auszumachen. Hingegen wurden während den ersten vier Lebenswochen der adulten Arbeiterinnen Unterschiede im Verhalten und im Gewicht der Futtersaftdrüsen festgestellt: Zukünftige Winterbienen „standen“ im Herbst häufiger, „liefen“ weniger auf den Waben, „flogen“ seltener aus und entwickelten schwerere Futtersaftdrüsen im Vergleich zu den kurzlebigen Herbstbienen, die 20-30 Tage lebten. Die langlebigen Individuen lebten mindestens 100 Tage zusätzlich. Hingegen war kein Zusammenhang zwischen der Lebensdauer und der Brutpflegetätigkeit zu beobachten. Merz R., Gerig L., Wille H., Leuthold R. (1979)

Kurz- und langlebige Bienen im Sommer

Brütende Völker im Sommer bestehen aus 10000 bis 30000 adulten kurzlebigen Arbeiterinnen (Lebensdauer 3-5 Wochen) sowie einigen hundert Drohnen und der Königin. Dazu kommen 10000 bis 30000 Jugendstadien. Nimmt die Brutaktivität infolge von Trachtmangel deutlich ab oder hört sie aufgrund eines Eilegeunterbruchs oder von Weisellosigkeit ganz auf, nimmt die Lebensdauer der Arbeiterinnen zu. Maurizio A. (1959, 1954); Fluri P., Imdorf A. (1989). Sie kann ein Mehrfaches des Alters der kurzlebigen Bienen in brütenden Völkern erreichen. Diese Variabilität der Lebensdauer ermöglicht es, bei einem Brutunterbruch eine für das Überleben des Volkes erforderliche kritische Grösse noch während einiger Zeit aufrecht zu erhalten. Die rasche Verlängerung der Lebensdauer der adulten Bienen bei einem Brutunterbruch im Sommer zeigt, dass die Lebensdauer nicht im Voraus festgelegt ist, sondern im Adultstadium in Abhängigkeit von gewissen Faktoren erfolgt. Omholt S.W. (1988)

Altersabhängige Arbeitsteilung

Bei den adulten Sommerbienen in weiselrichtigen Völkern stellt man altersabhängige Phasen des Verhaltens fest. Sie sind als Zellenputzerin, Ammen-, Bau-, Wächter- und Sammelbiene bekannt. Dieses Phänomen wird als altersabhängiger Polyethismus bezeichnet. Er ist ein grundlegendes Prinzip der Arbeitsteilung im Bienenvolk. Rösch, G.A. (1925); Rösch G.A. (1930); Lindauer M. (1952)

Der Polyethismus schliesst auch die spezifischen Änderungen von anatomischen und physiologischen Merkmalen ein, die parallel mit dem Übergang von einer Verhaltensphase zur nächsten erfolgen. So weisen Ammenbienen gut entwickelte Futtersaftdrüsen und Fettkörpergewebe sowie erhöhte Eiweiss- und Stickstoffgehalte in bestimmten Organen und im Blut auf. Bei Sammelbienen sind diese Gewebe und Gehalte reduziert. Winterbienen zeigen im Dezember und Januar wohl entwickelte Futtersaftdrüsen und Fettkörper, ähnlich wie bei Stockbienen im Sommer. Andererseits sind diese Organe bei Winterbienen im Frühjahr reduziert, ähnlich wie bei Flugbienen im Sommer. Kratky E. (1931);

Haydack M.H. (1934); Lotmar R.(1939); Maurizio A. (1950); Maurizio A. (1954); Maurizio A. (1961); Fluri P., Lüscher M., Wille H. and Gerig L. 1982; Crailsheim K. (1986); Fluri P. and Bogdanov S. (1987)

Hormonale Regulation der Arbeitsteilung und der Lebensdauer

Das Juvenilhormon (JH) spielt eine wichtige Rolle in der Regulation des Alterspolyethismus bei Sommerbienen (Stockbiene, Flugbiene) sowie des saisonalen Polyethismus (kurzlebige Sommerbienen, langlebige Winterbienen). Ein niedriger JH-Gehalt im Blut ist typisch für langlebige Bienen im Dezember-Januar. Ein mittlerer JH-Gehalt ist typisch für Brutpflegende Bienen im Sommer und für Winterbienen im Frühjahr. Ein hoher Gehalt ist typisch für Sammelbienen im Sommer sowie für sammelnde Winterbienen im Frühjahr. Rutz W., Gerig L., Wille H. and Lüscher M. (1976); Imboden H., Wille H., Gerig L., Lüscher M.,(1976); Jaycox E.R., Skowronek W. and Guynn G., (1974); Hagenguth H, Rembold H. (1978); Merz R., Gerig L., Wille H., Leuthold R. (1979); Fluri P., Lüscher M., Wille H. and Gerig L. (1982); Robinson G.E. (1987)

Bedeutung von Umweltbedingungen für die Arbeitsteilung und die Lebensdauer

Einfluss von Jahreszeit und Tageslänge

Das Auftreten der kurzlebigen Sommer- und langlebigen Winterbienen in den Völkern ist einerseits mit den entsprechenden Jahreszeiten koordiniert. Andererseits wurde in den vorangehenden Ausführungen gezeigt, dass Arbeiterinnen im Sommer einen physiologischen Zustand ähnlich jenem von Winterbienen annehmen, wenn sie keine Brut pflegen. Die Entstehung der Sommer- und Winterbienen scheint daher nicht zwingend an eine bestimmte Jahreszeit gebunden zu sein. Auch konnte bisher bei freifliegenden Völkern kein direkter Einfluss von langer bzw. kurzer Tageslänge auf die Entstehung von kurzlebigen Sommer- und langlebigen Winterbienen nachgewiesen werden. Cherednikov A.V. (1967); Fluri, P. and Bogdanov S. (1987)

Hingegen scheint die zunehmende resp. abnehmende Tageslänge einen fördernden resp. hemmenden Einfluss auf die Bruttätigkeit zu haben. Dies wurde insbesondere bei Völkern in Flugräumen gezeigt. Kefuss J.A. (1978)

Einfluss des Mikroklimas im Bienenstock

Es scheint, dass mikroklimatische Faktoren wie die Temperatur und der CO₂ -Gehalt im Brutnest des Bienenstocks die JH-Ausschüttung und den JH-Gehalt im Blut beeinflussen. Ein hoher CO₂ -Gehalt bei 34°C ist typisch für ein grosses Brutnest. Diese Klimafaktoren führten zu einem Anstieg des JH-Gehalts im Blut und zu kurzlebigen Bienen. Andererseits trat dies nicht ein, wenn das für brutfreie Waben typische Mikroklima herrschte. Bühler A., Lanzrein B., Wille H. (1983)

Einfluss von Pollennahrung

Pollenverzehr in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen der adulten Bienen ist Voraussetzung für die Organentwick-

lung (Futtersaftdrüsen, Fettkörper) und die Funktionen im Laufe der sozialen Arbeitsteilung der Sommer- und Winterbienen. Junge Bienen nehmen viel Pollen auf. Gleichzeitig ist die Protein-Syntheserate hoch im Vergleich zu älteren Bienen. Werden adulte Jungbienen bei pollenfreier Kohlenhydratdiät gehalten, bleiben die Futtersaftdrüsen und der Fettkörper unterentwickelt. Die Lebensdauer ist verkürzt im Vergleich zu Bienen mit Pollenfütterung. Die für Arbeiterinnen typische soziale Arbeitsteilung (Alterspolyethismus) ist gestört. Maurizio A. (1950, 1954); Crailsheim K. (1986); Kunert K., Crailsheim K. (1988); Crailsheim K., Schneider L.H.W., Hrassnigg N., Bühlmann G., Brosch U., Gmeinbauer R., Schöffmann B. (1992)

Bringt man die gesamte Pollenernte von freifliegenden Völkern während einer Vegetationsperiode in Zusammenhang mit der mittleren Lebenserwartung der Arbeiterinnen, so stellt man keine Korrelation fest. Wille H., Imdorf A., Bühlmann G., Kilchenmann V. und Wille M., 1985. Dies lässt den Schluss zu, dass die Lebensdauer von der Pollenversorgung unabhängig ist, solange der essentielle Bedarf der Völker mit Pollen gedeckt ist.

Einfluss der Sammeltätigkeit auf die Lebensdauer

Obwohl die meisten Arbeitsbienen in der Lebensphase der Sammelbiene sterben, hat die Arbeitsleistung ausserhalb des Stockes nur eine untergeordnete Bedeutung für die Regulation der Lebensdauer. Diese erreicht bei Arbeiterinnen in „fleissigen“ und in „sammelfaulen“ Völkern ähnliche Werte. Maurizio A. (1954); Mauermayer G. (1954); Woyke (1984); Rinderer T.E. and Silvester H.A.(1978); Milne C.P (1981); Liebig G. (2002)

Andererseits scheint die Dauer der Sammelphase durch die Flugleistung mitbestimmt zu sein: Jede Biene kann eine Gesamt-Flugleistung ausschöpfen, die bei ungefähr 800 km limitiert ist. Je nach Intensität der täglichen Leistungen kann die gesamte Flugleistung variieren. Auf die Lebensdauer wirken sich diese Variationen bescheiden aus. Neukirch A. (1982); Liebig G. (2002)

Einfluss von Bruttätigkeit auf die Lebensdauer

In brütenden Völkern pflegen die jungen Arbeiterinnen während ihrer Ammenphase (ungefähr vom 4. bis 10. Tag) heranwachsende Larven. Danach wechseln sie Ihre Funktion im Sinne des „altersabhängigen Polyethismus“ zu Baubiene, Wächterbiene, Sammelbiene. In dieser Phase erreichen die Sommerbienen das Alter von 20 bis 35 Tagen und sterben. Andererseits leben Sommerbienen in brutfreien Völkern während eines Mehrfachens dieser Dauer.

