

# Ein Plädoyer für den Einsatz der natürlichen Resilienz der Honigbiene bei der Bienenhaltung

Tjeerd Blacquière, Delphine Panziera in **Bee World**, Volume 95, 2018 - [Issue 2](#)

Bei diesem Plädoyer geht es darum, der Natur bei der täglichen Bienenzucht Raum zu lassen, aber auch der Natur bei der Fortpflanzung der Bienenvölker Raum zu lassen, d. H. Bienenzucht ohne Zucht von Königinnen und ohne Zucht von Rassen. Unsere europäischen Honigbienen (*Apis mellifera*) besitzen natürlich zahlreiche Merkmale, einschließlich Verhaltensweisen, die sie weniger anfällig für Krankheiten und andere Bedrohungen in ihrer Umwelt machen<sup>i</sup>. Es ist sehr wichtig, dass diese Eigenschaften in ihrer gesamten genetischen Breite erhalten bleiben, um die Fähigkeit der Kolonien zu erhalten, sich kontinuierlich an neue Bedingungen anzupassen<sup>ii</sup>. Es ist auch wichtig, dass wir als Imker diese Anpassungsfähigkeiten der Bienen so gut wie möglich nutzen<sup>iii</sup>,<sup>iv</sup>. Dies bedeutet, dass es gelegentlich besser sein kann, der Natur der Bienen zu folgen, als die Bienen zu zwingen, unsere Anforderungen zu erfüllen<sup>v</sup>. Hier präsentieren wir einige Beispiele, um diese Aussage zu untermauern.

## Honigbienen sind endemisch

Unsere Honigbiene kommt in Afrika, im Nahen Osten und in Europa auf natürliche Weise als Wildart vor. Innerhalb dieses breiten Spektrums sind viele beschriebene Unterarten vorhanden und an die örtlichen Gegebenheiten gut angepasst. Darüber hinaus gibt es Unterschiede zwischen den verschiedenen Unterarten, und die Bienen sind in größerem Maßstab stark an die örtlichen Gegebenheiten angepasst. Eine solche lokale Anpassung von „Ökotypen“ kann eine Anpassung an das Wetter, die Bedingungen und die Saisonalität des Futters sein, aber auch an lokale Unterschiede bei Krankheiten. Ein schönes Beispiel ist die „Landes“-Biene, eine regionale Honigbiene der Unterart „schwarze Biene“ (*A. m. mellifera*), angepasst an das Klima und die Futterbedingungen eines Gebiets in Les Landes, Frankreich<sup>vi</sup>. Ein paar einheimische europäische Unterarten wurden über Meere transportiert, als sich Europäer in neuen Gebieten wie Amerika, Australien und Asien niederließen. Durch Zufall hat der Mensch auch die Ausbreitung der afrikanischen Savanne (*A. m. scutellata*) in Süd-, Mittel- und sogar Nordamerika verursacht (afrikanische Bienen, manchmal auch „Killerbienen“ genannt).

Die schwarze Honigbiene (*A. m. mellifera*) ist die einheimische Unterart in unserer westeuropäischen Umwelt. Ihre Verbreitung reicht von den Pyrenäen über Westeuropa (einschließlich der britischen Inseln) bis weit nach Russland<sup>vii</sup>. Imker haben jedoch seit Jahrhunderten italienische (*A. m. ligustica*), krainische (*A. m. carnica*) und kaukasische (*A. m. caucasica*) Königinnen eingeführt, um Eigenschaften zu erzielen, die als besser für die Imkerei geeignet erachtet werden<sup>viii</sup>. Infolgedessen wurde unsere westeuropäische schwarze Honigbiene wiederholt mit anderen Unterarten hybridisiert. In jüngerer Zeit führten Buckfast-Bienen auch Eigenschaften (Gene, eigentlich Allele) anderer Honigbienen-Unterarten (Unterarten aus Afrika und dem Nahen Osten) ein.

## Die Honigbiene ist eine wilde Art

Honigbienen sind, auch wenn sie seit langem im Besitz des Menschen sind, hauptsächlich wild lebende Arten<sup>ix</sup>. Die Domestikation von Honigbienen war mit der Ausweitung der genetischen Vielfalt verbunden<sup>x</sup>. Während in einigen Ländern Anstrengungen unternommen werden, Honigbienen auszuwählen und zu züchten, waren Bienen in vielen anderen Ländern kaum oder überhaupt nicht domestiziert. Wo es keine aktiven Zucht- und Selektionsbemühungen gibt, könnten

die Bienen als wild lebende Arten betrachtet werden. Wo eine intensivere Selektion und Zucht stattfindet, haben wir nicht das Niveau der Domestizierung von Nutztieren, aber wir haben eine Semi-Domestizierung, bei der einige Domestizierungsattribute mit einigen Attributen einer Wildart koexistieren. Man könnte zum Beispiel die Situation in den USA als einen Fall der Domestizierung betrachten, bei dem eine Handvoll Züchter von Königinnen den gesamten Kontinent mit Königinnen versorgen. Voraussetzung für eine echte Domestizierung ist jedoch die Kontrolle der Paarung und Vermehrung der Organismen durch den Menschen, wie dies bei unserem Vieh der Fall ist. Das promiskuitive Paarungsverhalten der Honigbienenköniginnen mit mehr als 15 Drohnen (Polyandrie) erschwert die Domestizierungsaufgabe, es sei denn, es wird künstlich besamt oder an isolierten Paarungsstationen, beispielsweise auf Inseln, gepaart. Darüber hinaus ist die Paarung mit vielen Drohnen (mit reichlich genetischer Variation) notwendig, um eine gut funktionierende Kolonie aufzubauen. Es scheint keinen Unterschied in der Anzahl der Drohnen zu geben, mit denen sich eine Königin zwischen wilden und verwalteten Kolonien paart<sup>xi</sup>. Paarungshäufigkeiten von Honig Bienenköniginnen (*Apis mellifera* L.) in einer Population wilder Kolonien im Nordosten der Vereinigten Staaten<sup>xii</sup>, in beiden Fällen etwa 15 bis 22. Diese Anzahl von Paarungsereignissen ist wahrscheinlich ein Kompromiss, der eine ausreichende genetische Vielfalt ergibt, die gegen das Risiko abgewogen wird, das die Königin bei jeder weiteren Paarung eingeht und daher natürlich ausgewählt wird als ein Optimum.

Einer Königin, die sich auf einer Station mit 20 Drohnen paart, die aus einer Reihe von „Drohnenkolonien“ stammen und von Schwesterköniginnen angeführt werden, geht möglicherweise die genetische Variation noch immer zu kurz. Die Drohnen könnten genetisch zu ähnlich sein, und aufgrund dieser mangelnden Variation würden sich auch die Arbeiterbienen in der Kolonie zu ähnlich werden. Das Fehlen einiger essentieller Allele immunitätsbezogener Gene kann zu einer verminderten Fähigkeit führen, mit Krankheitserregern der gesamten Kolonie umzugehen. Eine kürzlich durchgeführte Studie (Delaplane, Pietravalle, Brown, & Budge, 2015, Delaplane, KS, Pietravalle, S., Brown, MA, & Budge, GE (2015). Von hyperpolyandrischen Königinnen geführte Honigbienenenvölker haben eine verbesserte Brutleistung und einen geringeren Befall Raten von parasitären Varroamilben (PLOS ONE, 10 (12), e0142985. doi: 10.1371 / journal.pone.0142985 [Crossref], [PubMed], [Web of Science®], [Google Scholar]) zeigten, dass die Paarung mit vielem übereinstimmt Eine höhere Anzahl von Drohnen mit künstlicher Befruchtung (da dies auf natürliche Weise nicht möglich wäre) erhöhte die Widerstandsfähigkeit der Kolonien gegen die Varroamilbe. Fünfzehn bis zwanzig Drohnen können für die meisten Merkmale ausreichen, aber in einigen Fällen können nützliche Allele so selten sein, dass 15 bis 20 nicht verwandte Drohnen oder alternativ weit mehr als 20 Paarungsereignisse erforderlich sind, um auf diese seltenen Allele zu stoßen.

