Die Regulation der Lebensdauer bei Bienenarbeiterinnen

Peter FLURI
Schweizerisches Zentrum für Bienenforschung
Forschungsanstalt für Milchwirtschaft, Liebefeld, CH-3003 Bern

Obwohl die Arbeiterinnen in einem Bienenvolk äusserlich gleich aussehen, kommen zwei unterschiedliche Generationen vor: die langlebigen Winter und die kurzlebigen Sommerbienen. Die Fähigkeit zur flexiblen Bestimmung der Länge des Lebens ist für das Überleben der Völker wichtig: Ihre Grösse nimmt in Zeiten ohne Nachschub von jungen Bienen nur langsam ab. Es wird seit langem versucht, die Steuerung der Lebensdauer zu enträtseln.

Bienenforscher und Praktiker staunen schon seit jeher über das aussergewöhnliche Phänomen der flexiblen Lebensdauer bei den Arbeiterinnen. Dzierzon (1861) zum Beispiel gab einem Kapitel in seinem zweibändigen Werk «Die Dzierzon'sche Theorie und Praxis» den Titel «Wie lange lebt die Arbeitsbiene?». Er führt darin aus, dass er als Höchstalter im Sommer zirka sechs Wochen feststellte und bei überwinternden Bienen ungefähr neun Monate schätzte.

Tabelle 1 gibt die Länge des Bienenlebens aufgrund der Untersuchungsresultate verschiedener Bienenforscher wieder. Es geht daraus hervor, dass Winterbienen 5 bis 10 mal länger leben als Sommerbienen. Bei Sommerbienen variiert die Lebensdauer um einen Faktor von etwa 3. Es interessiert nun zu wissen, welche Ursachen und Steuermechanismen diese Unterschiede bewirken. - Auf diese Frage haben Forscher Antworten gesucht und sie in Fachzeitschriften beschrieben. Der vorliegende Artikel gibt dazu eine Übersicht. Nicht behandelt werden hier die direkten und indirekten Einflüsse von Krankheiten auf die Lebensdauer.

Lebensdauer		
Sommerbienen	15 - 48 Tage	(M, ganzer Wertebereich)
	20 - 35 Tage	(M, erhöhte Häufigkeit)
	60 - 70 Tage	(H)
Winterbienen	170 Tage und mehr	(M)
	bis 243 Tage	(H)

M= Mittlere Lebensdauer von Bienengruppen. Alter am Tag, an dem 50 % der Gruppenzugehörigen gestorben und 50 % noch am Leben sind.

H= Höchste Lebensdauer. Alter der am längsten überlebenden Bienen aus einer Gruppe.

Tab.1. Lebensdauer von Bienenarbeiterinnen in freifliegenden, weiselrichtigen Völkern in Mitteleuropa aufgrund von Untersuchungsergebnissen verschiedener Autoren (nach einer Zusammenstellung von Fluri 1990).

Im Gedenken an Anna Maurizio, die um 24. Juli 1993 im Alter von fast 93 Jahren in Liebefeld-Bern verstorben ist. Die Bienenforscherin arbeitete von 1928 bis 1965 in der Forschungsanstalt für Milchwirtschaft. Internationale Anerkennung erwarb sie sich durch ihre Arbeiten auf den Gebieten der Melissopalynologie und der Physiologie der Bienen. Darstellungen ihres Lebenswerks wurden von Morgenthaler (1966) und Louveaux (1990) veröffentlicht.

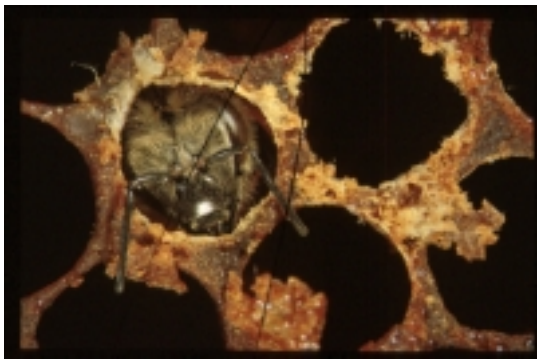

Abb.1: Jungbiene beim Aufbeissen des Wachsdeckels vor dem Ausschlüpfen aus der Brutzelle.
Ihre Entwicklung zu einer kurz- oder langlebigen Biene ist noch offen.

