Kleine Zellen

Eine Arbeitshypothese zu kleinen Zellen im Maß 4,9 mm als systemische Gegenmaßnahme zur Varroa destructor, ein Parasit der Honigbienen

Einleitung

In den vergangenen Jahren häufen sich die Berichte von zusammenbrechenden Honigbienenvölkern. In den USA wird dieses Phänomen Colony Collapse Disorder genannt, im Deutschen wird es im Allgemeinen mit dem Begriff „Bienensterben“ bezeichnet. Die Zusammenhänge sind noch nicht endgültig erforscht. Es werden neben schleichenden Prozessen, wobei das Bienenvolk langsam immer schwächer wird, vor allem plötzliche Zusammenbrüche beobachtet. Das vormals stark besetzte Bienenvolk ist verschwunden. Die Beuten werden leer vorgefunden. Oft werden Vorräte und Brut zurückgelassen.

Vor allem der Parasit Varroa destructor, eine Milbe, wird in den Zusammenhang mit dem Bienensterben gebracht. Oftmals kombiniert mit anderen Bienenkrankheiten in Zusammenhang gebracht – vor allem mit Viren wie den Deformed Wing Virus. (Übersetzt: Krüppelflügelvirus.)

Dieser Parasit findet sich in der Tat häufig in den zusammengebrochenen Völkern und vor dem Zusammenbruch ist häufig eine Steigerung des Befalls mit der Varroa destructor zu beobachten. Hier besteht eine signifikante Korrelation. Häufig wird diese Korrelation als Ursache und Wirkung angesehen.

Dem gegenüber steht die Tatsache, daß die Bienenvölker heutzutage unter einer weitaus geringeren Milbenlast zusammenbrechen, als noch vor Jahrzehnten. Die sogenannte Schadschwelle - also der Prozentsatz der von der Varroa befallenen Bienen, der das Bienenvolk nachhaltig schädigt – sinkt von Jahr zu Jahr. Waren es im Jahr ??? noch ??? Prozent Befall, die einen fatalen Schaden bei den Bienenvölkern hervorriefen, schädigen heute bereits ??? Prozent derart, daß die Völker zusammenbrechen.

In der Diskussion standen die gestiegene Virulenz der Varroamilbe, sowie die Verbreitung von Viren und deren Zusammenspiel mit der Varroamilbe. Die Varroamilbe wurde als Vektor für Bienenviren identifiziert. Allerdings konnte gezeigt werden, daß die Bienenvölker mit wenig Milben und vielen Viren zusammenbrechen, als auch mit vielen Milben und wenig Viren. Eine Korrelation wurde nicht gefunden, daß eine erhöhte Milbenlast automatisch zu einer erhöhten Virenlast führt und in der Folge zu einem Zusammenbruch der Völker.

Durch die gestiegene Virulenz der Bienenkrankheiten im Allgemeinen, wurde schon früh diskutiert, ob die Varroamilbe nicht die Ursache, sondern viel eher ein Indikator oder Symptom für eine allgemeine Schwächung der Bienengesundheit sei.

Das wird gerade deswegen wahrscheinlich, weil bei anderen Lebewesen – also im gesamten Naturhaushalt – ein geschwächtes Immunsystem gefunden und diskutiert wird.

Zumindest für die Honigbienen zeichnet sich ab, daß dafür zum einen Teil die Qualität der Nahrung eine Rolle spielt, als auch Umweltgifte, namentlich die Pflanzenschutzmittel. Die Wirkungen einer einseitigen und qualitativ mangelhaften Ernährung, sowie subletale Vergiftung mit Pflanzenschutzmitteln äußern sich schleichend über den gesteigerten Verlust von Flugbienen, deren Lebensdauer verkürzt ist. Die Auswirkungen des Flugbienenverlustes sind für das eusoziale Bienenvolk gewichtig. Die Verluste der Flugbienen werden durch Jungbienen ersetzt, die verfrüht in das Stadium der Flugbienen eintreten. Die Jungbienen jedoch sind zuständig für die Versorgung der Bienenlarven und der Flugbienen mit

Futtersaft. Dem Ersatz der Flugbienen mit dem verfrühten Eintritt der Jungbienen in das Flugbienenstadium folgt dementsprechend eine Unterversorgung des gesamten Bienenvolkes mit Futtersaft. Diese Unterversorgung setzt eine Abwärtsspirale in Gang und das Volk kollabiert.

Der gestiegenen Virulenz der Varroamilbe begegnen die Imker mit einer vermehrten Behandlung der Honigbienen gegen die Varroamilbe mit synthetischen oder organischen Akariziden. Die Anzahl der Behandlungen pro Jahr steigt. Des Weiteren wird vermehrt eine Völkervermehrung durch Ablegerbildung betrieben, um den Verlusten entgegenzuwirken.

Es ist deutlich zu erkennen, daß diese Entwicklung keinen langfristigen Erfolg bringen kann.Zumal Akarizide auch immer insektizid wirken und mit steigender Anzahl der Behandlungen die negativen Auswirkungen der Akarizide auf die Honigbienen den positiven Wirkungen überwiegen.

Deswegen wird hier in dieser Arbeit der Versuch unternommen, die zugrundeliegenden Prinzipien der Schädigung durch die Bienenkrankheiten zu erkennen, sowie geeignete Maßnahmen zu entwickeln, die systemisch wirken – und nicht reaktiv.

Wie ein Bienenvolk geschwächt wird

Grundsätzliches

Zitat: „Interpretiert man die Fitneß des Superorganismus als das Produkt der beiden Faktoren „Überleben" und „Fruchtbarkeit" (im Sinne von Darwin und Hamilton), so stellen beide Anpassungen der Altersstruktur eine fitneßsteigernde Maßnahme dar.“ (Zitatende.)

Werden die Anpassungen der Honigbienen bezüglich Natalität/Geburtenrate und Mortalität gestört, kommt es folglich im Gegenzug zu fitneßsenkenden Effekten.

Anhand des hochgradig entwickelten Honigbienen-Populations-Modells (kurz: HoPoMo), das von der Universität Graz in Österreich ausgearbeitet wurde, konnte gezeigt werden, daß der wichtigste Faktor in einem Bienenvolk die Anzahl der vorhandenen Arbeiterinnen, insbesondere der Flugbienen ist.

Ein chronischer vorzeitiger Verlust von Flugbienen muß demnach eine Schwächung des Bienenvolkes hervorrufen.

Ein vorzeitiger Verlust von Flugbienen durch eine verkürzte Lebensdauer kann durch mehrere Ursachen hervorgerufen werden.

- Unterkühlte Brut.
- Parasitierung mit der Varroa destructor.
- Chronische und letale Vergiftung mit Pflanzenschutzmitteln.
- Chronische und letale Vergiftung mit Akariziden/Varroaziden. (Siehe Tabelle.)
- Quantitativ und qualitativ mangelhafte Versorgung der Bienenlarve mit Futtersaft.
- Schröpfen der Völker durch Kunstschwärme/Ablegerbildung.
- Weitere Ursachen?

Der von außen bewirkte vorzeitige Verlust von Flugbienen führt zur - von den Honigbienen nicht gesteuerten - Änderung der Altersstruktur im Bienenvolk. Um die Versorgung insbesondere mit Pollen sicherzustellen, ist das Bienenvolk gezwungen, die Ammenbienen vorzeitig als Flugbienen zu rekrutieren.

Die Ammenbienen versorgen die Bienenlarven und die Flugbienen mit Futtersaft. Da die Ammenbienen für die Sammeltätigkeit herangezogen werden, entfällt die Versorgung mit Futtersaft auf die verbleibenden Ammenbienen. Da jede Ammenbiene jedoch nur einen bestimmte Anzahl von Bienenlarven mit Futtersaft versorgen kann, kommt es zu einer Unterversorgung der vorhandenen Brut. Der Verlust der Flugbienen bedeutet auch, daß die Pollenversorgung eingeschränkt wird.

Hier reagiert das Bienenvolk unter anderem mit Kannibalismus, wobei die Ammenbienen die Bienenlarven aussaugen und das Protein für die Erzeugung von Futtersaft verwenden.

Diese Reaktion wirkt jedoch nur bei Überbrückung kurzfristiger Zwischenfälle. Dauert der Zustand des Flugbienenverlustes an, gerät der Gesundheitszustand des Bienenvolkes in eine Abwärtsspirale. Denn eine Unterernährung verkürzt die Lebenserwartung einer Biene – die Bienen sterben entsprechend früher. (K. Weiss, Kannibalismus???) Der Vorgang gewinnt mit der Dauer an Eigendynamik.

Insbesondere, weil der Ausgleich der verlorenen Flugbienen durch vorzeitige Rekrutierung der Ammenbienen erfolgt. Das hat einen direkten Einfluß auf den Wärmehaushalt des Brutnestes, denn die Stabilität des Brutnestes kann nur mit ausreichend heizenden Bienen und Bienenmasse als Isolationskörper gewährleistet werden. Wenig Bienenmasse führt zu Schwankungen des Mikroklimas und damit zu erhöhten Brutverlusten der Bienenbrut. Das bedeutet eine gesenkte Natalität der Honigbiene. (Hiromi Fukuda; Shoichi F. Shakagami 1968).