Es scheint, dass diese Merkmale schnell verloren gehen, sobald eine selektive Zucht nach gewünschten Eigenschaften wie Sanftmut, geringer Schwarmneigung usw. eingestellt wird. Dies deutet darauf hin, dass einige von Männern ausgewählte Merkmale der Kolonietauglichkeit nicht direkt zuträglich sind, da sie ansonsten häufig im Genpool verbleiben würden.

Die ursprünglichen Merkmale der Honigbienen bieten ein hohes Maß an Widerstandsfähigkeit gegen alle Arten von Krankheiten und Parasiten, was es den Imkern ermöglichte, die Bienen ohne den Einsatz von Tierarzneimitteln zu halten. Während in einigen Ländern Krankheiten immer noch ohne Medikamente behandelt werden, hat sich die Situation mit der Ankunft der Varroamilbe in Europa drastisch geändert. *Varroa* ist ein fremder exotischer Parasit, gegen den sich unsere Honigbienen nicht wehrten. Leider gibt es, solange wir die Varroamilben in unseren Kolonien kontrollieren, keinen Selektionsdruck mehr und es wird sich kein Widerstand entwickeln: Die Bienen bleiben so anfällig wie bei der Ankunft der Varroamilben.

**Verständnis: Resistenz oder Toleranz gegenüber *Varroa* ist erforderlich**

Die Mehrheit der Imker ist sich inzwischen der Idee bewusst, dass die Lösung für Varroa auch in den Resistenz- und Toleranzmechanismen der Bienen gesucht werden muss. Dies könnte die Rückkehr zu einer altmodischen Imkerei ermöglichen, die frei von Tierarzneimitteln ist. Wir wissen jetzt auch, dass das Überleben von Honigbienenpopulationen mit Varroa in der Natur und im Bienenzuchtbetrieb möglich ist <sup>xiii, xiv, xv</sup>. Anpassung an Kolonien von Honigbienen (*Apis mellifera*) mit Toleranz gegenüber *Varroa destructor* in Irland <sup>xvi, xvii, xviii</sup>. Die varroasensitive Hygiene trägt zur natürlichen Varroaresistenz von Honigbienen bei <sup>xix</sup>, so dass die Imkerei ohne Milbenbekämpfung keine weltfremde Vision mehr ist. Nur der Weg dahin ist umstritten: Sollen wir den gewohnten Weg der Zucht und Bienenzucht gehen (wobei die vom Imker geschätzten Eigenschaften erhalten bleiben), oder sollten wir den Bienen in ihrem harten Kampf ums Überleben „in der Natur“ folgen?

### Die beiden Methoden zur Auswahl der Varroaresistenz oder -toleranz sind:

- (1) Gezielte Auswahl: Wir suchen und wählen (ausgewählte) Eigenschaften, die der Varroaentwicklung entgegenwirken, und züchten sie in unseren Bienenbestand. Zum Beispiel könnte es sich um eine Zucht für hygienisches Verhalten gegen die Varroamilbe (VSH) handeln <sup>xx</sup>. Nachteile und Vorteile des hygienischen Verhaltens bei Honigbienen (*Apis mellifera* L.): Ein Überblick <sup>xxi, xxii</sup> oder Grooming of Milben <sup>xxiii</sup>. Eine solche Zucht erfordert einen koordinierten Ansatz und eine kontrollierte Paarung der Königinnen mit ausgewählten Drohnen. Gleichzeitig kann erwogen werden, die gewünschten Eigenschaften von Bienen für Imker zu erhalten <sup>xxiv</sup>. Das Grundkonzept von Honig Bienenzuchtprogramme <sup>xxv</sup>. Diese Route wurde bereits angewendet, manchmal mit einigem Erfolg <sup>xxvi</sup>. Dieser Ansatz führt die Domestizierung tatsächlich weiter. Dies kann im Prinzip in großem Umfang erfolgen (wobei ausgewählte Königinnen den Imkern zur Verfügung gestellt werden), es kann jedoch auch vor Ort erfolgen.
- (2) "Natürliche" Selektion: Wir kontrollieren die Milbe nicht mehr und überlassen es den Bienenvölkern, mit diesem plötzlich erhöhten Parasitendruck umzugehen. Im Idealfall führt dies zu einer Art Abhilfe (die meisten Imker halten Ideal für ein Ergebnis, bei dem die Bienen „gewinnen“, aber diese Option mag illusorisch sein): Es besteht ein Gleichgewicht zwischen Bienen und Milben (Wirte und Parasiten), in dem beide überleben können. Diese Route hat sich in der Natur bereits mehrfach bewährt (Seeley 2007, Seeley, TD 2007). Honigbienen des Arnot-Waldes: Eine Population wildlebender Kolonien mit Varroa-Zerstörer im Nordosten der USA <sup>xxvii</sup>. Lebensgeschichtliche Merkmale wild lebender Honigbienen in Wäldern um Ithaca, NY, USA <sup>xxviii</sup>. sowie ausgehend von Kolonien, die ursprünglich von Imkern verwaltet wurden <sup>xxix</sup>. Überleben von mit Milben befallenen (*Varroa destructor*) Honigbienenkolonien (*Apis mellifera*) in einem nordischen Klima <sup>xxx, xxxi</sup> unter kommerziellen Imkereibedingungen <sup>xxxii</sup>. Honigbienenvölker, die den Varroa-Zerstörer überlebt haben <sup>xxxiii</sup>. Norwegische Honigbienen überleben den Befall mit *Varroa destructor* durch natürliche Selektion <sup>xxxiv, xxxv</sup>. Die varroasensitive Hygiene trägt zur natürlichen Varroaresistenz von Honigbienen bei <sup>xxxvi</sup>. Man kann vielleicht von einer Entdomestizierung sprechen, die man als Verwilderung bezeichnet. Dieser Prozess sollte an verschiedenen Orten (mit lokalen Bienenvölkern und deren Milben) stattfinden können. Die Verwendung dieses Ansatzes führt auch zu Bienenpopulationen von Kolonien, die gut an die lokale Umgebung angepasst sind. Überraschenderweise scheint die „natürliche Auslese“ bereits nach wenigen Jahren, in denen die Varroakontrolle unterlassen wurde, wirksam zu sein. Dass die „natürliche“ Art der Selektion, bei der nur die nicht passenden Phänotypen beseitigt werden, zu einer schnellen

Evolution der Honigbienen führen kann, hat eine kürzlich durchgeführte Studie untermauert<sup>xxxvii</sup>. Ein sanfter, selektiver Schwung während der raschen Entwicklung des sanften Verhaltens einer afrikanischen Honigbiene.<sup>xxxviii</sup>, in dem defensive afrikanische Honigbienen in Puerto Rico in nur einem Jahrzehnt ihre Fügsamkeit entwickelten. Es wurde gezeigt, dass dieser selektive Sweep auf mehreren Loci basiert.