EIN STEUERUNGSMODELL FÜR SOMMER- UND WINTERBIENEN

Das Juvenilhormon ist eines der wichtigen Hormone für die Steuerung der Entwicklung und der Fortpflanzung bei Insekten. 1967 gelang es Forschern in Amerika, das Hormon aus Schmetterlingsraupen zu isolieren und die chemische Struktur zu identifizieren. Bald darauf wurden das Vorkommen und die Wirkungen des Juvenilhormons bei Honigbienen untersucht. Hier stellten sich neuartige Effekte heraus: Es steuert unter anderem auch Elemente der sozialen Arbeitsteilung, insbesondere die Lebensdauer (Rutz *et al.* 1976; Fluri *etal.* 1982). Auf diesen Grundlagen wurden Steuerungsmodelle für die Entstehung kurz- und langlebiger Bienen entworfen (Bühler *et al.* 1983; Robinson 1986; Robinson *et al.* 1991; Fluri. 1987). Abbildung 2 gibt dazu ein Beispiel.

Abb.2:

ERBGUT UND UMWELT

Im Steuerungsmodell für die Lebensdauer spielen einerseits erblich bedingte Einflüsse und anderseits Umweltfaktoren eine Rolle. Sie sind untereinander durch vielfältige Ursache-Wirkungs-Beziehungen vernetzt. Darüber sind nur wenig konkrete Kenntnisse vorhanden. Imker und speziell die Züchter sind an genaueren Informationen über den Einfluss des Erbgutes und die Umweltfaktoren auf die Lebensdauer der Bienen interessiert. In einer zusammenfassenden Betrachtung über die physiologische Alterung und ihre Steuerung hebt Maurizio (1961) vor allem die Ernährung und die Brutpflege als wichtige Regelgrössen hervor. Diese wiederum sind eng mit dem Wechsel der Jahreszeiten und ihren Klimaänderungen verbunden.

Die Auffassung, eines vernetzten Zusammenwirkens von Erbgut und Umwelt wird auch durch neuere Untersuchungen gestützt: Rinderer und Sylvester (1978) sowie Milne (1980) schlossen aufgrund von Vergleichen der Lebensdauer von Bienen mit unterschiedlicher Abstammung und bei streng kontrollierten Laborbedingungen auf eine teilweise genetische Bestimmung der Variabilität der Lebenslänge. Kepena (1979) und Brückner (1980) zeigten eine Verkürzung der Lebensdauer bei Bienen aus enger Verwandtschaftszucht und interpretierten diesen Effekt als Inzuchtdepression mit physiologischen Mängeln als Ursache. Winston und Katz (1981) arbeiteten

mit afrikanisierten und europäischen Bienen, bei denen rassespezifische Unterschiede in der Länge des Lebens festgestellt wurden. Sie erklärten diese unter anderem mit dem erblich bedingten Unterschied des Beginns der Sammelphase, welche die höhere Sterblichkeit aufweist als die Stockphase.

El-Deeb (1952) verglich die Lebensdauer bei Bienen dreier Rassen (italienische, caucasische, carniolische). Er fand während der Vegetationsperiode rassespezifische Unterschiede. Die kürzeste Lebensdauer wiesen die italienischen Bienen auf, die längste die carniolischen Bienen sowie die italienischen „Golden bees“. Eine ausprägt kurze Lebensdauer beschreibt auch Wille (1985) als typisch für Ligustica-Völker aus Norditalien.

Lodesani (1987) untersuchte die Variabilität der durchschnittlichen Lebensdauer in freifliegenden Völkern. Er fand bei Bienen auf demselben Stand während der Hauptentwicklungszeit der Völker keine signifikanten Schwankungen. Er interpretierte dies als Zeichen einer ausgeprägten erblichen Festlegung der Lebensdauer und empfahl, sie auch als Selektionsmerkmal in der Bienenzucht zu verwenden. Kulincevic und Rothenbuhler (1982) selektionierten ausgehend von 43 Völkern der italienischen Rasse eine langlebige und eine kurzlebige Linie. Bereits nach zwei Generationen unterschied sich die Lebensdauer im Labortest signifikant. Offen bleibt allerdings, ob die im Labor gefundenen Unterschiede in freifliegenden Wirtschaftsvölkern auch auftreten und sich auswirken würden.

Aufgrund derartiger Untersuchungen haben Bienenforscher die erbgutbedingten und die umweltbedingten Anteile an der Streuung der Lebensdauer näherungsweise berechnet (Tab. 2). Die Werte zeigen, dass die umweltbedingten Einflüsse einen bedeutend grösseren Anteil an der Variabilität der Lebensdauer haben als die erblich bedingten.