Varroa außer Kontrolle

Futtersaft

Der niedrige Futtersaftstand führt in Kombination mit der früheren Verdeckelung dazu, daß die Varroamilbe früher aktiviert wird. Die Varroamilbe bezieht eine Zelle mit einer Bienenlarve kurz vor der Verdeckelung. Sie gleitet in den Futtersaft und versteckt sich dort, um sich dem Zugriff der putzenden Bienen zu entziehen. Im Futtersaft verfällt die Milbe in eine Starre, die sich erst wieder löst, wenn die Bienenlarve den Futtersaft aufgebraucht hat.

Ist der Futtersaft fast aufgebraucht, erwacht die Milbe aus ihrer Starre und läßt sich von der Bienenlarve aus dem Futtersaft ziehen. Kurz vor dem Einspinnen und Verpuppung der Bienenlarve beginnt die Varroamilbe zeitlich mit der Entwicklung der Bienenlarve abgestimmt mit der Bildung von Milbeneiern in ihrem Eierstock. (Oogenese.)

> Zitat: „Noch vor die Brutzelle gedeckelt wird, dringt die Varroa Milbe in die Zelle ein ... Sie wandert darauf am Zellwand hinunter und versenkt sich im Futtersaft der Bienenmade. Im Saft angelangt wird sie bewegungsunfähig und scheint tot. Die Varroa Milbe bleibt solange bewegungslos, bis der ganze Futtersaft von der Bienenmade gefressen wurde. Das dauert ca. 24 bis 30 Stunden.
>
> Die meisten Milben erwachen wieder zum Ende des 9. Tages und setzen sich nun auf die Maden, von der sie sich nun ernährt.“ (Zitatende.)

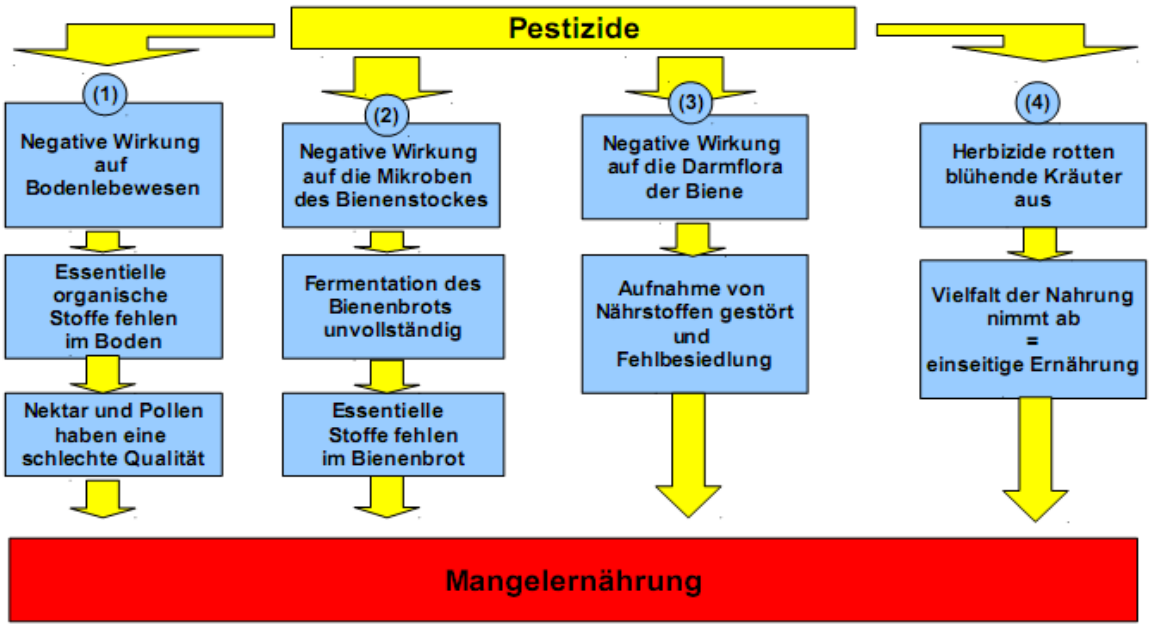
Somit ist die Menge des Futtersaftes ein Faktor, der den Startzeitpunkt der Oogenese der Varroamilbe beeinflusst. Ein gute Futtersaftversorgung der Brut erzeugt somit eine spätere Aktivierung der Varroamilbe als ein niedriger Futtersaftstand. Der Unterschied beträgt bis zu ??? Tagen.Hier gewinnt die Varroamilbe einen Vorsprung, da die vorzeitige Entwicklung der Eier ihr einen Vorteil verschafft.Daraus folgt – je niedriger der Futtersaftstand in der Zelle ist, desto größer ist die Reproduktionsrate der Varroamilbe.

Pflanzenschutzmittel und Akarizide

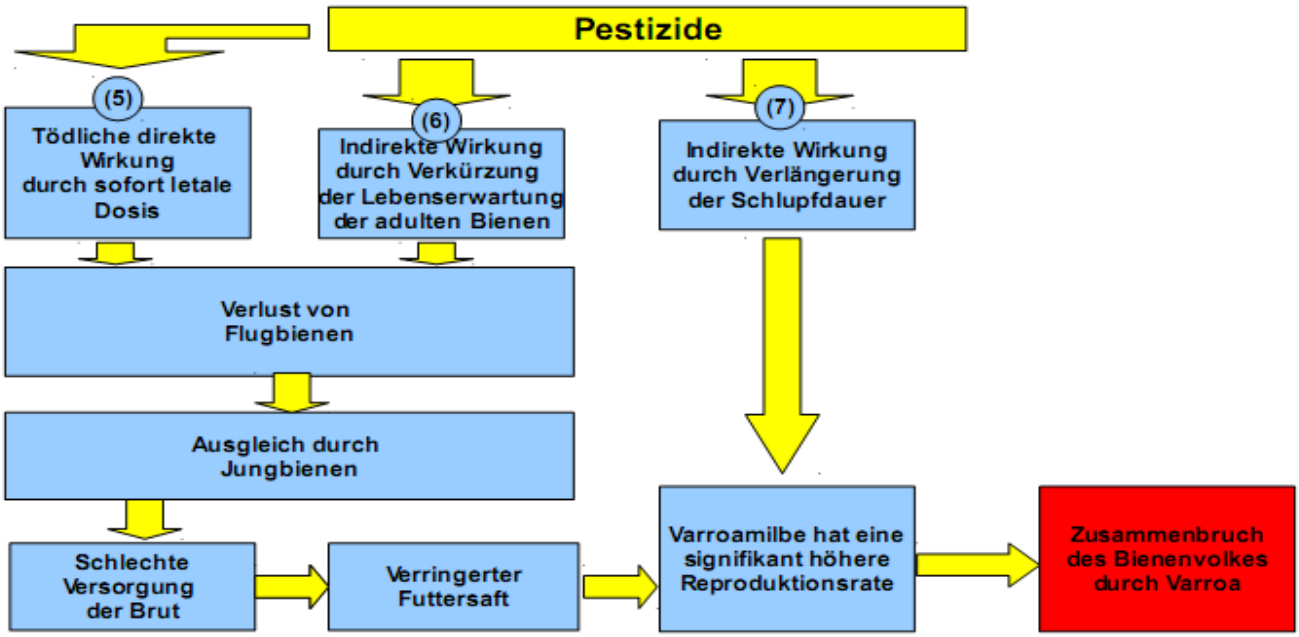
Der Eintrag von bestimmten Pflanzenschutzmitteln und die Verwendung von Akariziden durch den Imker, verursachen eine längere Entwicklungszeit der Bienenbrut, so daß diese länger in der verdeckelten Zelle verweilt.

Die Verlängerung der Verdecklungszeit der Bienenbrut ist für die Varroamilbe - durch die Verlängerung der eigenen Reproduktionszeit innerhalb der gedeckelten Zelle – ein weiterer Vorteil. Die Reproduktionsrate wird durch diese zusätzliche Zeit erhöht, die durch die Entwicklungshemmung der Varroamilbe verschafft wird.

Pestizide verursachen Mangelernährung



Weitere Wirkungen von Pestiziden



Folgen

Die Folgen der indirekten Wirkung des Flugbienenverlustes, insbesondere in Kombination mit Pflanzenschutzmitteln und Akariziden sind die explosive Vermehrung der Varroamilbe durch Erhöhung der Reproduktionsraten. Die Reproduktionsraten erhöhen sich, da die Varroamilbe durch die Verlängerung der Verdeckelungsdauer, sowie den verfrühten Start der Oogenese bei niedrigem Futtersaftstand, einen zeitlichen Vorteil verschafft bekommt.