In beiden Ansätzen der Selektion ist der Prozess kontinuierlich und endet eigentlich nie. Darüber hinaus können sich die Bedingungen ändern, und es können neue Schädlinge auftreten. In letzterem Fall muss Methode 1 nach neuen Resistenzmerkmalen suchen und den Auswahl- und Zuchtprozess gemäß der neuen Pest starten. In Methode 2 erhöht der neue Schädling den Selektionsdruck und erhöht neue Resistenzmechanismen, ohne die bereits erworbenen Anpassungen zu löschen. Die Feralisation in Methode 2 kann zum Verlust von Koloniemerkmalen führen, die als „vorteilhafte Imkereigenschaften“ angesehen werden. Offensichtlich garantiert die Verwilderung nicht die Rückgabe verlorener Allele in den Genpool<sup>xxxix</sup>. Feralisation zielt auf verschiedene genomische Loci zur Domestikation im Huhn ab<sup>xl</sup>. Dies ist eine zusätzliche Warnung vor dem übermäßigen Einsatz selektiver Züchtung und Domestizierung in der Bienenzucht. Es ist auch ein Argument für den Schutz lokaler Unterarten und Ökotypen ohne allzu große Beeinträchtigung durch die Bienenzucht.

Theoretisch könnten Honigbienen vollständig domestiziert sein und ohne menschliches Eingreifen nicht überleben können. Es gibt jedoch starke Belege dafür, dass dies in den USA nicht der Fall ist<sup>xli</sup>. Lebensgeschichtliche Merkmale von Kolonien wilder Honigbienen, die in Wäldern um Ithaca, NY, USA, leben<sup>xlii</sup>. Selektion auf Resistenz gegen Varroa-Destruktor unter kommerziellen Imkerbedingungen<sup>xliii</sup>,<sup>xliv</sup> überlebte Varroa destructor<sup>xlv</sup>, Irland (McMullan, 2018 McMullan, J. (2018) Bienen (*Apis mellifera*) -Kolonien, die eine Toleranz gegenüber Varroa destructor aufweisen in Irland<sup>xlvi</sup>,<sup>xlvii</sup>. Varroa sensitiv Hygiene trägt zur natürlichen Varroaresistenz von Honigbienen bei<sup>xlviii</sup> Überleben von mit Milben befallenen (Varroa destructor) Honigbienen (*Apis mellifera*) -Kolonien in einem nordischen Klima<sup>xlix</sup>. Ein wichtiges Argument für die Annahme, dass Bienen ohne Hilfe überleben können, ist, dass vor und nach der Varroa die Lebenserwartung wild lebender oder verwilderter Kolonien nicht beeinflusst wurde: Etwa fünf bis sechs Jahre für eine etablierte Kolonie<sup>l</sup> Honigbienenvölker, die den Varroa-Destruktor überlebt haben<sup>li</sup>,<sup>lii</sup>. Lebensgeschichtliche Merkmale wild lebender Honigbienenvölker in Wäldern um Ithaca, NY, USA<sup>liii</sup>. auch ähnlich der Lebenserwartung (6,6 Jahre) von Wildvölkern in Australien, in denen keine Varroamilben vorkommen<sup>liv</sup>.

Für Methode 2 ist es von entscheidender Bedeutung, sich so weit wie möglich an dem auszurichten, was in der Natur passieren würde. Lassen Sie die Bienen daher ihr eigenes Potenzial im Kampf gegen Krankheiten voll ausschöpfen. Ein einfaches Beispiel: Während Bienen selbst Raubüberfälle und damit das Eindringen von Krankheiten durch aktive Wachbienen verhindern, sollte der Imker keine Krankheiten von einer Kolonie zur anderen verbreiten, indem er beispielsweise kontaminierte Imkereigeräte verwendet. So auffällig es auch scheint, viele weit verbreitete und angewandte Imkereimethoden wirken den eigenen Resilienzstrategien der Honigbienen entgegen.

### **Wie funktioniert Resilienz in der Natur?**

Die Theorie, die fast immer durch empirische Daten bestätigt wird, sagt voraus, dass invasive Parasiten zu Beginn der Invasion viel Schaden anrichten, da sich der Wirt noch nicht an diese neue Bedrohung gewöhnt hat. Zu virulente Parasiten riskieren jedoch, ihren Wirt zu schnell zu töten, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Übertragung beseitigt wird und sie selbst vom Aussterben bedroht sind. Einerseits werden Wirte, die mit der Belastung durch Parasiten nicht

fertig werden, getötet, ohne sich zu vermehren. Andererseits geben stärkere Wirte ihre Gene effektiv an die nächste Generation weiter, wodurch resistente oder tolerante Phänotypen in der Bevölkerung begünstigt werden. Beide Phänomene führen im Laufe der Zeit und Generationen zu einer milderer Virulenz des Parasiten und einer höheren Resistenz oder Toleranz des Wirts<sup>lv</sup>,<sup>lvi</sup>. Bei der regelmäßigen Imkerei erhöhen viele Managementmaßnahmen sowie die Auswahl ausgewählter Königinnen die horizontalen Übertragungswege und beeinträchtigen die Entwicklung einer ausgeglichenen milden Wirtsparasitenbeziehung<sup>lvii</sup>.

Der Wirt kann sowohl eine Resistenz (die Fähigkeit, die Belastung durch Parasiten zu begrenzen) als auch eine Toleranz (die Fähigkeit, die durch eine bestimmte Belastung durch Parasiten verursachte Schädigung zu begrenzen, indem er beispielsweise gegenüber einem Gift des Parasiten unempfindlich wird) entwickeln<sup>lviii</sup>. Beide Mechanismen können gleichzeitig eingesetzt werden und hängen von der Anwesenheit des Parasiten ab. Solange die Imker die Varroamilben kontrollieren, kann kein ausgewogenes natürliches Verhältnis zwischen Milbe und Biene aufrechterhalten oder entstehen.

### **Voraussetzungen für die Entwicklung einer ausgeglichenen Parasitenbeziehung**

Ein Parasit kann horizontal oder vertikal übertragen werden. Die horizontale Übertragung erfolgt von einer Biene zu einer anderen Biene der gleichen Generation oder von einer Kolonie zu einer anderen Kolonie. Vertikale Übertragung bedeutet von der Mutter auf ihren Nachwuchs, zum Beispiel durch die Eier. Die Übertragung von Parasiten von der Mutterkolonie auf einen Nachschwarm ist eine Form der vertikalen Übertragung (der Nachschwarm ist eine Tochter der ursprünglichen Mutterkolonie). Bei vertikaler Übertragung werden Anpassungen an den Parasiten in den Genen, die die Mutter an ihre Nachkommen weitergibt, an die nächste Generation weitergegeben (= dieselbe Kolonie mit der neuen Königin). Es besteht eine gute Chance, dass die Kolonie mit der Tochterkönigin mit dem übertragenen Parasiten besser umgehen kann, da sie bereits bekannt sind. Parasiten hängen vom Überleben ihrer Wirte oder von der erfolgreichen Übertragung auf andere anfällige Wirte ab. Wenn ein Parasit nur von der vertikalen Übertragung abhängt, ist daher eine leichte Virulenz entscheidend.