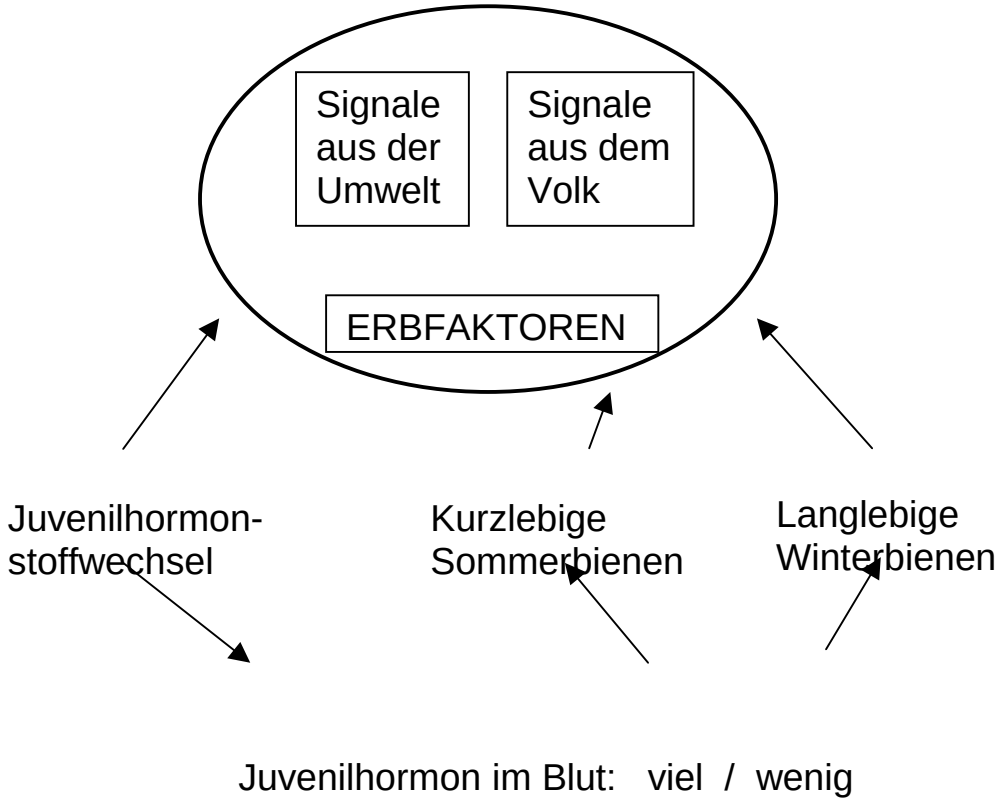

Abb.3:Steuerungsmodell zur Entstehung von Sommer- und Winterbienen. Der Juvenilhormongehalt im Blut einer Arbeiterin bestimmt, ob sie den physiologischen Zustand und das Verhalten einer Sommer- oder einer Winterbiene annimmt. Der Anteil der beiden Bienengenerationen im Volk wirkt sich auf die Bruttätigkeit und somit auf die Populationsentwicklung aus. Dadurch werden bestimmte Bedingungen im Volk geschaffen, welche von den Arbeiterinnen wahrgenommen werden und über das Nervensystem eine Wirkung auf den Juvenilhormonstoffwechsel (Synthese und Abbau) ausüben. Dieser unterliegt aber noch weiteren Signalen aus der volksinternen und -externen Umwelt sowie genetischen Festlegungen. Der Juvenilhormongehalt

im Blut ist das Resultat aus der Syntheseaktivität der im Kopf gelegenen Juvenilhormondrüsen (Corpora allata) und der Hormonabbauprozesse im Blut und in den Organen der Biene.