Diese Feststellungen führten zur Auffassung, dass die Bruttätigkeit der adulten Arbeiterinnen der entscheidende Faktor in der Regulation der Lebensdauer sei. Die folgende Hypothese wird seit 60 Jahren zitiert, um die Determination der Kurz-/ Langlebigkeit zu erklären:

Hypothese

Bruttätigkeit führt zu Erschöpfung der in den ersten Lebenstagen angelegten Körperreserven. Dies ist gleichbedeutend mit einer fortschreitenden physiologischen Alte-

rung. Nachdem eine Arbeiterin die Ammenphase geleistet hat, dauert ihr Leben noch ungefähr 1 bis 3 Wochen. Dies ist für Sommerbienen in brütenden Völkern typisch, die insgesamt 20 bis 35 Tage alt werden, aber auch für Winterbienen, die im Frühjahr im Alter von weit über 100 Tagen zu Ammen werden und danach nur noch kurze Zeit leben. Maurizio A. (1950, 1954, 1961); Fukuda H. and Sekiguchi K., (1966); Lindauer M. (1952); Omholt S.W. (1988); Westerhoff A. und Büchler R. (1994); Woyke J. (1984)

In die Richtung dieser Hypothese weisen auch Untersuchungen, bei welchen die Wirkung der Intensität der Bruttätigkeit auf die Lebensdauer betrachtet wurde. Als Mass der Intensität diente z.B. das Verhältnis der Anzahl Larven pro Ammenbiene. Grössere Intensität der Bruttätigkeit kann die Lebensdauer der Arbeiterinnen geringfügig verkürzen im Vergleich zu kleinerer Intensität.

Eischen F. A., Rothenbuhler W. C., Kulinecevic J. M. (1982, 1984); Harbo J.R. (1986, 1993); Westerhoff A. und Büchler R. (1994)

Einfluss von Weisellosigkeit

Weisellosigkeit im Sommer hat Brutlosigkeit zur Folge und führt zu langlebigen Arbeiterinnen. Sie können mehrere Monate alt werden. Dzierzon J.(1857)

Weisellos auswinternde Winterbienen, die bereits mehrere Monate alt sind, leben noch lange weiter und können bis über ein Jahr alt werden. Farrar C.L. (1949)

Arbeiterinnen in weisellosen Völkern im Sommer zeigen physiologische Eigenschaften, die für Winterbienen typisch sind: gut entwickelter Fettkörper und Futtersaftdrüsen, längere Lebensdauer. Maurizio A. (1950, 1954)

Die Feststellungen über die Lebensdauer in weisellosen Völkern stehen mit der obigen Hypothese über die Wirkung der Bruttätigkeit auf die Lebensdauer in keinem Widerspruch. Dabei ist zu bedenken, dass die Hypothese aufgrund von Versuchen mit weiselrichtigen Völkern entstanden ist.

Einfluss von Brutlosigkeit in weiselrichtigen Völkern

Völker, die sich auf das Schwärmen vorbereiten, hören mit der Bruttätigkeit auf. Parallel dazu steigt die Lebensdauer der Arbeiterinnen auf das Doppelte bis ein Mehrfaches des Wertes von 3-4 Wochen an, der in brütenden Völkern beobachtet wird. Dieser Sachverhalt ist schon sehr lange bekannt Dzierzon J.(1857).

Langlebige Bienen im Sommer lassen sich auch experimentell erzeugen, indem in weiselrichtigen Völkern die Königin in einen Käfig gesperrt wird. Dabei sind Körperkontakte und die Kommunikation mit Pheromonen zwischen den Arbeiterinnen und der Königin nach wie vor möglich, nicht aber die Eiablage durch die Königin. In solchen weiselrichtigen und brutlosen Völkern lebt ein Teil der Arbeiterinnen ebenfalls viel länger (2 bis 6 Monate) im Vergleich zu brütenden Völkern (3-4 Wochen). Die physiologischen Merkmale gleichen jenen von langlebigen Winterbienen: Fettkörper und Futtersaftdrüsen sind gut entwickelt, der Juvenilhormongehalt im Blut bleibt auf einer mittleren Höhe stehen. Anderson J.(1931); Lothmar (1939); Maurizio A. (1954); Fluri P., Lüscher M., Wille H. and Gerig L. (1982);

Fluri P. and Bogdanov S. (1987); Delaplane K.S., Harbo J.R. (1987)

Diese Befunde stehen mit der oben aufgeführten Hypothese in Einklang. Trotzdem ist zu prüfen, ob es neben der Bruttätigkeit noch andere Faktoren gibt, die eine determinierende Wirkung auf die Lebensdauer ausüben können. Aufgrund von älteren Literaturhinweisen soll dem Nachwuchs an Jungbienen eine besondere Bedeutung zukommen.

Einfluss des Nachwuchses an Jungbienen in brütenden Völkern

In brütenden Kleinvölkern wurde folgender Versuch durchgeführt: Die Waben mit der gedeckelten Brut wurden kurz vor dem Schlüpfen der adulten Bienen entfernt und durch neue Honig-Pollen-Waben ohne Brut ersetzt. Diese wurden bestiftet. Die neue Brut wurde wieder aufgezogen und als gedeckelte Brut kurz vor dem Schlüpfen erneut entfernt und durch brutlose Waben ersetzt. Auf diese Weise wurde bis vier mal gedeckelte Brut entfernt. Diese Behandlung hatte zur Folge, dass die gleichen Arbeiterinnen während mehreren Brutzyklen Larven aufzogen, aber nie Nachschub von Jungbienen erhielten. Unter dieser Bedingung wurde ein unerwarteter Effekt beobachtet: Die brutpflegenden Arbeiterinnen lebten länger als ihre Kolleginnen in Völkern, in denen der aufgezogene Nachwuchs schlüpfte. Kratky E. (1931); Milojevic B.D. (1939)

Diese Beobachtung widerlegt die oben zitierte Hypothese, wonach die Brutpflege der determinierende Faktor für Kurzlebigkeit sei. Der Nachwuchs scheint eine zusätzliche Bedingung zu sein, damit die der Brutpflege zugeschriebene lebensverkürzende Wirkung eintreten kann.

Dies dürfte auch erklären, warum in Versuchen mit Kunstschwärmen, die lediglich offene Brut enthielten, der lebensverkürzende Effekt der Brutpflege auf die adulten Bienen nicht feststellbar war. Eischen F. A., Rothenbuhler W. C., Kulinecevic J. M. (1984); Harbo J.R. (1986); Westerhoff A. und Büchler R. (1994)

Inhalt und Zweck der vorliegenden Untersuchung

Die Wirkung des Bienennachwuchses auf die Lebensdauer von Arbeiterinnen in freifliegenden brütenden Völkern wird untersucht. Dazu wird die Lebensdauer der Arbeiterinnen in Völkern mit und ohne Nachwuchsbienen verglichen. Die Resultate dienen dazu, die Hypothese über die lebensverkürzende Wirkung der Bruttätigkeit [Maurizio A. (1950, 1954)] zu überprüfen und wenn nötig durch ein revidiertes Steuerungsmodell zu ergänzen.

Zudem wird der Einfluss der Volksgrösse (Kleinvölker, Wirtschaftsvölker) auf die Lebensdauer geprüft.

Die Versuche fanden über den langen Zeitraum von 1980 bis 2004 in Liebefeld statt. In dieses Intervall fällt der Beginn des Befalls der Bienenvölker durch Varroamilben. Dies ermöglicht es, die Lebensdauer der Arbeiterinnen vor und nach dem Beginn der Ausbreitung der Varroamilben zu vergleichen.

2. Material und Methoden

2.1. Bienenvölker

Die Versuche wurden mit Honigbienen-Völkern (*Apis mellifera*) auf dem Areal der Eidg. Forschungsanstalt Agroscope in Liebefeld-Bern durchgeführt. Es wurden zwei verschiedene Grössen von Völkern verwendet:

2.1.1. Normalvölker(NV)

Es wurden die in der imkerlichen Praxis üblichen Wirtschaftsvölker in Schweizer- oder Dadantkasten mit 8 bis 11 Waben verwendet (Abb. 2, 3). Sie wiesen während den 6 bis 8 Wochen dauernden Versuchen 12'000 bis 23'000 adulte Arbeiterinnen auf. Es wurden keine imkerlichen Massnahmen durchgeführt, die das Versuchsziel hätten stören können.