### **Fortpflanzung von Kolonien: Vertikale oder horizontale Übertragung von Parasiten?**

Die natürliche Fortpflanzung von Honigbienenenvölkern wird durch das Schwärmen im Frühjahr erreicht. Der Hauptschwarm mit der alten Königin mit einem Teil der Arbeiter und Drohnen bildet die Fortsetzung der ursprünglichen Kolonie mit den "alten" Parasiten und der bereits bestehenden "Beziehung" zwischen ihnen. Die verbleibende Kolonie wird nun von einer neuen jungen Königin geführt und kann als "neue" oder "Tochter" -Kolonie bezeichnet werden. Nach dem Verlassen des Schwarms sind die ursprünglichen Parasiten immer noch vorhanden, aber die genetische Identität der Kolonie ändert sich langsam, wenn die Belegschaft ersetzt wird. Somit gibt es eine vertikale Übertragung des Parasiten (von Mutter (Kolonie) auf Nachkomme (Kolonie)). Die Tochter erbt die Eigenschaften (Gene) ihrer Mutter, sodass sie und ihre Nachkommen mit dem Parasiten umgehen konnten, mit dem ihre Mutter umgehen konnte. Die Kolonie erbt auch Gene von den Drohnen, die die Königin befruchteten, die meistens von anderen Kolonien stammen werden. Diese neue genetische Identität, die teilweise vererbt und teilweise erworben wurde, könnte die Fitness der Kolonie erhöhen. Die Beziehung zwischen Wirt und Parasit kann zwischen Mutter- und Tochterkolonie gut oder schlecht sein.

Ähnlich verhält es sich mit den Schwestern der jungen Königin, die die ursprüngliche Kolonie möglicherweise nach Schwärmen verlassen: Gelingt es ihnen, eine ausgewogene Beziehung aufzubauen, überleben sie möglicherweise, wenn sie scheitern, sterben sie.

Der Schwarm (sowohl Primär- als auch Sekundärschwarm) verliert oder entweicht einen Teil der Parasiten, mit denen die Kolonie „eine Beziehung hatte“, da die Parasiten der Brut nicht oder kaum mit einem Schwarm mithalten<sup>lix</sup> oder verschwinden schnell möglicherweise aufgrund der intensiven Kammbildungsaktivitäten der Schwarmbienen<sup>lx</sup>. Diese Flucht ist vorteilhaft für den Beginn und den Aufbau der eigenen Parasiten-Beziehung des Wirtes (= Schwarms). Eine kleine Pause ist willkommen, da es bereits genügend Herausforderungen gibt, damit ein Schwarm überleben kann. In freier Wildbahn überlebt nicht einmal ein Viertel der Urschwärme, obwohl sie ein Nest gefunden haben. Dies kann durch ihre Unfähigkeit erklärt werden, eine ausreichend starke Population von Bienen und Nahrungsmitteln für den Winter aufzubauen<sup>lxi, lxii</sup>.

Nicht nur Parasiten, sondern das gesamte Mikrobiom, die mit und innerhalb der Bienen und der Kolonie zusammenlebenden Mikroorganismen, werden beim Schwärmen einer Kolonie vertikal vererbt. Das Mikrobiom spielt möglicherweise eine wichtige Rolle im Stoffwechsel der gesamten Kolonie<sup>lxiii, lxiv</sup>.

### **Einführung einer neuen Königin: Vertikale oder horizontale Übertragung von Parasiten?**

Es ist eine Bienenzuchtpraxis, eine Kolonie zu „verjüngen“, indem die alte Königin entfernt und eine junge befruchtete (oder optional eine jungfräuliche) Königin eingeführt wird. Königinnen werden manchmal gezüchtet, indem man Larven aus einer ausgewählten Kolonie in künstliche Königinzellen pflanzt und sie nach dem Auftauchen dazu bringt, sich in einer Paarungsstation mit ausgewählten Drohnen zu paaren. Diese Aufzucht von Königinnen aus ausgewählten gepfropften Larven ist in den Niederlanden keine übliche Praxis, bei der die meisten Imker ihren Kolonien gestatten, ihre eigenen Königinnen aufzuziehen, in den umliegenden Ländern jedoch häufig<sup>lxv</sup>. Welche Konsequenzen hat eine solche Vermehrung / Ausbreitung für die Übertragung und die Beziehung zu Parasiten? Während die neue Königin in eine nicht verwandte Kolonie eingeführt wird, die möglicherweise andere Parasiten trägt, bringt sie möglicherweise auch ihre eigenen Parasiten (plus Parasiten, die sie möglicherweise von den Drohnen erhalten hat) in diese neue Kolonie. Somit könnte dieser Prozess sowohl die vertikale als auch die horizontale Übertragung von Parasiten erhöhen. Ebenso sind die lokalen Parasiten plötzlich neuen Genotypen ausgesetzt, und daher werden bei jeder Einführung einer ausländischen Königin die Wechselwirkungen zwischen Wirt und Parasit zurückgesetzt. Diese Störung würde minimiert, indem Königinnen eingeführt würden, die aus demselben Bienenhaus stammen.

Kürzlich wurde eine Studie von Salmela, Amdam und Freitak (2015, Salmela, H., Amdam, GV und Freitak, D. (2015) durchgeführt. Die Übertragung der Immunität von der Mutter auf die Nachkommen wird über das Eigelbprotein Vitellogenin vermittelt zeigte<sup>lxvi</sup>, dass die Königin Eizellen spezifische Immunprimer hinzufügen konnte. Diese Primer zielen auf bestimmte Parasiten ab, mit denen die Königin in Kontakt war. Dieser Immunmechanismus wirkt über das Dotterprotein Vitellogenin und kann als Analogon zur „Impfung“ der Nachkommen angesehen werden. Diese ererbte Immunität verliert offensichtlich den größten Teil ihrer Vorteile, wenn eine Königin vertrieben wird, da eine einheimische Tochterkönigin wahrscheinlich bereits durch die Primer ihrer Mutter und ihre Exposition gegenüber den lokalen Krankheitsvarianten besser angepasst wäre als gegenüber den Krankheitsvarianten einer Paarungsstation oder die einer neuen Kolonie.