Die Natalität (Geburtenrate) ist in der Populationsdynamik von Lebewesen immer in Vorteil gegenüber der Mortalität. Einer erhöhten Natalität (Geburtenrate plus Erreichung der Geschlechtsreife) der Varroamilbe ist daher mit einer verschärften Bekämpfung langfristigen nicht entgegenzuwirken.

Die Varroamilbe wird mit Akariziden hauptsächlich in der phoretischen Phase – also während ihres Lebens außerhalb der Zelle – von Akariziden erreicht. Auch wenn die Wirkung der meisten üblichen Akarizide in diesen Phasen sehr hoch ist, vor allem in der brutfreien Zeit, so ist die hohe Mortalität der gestiegenen Natalität langfristig unterlegen, sobald die Geburtenrate ein gewisses Maß überschreitet.

Dieses Maß steht eben genau in der Abhängigkeit des allgemeinen Gesundheitszustandes, die Verfügbarkeit von Arbeiterinnen und damit Futtersaft, sowie dem Eintrag von Pflanzenschutzmitteln und Akariziden.

Strategien zur Stärkung der Honigbienenvölkern

Natalität und Mortalität

Die Bekämpfung von Parasiten beschränkt sich oft auf die Abtötung der Parasiten. So zielen die Behandlungsmaßnahmen gegen die Varroamilbe auf deren Abtötung ab. Zum Beispiel durch den Einsatz von für die Milben hochgradig toxischen, synthetischen und organischen Akariziden.

Die Wahl des Wirkstoffes des Varroazids orientiert sich dabei an dessen Toxizität – der Wirkstoff soll laut den Vorgaben der beratenden Stellen in der Lage sein, in kurzer Zeit über 90 % der Milbenpopulation abzutöten.

Diese Vorgabe ergibt sich aus der Populationsdynamik. Um überhaupt über die Mortalität einen mindernden Einfluß auf die Population der Varroamilbe zu erreichen, ist eine extreme Mortalität notwendig.

Das liegt darin begründet, daß die Natalität/die Geburtenrate einen wesentlicheren Einfluß auf die Populationsdynamik hat, als die Mortalität. Die Mortalität ist zweitrangig.

Die Populationsdynamik läßt sich in kurzen Worten wie folgt zusammenfassen. Wenn eine Art nicht ausstirbt, werden im Durchschnitt näherungsweise zwei Nachkommen pro Milbenweibchen erzeugt. Die Zahl Zwei setzt sich näherungsweise aus Natalität minus Mortalität zusammen. Da die Mortalität nicht Null sein kann, da Milben sterben, muss entsprechend die Natalität höher sein als Zwei, um eine stabile Population zu erreichen.

Diese allgemeinen Regeln der Populationsdynamik finden sich so auch bei den Varroamilben wieder. Dazu folgender Verlauf der Entwicklung der Bienenbrut und parallel dazu die Entwicklung der die Brutzelle parasitierenden Varroamilben.

1. Die Varroamutter legt am 12. Tag der Bienenentwicklung das erste Ei. Dieses Ei ist männlich. Im 30-Stunden-Takt weitere Eier gelegt, die weiblich sind.
2. Am 19. Tag der Entwicklung ist das erste Weibchen geschlechtsreif, begattet und

voll entwickelt.

3. Alle 30 Stunden wird ein weiteres Weibchen geschlechtsreif. Nach 20,75 Tage schlüpft die junge Biene. Mit ihr werden zwei junge Varroen freigesetzt.
4. In Deutschland wird mit einer Vermehrung von ca. **1,6 Jungmilben pro Brutperiode seitens der Bienen** gerechnet.

(Nach Rudi Maurer: http://www.blaukaut.de/forumskiste/milbenwunder-2009.pdf)

Bei der Betrachtung der Populationsdynamik ist es wichtig, zwischen den Einflüssen von Natalität und Mortalität zu unterscheiden. Während eine nur leichte Erhöhung der Natalität durch die Exponentialität schnell zu einer explosiven Vermehrung der Population führt, kann die Mortalität so nicht wirken.

Insbesondere bei den Varroamilben, da der größte Teil der Mortalität immer nach Ende der Geschlechtsreife wirkt und dann auf die Natalität nur noch indirekten und geringen Einfluss hat.

Die Mortalität ist von nachrangigem Einfluß. Wenn die Mortalität, also das Abtöten der Varroamilben, stark mindernd auf die Population der Varroamilben wirken soll, muß das Abtöten entweder sehr stark auf die Natalität wirken, indem die Milben vor der Geschlechtsreife getötet werden. Das gestaltet sich aber schwierig, weil die Varroamilbe die Geschlechtsreife bereits innerhalb der verdeckelten Zelle erlangt.

Oder das Abtöten der Varroamilben muß außerordentlich extrem sein. Die Vorgaben von über 90 % Abtötungswirkung der Varroazide bei der Eignungswahl durch der beratenden Stellen bestätigt die nachrangige Bedeutung der Mortalität auf die Populationsdynamik der Varroamilbe.

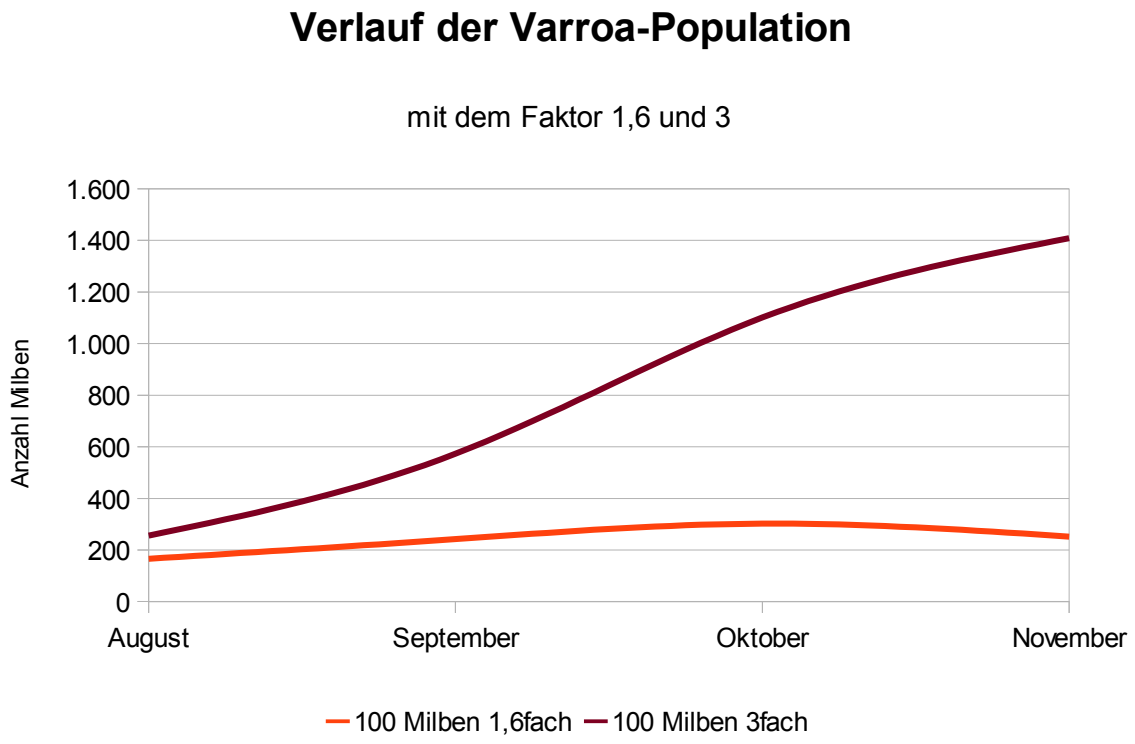
Diese hohe Abtötungsrate/Mortalität kann nur erreicht werden, wenn die Bienenvölker im Winter brutfrei sind und alle Milben zur phoretischen Phase gezwungen werden. Nur dann befinden sich alle Milben außerhalb von verdeckelten Zellen und nur dann kann das Konzept der extremen Mortalität bei der Behandlung wirken. Es ist nicht weiter verwunderlich, wenn die Winterbehandlung als die wichtigste Behandlung im Bienenjahr betrachtet wird. Zumindest, wenn versucht wird, über die Mortalität einen Einfluß auf die Population der Varroamilben zu nehmen.