2.1.2. Beobachtungsvölker (BV)

Die Bienen wurden in Beobachtungskasten gehalten, die zwei übereinander angeordnete Dadant-Waben enthielten. Während den Versuchen zählten die BV 1'800 bis 7'600 adulte Arbeiterinnen. Es handelte sich somit um Kleinvölker. Diese Grösse kommt in der imkerlichen Praxis nur in speziellen Situationen vor, z.B. schwache Völker im Frühjahr, kleine Ablegervölker oder Schwärme sowie Begattungsvölker.

Zwischen der oberen und der unteren Wabe war ein Königinnen-Absperrgitter eingesetzt. Die Königin blieb ständig auf der unteren Wabe, vor der sich das Flugloch befand. Die Kasten waren seitlich mit wegnehmbaren Glasscheiben abgeschlossen. Dadurch konnten die Waben leicht herausgenommen werden. Zur Verdunkelung und Wärmedämmung wurden die Glasscheiben mit 5 cm dicken Styroporplatten abgedeckt (Abb. 4, 5).

Abb. 2

Schweizer Kasten



Abb. 3

Dadant Kasten



Abb. 4 und 5

Beobachtungskasten



2.2. Populationsschätzung

Die adulten Bienen sowie die offenen und die gedeckelten Brutzellen wurden in jedem Volk bei Versuchsbeginn und danach alle 20 Tage bis nach Versuchsende nach der Liebefelder-Schätzmethode erfasst. Imdorf A., Bühlmann G., Gerig L., Kilchenmann V., Wille H. (1987) In jedem Volk wurden folgende Parameter geschätzt bzw. rechnerisch aus den Schätzdaten ermittelt:

Tab. 1:

Populationsdynamische Parameter und die Art ihrer Ermittlung

Offene Brutzellen an den Tagen 1, 20, 40 des Versuchs	direkt im Volk geschätzt
Gedeckelte Brutzellen an den Tagen 1, 20, 40	direkt im Volk geschätzt
Adulte Arbeiterinnen an den Tagen 1, 20, 40	direkt im Volk geschätzt
Aufgezogene Brutzellen im Intervall vom 1. bis 20. Tag	rechnerisch ermittelt
Aufgezogene Brutzellen im Intervall vom 20. bis 40. Tag	rechnerisch ermittelt
Aufgezogene Brutzellen pro adulte Arbeiterin am 20. Tag	rechnerisch ermittelt
Aufgezogene Brutzellen pro adulte Arbeiterin am 40. Tag	rechnerisch ermittelt

2.3. Messung der Lebensdauer von Arbeiterinnen

Sie erfolgte gemäss dem folgenden Verfahren:

Zu Beginn der Versuche wurde den Versuchs- und Kontrollvölkern je 500 eintägige markierte Bienen zugesetzt (Details siehe Punkt 2.3.1.). Anschliessend wurde die Lebensdauer dieser Altersgruppen durch wiederholtes Zählen der im Volk vorhandenen markierten Bienen erfasst (Details siehe Punkt 2.3.2).

Alle Massnahmen (Populationsschätzungen, Einsetzen von markierten Jungbienen, Zählen der überlebenden markierten Bienen) wurden bei jedem Völkerpaar (Versuchs- und Kontrollvolk) am selben Tag durchgeführt.

2.3.1. Gruppen von eintägigen Bienen gewinnen, markieren und in Völker einsetzen

Aus Wirtschaftsvölkern auf den Bienenständen Wohlei bei Bern oder Liebefeld-Bern wurden Waben mit Brut im Stadium des beginnenden Schlüpfens genommen. Die bienenfreien Brutwaben wurden ins Labor gebracht und während 15-20 Stunden in einem Brutschrank bei 33°C gehalten. Die geschlüpften Jungbienen wurden in Glasschalen abgewischt, deren Rand mit Vaseline bestrichen war. So konnten die noch flugunfähigen Bienen nicht entweichen. Sie wurden mit Hilfe einer am vorderen Ende zugeschmolzenen Pasteur-Pipette mit Königinnen-Markierfarbe auf dem Thorax markiert (Abb. 6, 7). Eine Altersgruppe eintägiger Bienen zählte entweder 500 oder 1000 Tiere. Der helle Farbtupfen auf dem Thorax erlaubte es, die Bienen jeder Altersgruppe später im Volk wieder zu finden.

Die frisch markierten Jungbienen wurden in Liebefelder-Kästchen gegeben (ca. 100 Tiere pro Kästchen) und so auf ein NV oder BV gestellt, dass sie durch die vorgegebenen Löcher in das Versuchs- oder Kontrollvolk einliefen (Abb. 8). Sie wurden von den Völkern ohne Abwehr angenommen.

Abb. 6, 7 und 8



2.3.2. Lebensdauer von markierten Bienen feststellen

An bestimmten Zähltagen wurden alle markierten Bienen im Volk mit einer weichen Stahlfeder-Pinzette von den Waben abgelesen. Jeweils 25 Tiere wurden in ein Liebefelder-Kästchen gegeben (Abb. 9 und 10).

Dieser Vorgang wurde solange fortgesetzt, bis keine markierten Bienen mehr im Volk auffindbar waren. Nachdem das Total der pro Volk abgelesenen Bienen notiert war, wurden die Kästchen vor dem Flugloch des entsprechenden Volkes geöffnet und die Bienen auf das Flugbrett abgeschüttelt. Sie liefen sterzelnd in ihr Volk ein (Abb. 11 und 12).

Dieser Vorgang wurde bei jedem Volk in Abständen von 10 bis 20 Tagen wiederholt, bis nur noch ein kleinerer Teil oder gar keine der anfänglich eingesetzten 500 oder 1000 markierten Bienen mehr vorhanden waren.

In seltenen Fällen wiesen einzelne markierte Bienen in einem Volk die falsche Farbe auf. Dies weist auf Verflug zwischen Versuchs- und Kontrollvolk hin. Verflug kam selten vor und ereignete sich in der Regel in den ersten Tagen eines Versuchs. Pro Altersgruppe aus anfänglich 500 Bienen wurden höchstens 6 falschfarbige Tiere gefunden. Diese wurden zu den Bienen mit der richtigen Farbe gezählt.

2.4. Jahreszeit und Dauer der Versuche

Die Versuche dauerten mindestens 40 und höchstens 60 Tage. Der früheste Versuchsbeginn war am 14. Mai, der späteste am 18. August. Die Versuche (insgesamt 42 Wiederholungen) wurden in den Jahren 1980 bis 2004 durchgeführt.

Abb. 9-12



2.5. Versuchsfragen und durchgeführte Versuche

Die Versuche waren so angelegt, dass sie Antworten auf folgende Fragen geben konnten:

Tab. 2:

Übersicht über die durchgeführten Versuche.

BV = Beobachtungsvölker (Kleinvölker) NV = Normalvölker (Wirtschaftsvölker)

Versuchsfragen	Völker
1. Wie lange leben Bienenarbeiterinnen in freifliegenden brütenden BV und NV?	16 BV 10 NV
2. Wie lange leben Bienenarbeiterinnen, wenn die aufgezogene Brut vor dem Schlüpfen entfernt wird, so dass keine Nachwuchsbienen schlüpfen?	6 BV
Vergleich mit Kontrollvölkern, bei denen die aufgezogene Brut nicht entfernt wird und Nachwuchsbienen schlüpfen.	5 BV 1 NV
3. Wie lange leben Bienenarbeiterinnen, wenn die aufgezogene Brut vor dem Schlüpfen entfernt und durch fremde Jungbienen ersetzt wird (kein eigener, dafür fremder Nachwuchs)?	10 BV
Vergleich von Varianten: viel / wenig fremde Nachwuchsbienen Vergleich mit Kontrollvölkern, bei denen die aufgezogene Brut nicht entfernt und kein fremder Nachwuchs zugesetzt wird	5 BV
4. Lebensdauer von Bienenarbeiterinnen in den Jahren 1980 bis 1987 (ohne Varroabefall der Völker)	8 BV 10 NV
im Vergleich zu 1988 bis 2004 (mit zunehmendem Varroabefall)	8 BV

Detailangaben zum Vorgehen:

- Versuchsfrage 1:

Es wurden die Lebensdauer-Resultate aller Kontrollvölker aus den Jahren 1980 bis 2004 verwendet.

- Versuchsfrage 2:

Die untere bebrütete Wabe wurde in Intervallen von 18 bis 19 Tagen, d.h. vor dem Schlüpfen der Jungbienen, entfernt und durch eine neue leere Wabe ersetzt. Diese wurde anschliessend neu bestiftet. Die obere brutfreie Wabe wurde belassen. Sie diente als Vorratswabe.

Dieses Vorgehen bewirkte, dass die Versuchsvölker zwar Brut aufzogen, jedoch keinen Nachwuchs an Jungbienen erhielten.

- Versuchsfrage 3:

Das Entfernen der Brutwabe und Ersetzen mit einer leeren Wabe erfolgte gleich wie bei der Versuchsfrage 2. Danach wurden aber eintägige, unmarkierte Bienen aus anderen Völkern zugesetzt, und zwar in zwei Zeitpunkten und in unterschiedlichen Mengen (Tab. 3).