### **Einige Beispiele von Imkern, die gegen Honigbienenvölker vorgehen**

Parasiten können auch driften, wenn Kolonien nahe beieinander liegen, was eine horizontale Übertragung darstellt. Eine aktuelle Studie von Seeley und Smith (2015, Seeley, TD, & Smith, ML

(2015)): Wenn Bienenvölker in Bienenhäusern gedrängt werden, kann dies die Anfälligkeit für den tödlichen Ektoparasiten-Varroa-Destruktor erhöhen<sup>lxvii</sup> verglichen die Entwicklung und den Milbenbefall von Kolonien, die entweder in einem in einer Reihe angeordneten Bienenhaus oder frei verteilt (Abstand zwischen den Kolonien ~ 20 to 50 m) in Wäldern rund um das Bienenhaus. Die Studie zeigte, dass schwärmende Kolonien unabhängig vom Standort der Kolonie einen geringeren Milbenbefall aufwiesen als nicht schwärmende Kolonien. Dies könnte durch die brutlose Zeit nach dem Abgang eines Schwarms erklärt werden. In den Kolonien, die keinen Schwarm hervorgebracht hatten, nahm der Milbenbefall stark zu und einige überlebten den folgenden Winter nicht. Bemerkenswerterweise nahm der Befall während des Sommers in den schwärmenden Kolonien (und mit geringerem Befall) im Reihenbienenhaus wieder zu, jedoch nicht in den im Wald verteilten Kolonien. Seeley & Smith erklären dies, indem sie Bienen am Reihenbienenstand treiben: Viele Arbeiter und Drohnen aus den schwarmlosen und schwarmlosen Kolonien vermischen sich, Dies geschah jedoch nicht in Kolonien im Wald. Zusätzlich kehrten verpaarte Königinnen erfolgreicher in ihre ursprüngliche Kolonie zurück, als sie in den Wald gelegt wurden. Die Forschung zeigt, dass Imker den Varroa-Befall in hohem Maße stimulieren können, indem sie: (1) das Schwärmen verhindern (was zu einer kontinuierlichen Fortpflanzung führt), (2) Kolonien dicht nebeneinander halten und (3) Kolonien, die bereits einen hohen Befall aufweisen, in derselben halten Bienenhaus mit Kolonien mit geringem Befall (die befallenen Kolonien können zusammenbrechen und von benachbarten Kolonien ausgeraubt werden, die die Milben übernehmen). Obwohl diese Ergebnisse nicht spektakulär überraschend erscheinen mögen, ist der Unterschied in der Dynamik von Kolonien in einer Reihe im Vergleich zu verstreuten Kolonien relevant.

### **Zusammenfassung**

Die Honigbiene ist in Europa eine endemische und wild lebende Art mit regionalen Unterarten und vielen lokalen Anpassungen. Obwohl Unterarten und Populationen hybridisiert wurden und trotz einiger selektiver Züchtung, verhält sich die Honigbiene immer noch natürlich und steigert ihre Fitness durch kontinuierliche lokale Anpassung. Um eine größere Widerstandsfähigkeit gegen die Varroamilbe zu entwickeln, die eine große Bedrohung darstellt, gibt es zwei Möglichkeiten: (1) gezielte Selektion und Zucht in großem oder regionalem Maßstab und (2) natürliche Selektion für die Eignung in Gegenwart der Varroamilbe. Während die Erfolgsquote für die selektive Züchtung noch gering ist, hat die natürliche Selektion in relativ kurzen Zeiträumen zu einigen wenigen beschriebenen Fällen von Resistenz geführt.

Die Widerstandsfähigkeit eines Organismus gegenüber Parasiten und Krankheiten kann durch Resistenz (die Krankheit / der Parasit wird in ihrer Entwicklung und Fitness behindert) und durch Toleranz (die durch die Krankheit oder den Parasiten verursachten Schäden werden vermieden oder zurückgehalten) erreicht werden. Widerstand und Toleranz können gleichzeitig wirken. Ein ausgewogenes Verhältnis zwischen Wirt und Parasit kann sich durch Resistenz und Toleranz entwickeln. Eine wichtige Voraussetzung für ein derartiges Gleichgewicht ist, dass die Krankheit oder der Parasit vertikal übertragen wird: von der Mutter auf die Nachkommen. Wenn ein Parasit horizontal übertragen wird, kann sich eine solche ausgewogene Beziehung nur schwer entwickeln. Durch die natürliche Vermehrung von Honigbienenvölkern werden Parasiten vertikal auf die neue Generation übertragen. Methode (2) der natürlichen Auslese stört diesen Übertragungsweg nicht. Durch Replikation oder Verjüngung von Kolonien mit Einführung von Fremdköniginnen (Methode (1)) erfolgt die Übertragung weitgehend horizontal. Dies gilt auch für die Übertragung von Nützlingen (Symbionten) in der Kolonie.

Neben der Reproduktion von Kolonien und der selektiven Zucht stehen viele andere Methoden, die von Imkern angewendet werden, im Widerspruch zum Verhalten und zur

Widerstandsfähigkeit von Bienenvölkern gegen Parasiten und Krankheiten. Die Ausrichtung der Methoden an den natürlichen Merkmalen der Bienen sowie die Entscheidung, mit der gezielten oder natürlichen Selektion zu beginnen, sollten mit Bedacht erfolgen, um vermeidbare Kollateralschäden zu vermeiden.

### Vorgeschlagene Quellen und Danksagungen

Seit wir diesen Plädoyer schreiben, lesen und kommentieren Willem Boot, Bram Cornelissen und Henk van der Scheer sowie zwei anonyme Schiedsrichter kritisch. Dank dafür. In der Zwischenzeit verfassten Peter Neumann und Tjeerd Blacquièrè das Papier „Darwin Cure“ (Neumann & Blacquièrè, 2017, Neumann, P. & Blacquièrè, T. (2017). *Evolutionary Applications*, 10, 226–230.10.1111 / eva.2017.10.issue-3 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]), in dem einige der in diesem Artikel behandelten Themen behandelt werden. Glücklicherweise erkennen immer mehr Wissenschaftler die Bedeutung eines darwinistischen Ansatzes für die Bienenzucht an (Brosi et al., 2017, Brosi, B.J., Delaplane, K.S., Boots, M. & de Roode, J.C. (2017). Ökologische und evolutionäre Ansätze für Management der Honigbienenkrankheit *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1250–1262.10.1038 / s41559-017-0246-z [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar], Seeley, 2017a Seeley, T.D. (2017a): Darwinsche Bienenzucht: Ein evolutionärer Ansatz zur Bienenzucht. *American Bee Journal*, 2017, 277–282. [Google Scholar]). Lassen Sie uns erkennen, dass dies der einzige Weg ist, unsere Honigbienen zu schützen und zu konservieren: Lassen Sie uns als Imker sorgfältig die Imkermethoden erforschen, die es den Bienen ermöglichen, sich selbst zu helfen, indem sie ihre eigenen Widerstandsfähigkeiten einsetzen.

#### Literatur (mit Links):

- Aronstein, K.A., & Murray, K.D. (2010). Chalkbrood disease in honey bees. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S20–S29.10.1016/j.jip.2009.06.018  
[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)  
, [\[Google Scholar\]](#)
- Avalos, A., Pan, H., Li, C., Acevedo-Gonzalez, J.P., Rendon, G., Fields, C.J., ... Zhang, G. (2017). A soft selective sweep during rapid evolution of gentle behaviour in an Africanized honey bee. *Nature*. doi:10.1038/s41467-017-01800-0  
[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)  
, [\[Google Scholar\]](#)
- Brosi, B.J., Delaplane, K.S., Boots, M., & de Roode, J.C. (2017). Ecological and evolutionary approaches to managing honey bee disease. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1250–1262.10.1038/s41559-017-0246-z  
[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)  
, [\[Google Scholar\]](#)



- Büchler, R., Berg, S., & Le Conte, Y. (2010). Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe. *Apidologie*, 41, 393–408.10.1051/apido/2010011

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- De la Rúa, P., Jaffé, R., Dall’Olio, R., Muñoz, I., & Serrano, J. (2010). Biodiversity, conservation and current threats to European honey bees. Review. *Apidologie*, 40, 263–284.