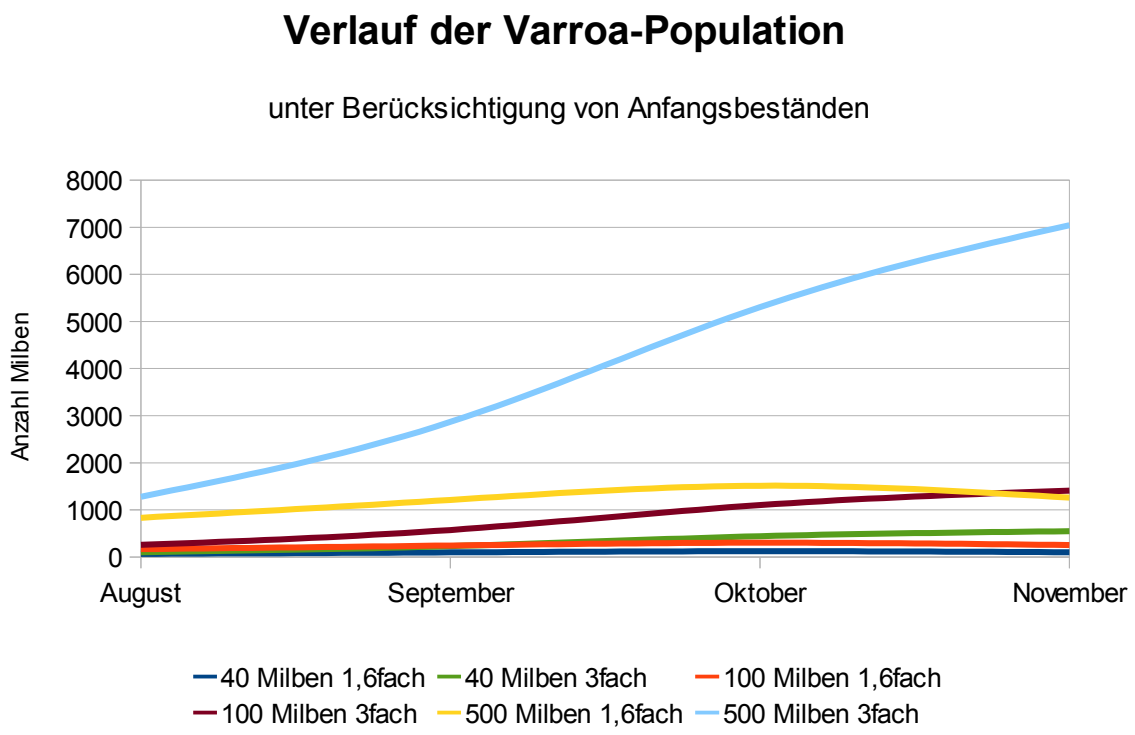
In langfristigen Zeiträumen gesehen, muß der Versuch scheitern, die Population der Varroa destructor über eine Steigerung der Mortalität zu steuern. Ganz einfach deswegen, weil die Varroamilbe mit der Natalität den biologisch längeren Hebel besitzt.

Dieser Hebel verstärkt sich genau dann, wenn die Entwicklungsdauer der Bienenbrut durch äußere Einflüsse verlängert wird.

Entwicklungsdauer	Anzahl reifer Jungmilben
19,50 Tage	1
20,75 Tage	1,6
20,75 Tage	2
22 Tage	3
23,25 Tage	4

Eine Verlängerung der Entwicklungsdauer der Bienenbrut bedeutet für die Varroamilbe vier anstatt der ansonsten eineinhalb Nachkommen. Ein Faktor von 2,5. Das hört sich im ersten Moment nicht beeindruckend an – doch der zeitliche Verlauf bringt eine Exponentialität mit sich, die eine Explosion der Varroapopulation zur Folge hat.





(Nach Rudi Maurer: http://www.blaukaut.de/forumskiste/milbenwunder-2009.pdf)

Wie aus den Grafiken ersichtlich wird, ist es ein signifikanter Unterschied für die Entwicklung der Varroapopulation, mit welchem Faktor sich die Varroamilbe vermehrt. Die verlängerte Dauer der Verdeckelung und verlängerte Entwicklungszeit der Bienen hat einen erheblichen Einfluß auf die Population der Varroamilbe.

Strategiewechsel

Wie oben gezeigt, ist es strategisch sinnvoller, sich der Verminderung der Natalität der Varroamilbe zuzuwenden, anstatt auf die Mortalität zu setzen.

Zum Teil wird die Natalität der Varroa durch die bisherigen Abtötungsmaßnahmen beeinflusst. Namentlich die in die Zellen hinein wirkenden Akarizide - wie zum Beispiel die Ameisensäure. Oder bio-technische Maßnahmen wie das Drohnenbrutschneiden, bei der die Varroamilben vor Erreichung der Geschlechtsreife abgetötet werden.

Die Abtötungsversuche in die verdeckelten Zellen zu verlagern, ist von mäßigem Erfolg, da eben nur ein - in Relation zur Gesamtpopulation gesehen - geringer Teil der Varroamilben bei der Behandlung erreicht wird. Die zur Steuerung der Population notwendige extreme Mortalität ist nicht gegeben, weswegen die sogenannte Sommerbehandlung nur wenig mindernd auf die Varroapopulation wirken kann. Eine Sommerbehandlung kann also nicht den Grad der Effektivität einer Winterbehandlung erreichen.

Ein Strategiewechsel bei der Regulation der Varroamilbe erscheint auch allein deswegen angebracht, weil die Abtötungsversuche oft das Potential besitzen, das Bienenvolk zu schädigen oder zu schwächen. Gerade wenn die Wetter- und Trachtbedingungen bei der Wahl des Behandlungszeitpunktes nicht berücksichtigt werden, kommt es zu einer Schwächung des Bienenvolkes, die in der Folge in einer explosionsartigen Vermehrung der Varroamilbe münden muß.

Strategieausrichtung

Die folgenden zwei Fragen sind grundlegend, für die Erarbeitung einer neuen Strategie zur positiven Beeinflussung der Varroamilbenpopulation in den Bienenvölkern. Und damit zur dauerhaften und nachhaltigen Stabilisierung.

1. **Auf welchen Wege kann die Natalität der Varroamilbe gesenkt werden?**

2. **Auf welchem Wege kann die Natalität der Honigbiene gefördert werden?**

Da das Leben der Varroamilbe heute sehr gut erforscht ist, ist es bereits anhand bestehenden Forschungsergebnissen möglich, erste Möglichkeiten für eine Senkung der Natalität der Varroa destructor zu nennen. Mögliche Einflußfaktoren werden im Folgenden behandelt.

Natalität der Varroamilbe

Folgende Einflußfaktoren auf die Natalität der Varroamilbe sind bekannt.

- Entwicklungsdauer der Bienenbrut
- Biochemische Signale (Hormone, Kairomone)
- Form und Gestalt der Brutzelle

Entwicklungsdauer

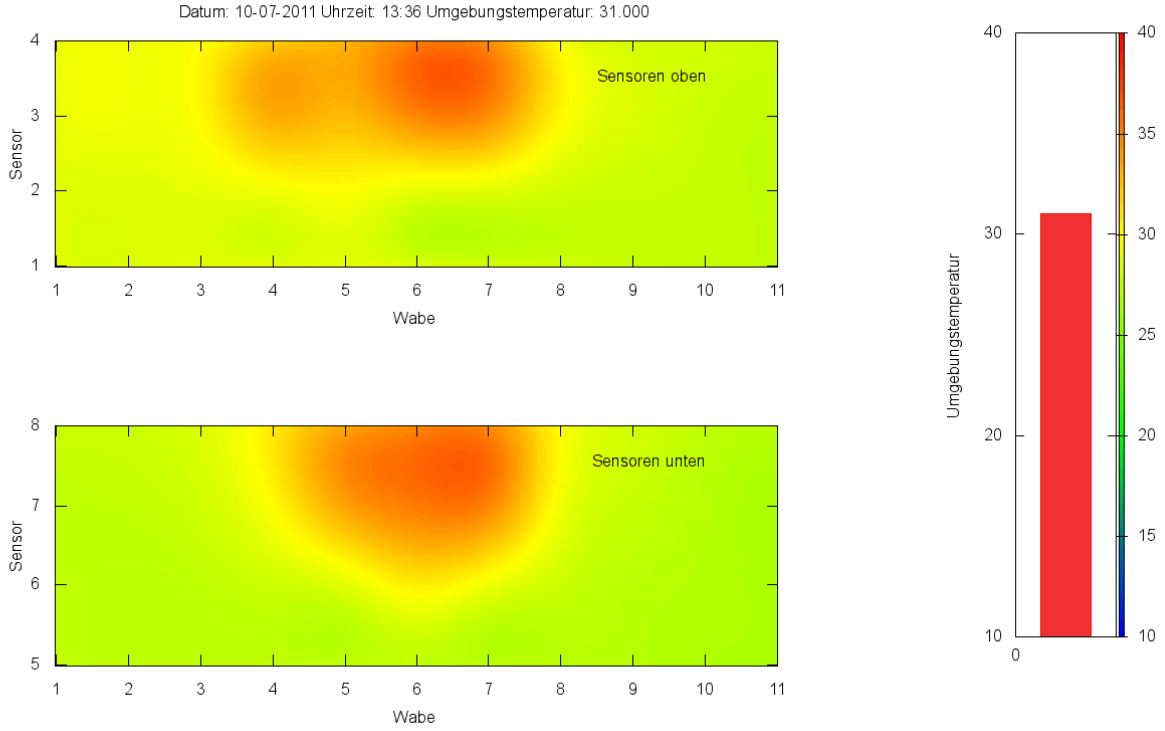
Die Entwicklungsdauer der Bienenbrut darf durch äußere Einflüsse nicht verlängert werden und so die Reproduktionsrate der Varroamilben erhöhen. Mögliche Einflüsse auf die Entwicklungsdauer sind:

- Unterkühlung der Brut
- Pollenmangel
- Pestizideintrag
- Anwendung von Akariziden

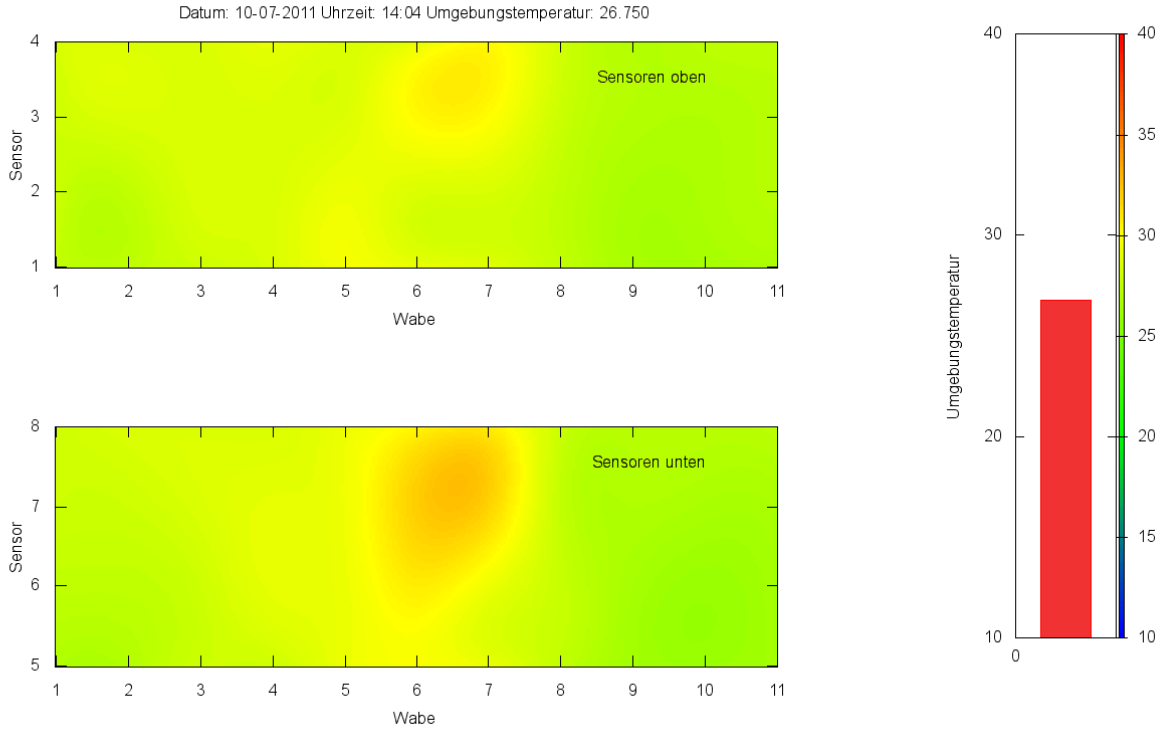
Unterkühlung der Brut

Die Unterkühlung der Brut ist gegeben, wenn das Mikroklima des Bienenstockes gestört wird. Insbesondere wenn die Anzahl der Bienenpopulation gering ist, kommt es zu Temperaturschwankungen. Die Schwankungen werden beispielsweise erzeugt durch:

- Verstärkte Einfluss durch Wetterschwankungen bei unsachgemäßer Aufstellung des Bienenstockes. Ein Bienenstock sollte entweder ganz nah am Boden oder in luftiger Höhe aufgestellt sein, da dort die Temperaturschwankungen geringer ausfallen, als in den Höhen dazwischen.
- Manipulationen des Imkers am Brutnest. Die Entnahme von Waben erzeugt eine Temperaturschwankung, die bei genügender Anzahl von Bienen wieder ausgeglichen werden kann, jedoch immer eine zusätzliche Anstrengung erfordert. Vergleiche Abbildung unten. Die Bildung kleiner Einheiten von Bienenvölkern in Form sogenannter Ableger, ist unter diesen Gesichtspunkten näher zu betrachten.
- Fütterung von Zuckerwasser. In Versuchen von Prof. Seeley zur präventiven Fieberreaktion der Honigbienen auf die Infektion mit Kalkbrut (Ascosphaera apis) wurde beobachtet, daß die Fütterung der Bienen mit Zuckerwasser von oben die Arbeiterinnen von der Wabenfläche weglockte – die Temperatur des Nestes sank darauf hin. Es handelte sich zwar um einen Beobachtungsstock, doch aus eigenen Beobachtungen in Vollvölkern durch eine seitliche Glasscheibe, kann ich den Abzug bestätigen. Ob zusätzlich eine Verdunstungskälte eine Rolle spielt, bleibt zunächst eine Vermutung.



*Temperatur im Brutnest **vor** dem Eingriff.*



*Temperatur **nach** dem Eingriff.*

Quelle: http://www.imkerforum.de/showthread.php?t=25886&p=288821#post288821

Pollenmangel

Pollen wird von den Bienen immer nur für einen kurzen Zeitraum eingelagert – im Gegensatz zum Nektar. Schon einige Regentage reichen bereits aus, den Pollenvorrat erheblich schrumpfen zu lassen. Der Pollen ist nicht nur eine Proteinquelle. Der Pollen wird über eine Kette aus Fermentationsvorgängen von Mikroben aufbereitet.

Fermentation von Pollen zu Bienenbrot:

1. Der Pollen wird gesammelt und schon im Flug mit Nektar vermischt, sowie ersten Milchsäurebakterien und zusätzlichen Hefen aus dem Kropf der Honigbiene. Auf dem Pollen sind schon auf der Pflanze unzählige Hefen versammelt. Der pH-Wert ist vergleichsweise gering
2. Der Pollen wird in den Zellen eingelagert. Hier fangen die Hefen an, heftig zu gären. Sie produzieren das Vitamin B und Wachstumshormone.
3. Die Wachstumshormone der Hefen steigert die Aktivität und das Wachstum der Milchsäurebakterien. Sie fangen wild an zu fermentieren und produzieren dabei viele Nährstoffe, davon am wichtigsten ist das Vitamin K. Die Milchsäurebakterienstoffwechselendprodukte sind die einzige Vitamin K-Quelle der Bienen. Daneben produzieren sie Milchsäure und machen das Bienenbrot damit haltbar.
4. Fast zeitgleich arbeiten die Pilze an der Fermentation mit. Das sind vor allem Penicillium und der Aspergillus niger, die bei der Fermentation mitwirken. Sie produzieren Antibiotika, Verdauungsenzyme, Sterole und Fettsäuren. Die Pilze spielen deswegen eine wichtige Rolle für das zelluläre Immunsystem der Bienen. Außerdem sind die Fettsäuren wichtig für die Ernährung, aber auch für die Haltbarkeit des Bienenbrotes.

Pollenmangel bedeutet also immer auch ein Mangel an essentiellen Stoffen, wie den Fettsäuren, Aminosäuren, Vitamin K, Vitamin B, sowie verringerter Zufuhr von für die Verdauung wichtigen mikrobiell hergestellten Exoenzymen.

Pestizideintrag

Für einige wichtige Pflanzenschutzmittelgruppen, wie den Neonicotinoiden, konnte gezeigt werden, daß sie die Entwicklung der Brut verzögern – und damit die Dauer der Verdeckelung. Vergleiche dazu die Arbeit von Tricia Toth, sowie die Arbeit von Wu, Anelli und Sheppard. Sowie die Zusammenfassungen unter:

http://www.imkerdemo.de/Dokumente/EH_Neonicotinoide.pdf und

http://immenfreunde.de/forum/download/file.php?id=133

In der Landwirtschaft kommt es des Weiteren auch zum Einsatz von insektiziden Wachstumshemmern, die Nichtzielorganismen wie den Honigbienen negativ beeinflussen. Aus der Praxis sind viele Fälle bekannt. Vergleiche auch die Versuche von Amir und Peveling.

Eingesetzte und in den Bienenstock verschleppte Fungizide (Pilzmittel) beeinflussen ohne Zweifel die fermentative Arbeit der Bienenstockpilze und sorgen indirekt für einen Vitaminmangel im Bienenvolk. Mit entsprechend suppressiven Folgen für die Gesundheit der Honigbienen.

Für die Entwicklung einer Strategie gegen den Pestizideintrag ist in wasserlösliche und fettlösliche Wirkstoffe zu unterteilen.