Heritabilität	
1**3 %**	(Kulincevic und Rothenbuhler 1982)
32 %	(Rinderer et al. 1983)
20 %	(Milne 1985)

Die Werte geben den vom Erbgut abhängigen Anteil der Streuung (VE) an der gesamten Variabilität (VG) an. Der restliche Anteil ist die umweltbedingte Streuung (VU) Es wird von folgender rechnerischen Überlegung ausgegangen: VG =VE +VU

Tab. 2. Erblichkeit (Heritabilität) des Merkmals Lebensdauer bei Bienen

LEBENSDAUER UND ERNÄHRUNG

Jungbienen fressen in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen reichlich Pollen**.** Gleichzeitig nimmt der Stickstoffgehalt in ihrem Körper deutlich zu, nämlich durchschnittlich um 64% in den ersten fünf Tagen (Haydak 1934). Die Jungbienen benötigen die Eiweisskomponenten des Pollens, um in ihrem Körper die Organe zu entwickeln, die für das Ausüben dei- sozialen Tätigkeiten im Staat wichtig sind, zum Beispiel die Futtersaftdrüse und der Fettkörper (Soudek 1927;Kratky 1931; Maurizio 1950).Von dieser Pollenaufnahme hängt auch die Dauer des Bienenlebens ab. Wenn Jungbienen bei pollenfreier Diät gehalten werden, wird die Lebensdauer verkürzt (Maurizio 1946). Versuche mit gekäfigten Bienen zeigten, dass die Streuungen der Lebensdauer statistisch zu 56% mit dem Entwicklungsgrad des Fettkörpers erklärt werden können, der vom Pollenkonsum der Jungbienen abhängt (Maurizio 1961).

Bei älteren Bienen scheint die Pollenversorgung die Lebensdauer nur schwach zu beeinflussen: Wille et al.(1985) erfassten bei Wirtschaftsvölkern den Polleneintrag gleichzeitig mit der Volksentwicklung. Die statistische Auswertung ergab keine gesicherte Abhängigkeit der mittleren Lebenserwartung von der durchschnittlich pro Biene zur Verfügung stehenden Pollenmenge (Abb. 4). Dieses Ergebnis kann so erklärt werden, dass die freifliegenden Bienenvölker stets über genügend Pollen verfügten, um den Jungbienen eine ausreichende Eiweissaufnahme zu ermöglichen.

BRUTPFLEGETÄTIGKEIT UND LEBENSDAUER

Die Beobachtung, dass ein brutloses Volk (bei Weisellosigkeit) nicht innert weniger Wochen an Bienenschwund stirbt, sondern mehrere Monate am Leben bleibt, wurde bereits von Dzierzon (1861) gemacht. Das folgende Zitat gibt seine Feststellung wieder: «Ebenso altern die Bienen eines weisellosen Stockes auch im Sommer nur wenig. weil sie wenig tätig sind, und können dann wohl etwas über ein Jahr alt werden.»

Auch Bienen in weiselrichtigen, jedoch brutlosen Völkern im Sommer (Schwarm oder Volk mit gekäfigter Königin) leben deutlich länger und zeigten physiologische Merkmale, die für langlebige Bienen im Winter typisch sind (Maurizio 1954: Fluri 1982). Diese Beobachtungen führten zur Hypothese, wonach vor allem die Brutpflegetätigkeit lebensverkürzend wirkt (Maurizio 1954; Fukuda 1966: EI-Deeb 1952).

Für diese Hypothese scheinen auch Untersuchungen zu sprechen, bei denen ein gegenläufiger Zusammenhang zwischen der Brutpflegetätigkeit der Völker (Anzahl Brutzellen pro Biene) und der

Lebenserwartung der Arbeiterinnen gefunden wurde (Eischen et al. 1983; Woyke 1984; Wille et al. 1985; Bühlmann et al. 1987).