Kontrollvölker bei den Versuchsfragen 2 und 3

Die untere bebrütete Wabe wurde in denselben Intervallen von 18 bis 19 Tagen herausgenommen wie bei den Versuchsvölkern, jedoch nicht entfernt, sondern an die Stelle der oberen Wabe eingesetzt. Diese wurde nach unten gehängt, wo sie neu bestiftet wurde. Durch dieses Vorgehen erhielten die Kontrollvölker ihren eigenen Nachwuchs, im Gegensatz zu den Versuchsvölkern.

- Versuchsfrage 4

Es wurden ausschliesslich Kontrollvölker berücksichtigt.

Tab. 3:

Zugabe von fremden Jungbienen in die Versuchsvölker. n=Anzahl der Wiederholungen

Im Alter der markierten Bienen von	Menge fremder Jungbienen			
	viel Variante A n=5	viel Variante B n=1	viel Variante C n=1	wenig Variante D n=3
ca. 10 Tagen	mind. 2'000	mind. 2'000	75	75
ca. 25 Tagen	mind. 1'000	75	mind. 2'000	75
	total 3'000	total 2'075	total 2'075	total 150

2.6. Graphische Darstellung und statistische Analysen der Daten

Damit die Daten vergleichbar sind, wurde die Zahl der markierten Bienen am Tag 1 in allen Graphiken auf 1'000 normiert. Die statistischen Berechnungen basieren auf den effektiven Zahlen der markierten Bienen.

Die Einzelwerte der Zählungen der überlebenden markierten Bienen sind in Streudiagrammen dargestellt. In die Punktwolken wurde eine graphisch bestimmte Kurve gezeichnet (DWSL-Kurvenanpassung, distance-weighted least squares).

Die Mittelwerte an den einzelnen Messtagen und ihre Streuungen (Standardfehler) sind in Liniengraphiken gezeigt.

Beide Darstellungen zeigen den zeitlichen Verlauf der Zahl der überlebenden markierten Bienen.

Die mittlere Lebensdauer und die 95 % Vertrauensbereiche wurden mit der Kaplan-Meier Schätzung ermittelt (unter Berücksichtigung der Intervall-Zensierung der Daten). Für Zweigruppen-Vergleiche diente der Mann-Whitney U-Test. Die Visualisierung und die statistischen Analysen der Daten wurden von der Firma ChemStat, Dr. Werner Luginbühl, durchgeführt (www.chemstat.ch).

3. Ergebnisse

3.1. Wie lange leben Bienenarbeiterinnen in Beobachtungsvölkern (BV) und Normalvölkern (NV)? (Versuchsfrage 1)

Die Resultate der Zählungen der markierten Bienen in den BV (16 Altersgruppen) und den NV 10 Altersgruppen) sind in den Abb. 13 und 14 dargestellt.

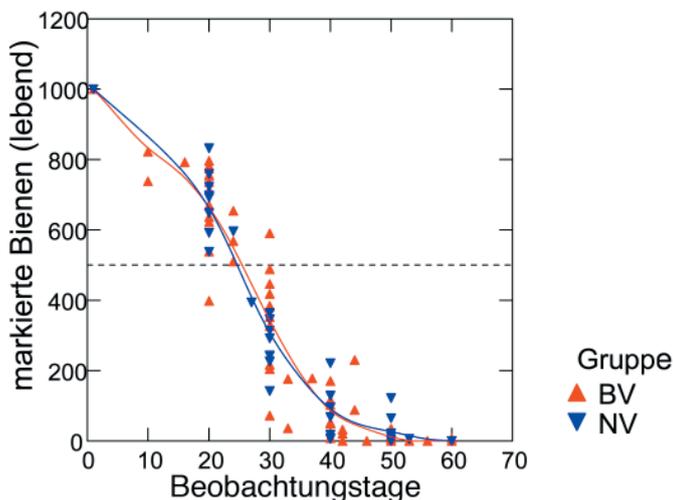


Abb. 13

Überlebende markierte Bienen in Beobachtungsvölkern (BV, rot) und in Normalvölkern (NV, blau), bezogen auf 1'000 Bienen am Tag 1. Dargestellt sind die Einzelwerte der Zählungen (n = 75 bei BV; n = 46 bei NV) und die graphisch ermittelten Überlebenskurven (DWSL-Kurvenanpassung). Die Zahl der wiedergefundenen markierten Bienen an den Beobachtungstagen ist normiert auf 1'000 Bienen am Tag 1.

Die Einzelwerte zeigen bei beiden Völkertypen deutliche Streuungen. Unterschiede zwischen BV und NV sind visuell weder bei der Verteilung der Einzelwerte noch bei den Überlebenskurven auszumachen.

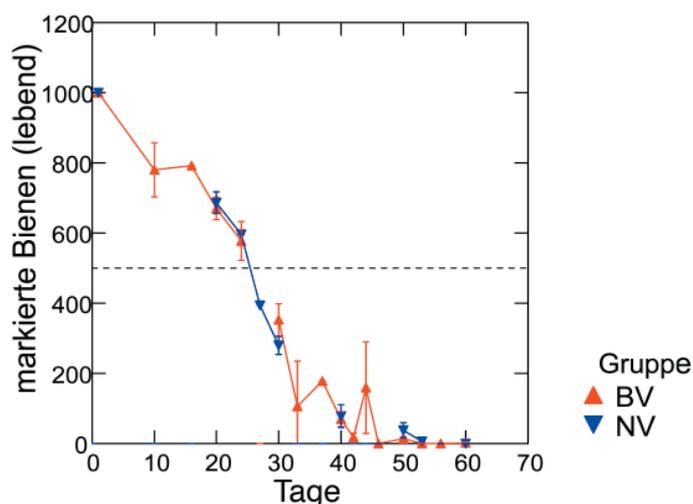


Abb. 14

Überlebende markierte Bienen in Beobachtungsvölkern (BV, rot) und in Normalvölkern (NV, blau). Dargestellt sind die Mittelwerte an den Zähltagen und die Standardfehler. Die Zahl der wiedergefundenen markierten Bienen an den Beobachtungstagen ist normiert auf 1'000 Bienen am Tag 1.

An den Tagen 10, 20, 24, 30, 33, 40, 42, 44, 50 und 60 liegen mehrere Zählergebnisse vor. Die Mittelwerte und die Standardfehler zeigen visuell keine Unterschiede in der Lebensdauer zwischen den markierten Altersgruppen in BV und NV.

Die berechnete mittlere Lebensdauer der Altersgruppen ist in Tab. 4 gezeigt:

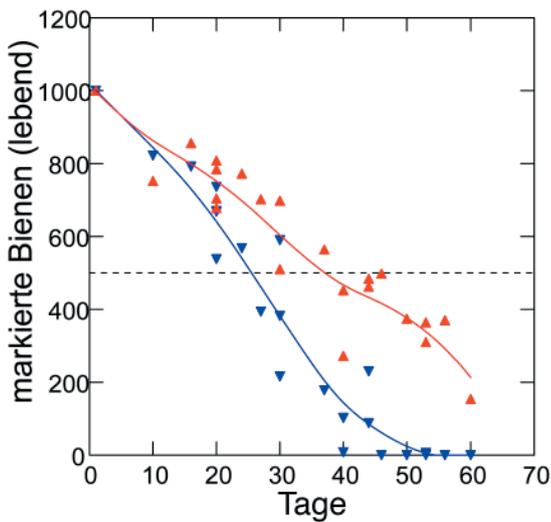
Tab. 4:

Mittlere Lebensdauer der markierten Altersgruppen von Arbeiterinnen in BV und NV
 Die mittlere Lebensdauer ist bei den BV um 0,3 Tage höher als bei den NV. Dieser Unterschied ist statistisch nicht signifikant (Mann-Whitney U-Test, p=0.6).

	Mittlere Lebensdauer (Kaplan-Meier Schätzung)	
	Geschätzter Mittelwert	95 % Vertrauensintervall
16 Altersgruppen in BV	30,6 Tage	29,7 bis 31,4 Tage
10 Altersgruppen in NV	30,3 Tage	29,5 bis 31,0 Tage

3.2. Wie lange leben Bienenarbeiterinnen, wenn die aufgezogene Brut vor dem Schlüpfen entfernt wird, so dass keine Nachwuchsbiene schlüpfen? (Versuchsfrage 2)

Die Resultate der Zählungen der markierten Bienen in den Versuchsvölkern (6 Altersgruppen in Beobachtungsvölkern BV, ohne Nachwuchs) und in den Kontrollvölkern (6 Altersgruppen in BV, mit Nachwuchs) sind in den Abb. 15 und 16 dargestellt.