Anwendung von Akariziden

Akarizide zielen darauf ab, die Milben abzutöten. Da Milben jedoch den Insekten zumindest nahestehen, wirken Akarizide auch immer insektzid. Deswegen bergen jegliche Behandlungswirkstoffe immer das Potential, neben den Milben auch die Honigbiene zu schädigen.

Wirkstoff	Potentielle Schadwirkung
Ameisensäure	• Zelltod • kurzfristige Sterblichkeit der Brut • Wirkt antiseptisch = Störung der Mikrobenflora des Bienenstockes damit die Fermentation von Bienenbrot = Vitaminmangel? • Verlust von Königinnen • Neurotoxische Wirkungen?
Oxalsäure	Zelltod; Aufweichung des Chitinpanzers; Organschäden, Erhöhte Brutsterblichkeit als langfristige Wirkung.
Thymol	• Reduziert Spermienanzahl und -vitalität bei Drohnen.
Coumaphos (Perizin, Checkmite)	• Bienensterblichkeit erhöht sich in Verbindung mit Tau-Fluvinaten. • Reduziert Spermienanzahl und -vitalität bei Drohnen. • Im Zusammenspiel mit Acetamiprid, Thiacloprid und Imidacloprid erhöht sich die Sterblichkeit. (Neonicotinoide.) • Königinnen zeigen verändertes Verhalten und Körpermerkmale (z. B. kleiner) • Neurotoxische Wirkungen?
Tau-fluvalinate (Apistan)	• Bienensterblichkeit erhöht sich in Verbindung mit Coumaphos. • Im Zusammenspiel mit Acetamiprid, Thiacloprid und Imidacloprid erhöht sich die Sterblichkeit. (Neonicotinoide.) • Neurotoxische Wirkungen?
Flumethrin (Bayvarol)	Erzeugt toxischen Stress und erhöht die Aktivitäten von Acetylcholinesterase und Glutathione S-Transferase

Die Schadwirkungen treten durch den sogenannten oxidativen Stress auf, insbesondere in Verbindung mit dem Auftreten anderer Behandlungsmittel und Pestiziden im Bienenstock. Die Wechselwirkungen sind einfach zu groß.

Die Schädigung der Honigbienen durch die Varroazide wird zwar bewußt - als sogenannte Nebenwirkung - in Kauf genommen, die langfristigen Folgen werden jedoch außer Acht gelassen. Der Grundsatz: „Die Dosis macht das Gift.“ wird propagiert, obwohl in der Toxikologie bereits bekannt ist, daß sich auch geringste Dosierungen, die kurzfristig nicht

schädlich sind, über einen längeren Zeitraum der Kontamination kumulieren und dann genauso schädlich sind, wie eine kurzzeitige aber hohe Dosis.

Die Kumulierung oder Häufung der kleinen Schäden spielt insbesondere dann eine Rolle, wenn diese kleinsten Schäden irreversibel sind oder bei vorhandener Reversibilität nicht schnell genug wieder behoben werden können. Die Schäden kommen schneller rein, als sie behoben werden.

Die Dosis und die Dauer der Kontamination macht das Gift.

Diese Formel wird durch die Druckrey-Küpfmüller-Regel beschrieben.

Eine weitere Rolle spielt die Wahl des Zeitpunktes einer Behandlung mit Varroaziden. Zu berücksichtigen ist zum Beispiel die Wetterlage, der Stand der Vorräte im Volk, die Beschaffenheit des allgemeinen Gesundheitszustandes. Sind die Bienenvölker sowieso schon geschwächt, kann eine Varroabehandlung das Volk schwächen, wie oben weiter ausgeführt.

Wird kurz vorher gefüttert und dadurch die Aufmerksamkeit der Bienen vom Pollen auf die Zuckerfütterung gelenkt, kann eine Behandlung ebenfalls das Bienenvölk schwächen.

Die extreme Toxizität, die bei der Behandlungsstrategie erreicht werden muss, um einen Effekt auf die Varroamilbenpopulation zu erreichen, wird des Weiteren nur bei bestimmten Witterungsbedinungen erreicht. Diese sind entsprechend zu berücksichtigen. Der Zustand der Bienenbrut spielt eine weitere Rolle.

Generell kann bei einer Behandlung mit Varroaziden von einer „Nebenwirkung“ und Schwächung des Volkes ausgegangen werden. Demgemäß verkraften starke Völker diese Behandlung ohne Weiteres, bereits angeschlagene Völker können durch die Behandlung in eine Abwärtsspirale geraten.

Daß der Ansatz – durch Abtötung der Varroamilben Einfluß auf die Varroapopulation zu nehmen – bereits aus populationsdynamischen Gründen zu überdenken ist, wurde weiter oben schon ausgearbeitet.

Biochemische Signale

Die Orientierung der Varroamilbe basiert vornehmlich auf ihren Geruchs- und Tastsinn. Über die Aufnahme von Geruchssignalen wählt die Varroamilbe die Zelle aus, die sie parasitieren will. Dabei konnte festgestellt werden, daß kurz vor der Verdeckelung stehende Larven einen besonders attraktiven Geruch verströmen.

Attraktiv

2-Hydroxyhexanoische Säure

Repellent

Bereits parasitierte Zellen reduzierten Nachwuchs 21 %. Francesco Nazzi and Norberto Milani. (Z)-8-Heptadecen. Als hemmende Substanz in diesen befallenen Zellen wurde der

Kohlenwasserstoff (Z)-8-Heptadecen identifiziert (NAZZI et al., 2004). Dieses

Alken soll die Anzahl der Milbennachkommen nach Einbringen in frisch

verdeckelte Brutzellen signifikant reduzieren (MILANI et al., 2004, NAZZI, et al.,

2002).

chemisch-volatile Reize der Bienenlarve gefunden (LE CONTE et al., 1989).
Einige attraktive Substanzen der Bienenlarvenkutikula sind bekannt (AUMEIER et al., 2002; RICKLI et al., 1994)

durch larvale Duftstoffe, wird nur wenige Stunden
später die Oogenese aktiviert (GARRIDO et al., 2000)
Es konnte gezeigt
werden, dass nicht nur die lebende L5-Larve eine Aktivierung auslöste, sondern auch Extrakte dieses aktivierenden Larvenstadiums. Sowohl Gesamtextrakt als auch die polare Fraktion der Extrakte aktivierten die Reproduktion der Varroa-Milbe, die unpolare Fraktion hatte wenig Einfluss auf die Eiablage (GARRIDO & ROSENKRANZ, 2004).

methyl palmitate and methyl linolenate, and the inactive ethyl palmitate are kairomones attractive to Varroa females.

Methyl palmitat (MP)
Ethyl palmitat (EP)
Methyl linolenat (MLN)

Methyl oleate, repellent to the mite
http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/apidologie/25-3/06.pdf
The kairomonal esters attractive
to the Varroa jacobsoni mite in the queen brood
J Trouiller G Arnold B Chappe Y Le Conte
A Billion C Masson

Fettsäuremethylester
Methyloleat (MO), gegenüber der Milbe als
repellent gezeigt, während die übrigen keinerlei Wirkung ausübten (Le Conte et al, 1989; Le Conte, 1990). B
Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, Masson C, Chappe B,
Ourisson G (1989) Attraction of the parasitic mite
Varroa to the drone larvae of honey bees by simple
aliphatic esters. Science 245, 638-639

Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, Masson C, Chappe B

(1990) Identification of a brood pheromone in honeybees. Natunvissenschaften77, 334-336

Gelee Royal:

http://www.apidologie.org/articles/apido/pdf/2002/04/Calderone.pdf

Octansäure/Caprylsäure als einer der abschreckenden Stoffe im Gelee Royal.

http://www.springerlink.com/content/x0348623k1g1071j/

GUANIN. Repellent in der Milbenscheiße???

Innerhalb der Zelle orientieren sich die darin enthaltenden Varroamilben an dem Kothaufen der Varroamilbe (Treffpunkt zum Verpaaren). Daraufhin wurde Guanin als entscheidend attraktiver Stoff gefunden. Baut sich der Stoff Guanin ab, entsteht unter anderem Harnsäure, welche wiederum abstoßend auf die Varroamilbe wirkt.

2-hydroxyhexanoic acid is involved in the process of cell invasion by the

mite.

http://www.apidologie.org/articles/apido/pdf/2004/04/M4013.pdf

Im Vergleich zu Völkern, die wenig Pollen eingetragen und 33 % der befallenen Larven ausgeräumt haben, haben Völker mit einem vermehrten Eintrag an Pollen 49 % der befallenen Zellen ausgeräumt.

http://www.apidologie.org/articles/apido/pdf/2000/03/m0303.pdf

Zellgröße

A strong effect has been

demonstrated for the size, height and age of the brood cell itself.