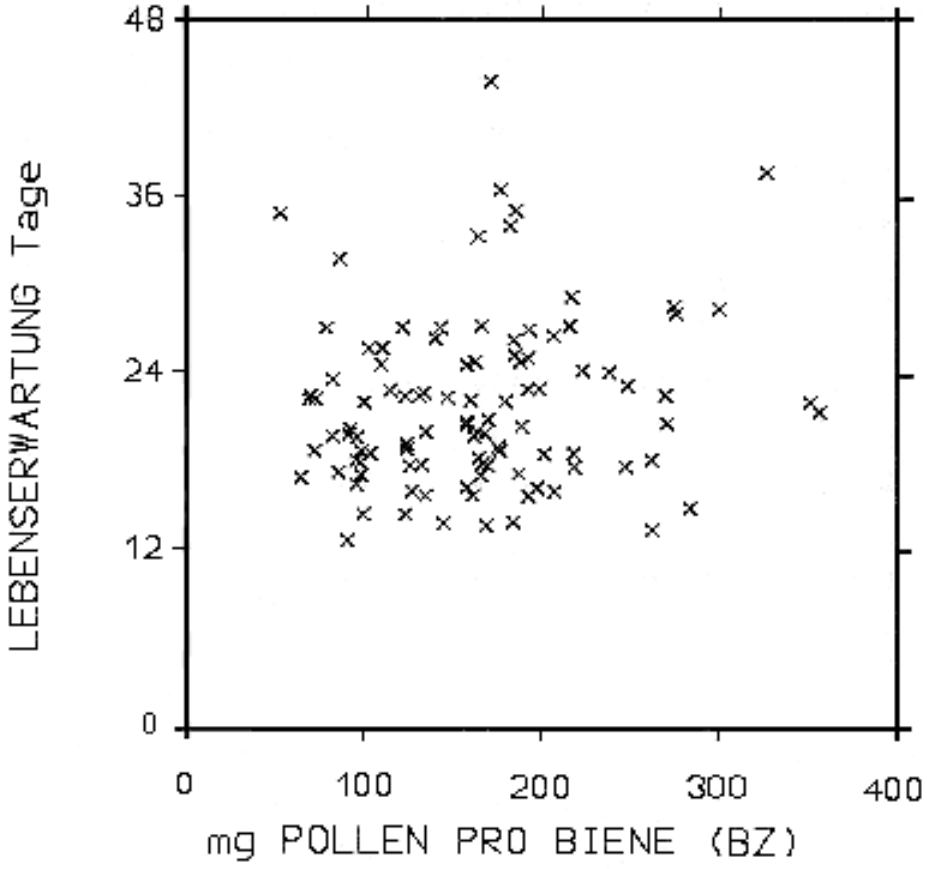

Abb.4. Zusammenhang zwischen der Lebenserwartung der Arbeiterinnen und der pro Biene zur Verfügung stehenden Pollenmenge (nach Wille et al 1985). Es wurde bei 102 Wirtschaftsvölkern auf verschiedenen Bienenständen in der Schweiz zwischen 1980 und 1984 der Polleneintrag sowie die Populationsentwicklung erfasst. Es ergab sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen den beiden Messgrössen.

Auf der anderen Seite weisen ältere Autoren darauf hin, dass Sommerbienen trotz intensiver Brutpflege aussergewöhnlich lange lebten, wenn die gedeckelte Brut vor dem Schlüpfen aus dem Volk entnommen und dadurch der Nachschub an Jungbienen verhindert wurde (Kratky 1931; Milojevic 1939, Jordan 1963). Dieser Widerspruch wurde durch neue Untersuchungen in der Sektion Bienen in Liebefeld überprüft. Die Ergebnisse werden demnächst in einem speziellen Artikel unter dem Titel «Die Bedeutung des Schlüpfens von Jungbienen auf die Lebensdauer der Arbeiterinnen» vorgestellt.

DIE BEDEUTUNG ANDERER TÄTIGKEITEN

Verschiedene Autoren untersuchten den Zusammenhang, zwischen der Sammeltätigkeit und der Lebensdauer. Mauermayer (1954) stellte bei Völkern, die nur den halben Tag ausfliegen und sammeln konnten, „Wenigarbeiter“ keine gesicherte Veränderung der Lebensdauer im Vergleich zu ganztägig sammelnden Bienen „Vielarbeiter“ fest.

Ein schwacher gegenläufiger Zusammenhang zwischen Honigleistung und Lebensdauer beschreibt Woyke (1984) in freifliegendes Völkern. Ein ähnlicher Befund wurde auch unter, Laborbedingungen gemacht: Es gab keine gesicherte Abhängigkeit zwischen der Sammeltätigkeit und der Lebensdauer (Rinderer und Silvester 1978: Milne 1981).

Neukirch (1982) postuliert einen Regulationsmechanismus für die Dauer der Flugbienenphase: Sammelbienen vermögen eine Flugleistung von etwa 800 km zu erbringen. Diese kann auf mehr oder weniger Tage verteilt werden. Wenn sie erbracht ist, geht das Bienenleben zu Ende. Merz et al. (1979) verglich das Verhalten der langlebigen und kurzlebigen Bienen in freifliegenden Beobachtungsvölkern im Herbst miteinander. In dieser Jahreszeit leben beide Formen nebeneinander. Das Beobachten der individuell markierten Arbeiterinnen brachte zutage, dass die zukünftigen langlebigen Winterbienen mehr auf den Waben still standen, während gleichaltrige kurzlebige Stockgenossinnen mehr herumliefen und ausflogen.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Die zitierten Untersuchungen geben kein eindeutiges Bild über einen allfälligen Zusammenhang zwischen bestimmten Verhaltensweisen und der Lebensdauer. Immerhin kann folgende Tendenz herausgelesen werden: Bienen mit einem langsameren Tätigkeitsrhythmus leben eher länger als die geschäftigeren Schwestern im Stock. Welche Auslöser das unterschiedliche Verhalten bewirken, wird indessen nicht beantwortet.