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Delaplane, K.S., Pietravalle, S., Brown, M.A., & Budge, G.E. (2015). Honey bee colonies headed by hyperpolyandrous queens have improved brood rearing efficiency and lower infestation rates of parasitic varroa mites. *PLOS ONE*, 10(12), e0142985. doi:10.1371/journal.pone.0142985

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Evans, J.D., & Spivak, M. (2010). Socialized medicine: Individual and communal disease barriers in honey bees. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S62–S72.10.1016/j.jip.2009.06.019

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Fries, I., Imdorf, A., & Rosenkranz, P. (2006). Survival of mite infested (*Varroa destructor*) honey bee (*Apis mellifera*) colonies in a Nordic climate. *Apidologie*, 37, 564–570.10.1051/apido:2006031

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Fries, I., Lindström, A., & Korpela, S. (2006). Vertical transmission of American foulbrood (*Paenibacillus larvae*) in honey bees (*Apis mellifera*). *Veterinary Microbiology*, 114, 269–274.10.1016/j.vetmic.2005.11.068

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Johnsson, M., Gering, E., Willis, P., Lopez, S., Van Dorp, L., Hellenthal, G., ... Wright, D. (2016). Feralisation targets different genomic loci to domestication in the chicken. *Nature Communications*, 7, 12950. doi:10.1038/ncomms12950

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Kefuss, J., Vanpoucke, J., Bolt, M., & Kefuss, C. (2015). Selection for resistance to *Varroa destructor* under commercial beekeeping conditions. *Journal of Apicultural Research*, 54, 563–576.10.1080/00218839.2016.1160709

[\[Taylor & Francis Online\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Le Conte, Y., de Vaublanc, G., Crauser, D., Jeanne, F., Rousselle, J.-C., & Bécard, J.-M. (2007). Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor*. *Apidologie*, 38, 566–572.10.1051/apido:2007040

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Leclercq, G., Pannebakker, B., Gengler, N., Nguyen, B.K., & Francis, F. (2017). Drawbacks and benefits of hygienic behavior in honey bees (*Apis mellifera* L.): A review. *Journal of Apicultural Research*. doi:10.1080/00218839.2017.1327938

[\[Taylor & Francis Online\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Locke, B. (2016). Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honey bee populations. *Apidologie*, 47, 467–482.10.1007/s13592-015-0412-8

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- McMullan, J. (2018). Adaptation in honey bee (*Apis mellifera*) colonies exhibiting tolerance to *Varroa destructor* in Ireland. *Bee World*, 95(2), 39–43. doi:10.1080/0005772X.2018.1431000

[\[Taylor & Francis Online\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Meixner, M.D., Costa, C., Kryger, P., Hatjina, F., Bouga, M., Ivanova, E., & Büchler, R. (2010). Conserving diversity and vitality for honey bee breeding. *Journal of Apicultural Research*, 49, 85–92.10.3896/IBRA.1.49.1.12

[\[Taylor & Francis Online\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Neumann, P., & Blacquière, T. (2017). The Darwin cure for apiculture? Natural selection and managed honey bee health. *Evolutionary Applications*, 10, 226–230.10.1111/eva.2017.10.issue-3

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Oddie, M.A.Y., Dahle, B., & Neumann, P. (2017). Norwegian honey bees surviving *Varroa destructor* mite infestations by means of natural selection. *PeerJ*, 5, e3956. doi:10.7717/Peerj.3956

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Oldroyd, B.P. (2012). Domestication of honey bees was associated with expansion of genetic diversity. *Molecular Ecology*, 21, 4409–4411.10.1111/j.1365-294X.2012.05641.x

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Oldroyd, B.P., Thexton, E.G., Lawler, S.H., & Crozier, R.H. (1997). Population demography of Australian feral bees (*Apis mellifera*). *Oecologia*, 111, 381–387.10.1007/s004420050249

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Özkirim, A. (2012). Seasonal microflora, especially winter and spring. In D. Sammartaro & J.A. Yoder (Eds.), *Honey bee colony health: Challenges and sustainable solutions* (pp. 13–20). Boca Raton, FL: CRC Press.

[\[Google Scholar\]](#)

- Panziera, D., van Langevelde, F., & Blacquière, T. (2017). *Varroa* sensitive hygiene contributes to naturally selected *varroa* resistance in honey bees. *Journal of Apicultural Research*, 56, 635–642.10.1080/00218839.2017.1351860

[\[Taylor & Francis Online\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Pritchard, D.J. (2016). Grooming by honey bees as a component of *varroa* resistant behavior. *Journal of Apicultural Research*, 55, 38–48.

[\[Taylor & Francis Online\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Raberg, L., Graham, A.L., & Read, A.F. (2009). Decomposing health: Tolerance and resistance to parasites in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364(1513), 37–49. doi:10.1098/rstb.2008.0184

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Rosenkranz, P., Aumeier, P., & Ziegelmann, B. (2010). Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S96–S119. doi:10.1016/j.jip.2009.07.016

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Salmela, H., Amdam, G.V., & Freitak, D. (2015). Transfer of immunity from mother to offspring is mediated via egg-yolk protein vitellogenin. *PLOS Pathogens*, 11(7), e1005015. doi:10.1371/journal.ppat.1005015

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Schmid-Hempel, P. (2011). *Evolutionary parasitology: The integrated study of infections, immunology, ecology, and genetics*. Oxford: Oxford University Press.

[\[Google Scholar\]](#)

- Seeley, T.D. (1995). *The wisdom of the hive*. London: Harvard University Press.

[\[Google Scholar\]](#)

- Seeley, T.D. (2007). Honey bees of the Arnot Forest: A population of feral colonies persisting with *Varroa destructor* in the northeastern United States. *Apidologie*, 38, 19–29. doi:10.1051/apido:2006055

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Seeley, T.D. (2017a). Darwinian beekeeping: An evolutionary approach to apiculture. *American Bee Journal*, 2017, 277–282.

[\[Google Scholar\]](#)

- Seeley, T.D. (2017b). Life-history traits of wild honey bee colonies living in forests around Ithaca, NY, USA. *Apidologie*. doi:10.1007/s13592-017-0519-1

[\[Crossref\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Seeley, T.D., & Smith, M.L. (2015). Crowding honey bee colonies in apiaries can increase their vulnerability to the deadly ectoparasite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 46, 716–727.10.1007/s13592-015-0361-2

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Strange, J.P., Garnery, L., & Sheppard, W.S. (2007). Persistence of the Landes ecotype of *Apis mellifera mellifera* in southwest France: Confirmation of a locally adaptive annual brood cycle trait. *Apidologie*, 38, 259–267.10.1051/apido:2007012

[\[Crossref\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Tarpy, D.R., Delaney, D.A., & Seeley, T.D. (2015). Mating frequencies of honey bee queens (*Apis mellifera* L.) in a population of feral colonies in the northeastern United States. *PLOS ONE*, 10(3), e0118734. doi:10.1371/journal.pone.0118734

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Uzunov, A., Brascamp, E.W., & Büchler, R. (2017). The basic concept of honey bee breeding programs. *Bee World*, 94, 84–87.10.1080/0005772X.2017.1345427