Shortened brood cells, i.e. brood cells with a shorter distance between the larva and the cell rim, are more frequently infested than

artificially elongated brood cells. This effect was confirmed by the

use of different methods with manipulated brood cells inside the

honey bee colony (Boot et al., 1995a; De Ruijter and Calis, 1988;

Goetz and Koeniger, 1993; Kuenen and Calderone, 2000). Also the

size of the cell and the relative larval size to cell size affect the invasion behavior of the mites. Brood cells of European honey bees are,

in general more highly infested than slightly smaller brood cells of

Africanized bees within the same colony (Message and Gonçalves,

1995; Piccirillo and De Jong, 2003). However, drone brood cells containing smaller worker larvae are less infected than normal worker

brood cells, probably an effect of too much space between the larva

and cell wall (Calderone and Kuenen, 2001). Older brood cells containing cocoons from several brood cycles are also more highly infested than newly built comb (Piccirillo and De Jong, 2004). In this

case, the somewhat smaller size of the old cells is presumably compensated by the stronger smell of the cocoons

https://bienenkunde.uni-hohenheim.de/uploads/media/JIP_final_Rosenkranz_Aumeier_Ziegelmann_Varroa_biology_and_control.pdf

Natalität der Honigbiene

Selbst unter günstigen Umständen ist bei den Bienen ein vorzeitiges Sterben der Brut zu beobachten. So entwickeln sich aus 100 gelegten Eiern nur 94 Larven, von denen nur 86 das Puppenstadium erreichen und letztendlich schlüpfen 85 junge Bienen. 15 % Verlust der Brut sind also bereits normal. Das lässt sich leicht beobachten, wenn das Verhältnis von mit Eiern belegten Zellen und später geschlüpften Bienen betrachtet wird. (Worker brood survival in honeybees)

- Versorgung mit Futter
- Mikroklima
- Brutsterblichkeit
  - Pestizideintrag

Mikroklima spielt eine besondere Rolle. Temperatur (Tautz, A. Himmer 1927 Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene; Die Wärme der Bienenbrut Erlanger Jahresband Bienenkunde 5, 1-32, Worker brood survival in honeybees)

[QUOTE=BernhardHeuvel;254033]Siehe Tautz zum Immunsystem der Bienen: [URL="http://www.bienenforschung.biozentrum.uni-wuerzburg.de/uploads/media/BN0607_DE_20070321.pdf"]http://www.bienenforschung.-biozentrum.uni-wuerzburg.de/uploads/media/BN0607_DE_20070321.pdf[/URL]

Noch ein Tautz:

[URL="http://fnicsearch.nal.usda.gov/bitstream/10113/14962/1/IND44014883.pdf"]http://fnicsearch.nal.usda.gov/bitstream/10113/14962/1/IND44014883.pdf[/URL]

aus: [URL="http://www.apidologie.org/index.php?option=com_article&access=standard&Itemid=129&url=/articles/apido/abs/first/m09125/m09125.html"]http://www.apidologie.org/index.php?option=com_article&access=standard&Itemid=129&url=/articles/apido/abs/first/m09125/m09125.html[/URL]

aus: [URL="http://www.diebiene.de/online/120071/Muenstedt-Abwehrmechanismen.pdf"]http://www.diebiene.de/online/120071/Muenstedt-Abwehrme-chanismen.pdf[/URL]

aus: [URL="http://www.peter-steffenhagen.de/pg58.html"]http://www.peter-steffenha-

gen.de/pg58.html[/URL]

Und:

[URL="http://ase.tufts.edu/biology/labs/starks/PDF/WilsonRichEtAl2008.pdf"]http://ase.tufts.edu/biology/labs/starks/PDF/WilsonRichEtAl2008.pdf[/URL][/QUOTE]

This

suggests that the worker bee extracts in this study

contained substances that were perceived as age distribution cues. LeConte et al. (2001) concluded that the broodpheromone-mediated delay in foraging development following treatment with relatively high amounts of brood

pheromone lengthened the nursing phase of bees. The

populous worker members of the colony, from larva to

adult, appear to produce chemical cues that function as

regulators on their foraging behavior development.

http://insects.tamu.edu/people/faculty/pdf/pankiw/naturwissenschaften_2004_.PDF

Worker honey bee pheromone regulation of foraging ontogeny

Tanya Pankiw

Naturwissenschaften (2004) 91:178–181

DOI 10.1007/s00114-004-0506-z

that in the presence of E-β-ocimene nest workers start to forage earlier in life, as seen in the presence of real brood.

http://www.plosone.org/article/fetchObjectAttachment.action?uri=info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0013531&representation=PDF

Maisonnasse A, Lenoir J-C, Beslay D, Crauser D, Le Conte Y, 2010 E-β-Ocimene, a Volatile Brood Pheromone Involved in Social Regulation in the Honey Bee Colony (Apis mellifera). PLoS ONE 5(10): e13531. doi:10.1371/journal.pone.0013531

Since the life expectancy of bees decreases substantially as soon as they start to forage, a likely functional correlate is an impaired immune response. Interestingly, the proportion of functional haemocytes, indeed, changes during honey bee worker ontogeny. The number of normal haemocytes is markedly reduced while the number of deformed or apoptotic (pycnotic) haemocytes is increased as nest bees convert to foraging behaviour (Wille & Rutz 1975). In other words, a change in task causes a depletion of functional immune cells. In addition, a reduction of haemolymph melanization capacity is associated with the onset of foraging activity. Melanization is a chemical reaction necessary for defence of pathogens and wound heeling. The reaction involves prophenoloxidase, which is synthesized and stored in haemocytes (Marmaras, Charalambidis & Zervas 1996; Soderhall & Cerenius 1998; Bedick et al. 2001; Zufelato et al. 2004). A reduced melanization response of foragers may therefore be linked to the lower number of normal haemocytes circulating in the haemolymph.

Another major controlling factor in honey bee immunity might be the concentration of zinc in the haemolymph, since decreasing zinc levels also are associated with apoptosis of haemocytes (Amdam et al. 2004b). Interestingly, vitellogenin levels are closely correlated with haemolymph zinc levels and vitellogenin has been proposed to be the major zinc carrier in the haemolymph (Amdam et al. 2004b). Therefore, a link between JH, vitellogenin and zinc levels has been suggested (Amdam et al. 2004b, 2005), which may be responsible for changes in the honey bee immune response.

=> Ageing. Siehe unten.

Zitat:“Die brutverzehrenden Bienen machten während dieser Zeit einen besonders nervösen und angriffslustigen Eindruck.“ K. Weiss Kannibalismus

Häutchen und Teile der Bienenbrut

Breeding Honey Bees (Hymenoptera: Apidae) for More Rapid Development of Larvae and Pupae

Author: HARBO, JOHN R.

Source: Journal of Economic Entomology, Volume 85, Number 6, December 1992 , pp. 2125-2130(6)

These data predict that selective breeding from 10% of the population should reduce the mean capped period of workers by 5 h in a single generation.

http://www.ingentaconnect.com/content/esa/jee/1992/00000085/00000006/art00014

Drohnenecken, die ihr bei jeder Wabe lasst und deren Anteil an der Gesamtwabe.

Das ergibt vielleicht einen Sinn - in dieser Studie hier:

Willem J. Boot • Minus van Baalen • Maurice W. Sabelis

[B]Why do Varroa mites invade worker brood cells of the honey bee despite lower reproductive success?[/B]

Behav Ecol Sociobiol (1995) 36:283 289

http://dare.uva.nl/document/29388

...wurde die Frage untersucht, warum eigentlich die Milben überhaupt Arbeiterinnenbrut befallen - wenn doch Drohnenbrut drei bis fünf Mal (!) attraktiver für sie ist?

Die Antwort ist wohl, daß die Drohnenbrut begrenzt ist und die Milben auf eine freie Zelle warten müssen, als bis zum Schlupf. Draußen zu warten ist gefährlich für sie - also verstecken sie sich solange in der Arbeiterinnenbrut! Das machen sie sogar bei der Apis cerana - nur können sie sich da nicht vermehren, weil die Zellen nur elf Tage verdeckelt sind.

Wenn Du die Wartezeit der Milben auf Drohnenbrut begrenzt, müssen die Milben nicht in Arbeiterinnenbrut warten.

http://dare.uva.nl/document/29388

Cell capping behaviour is prepared by hive bees which deposit bee wax at the rim of the cell opening. Later, this wax is drawn out. The rims are broadened and the diameter of the cell opening is reduced. At a diameter of 4.5 mm the capping behaviour is at its peak activity. Regularly, within 2 h after the 4.5 mm diameter stadium, cell capping is completed (Meyer and Ulrich, 1952). We compared normal cells to shortened cells at the time of capping. A significantly higher number of the shortened cells already had cell opening diameters smaller than 4.5 mm 2(χ = 8.5, P < 0.01) (table I). This indicates that capping starts earlier in shortened cells.

http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/apidologie/23-3/03

Structural features trigger capping of brood cells in honey bees

B Goetz N Koeniger

Institut für Bienenkunde (Polytechnische Gesellschaft) Fachbereich Biologie der JW GoetheUniversität Frankfurt a M

(Received 24 October 1991; accepted 14 January 1992)

Ist es möglich, daß die Zellen schneller verdeckelt werden bei den kleinen 4,9mm Zellen? Konntest Du das beobachten?