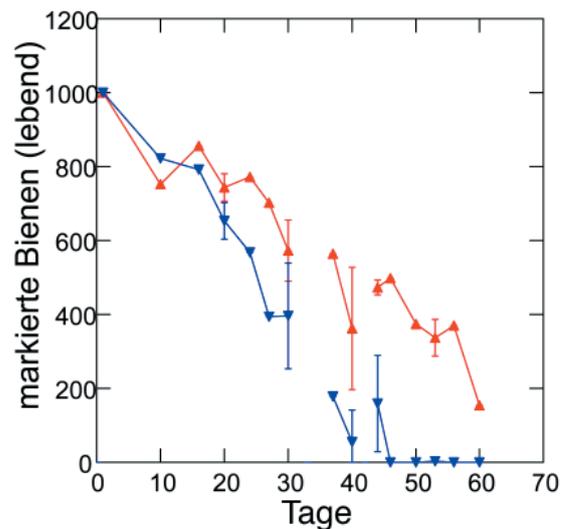


Gruppe
 ▼ Kontrolle
 ▲ ohne Nachwuchs

Abb. 15

Überlebende markierte Bienen in BV ohne Nachwuchs (Versuch, rot) und mit Nachwuchs (Kontrolle, blau). Dargestellt sind die Einzelwerte der Zählungen (n = 28 ohne Nachwuchs; n = 26 Kontrolle) und die graphisch ermittelten Überlebenskurven (DWSL-Kurvenanpassung). Die Zahl der wiedergefundenen markierten Bienen an den Beobachtungstagen ist normiert auf 1000 Bienen am Tag 1. Effektiv zählten hier alle Altersgruppen 500 markierte Bienen am Tag 1.

Die Einzelwerte zeigen bei den Versuchs- und Kontrollvölkern deutliche Streuungen. Dennoch ist ein Unterschied zwischen Versuch und Kontrolle visuell festzustellen: In den Völkern ohne Nachwuchs scheint die mittlere Lebensdauer um einige Tage höher zu sein im Vergleich zur Kontrolle.



Gruppe
 ▲ ohne Nachwuchs
 ▼ Kontrolle

Abb. 16

Überlebende markierten Bienen in BV ohne Nachwuchs (Versuch, rot) und mit Nachwuchs (Kontrolle, blau). Dargestellt sind die Mittelwerte an den Zähltagen und die Standardfehler. Die Zahl der wiedergefundenen markierten Bienen an den Beobachtungstagen ist normiert auf 1000 Bienen am Tag 1. Effektiv zählten hier alle Altersgruppen 500 markierte Bienen am Tag 1.

An den Tagen 20, 30, 40, 44, und 53 liegen mehrere Zählergebnisse vor. Die Mittelwerte und die Standardfehler zeigen visuell längere Lebensdauern in den Versuchsvölkern.

Die berechnete mittlere Lebensdauer der Altersgruppen ist in Tab. 5 gezeigt:

Tab. 5:
Mittlere Lebensdauer der markierten Altersgruppen in BV ohne und mit Nachwuchs.

Die berechnete mittlere Lebensdauer ist in den BV ohne Nachwuchs 6,6 Tage höher als in den BV mit Nachwuchs. Dieser Unterschied ist statistisch signifikant (Mann-Whitney U-Test, $p=0.03$).

	Mittlere Lebensdauer (Kaplan-Meier Schätzung)	
	Geschätzter Mittelwert	95 % Vertrauensintervall
6 Altersgruppen in BV ohne Nachwuchs (Versuch)	39,5 Tage	37,8 bis 41,1 Tage
6 Altersgruppen in BV mit Nachwuchs (Kontrolle)	32,9 Tage	31,8 bis 34,0 Tage

3.3. Wie lange leben Bienenarbeiterinnen, wenn die auf gezogene Brut vor dem Schlüpfen entfernt und durch fremde Jungbienen ersetzt wird (kein eigener, dafür fremder Nachwuchs) (Versuchsfrage 3)

Hier handelt es sich um einen „Tastversuch“ mit nur sehr wenig Daten. Die Resultate der Zählungen der markierten Bienen in den Versuchsvölkern (10 Altersgruppen in BV ohne eigenem, aber mit fremdem Nachwuchs) und in den Kontrollvölkern (5 Altersgruppen in BV mit dem eigenen Nachwuchs) sind in (Abb. 17 und 18) dargestellt.

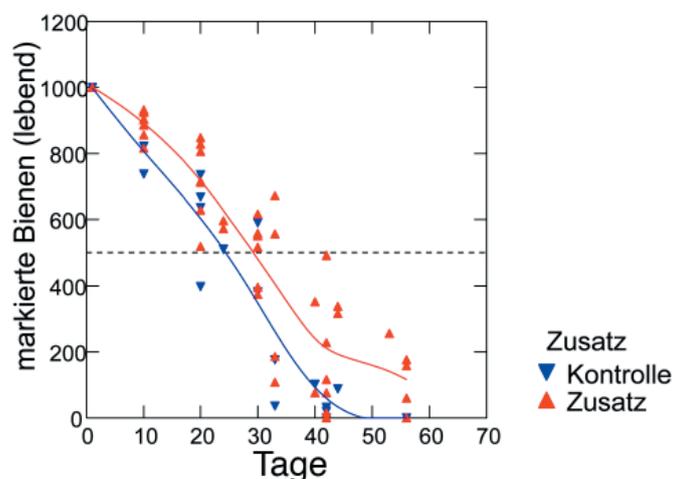


Abb. 17

Überlebende markierte Bienen in BV ohne eigenen, aber mit Zusatz von fremdem Nachwuchs (Versuch, rot) sowie in BV mit dem eigenen Nachwuchs (Kontrolle, blau). Dargestellt sind die Einzelwerte der Zählungen ($n = 54$ beim Zusatz; $n = 22$ bei der Kontrolle) und die graphisch ermittelten Überlebenskurven (DWSL-Kurvenanpassung).

Die Einzelwerte zeigen bei den Versuchs- und den Kontrollvölkern deutliche Streuungen. Zwischen Versuch und Kontrolle ist visuell ein Unterschied festzustellen: In den Völkern mit dem fremden Nachwuchs scheint die Lebensdauer höher zu sein.

Allerdings ist der Hinweis angezeigt, dass der Zusatz von fremdem Nachwuchs bei der Versuchsgruppe in vier Varianten mit sehr wenigen oder gar keinen Wiederholungen durchgeführt wurde (Tab. 3). In Abb. 17 sind alle 4 Varianten des Zusatzes von fremden Jungbienen zusammen ausgewertet (insgesamt 10 Wiederholungen in der Gruppe Zusatz).

Dies bedeutet, dass diese Resultate nicht auf ausreichenden Wiederholungen der Versuche beruhen. Sie werden deshalb keinen statistischen Analysen unterzogen und erlauben auch keine schlüssigen Aussagen. Sie sind hier lediglich als „Tastversuch“ vorgestellt.

3.4. Lebensdauer von Bienenarbeiterinnen in den Jahren 1980 bis 1987 (ohne Varroabefall der Völker) im Vergleich zu 1988 bis 2004 (mit zunehmendem Varroabefall)? (Versuchsfrage 4)

In die Zeitperiode von 1980 bis 2004 fällt das erste Auffinden von Varroamilben in der Schweiz (1984 in Rheinfelden). Anschliessend breitete sich dieser Parasit in den Bienenvölkern aus. In Liebefeld wurden bis 1987 keine Varroamilben gefunden. Danach wurde ein zunehmender Befall der Völker festgestellt.

Diese Situation bietet die Gelegenheit, die Lebensdauer der Bienenarbeiterinnen in der Periode „vor Varroa“ mit der Periode „mit zunehmendem Varroabefall“ zu vergleichen. Berücksichtigt werden nur die Kontrollversuche, bei denen keine gedeckelte Brut entnommen wurde. Von den insgesamt 42 Versuchen über die Lebensdauer sind die 26 Kontrollen für diesen Vergleich verwendbar: 18 für die Periode 1980-87 „vor Varroa“ und 8 für die Periode 1988-2004 „mit zunehmendem Varroabefall“. Die Ergebnisse sind in der Abb. 18 dargestellt.

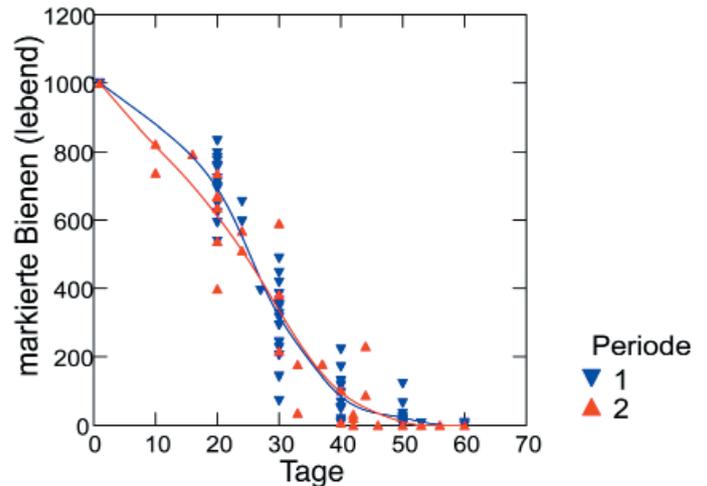


Abb. 18

Überlebende markierte Bienen in Völkern in der Periode 1 (1980-1987) und in der Periode 2 (1988-2004). Dargestellt sind die Einzelwerte der Zählungen (n = 88 für Periode 1; n = 34 für Periode 2) und die graphisch ermittelten Überlebenskurven (DWSL-Kurvenanpassung). Die Zahl der wiedergefundenen markierten Bienen an den Beobachtungstagen ist normiert auf 1000 Bienen am Tag 1.