KLIMATISCHE FAKTOREN

Bei vielen Pflanzen und Tieren wirkt die Tag-Nacht-Periodik als Umweltsignal und als Auslöser für bestimmte Entwicklungen. Manche Insektenarten unterbrechen die Entwicklung und Fortpflanzung bei Kurztagbedingungen und stellen auf Winteruhe um (z.B. Kartoffelkäfer, Apfelwickler).So ist es naheliegend, auch bei der Entstehung der langlebigen Winterbienen die Tag-Nacht-Periodik als auslösendes Umweltsignal zu vermuten. Bei Versuchen an der Universität von Leningrad (heute St. Petersburg, 60' nördliche Breite) resultierte bei künstlicher Verkürzung, der Tageslänge im Sommer ein Brutrückgang in den freifliegenden Völkern und eine Annäherung der physiologischen Merkmale der Arbeiterinnen an den Zustand, welcher für Winterbienen typisch ist (Cherednikov 1967). Eine Wiederholung dieser Versuche in Liebefeld Bern (47° nördliche Breite) hatte keine solchen Effekte. Die Lebensdauer der Bienen blieb kurz und die Brutmenge veränderte sich nicht.

Lediglich der Fettkörper nahm eine Form an, wie sie für Winterbienen typisch ist (Fluri und Bogdanov 1987). Daraus kann geschlossen werden, dass sich die Tag-Nacht-Periodik in verschiedenen geografischen Breiten unterschiedlich auf die Entstehung der Sommer- und Winterbienen auswirken kann.

Unter Flugraumbedingungen fand Kefuss (1978) mit zunehmender Tageslänge eine Zunahme der Bruttätigkeit und umgekehrt. Eine kritische Tageslänge, welche als Auslöser für eine Beendigung beziehungsweise für einen Beginn der Bruttätigkeit in Frage käme, gab es jedoch nicht. Die Umgebungstemperatur steht nach Wille (1967) und Gerig und Wille (1975 in keinem Zusammenhang zur Eilegetätigkeit und zur Entwicklung der Völker. Hingegen scheint das Mikroklima im Stock eine Rolle bei der Entstehung von Sommer- und Winterbienen zu spielen: Die Wirkungen der CO_2-Konzentration und der Temperatur wurden von Bühler *et al.* (1983) untersucht. Bei klimatischen Bedingungen, die für das Brutnest typisch sind, (1,5% CO_2 und 35° C) entwickelten die Arbeiterinnen einen physiologischen Zustand, der jenem von kurzlebigen Sommerbienen entspricht. Bei einer tieferen Temperatur von 27° C und gleicherCO_2-Konzentration (1,5%) änderten sich die physiologischen Merkmale und wurden winterbienenähnlich. Dies spricht für einen indirekten Einfluss des Brutnestes auf die Lebensdauer.

Die Schlussfolgerung ist, dass Klimafaktoren zwar einzelne Merkmale von einwinternden Bienen auslösen können. Die Wirkung erfolgt jedoch nicht nach dem «Alles-oder-nichts-Prinzip». Vielmehr werden fliessende Übergänge beobachtet. Zudem ist eine Vielzahl von Faktoren (volksexterne und -interne) an der Entstehung langlebiger beziehungsweise kurzlebiger Bienen beteiligt.

Nach Fluri P. (1993) Die Regulation der Lebensdauer. Schweiz. Bienenztg. 116 (11) 624-629.

Literatur

Ein ausführliches Literaturverzeichnis ist beim Autor erhältlich.

Inhaltsverzeichnis

Die Regulation der Lebensdauer bei Bienenarbeiterinnen....1
Ein Steuerungsmodell für Sommer- und Winterbienen....2
Erbgut und Umwelt....2
Lebensdauer und Ernährung....4
Brutpflegetätigkeit und Lebensdauer....4
Die Bedeutung anderer Tätigkeiten....5
Klimatische Faktoren....6