[\[Taylor & Francis Online\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

- Wilson-Rich, N., Spivak, M., Fefferman, N.H., & Starks, P.T. (2009). Genetic, individual, and group facilitation of disease resistance in insect societies. *Annual Review of Entomology*, 54, 405–423.10.1146/annurev.ento.53.103106.093301

[\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#)

, [\[Google Scholar\]](#)

Endnoten:

---

<sup>i</sup> (Evans & Spivak, 2010, Evans, JD & Spivak, M. (2010). Sozialiserte Medizin: Individuum und kommunale Krankheitsbarrieren bei Honigbienen *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S62 – S72.10.1016 / j.jip.2009.06.019 [\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#), [\[Google Scholar\]](#); Rich, Spivak, Fefferman & Starks, 2009 Wilson-Rich, N., Spivak, M., Fefferman, NH, & Starks, PT (2009). Genetische, individuelle und Gruppen-Erleichterung der Krankheitsresistenz in Insektengesellschaften of *Entomology*, 54, 405–423.10.1146 / annurev.ento.53.103106.093301 [\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#), [\[Google Scholar\]](#))

<sup>ii</sup> (Neumann & Blacquièrè, 2017 Neumann, P. & Blacquièrè, T. (2017)). Das Darwin-Heilmittel für die Imkerei - Natürliche Selektion und gesunde Honigbienen *Evolutionäre Anwendungen*, 10, 226–230.10.1111 / eva.2017.10.issue-3 [\[Crossref\]](#), [\[PubMed\]](#), [\[Web of Science ®\]](#), [\[Google Scholar\]](#) )

- 
- iii (Seeley, 2017a Seeley, TD (2017a))
- iv Darwinische Imkerei: Ein evolutionärer Ansatz zur Imkerei. *American Bee Journal*, 2017, 277–282 . [Google Scholar]
- v (Brosi, Delaplane, Boots & de Roode, 2017 Brosi, BJ, Delaplane, KS, Boots & de Roode, JC (2017): Ökologische und evolutionäre Ansätze zur Behandlung von Honigbienenkrankheiten *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1250–1262.10.1038 / s41559-017-0246-z [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- vi (Strange, Garnery, & Sheppard, 2007 Strange, JP, Garnery, L. & Sheppard, WS (2007). Persistenz des Landes-Ökotyps von *Apis mellifera mellifera* in Südwestfrankreich: Bestätigung eines lokal adaptiven jährlichen Brutzyklusmerkmals. *Apidologie*, 38, 259–267.10 .1051 / apido: 2007012 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- vii (De la Rúa, Jaffé, Dall'Olio) , Muñoz & Serrano, 2010 De la Rúa, P., Jaffé, R., Dall'Olio, R., Muñoz, I., & Serrano, J. (2010) Biodiversität, Naturschutz und aktuelle Bedrohungen für europäische Honigbienen . Review. *Apidologie*, 40, 263–284. [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- viii (Meixner et al., 2010, Meixner, MD, Costa, C., Kryger, P., Hatjina, F., Bouga, M., Ivanova, E., & Büchler, R. (2010) Erhaltung der Vielfalt und Vitalität für die Bienenzucht. *Journal of Apicultural Research*, 49, 85–92.10.3896 / IBRA.1.49.1.12 [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- ix (Oldroyd, 2012 Oldroyd, BP (2012))
- x (Molecular Ecology, 21, 4409–4411.10.1111 /j.1365-294X.2012.05641.x[Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- xi (Tarpy, Delaney & Seeley, 2015 Tarpy, DR, Delaney, DA & Seeley, TD (2015))
- xii (PLOS ONE, 10 (3), e0118734. doi: 10.1371 / journal.pone.0118734 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- xiii (Locke, 2016 Locke, B. (2016). Natürliche *Varroa*-Milben überlebende *Apis mellifera*-Honigbienenpopulationen. *Apidologie*, 47, 467– 482.10.1007 / s13592-015-0412-8 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar], weitere Beispiele: Kefuss, Vanpoucke, Bolt & Kefuss, 2015 Kefuss, J., Vanpoucke, J., Bolt, M. & Kefuss, C. (2015))
- xiv Selektion auf Resistenz gegen *Varroa*-Destruktor unter kommerziellen Imkerbedingungen. *Journal of Apicultural Research*, 54, 563–576.10.1080 / 00218839.2016.1160709 [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- xv McMullan, 2018. McMullan, J. (2018)
- xvi *Bee World*, 95 (2), 39–43. doi: 10.1080 / 0005772X.2018.1431000 [Taylor & Francis Online], [Google Scholar]
- xvii Oddie, Dahle & Neumann, 2017 Oddie, MAI, Dahle, B. & Neumann, P. (2017) ian Honigbienen, die durch natürliche Selektion den Befall mit *Varroa destructor* milbe überleben. *PeerJ*, 5, e3956. doi: 10.7717 / Perj.3956 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- xviii Panziera, van Langevelde & Blacquièrre, 2017 Panziera, D., van Langevelde, F. & Blacquièrre, T. (2017)
- xix *Journal of Apicultural Research*, 56, 635–642.10.1080 / 00218839.2017.1351860 [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- xx (Leclercq, Pannebakker, Gengler, Nguyen & Francis, 2017 Leclercq, G., Pannebakker, B., Gengler, N., Nguyen, BK & Francis, F. (2017))
- xxi . *Journal of Apicultural Research*. Doi: 10.1080 / 00218839.2017.1327938 [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Scholar]