Abstand Zellenrand zur Made und Attraktivität

http://dare.uva.nl/document/29394

The size and shape of the brood cells

The diameter of the worker cell appears to affect the invasion of varroa mites. In the absence of drone brood, the varroa infestation rate has been reported to be 16-50% lower in the small Africanized worker cells than in the larger European (Italian) worker cells (Guzman-Novoa et al. 1999, Rosenkranz 1999). This in part may have been due to a [U]higher visitation rate by nurse bees as the European larvae were larger and heavier[/U], and to the[B] longer periods spent capping the larger cells [/B]which would [B]increase the time period over which a mite can invade the cell [/B](Message and Goncalves

http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/sanidad/264_modelo_varroa.pdf

The model suggests that the viable reproduction rate in drone

and worker brood would need to be reduced by **5-12% to decrease**

the mite population growth rate by 25% (Table 1). T

Möglich sind 30-60 %.

Semiochemicals trigger egg laying

Worker brood survival in honeybees

Hiromi Fukuda; Shoichi F. Shakagami, Researches on Population Ecology, 1968, X, 31-39

http://meme.biology.tohoku.ac.jp/POPECOL/RP%20PDF/10(1)/pp.31.pdf

Varroa Mites Reproduce in Capped Brood Cells

http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=2744&page=14

Brood temperature, task division and colony survival in honeybees: A modelAuthor:Becher, MASource:Ecological Modelling, 221(5):769, 2010

1: Schmickl T, Crailsheim K. Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages. J Comp Physiol A. 2001 Sep;187(7):541-7. PubMed PMID: 11730301.

1: Henson SM. Cannibalism can be beneficial even when its mean yield is less than one. Theor Popul Biol. 1997 Apr;51(2):109-17. Review. PubMed PMID: 9169236.

REGULIERUNG DES PROTEINHAUSHALTES IM BIENENVOLK (APIS MELLIFICA L.) DURCH BRUTKANNIBALISMUS

K. WEISS

Apidologie 15 (1984) 339-354, DOI: 10.1051/apido:19840306

Wu JY, Anelli CM, Sheppard WS, 2011 Sub-Lethal Effects of Pesticide Residues in Brood Comb on Worker Honey Bee (Apis mellifera) Development and Longevity. PLoS ONE 6(2): e14720. doi:10.1371/journal.pone.0014720

Rudi Maurer: http://www.blaukaut.de/forumskiste/milbenwunder-2009.pdf

Ageing in a eusocial insect: molecular and physiological characteristics of life span plasticity in the honey bee

D. Münch1,*, G. V. Amdam1,2, F. Wolschin2,*

DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01419.x

Functional Ecology

Volume 22, Issue 3, pages 407–421, June 2008

http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2435.2008.01419.x/full

Effect of triflumuron on brood development and colony survival of free-flying honeybee, Apis mellifera L.

O. G. Amir1, R. Peveling2

Journal of Applied Entomology

Volume 128, Issue 4, pages 242–249, May 2004 Brutsterblichkeit

Naturwissenschaften (2000) 87 :229–231 Q Springer-Verlag 2000

Philip T. Starks 7 Caroline A. Blackie

Thomas D. Seeley

Fever in honeybee colonies

Received: 2 September 1999 / Accepted in revised form: 28 February 2000

Abstract Honeybees, Apis spp., maintain elevated temperatures inside their nests to accelerate brood development and to facilitate defense against predators. We present an additional defensive function of elevating nest temperature: honeybees generate a brood-comb fever in response to colonial infection by the heat-sensitive pathogen Ascosphaera apis. This response occurs before larvae are killed, suggesting that either honeybee workers detect the infection before symptoms are visible, or that larvae communicate the ingestion of the pathogen. This response is a striking example of convergent evolution between this “superorganism” and other fever-producing animals.

Tabelle Varroazide:

Synergistic Interactions Between In-Hive Miticides in Apis mellifera

http://www.bioone.org/doi/abs/10.1603/029.102.0202?cookieSet=1&journalCode=ecen

Short term negative effect of oxalic acid in Apis mellifera iberiensis

http://www.inia.es/gcontrec/pub/474-480-Short_1195815490265.pdf

The Effects of Miticides on the Reproductive Physiology of Honey Bee (Apis mellifera L.) Queens and Drones

http://medical.wesrch.com/pdf_file/62X_1203472244/the_effects_of_miticides_on_the_reproductive_physiology_of_honey_bee__apis_.pdf

Cell death in honeybee (Apis mellifera) larvae treated with oxalic or formic acid

http://www.edpsciences.org/articles/apido/pdf/2004/05/M4027.pdf

Killing Them with Kindness? In-Hive Medications May Inhibit Xenobiotic Efflux Transporters and Endanger Honey Bees

http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0026796

Königinnen

http://www.apidologie.org/index.php?option=com_article&access=doi&doi=10.1051/apido:2004056&Itemid=129

http://www.bioone.org/doi/abs/10.1603/0022-0493-95.1.28?journalCode=ecen

Ameisensäure

however, the existence of neurotoxic effects on both bees and mites seems possible.

http://www.apidologie.org/index.php?option=com_article&access=doi&doi=10.1051/apido:19930106&Itemid=129

The presence of inhibitors of the reproduction of Varroa jacobsoni Oud. (Gamasida: Varroidae) in infested cells

Francesco Nazzi and Norberto Milani

EXPERIMENTAL AND APPLIED ACAROLOGY

Volume 20, Number 11, 617-623, DOI: 10.1007/BF00053325

https://www.uni-hohenheim.de/qisserver/rds?state=medialoader&objectid=4768&application=lsf

Biosignale

Nazzi, F., Milani, N., dela Vedova, G. (2004). A semiochemical from larval food influences the entrance of Varroa destructor into the brood cells. Apidologie 35, 403-410.
http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/apidologie/35-4/09.pdf

Nazzi, F., Milani, N., dela Vedova, G., Nimis, M. (2001). A semiochemical from larval food affect the locomotory behaviour of Varroa destructor. Apidologie 32, 149-155.

Aumeier, P., Rosenkranz, P., Francke, W. (2002). Cuticular volatiles, attractivity of worker larvae and invasion of brood cells by Varroa mites. A comparison of Africanized and European honey bees. Chemoecology 12, 65-75.

Rickli, M., Diehl, P.A., Guerin, P.M. (1994). Cuticle alkenes of honeybee larvae mediate arrestment of bee parasite Varroa jacobsoni. J. Chem. Ecol. 20, 2437-2453.

Garrido, C. (2004). Reproduktionssteuerung bei der parasitischen Bienenmilbe Varroa destructor Anderson & Trueman 2000 (ehemals Varroa jacobsoni Oudemans). Dissertation .

Garrido, C., Rosenkranz, P. (2003). The reproductive program of female Varroa destructor mites is triggered by its host, Apis mellifera. Experimental and Applied Acarology 31, 269–273.

Garrido, C., Rosenkranz, P. (2004). Volatiles of the honey bee larva initiate oogenesis in the parasitic mite Varroa destructor. Chemoecology 14, 193–197.

Fuchs, S. (1994). Non-repoducing Varroa jacobsoni Oud. in honey bee worker cells – status of mites or effect of brood cells? Exp. Appl. Acarol. 18, 309-317.

Le Conte, Y., Arnold, G., Trouiller, J., Masson, C., Chappe, B., Ourisson, G. (1989). Attraction of the parasitic mite Varroa to the drone larvae of honeybees by simple aliphatic esters. Science 245, 638-639.

Milani, N., dela Vedova, G., Nazzi, F. (2004). (Z)-8-Heptadecene reduces the reproduction of Varroa destructor in brood cells. Apidologie 35, 265-273.

Nazzi, F., Milani, N. (1996). The presence of inhibitors of the reproduction of Varroa jacobsoni Oud. (Gamasida: Varroidae) in infested cells. Experimental and applied Acarology 20, 617-623.

Temporal pheromonal and kairomonal secretion in the brood of honeybees
J. Trouiller, G. Arnold, Y. Le Conte, C. Masson and B. Chappe
NATURWISSENSCHAFTEN
Volume 78, Number 8, 368-370, DOI: 10.1007/BF01131612

Semiochemical basis of infestation of honey bee brood byVarroa jacobsoni
Jerome Trouiller, Gerard Arnold, Bertrand Chappe, Yves Conte and Claudine Masson
JOURNAL OF CHEMICAL ECOLOGY
Volume 18, Number 11, 2041-2053, DOI: 10.1007/BF00981926

Apidologie 30 (1999) 111-124
DOI: 10.1051/apido:19990203

Population modelling of Varroa jacobsoni Oud

Johan N.M. Calisa, Ingemar Friesb and Stephen C. Ryriec