Die Einzelwerte zeigen für beide Perioden deutliche Streuungen. Ein Unterschied zwischen den beiden Perioden ist visuell nicht zu erkennen.

Die berechnete mittlere Lebensdauer der Altersgruppen in den Perioden 1 (1980-1987) und 2 (1988 – 2004) wird in Tab. 6 gezeigt:

Tab. 6:

Die mittlere Lebensdauer der markierten Altersgruppen ist in der Periode 1 geringfügig kürzer, nämlich um 0.5 Tage, im Vergleich zur Periode 2. Dieser Unterschied ist statistisch nicht signifikant (Mann-Whitney U-Test, p=0.5).

	Mittlere Lebensdauer (Kaplan-Meier Schätzung)	
	Geschätzter Mittelwert	95 % Vertrauensintervall
18 Altersgruppen Periode 1	30.3	29.6 - 31.0
8 Altersgruppen Periode 2	30.8	29.8 - 31.8

4. Diskussion

Bei adulten Bienenarbeiterinnen kann die Lebensdauer stark variieren. Ihre Regulation ist erst teilweise bekannt. Dies ist in der Einleitung in der vorliegenden Studie aufgezeigt. In dieser Arbeit wurden die Einflüsse der Volksgrösse, der Bruttätigkeit und der Nachwuchsbienen auf die Lebensdauer untersucht.

Bedeutung der Volksgrösse für die Lebensdauer der Bienenarbeiterinnen

Untersuchungen über den Einfluss der Volksgrösse auf die Lebensdauer der Arbeiterinnen gibt es für die Phase der Überwinterung, kaum aber für den Sommer. Der vorliegende Vergleich der Lebensdauer im Sommer in BV und NV ist deshalb neu. Hinzuweisen ist auf die hier angewendete Methode der Lebensdauerbestimmung durch wiederholtes Zählen der überlebenden markierten Arbeiterinnen, die Gruppen bekannten Alters angehören. In neueren Studien wird die mittlere Lebensdauer der Arbeiterinnen häufiger indirekt aus den Daten der Populationsschätzung hochgerechnet. Imdorf A., Bühlmann G., Gerig L., Kilchenmann V., Wille H. (1987); Bühlmann G. (1984, 1992, 1997); Wille H., Imdorf A., Bühlmann G., Kilchenmann V. und Wille M. (1985); Liebig G. (2002).

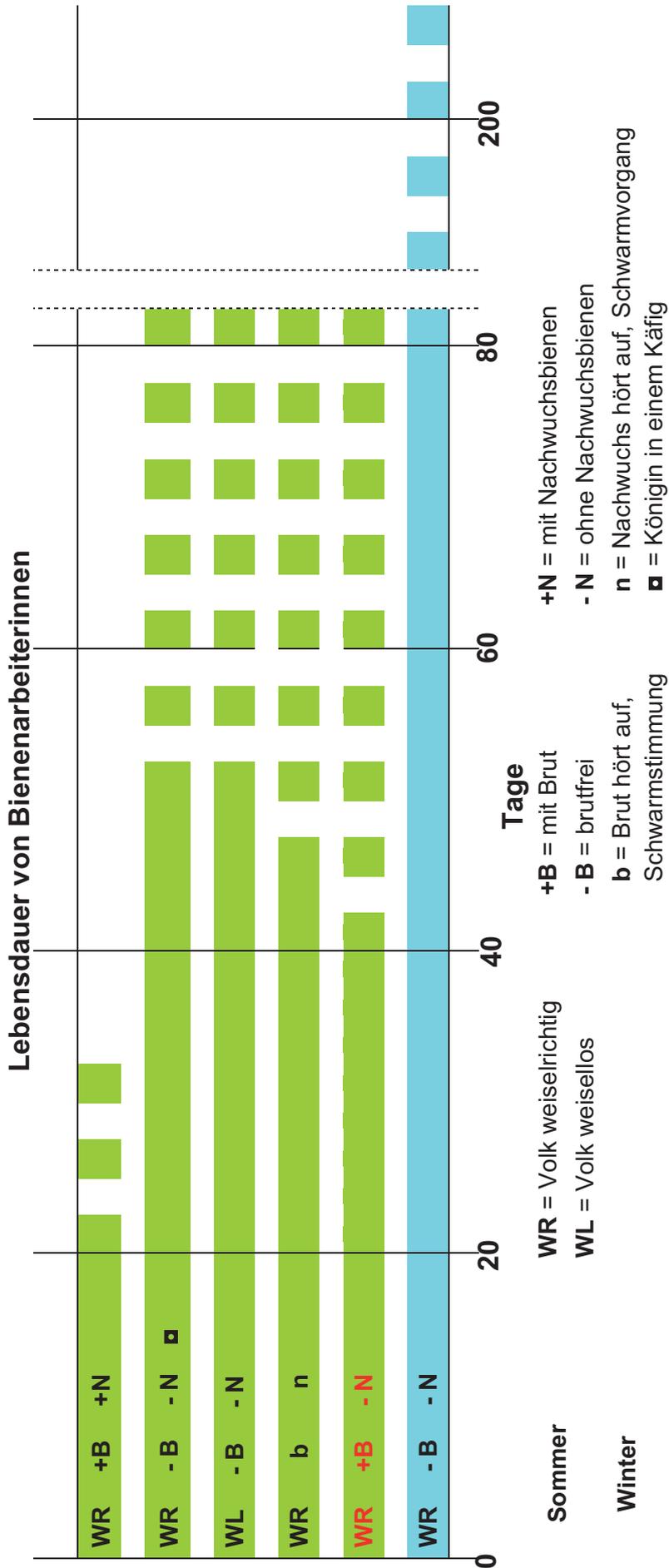
Die Resultate der vorliegenden Studie zeigen, dass sich die mittlere Lebensdauer der Arbeiterinnen im Sommer in BV und NV statistisch nicht unterscheidet. Sie erreichte in den BV 30,6 und in den NV 30,3. Tage. Diese Werte liegen in der Bandbreite der Werte, die in der Fachliteratur für Sommerbienen beschrieben und mit verschiedenen Methoden erhoben worden sind. Sie reichen von weniger als 20 Tagen bis über 40 Tage. Dzierzon J. (1857); Dadant, C.P. (1922); Rösch, G.A. (1925); Anderson J. (1931); Nickel K.H. und Armbruster L. (1937); Maurizio A. (1950, 1954); Free J.B. and Spencer-Booth Y. (1959); Fukuda H. and Sekiguchi K. (1966); Neukirch A. (1982); Woyke J. (1984); Wille H., Imdorf A., Bühlmann G., Kilchenmann V., Wille M. (1985)

Dieses Resultat hat Bedeutung für die Bienenforschung und die Imkereipraxis. Denn für bestimmte Abklärungen oder Anwendungen sind BV besser geeignet als NV. In diesen Fällen darf nun davon ausgegangen werden, dass die Volksgrösse allein keinen entscheidenden Einfluss auf die Lebensdauer hat.

Bedeutung der Brutpflege und des Nachwuchses für die Lebensdauer

In der vorliegenden Studie war die mittlere Lebensdauer von fortwährend brütenden Arbeiterinnen ohne Nachwuchsbienen mit 39,5 Tagen um 6,6 Tage höher als in den Kontrollvölkern, in denen die Brut normal schlüpfte. Der Bienenachwuchs wirkte signifikant lebensverkürzend auf die vorhandenen Arbeiterinnen. In den Versuchs- wie auch in den Kontrollvölkern erreichte ein Teil der anfänglich vorhandenen Bienen ein wesentlich höheres Alter, nämlich 50 bis 60 und mehr Tage. Dieser Anteil war in den Versuchsvölkern ohne Nachwuchs stets deutlich grösser als bei der Kontrolle. Besonders zu betonen ist, dass diese überdurchschnittlich lang lebenden Bienen in den Versuchsvölkern länger Brut aufzogen im Vergleich zu den Arbeiterinnen in den Kontrollvölkern mit Nachwuchsbienen. Dieses Ergebnis steht in Einklang mit den Beobachtungen von Kratky E. (1931) und Milojevic B.D. (1939).