- 
- <sup>xxii</sup> Wilson-Rich et al., 2009 Wilson-Rich, N., Spivak, M., Fefferman, NH, & Starks, PT (2009) in insektengesellschaften. Annual Review of Entomology, 54, 405–423.10.1146 / annurev.ento.53.103106.093301 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- <sup>xxiii</sup> ( Pritchard, 2016 Pritchard, DJ (2016). Pflege durch Honigbienen als Bestandteil des varroaresistenten Verhaltens. Journal of Apicultural Research, 55, 38–48. [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Gelehrter])
- <sup>xxiv</sup> (Uzunov, Brascamp & Büchler, 2017 Uzunov, A., Brascamp, EW & Büchler, R. (2017)
- <sup>xxv</sup> Bee World, 94, 84–87.10.1080 / 0005772X.2017.1345427 [Taylor & Francis Online], [Google Scholar]
- <sup>xxvi</sup> (Rosenkranz, Aumeier & Ziegelmann, 2010 Rosenkranz, P., Aumeier, P. & Ziegelmann, B. (2010). Biologie und Kontrolle des Varroa-Destruktors. Journal of Invertebrate Pathology , 103, S96 – S119.10.1016 / j.jip.2009.07.016 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- <sup>xxvii</sup> Apidologie, 38, 19– 29.10.1051 / apido: 2006055 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar], 2017b Seeley, TD (2017b)
- <sup>xxviii</sup> Apidologie. Doi: 10.1007 / s13592-017-0519-1 [Crossref], [Google Scholar]
- <sup>xxix</sup> (Fries, Imdorf & Rosenkranz, 2006 Fries, I., Imdorf, A. , & Rosenkranz, P. (2006)
- <sup>xxx</sup> Apidologie, 37, 564–570.10.1051 / apido: 2006031 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- <sup>xxxi</sup> Kefuss et al., 2015 Kefuss, J., Vanpoucke, J., Bolt, M. & Kefuss, C. (2015)
- <sup>xxxii</sup> Journal of Apicultural Research, 54, 563–576.10.1080 / 00218839.2016.1160709 [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Scholar]; Le Conte et al., 2007 Le Conte, Y., de Vaublanc, G., Crauser, D., Jeanne, F., Rouselle, J.-C., & Bécard, J.-M. (2007)
- <sup>xxxiii</sup> Apidologie, 38, 566–572.10.1051 / apido: 2007040 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]; Oddie et al., 2017 Oddie, M. A. Y., Dahle, B. & Neumann, P. (2017)
- <sup>xxxiv</sup> PeerJ, 5, e3956. doi: 10.7717 / Perj.3956 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- <sup>xxxv</sup> Panziera et al., 2017 Panziera, D., van Langevelde, F. & Blacquièrè, T. (2017)
- <sup>xxxvi</sup> Journal of Apicultural Research, 56, 635–642.10.1080 / 00218839.2017.1351860 [Taylor & Francis Online], [Web of Science ®], [Google Scholar]
- <sup>xxxvii</sup> (Avalos et al., 2017, Avalos, A., Pan, H., Li, C., Acevedo-Gonzalez, JP, Rendon, G., Fields, CJ,... Zhang, G. (2017)
- <sup>xxxviii</sup> Nature: Doi: 10.1038 / s41467 -017-01800-0 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- <sup>xxxix</sup> (Johnsson et al., 2016 Johnsson, M., Gering, E., Willis, P., Lopez, S., Van Dorp, L., Hellenthal, G ,... Wright, D. (2016)
- <sup>xl</sup> Nature Communications, 7, 12950. doi: 10.1038 / ncomms12950 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar])
- <sup>xli</sup> (Seeley, 2017b, Seeley, TD (2017b)
- <sup>xlii</sup> Apidologie. Doi: 10.1007 / s13592-017-0519-1 [Crossref], [Google Scholar]), Frankreich (Kefuss et al., 2015 Kefuss, J., Vanpoucke, J., Bolt, M. & Kefuss, C. (2015)

- 
- <sup>xliii</sup> Journal of Apicultural Research, 54, 563–576.10.1080 / 00218839.2016.1160709 [Taylor & Francis Online], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>xliv</sup> Le Conte et al., 2007 Le Conte, Y., de Vaublanc, G., Crauser, D., Jeanne, F., Rousselle, J.-C., & Bécard, J.-M. (2007)
- <sup>xlv</sup> Apidologie, 38, 566–572.10.1051 / apido: 2007040 [Crossref], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>xlvi</sup> Bee World, 95 (2), 39–43. doi: 10.1080 / 0005772X.2018.1431000 [Taylor & Francis Online], [Google Scholar]
- <sup>xlvii</sup> Niederlande (Panziera et al., 2017 Panziera, D., van Langevelde, F. & Blacquièrre, T. (2017)
- <sup>xlviii</sup>, Schweden (Fries, Imdorf et al., 2006 Fries, I., Imdorf, A. & Rosenkranz, P. (2006)
- <sup>xlix</sup> 564–570.10.1051 / apido: 2006031 [Crossref], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>l</sup> (Le Conte et al., 2007 Le Conte, Y., de Vaublanc, G., Crauser, D., Jeanne, F., Rousselle, J.-C., & Bécard, J.-M. (2007)
- <sup>li</sup> Apidologie, 38, 566–572.10.1051 / apido: 2007040 [Crossref], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>lii</sup> Seeley 2017b Seeley, TD (2017b)
- <sup>liii</sup> Apidologie. Doi: 10.1007 / s13592-017-0519-1 [Crossref], [Google Scholar]
- <sup>liv</sup> (Oldroyd, Thexton, Lawler, & Crozier, 1997 Oldroyd, BP, Thexton, EG, Lawler, SH, & Crozier, RH ( 1997). Populationsdemographie australischer Wildbienen (*Apis mellifera*). *Oecologia*, 111, 381–387.10.1007 / s004420050249 [Crossref], [PubMed], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>lv</sup> (Schmid-Hempel, 2011, Schmid-Hempel, P. (2011)
- <sup>lvi</sup> Evolutionäre Parasitologie: Die integrierte Studie von Infektionen, Immunologie, Ökologie und Genetik. Oxford: Oxford University Press. [Google Scholar]
- <sup>lvii</sup> (Brosi et al., 2017 Brosi, BJ, Delaplane, KS, Boots, M., & de Roode, JC (2017): Ökologische und evolutionäre Ansätze zur Behandlung von Honigbienenkrankheiten *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1250–1262.10.1038 / s41559-017-0246-z [Crossref], [PubMed], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]).
- <sup>lviii</sup> Read, 2009 Raberg, L., Graham, AL, & Read, AF (2009). Zersetzung der Gesundheit: Toleranz und Resistenz gegen Parasiten bei Tieren. *Philosophische Transaktionen der Royal Society B*, 364 (1513), 37–49.10.1098 / rstb.2008.0184 [Crossref], [PubMed], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>lix</sup> (Paenibacillus-Larven, Fries, Lindström, & Korpela, 2006 Fries, I., Lindström, A. & Korpela, S. (2006). Vertikale Übertragung von American Foulbrood (*Paenibacillus larvae*) in Honigbienen (*Apis mellifera*). *Veterinary Microbiology*, 114, 269–274.10.1016 / j. vetmic.2005.11.068 [Crossref], [PubMed], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]
- <sup>lx</sup> (*Ascosphaera apis*, Aronstein & Murray, 2010 Aronstein, KA & Murray, KD (2010), Chalkbrood Disease in Honey Bees, *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S20 – S29.10.1016 / j.jip.2009.06.018 [Crossref], [PubMed], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar])
- <sup>lxi</sup> (Seeley, 1995, Seeley, TD (1995)
- <sup>lxii</sup> Die Weisheit des Bienenstocks. London: Harvard University Press. [Google Scholar], 2017b Seeley, TD (2017b): Lebensgeschichtliche Merkmale wild lebender Honigbienenvölker in Wäldern um Ithaca, NY, USA *Apidologie* doi: 10.1007 / s13592-017-0519-1 [Crossref], [Google Scholar]
- <sup>lxiii</sup> (Özkirim, 2012 Özkirim, A. (2012)



---

<sup>lxiv</sup> Saisonale Mikroflora, insbesondere Winter und Frühling. In D. Sammataro & JA Yoder (Hrsg.), Honey Bee Colony Gesundheit: Herausforderungen und nachhaltige Lösungen (S. 13–20). Boca Raton, FL: CRC Press. [Google Scholar]

<sup>lxv</sup> (Büchler, Berg & Le Conte, 2010 Büchler, R., Berg, S. & Le Conte, Y. (2010), Breeding for Resistance gegen *Varroa destructor* in Europe, *Apidologie*, 41, 393–408.10.1051 / apido / 2010011 [Crossref], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Gelehrte])

<sup>lxvi</sup> PLOS Pathogens, 11 (7), e1005015. Doi: 10.1371 / journal.ppat.1005015 [Crossref], [PubMed], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]

<sup>lxvii</sup> . 015-0361-2 [Crossref], [Web of Science <sup>®</sup>], [Google Scholar]