Bei Kratky E. (1931) erreichten Arbeiterinnen ein Alter von 78 Tagen und mehr. Sie hatten 4 mal hintereinander junge Larven bis zum Verdeckeln der Brutzellen aufgezogen. Die verdeckelten Zellen wurden jeweils vor dem Schlüpfen entfernt. Ähnliches beobachtete Milojevic B.D.(1939) in seinem Versuch. Im Alter von 72 bis 75 Tagen wiesen fast alle Arbeiterinnen, die ständig Brutpflege leisteten, funktionstüchtige Futtersaftdrüsen auf. Von den anfänglich vorhandenen Arbeiterinnen erreichte jeweils nur ein Teil dieses hohe Alter. Bei Milojevic B.D.(1939) waren es knapp ein Viertel von anfänglich über 800 Arbeiterinnen in den Kleinvölkern. Eine Übersicht über die experimentell geprüften Varianten von Brutpflege und Nachwuchs und der entsprechenden Lebensdauer gibt Abb. 19.



schwarze Varianten: aufgrund von Literaturangaben
rot Variante: vorliegende Studie sowie **Kratky E. (1931)** und **Milojevic B.D. (1939)**

Abb. 19 Varianten von Brutpflege und Nachwuchsbiene und die entsprechende Lebensdauer der Arbeiterinnen

Aus Abb. 19 geht hervor, dass lange Lebensdauer der Bienenarbeiterinnen auch bei Brutpflege möglich ist. Es muss aber die Bedingung erfüllt sein, dass keine Nachwuchsbiene schlüpfen (rote Variante).

Das Resultat der vorliegenden Studie als auch die Befunde von Kratky E. (1931) und Milojevic B.D. (1939) stehen somit im Widerspruch zur Hypothese von Maurizio A. (1950, 1954) und weiteren Autoren, wonach die Brutpflege die Kurzlebigkeit der Arbeiterinnen bewirke. Im Gegenteil, sogar Arbeiterinnen mit einer erhöhten Rate von „aufgezogenen Brutzellen pro Arbeiterin“ lebten länger, wenn keine Nachwuchsbiene schlüpfen. Die bisher angenommene „Bruthypothese“ muss deshalb verworfen werden. Aus Abb. 19 lässt sich folgendes revidiertes Modell der Regulation der Lebensdauer mit den beiden Einflussfaktoren Brut und Nachwuchsbiene ableiten (Abb. 20).

Das Modell zeigt, dass Brut und Nachwuchsbiene kurze Lebensdauer bewirken. Lange Lebensdauer wird durch das Ausbleiben von Nachwuchsbiene bewirkt, und dies in Völkern mit Brut wie auch ohne Brut.

Noch nicht untersucht ist bis jetzt, ob für kurze Lebensdauer beide Faktoren, Brut und Nachwuchsbiene, nötig sind. Es sollte experimentell noch geprüft werden, welchen Einfluss allein das Zusetzen von Jungbienen im brutfreien Volk auf die Lebensdauer hat. Es könnte sein, dass kurze Lebensdauer allein durch das Zugeben von fremden Nachwuchsbiene bewirkt wird. Das würde bedeuten, dass auch für kurze Lebensdauer die Bruttätigkeit nicht unbedingt erforderlich wäre.

Die Frage nach dem biologischen Sinn hinter diesem Regulationsmodell führt zu folgender Überlegung:

Bienenvölker behalten bis zum Schlüpfen von jungen Bienen eine essentielle Mindestmenge an potentiellen Ammenbienen. Diese können zwei- bis dreimal länger am Leben bleiben als kurzlebige Sommerbienen. Erst wenn Nachwuchs eingetroffen ist, können die verbliebenen alten Ammenbienen ihr Leben beenden. Dies lässt sich als sinnvolle Strategie interpretieren, welche die Überlebenschancen von Bienenvölkern in Phasen von Brutunterbruch erhöht.

Welche Kriterien in Bezug auf die Nachwuchsbiene sind wichtig?

Nachdem die regulierende Wirkung des Nachwuchses auf die Lebensdauer der Arbeiterinnen nachgewiesen ist, stellen sich wichtige Anschlussfragen:

- Wie viele Nachwuchsbiene sind nötig, um die lebensverkürzende Wirkung auf die Ammenbienen auszulösen? Gibt es eine kritische Mindestmenge?
- Gibt es bei den adulten Arbeiterinnen bestimmte sensible Phasen, während denen die Nachwuchsbiene eine steuernde Wirkung auf ihre Lebensdauer ausüben können?
- Wie erfolgt die Rezeption der Nachwuchsbiene durch die adulten Arbeiterinnen?

In der vorliegenden Studie wurde ansatzweise versucht, experimentell Antworten auf diese Fragen zu bekommen. Allerdings liegen nur sehr wenige Versuche vor, so dass eine Auswertung der Daten nicht möglich ist. Die gestellten Fragen können deshalb nicht beantwortet werden (siehe Kapitel 3.3.).

Lebensdauer von Bienenarbeiterinnen in den Jahren 1980 bis 1987 (ohne Varroabefall der Völker) im Vergleich zu 1988 bis 2004 (mit zunehmendem Varroabefall)?

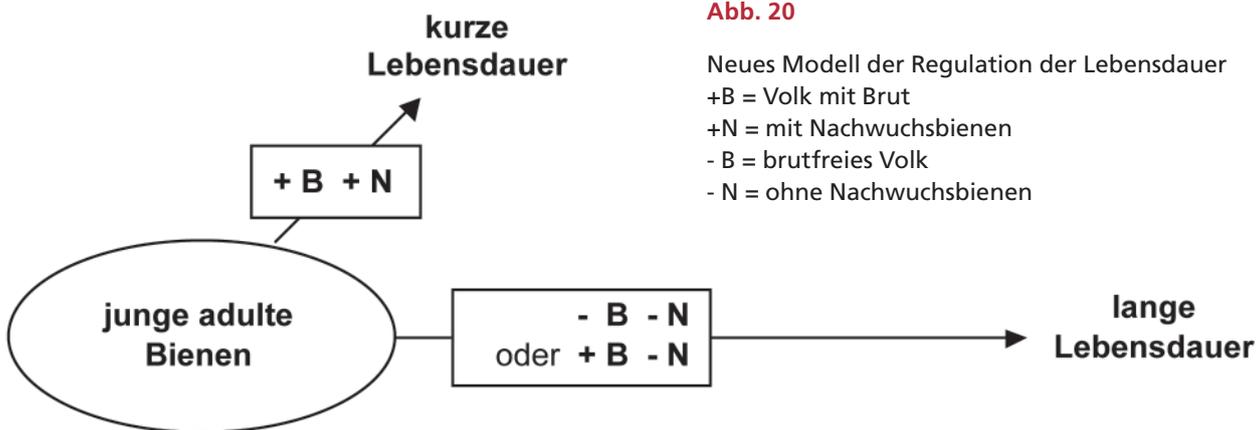
In den Stichproben der vorliegenden Studie gibt es keinen Unterschied in der Lebensdauer der Arbeiterinnen in den beiden Perioden.

Dieses Ergebnis lässt allerdings keine gesicherten Schlussfolgerungen zu, weil nur wenig Stichproben vorliegen und nicht bekannt ist, wie stark der Varroabefall in der Periode 1988-2004 in den Völkern war. Erschwerend für eine Aussage ist zudem, dass zwischen den beiden Vergleichsgruppen noch andere Faktoren verschieden sind. Beispielsweise könnte die Varroabekämpfung einen Einfluss auf die Lebensdauer ausgeübt haben.

Abb. 20

Neues Modell der Regulation der Lebensdauer

- +B = Volk mit Brut
- +N = mit Nachwuchsbiene
- B = brutfreies Volk
- N = ohne Nachwuchsbiene



5. Zusammenfassung

Die Lebensdauer von Bienenarbeiterinnen in freifliegenden brütenden Völkern wurde in Abhängigkeit der zwei Faktoren Volksgrösse und Bienen-Nachwuchs untersucht. Die Volksgrösse hatte keinen Einfluss auf die mittlere Lebensdauer. Sie erreichte bei Arbeiterinnen in Kleinvölkern (Beobachtungsvölker mit 1'800 bis 7'600 Bienen) 30,6 Tage, in Wirtschaftsvölkern (12'000 bis 23'000 Bienen) 30,3 Tage. Der Unterschied ist nicht signifikant ($p=0,6$). Einen signifikanten Einfluss hatte hingegen der Nachwuchs an Jungbienen. In den Völkern ohne Nachwuchsbienen (Brut vor dem Schlüpfen entfernt) resultierte eine höhere mittlere Lebens-

dauer von 39,5 Tagen im Vergleich zu den Kontrollvölkern (mit Nachwuchsbienen) von 32,9 Tagen ($p=0,03$). Die Arbeiterinnen in den Völkern ohne Nachwuchs wurden älter, obwohl sie mehr Brut aufzogen. Dies steht im Widerspruch zur seit langem akzeptierten Hypothese, wonach die Brut-tätigkeit lebensverkürzend wirke. Es wird ein neues Regulationsmodell abgeleitet, bei dem der Nachwuchs an Jungbienen eine steuernde Wirkung auf die Lebensdauer der Arbeiterinnen ausübt. Die lebensverkürzenden Wirkung des Bienen-Nachwuchses wird im Zusammenhang mit der Überlebensstrategie der Bienenvölker diskutiert.

6. Literatur

- Anderson J. (1931). How long does a bee live. *Bee World* 12(3): 25-26
- Bühler A., Lanzrein B., Wille H. (1983). Influence of temperature and carbon dioxide concentration on juvenile hormone titre and dependent parameters of adult worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *J. Insect Physiol.* 12: 885-893
- Bühlmann G. (1984) Calculating the life expectancy of worker bees (*Apis mellifera*) by means of the emerging rate and the number of bees, In: 17th Int. Congr. Entomol., Hamburg, 529
- Bühlmann G. (1992) Visualization of honey bee colony development based on brood area and adult bee numbers, in: Billen, J. (Ed.), *Biology and Evolution of Social Insects*, Leuven (Belgium), pp. 75-80
- Bühlmann G. (1997) Jahrbuch - Standardtabelle und Berechnungen zum Entwicklungsverlauf von Bienenvölkern; Version dBASE IV, Mitteilung des Schweizerischen Zentrums für Bienenforschung 46
- Cherednikov A.V. (1967). Photoperiodism in the honey bee. *Ent.Rev. Wash.* 46: 33-37
- Crailsheim K. (1986). Dependence of protein metabolism on age and season in the honeybee (*Apis mellifera carnica*). *J. Insect Physiol.* 32: 629-634
- Crailsheim K., Schneider L.H.W., Hrasnigg N., Bühlmann G., Brosch U., Gmeinbauer R., Schöffmann B. (1992). Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): Dependence on individual age and function. *J. Insect Physiol.* 38 (6): 409-419
- Dadant, C.P. (1922). *The Honey Bee*.
- Delaplane K.S., Harbo J.R. (1987). Effect of queenlessness on worker survival, honey gain and defense behaviour in honeybees. *J. Apic. Res.* 26(1): 37-42 (nep 584)
- Dzierzon J. (1857). *Neue verbesserte Bienen-Zucht*.
- Eischen F. A., Rothenbuhler W. C., Kulinecovic J. M. (1982). Length of life and dry weight of worker honeybees reared in colonies with different worker-larva ratios. *J. Apicult. Res.* 21(1), 19-25
- Eischen F. A., Rothenbuhler W. C., Kulinecovic J. M. (1984). Some effects of nursing on nurse bees. *J. Apic. Res.* 23(2): 90-93
- Farrar C.L. (1949). The aging of bees, by L.O. Howard. *Bee World* 30, 51
- Fluri P. and Bogdanov S. (1987). Age Dependence of Fat Body Protein in Summer and Winter Bees (*Apis mellifera*). In: *Chemistry and biology of social insects*, ed. by Eder J. and Rembold H., Verlag Peperny München, 1987
- Fluri P., Imdorf A. (1989). Brutstopp im August/September – Auswirkungen auf die Ein- und Auswinterung der Völker. *Schweiz. Bienen-Z.* 112(8): 452-455
- Fluri P., Lüscher M., Wille H. and Gerig L. (1982). Changes in weight of the pharyngeal gland and haemolymph titres of juvenile hormone, protein and vitellogenin in worker honey bees. *J. Insect Physiol.* 28 (1), 61-68
- Fluri, P. and Bogdanov S. (1987). Effects of artificial shortening of the photoperiod on honeybee (*Apis mellifera*) polyethism. *J. Apic. Res.* 26(2): 83-89
- Free J.B. and Spencer-Booth Y. (1959). The longevity of worker honey bees. *Proc. R. Ent. Soc. London (A)* 34: 141-150
- Fukuda H. and Sekiguchi K., (1966). Seasonal change of the honeybee worker longevity in Sapporo, Nord Japan, with note on some factors affecting the life span. *Jap. J. Ecol.* 16 (5): 206-212
- Hagenguth H, Rembold H. (1978). Identification of juvenile hormone 3 as the only JH homolog in all development stages of the honey bee. *Z. Naturforsch.* 33c: 847-850
- Harbo J.R. (1986). Effect of population size on brood production, worker survival and honey gain in colonies of honeybees. *J. Apic. Res.* 25(1): 22-29
- Harbo J.R. (1993). Effect of brood rearing on honey consumption and the survival of worker honey bees. *J. Apic. Res.* 32(1): 11-17.

- Haydack M.H. (1934). Changes in total nitrogen content during the life of the imago of the worker honey bee. *J. Agric. Research* 49: 21-28
- Imboden H., Wille H., Gerig L., Lüscher M. (1976). Die Vitellogenin-Synthese bei der Bienen-Arbeiterin (*Apis mellifera*) und ihre Abhängigkeit vom Juvenilhormon (JH). *Rev. Suisse de Zool.* 83 (4): 928-933
- Imdorf A., Bühlmann G., Gerig L., Kilchenmann V., Wille H. (1987). Überprüfung der Schätzmethode zur Ermittlung der Brutfläche und der Anzahl Arbeiterinnen in freifliegenden Bienenvölkern. *Apidologie* 18 (2): 137-146
- Jaycox E.R., Skowronek W. and Guynn G. (1974). Behavioural changes in worker honey bees induced by injections of a juvenile hormone mimic. *Ann. Ent. Soc. Am.* 67: 529-534
- Kefuss J.A. (1978). Influence of photoperiod on the behaviour and brood-rearing of honey bees in a flight room. *J. Apic. Res.* 17: 137-151
- Kratky E. (1931). Morphologie und Physiologie der Drüsen im Kopf und Thorax der Honigbiene. *Z. wissenschaft. Zool.* 139: 120-200
- Kunert K., Crailsheim K. (1988). Seasonal changes in carbohydrate, lipid and protein content in emerging honeybees and their mortality. *J. Apic. Res.* 27: 13-21
- Liebig G. (2002). Über das Lebensalter der Bienen. *Deutsches Bienen Journal* 2: 4-6
- Lindauer M. (1952). Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.* 34: 299-345
- Lotmar R. (1939). Der Eiweiss-Stoffwechsel im Bienenvolk (*Apis mellifera*) während der Überwinterung. *Landw. Jahrbuch der Schweiz* 53: 34-71
- Mattila H.R., Harris J.L. and Otis G.W. (2001). Timing of Production of winter bees in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Insectes soc.* 48: 88-93
- Mauermayer G. (1954). Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Arbeitsleistung und Lebensdauer bei Arbeiterinnen der Honigbiene. *Archiv für Bienenkunde* 31, 31-42
- Maurizio A. (1950). Untersuchungen über den Einfluss von Pollennahrung und Brutpflege auf die Lebensdauer und den physiologischen Zustand von Bienen. *Schweiz. Bienen-Z.* 73(2): 58-64
- Maurizio A. (1954). Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene. *Landw. Jahrbuch der Schweiz*, 68: 115-193
- Maurizio A. (1961). Lebensdauer und Altern bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Gerontologie* 5, 110-128
- Merz R., Gerig L., Wille H., Leuthold R. (1979). Das Problem der Kurz- und Langlebigkeit bei der Ein- und Auswinterung im Bienenvolk. Eine Verhaltensstudie. *Rev. Suisse Zool.* 86(3): 663-671
- Milne C.P. (1981). Laboratory measurements of honey production in the honeybee. 4. Relationship between responses on tests of hoarding, longevity or length of life and pupal weight of the worker. *J. Apic. Res* 20(1): 28-30
- Milojevic B.D. (1939). Eine neue Auffassung vom Gesellschaftsleben der Honigbiene. 12. Int. Bienenzüchterkongress, Zürich. *Schweiz. Bienen-Z.*, 62 (12): 689-695
- Neukirch A. (1982). Dependence of the life span of the honeybee (*Apis mellifera*) upon flight performance and energy consumption. *J. Comp. Physiol.* 146(1), 35-40
- Nickel K.H. und Armbruster L. (1937). Vom Lebenslauf der Arbeitsbienen, besonders auch bei Nosemaschäden. *Arch. Bienenkunde* 18(7): 257-287
- Omholt S.W. (1988). Relationships between worker longevity and the intracolony population dynamics of the honeybee. *J. theor. Biol.* 130: 275-284
- Rinderer T.E. and Silvester H.A. (1978). Variation in response to *Nosema apis*, longevity, and hoarding behaviour in a free-mating population of the honey bee. *Ann. Ent. Soc. America* 71(3): 372-374
- Robinson G.E. (1987). Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 329-338
- Rösch G.A. (1930). Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 2. Teil. Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Z. Vergl. Physiol.* 12 (1): 1-71
- Rösch, G.A. (1925). Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Teil. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehung zum Alter der Arbeitsbienen. *Z. vergl. Physiol.* 2:571-631
- Rutz W., Gerig L., Wille H. and Lüscher M. (1976). The function of juvenile hormone in adult worker honey bees, *Apis mellifera*. *J. Insect Physiol.* 22, 1485-1491
- Westerhoff A. und Büchler R. (1994). Zusammenhänge zwischen Volksstärke, Brutpflege, Lebenserwartung und Honigleistung. *ADIZ* (10): 30-34
- Wille H., Imdorf A., Bühlmann G., Kilchenmann V., Wille M. (1985). Beziehung zwischen Polleneintrag, Brutaufzucht und mittlerer Lebenserwartung der Arbeiterinnen in Bienenvölkern (*Apis mellifera*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 58: 205-214
- Woyke J. (1984). Correlations and interactions between population, length of worker life and honey production by honeybees in a temperate region. *J. Apic. Res* 23(3): 148-156