

Was hat die Pflege von Drohnenlarven in Königinnenzellen (*Apis mellifera* L.) mit Konfliktvermeidung zu tun?

What has the rearing of drone larvae in queen cells (*Apis mellifera* L.) got to do with avoidance of conflict?

Norbert Hrassnigg

Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, A8010 Graz, Austria, norbert.hrassnigg@uni-graz.at

Abstract

Honeybee workers do not differentiate between young male and female larvae when starting to rear emergency queens. As there is almost no published information about the incidence of how often queens are successfully produced from male larvae, this seems to occur in European honeybee races very seldom. Most of the male larvae get lost from the queen cells in the course of larval development, although some of the cells are normally sealed, similar to those inhabited by queen larvae. The haplo-diploid sex determination, found in the honeybee, has the potential to induce two genetically based conflicts: (1) The conflict between the mother (queen) and her female offspring (workers) concerning sex allocation, as the queen is equally related to her female as well as male offspring while the workers are not (fig.1). So that the queen should favour a balanced sex ratio in contrast to workers, which should promote the fostering of reproductive females over males. (2) Full-sisters are highly related to each other ($r=0.75$), but much less to half-sisters ($r=0.25$). Therefore full-sisters should rear only full-sister larvae as prospective queens and cannibalise half-sister larvae, if they were able to distinguish kinship. The avoidance of such conflicts might be the reason for the workers' strange behaviour selecting drone larvae as prospective queens, which thus should enhance colony survival rate by achieving a better performance of the honeybee family at the colony level.

Keywords

Königinnenaufzucht, Kooperation, Konflikt, Haplodiploidie, Verwandtenselektion

Zusammenfassung

Wenn Arbeiterinnen der Honigbiene, nach dem Verlust der Königin, mit der Aufzucht von Nachschaffungsköniginnen beginnen, unterscheiden sie nicht zwischen jungen männlichen und weiblichen Larven. Da fast keine publizierten Informationen über die erfolgreiche Aufzucht von Königinnen aus Drohnenlarven existieren, scheint dies bei den europäischen Honigbienenrassen sehr selten aufzutreten. Im Laufe der Larvenentwicklung gehen die meisten der Drohnenlarven aus den Königinnenzellen verloren, obschon einige der Zellen normal, d.h. wie die Zellen mit Königinnenlarven, verdeckelt werden. Der bei der Honigbiene vorkommende haplo-diploide Geschlechtsbestimmungsmechanismus hat zwei auf der Genetik basierende Konfliktpotentiale: 1.) Einen Konflikt zwischen der Mutter (Königin) und ihrem weiblichen Nachwuchs (Arbeiterinnen) bezüglich dem Geschlechterverhältnis. Dies ist der Fall, weil die Königin, anders als die Arbeiterinnen, zu ihrem weiblichen wie männlichen Nachwuchs gleich verwandt ist (Abb. 1). Deshalb sollte die Königin ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis favorisieren, die Arbeiterinnen jedoch sollten vermehrt die Aufzucht reproduktiver Weibchen gegenüber der von Männchen fördern.

2.) Vollgeschwister sind miteinander hoch verwandt ($r=0,75$), sind es aber gegenüber Halbgeschwistern viel weniger ($r=0,25$). Wenn Arbeiterinnen die Nähe der Verwandtschaft unterscheiden könnten, sollten Vollgeschwister versuchen Vollgeschwisterlarven zu zukünftigen Königinnen aufzuziehen und Halbgeschwisterlarven zu kannibalisieren. Die Vermeidung solcher Konflikte könnte eine wesentliche Ursache für das eigenartige Auswahlverhalten der Arbeiterinnen sein, da durch eine Konfliktreduktion die Überlebensrate des Volkes durch eine bessere Leistung auf Kolonieebene gesteigert sein sollte.

Einleitung

Die Entstehung von hoch eusozialen Hymenopterensozietäten, von welchen einer der prominentesten Vertreter die Honigbienenfamilie ist, wird gerne auf die Mechanismen der Verwandtenselektion (kin selection) zurückgeführt (Hamilton, 1964). Die besondere Geschlechtsbestimmung bei Hymenopteren bedingt spezielle Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb einer Familie. Da Männchen aus unbefruchteten, haploiden, Eiern hervorgehen, sind die von ihnen produzierten Spermien alle praktisch ident, da es zu keiner Durchmischung des Erbgutes während einer Meiose kommt. Daher können die Spermien eines Drohns als Klon angesehen werden ($r=1$). Weibchen – Arbeiterinnen und Königinnen – entstehen aus befruchteten, diploiden Eiern. Werden Eier eines Weibchens mit den Spermien eines bestimmten Drohns befruchtet, ist der mittlere Verwandtschaftsgrad dieser daraus hervorgehenden Vollgeschwister $0,75$ [$1/2 \times (1+0,5) = 0,75$]. Auf die Frage, warum eigentlich Töchter (Arbeiterinnen) ihre eigene Reproduktion zugunsten derer der Mutter aufgeben, wird argumentiert, dass es für ein Weibchen, genetisch gesehen, vorteilhafter sei Vollschwwestern aufzuziehen, als eigene Kinder. Dies ist darin begründet, dass das helfende Weibchen zu ihrer Schwester im Mittel näher verwandt ist ($r=0,75$), als sie es zu ihrem eigenen Nachwuchs wäre ($r=0,5$). Jedoch ist bei der Honigbiene eine Mehrfachpaarung die Regel. Dadurch sinkt der mittlere Verwandtschaftsgrad zwischen den Schwestern einer Kolonie rasch ab und nähert sich der Verwandtschaft von Halbgeschwistern; $r=0,25$ [$1/2 \times (0+0,5) = 0,25$]. Damit sich die Hilfe gegenüber der Mutter auszahlt, dürfte ein helfendes Weibchen nur die Vollschwwestern (i.e. Vollschwester-Larven) gezielt unterstützen. Dies setzt allerdings die Fähigkeit vor-

aus, dass der eigene Verwandtschaftsgrad gegenüber den Larven auch erkannt wird. Wirklich wesentlich ist diese Diskriminierung jedoch weniger bei der Pflege von Arbeiterinnenlarven als bei der Aufzucht von Larven zu reproduktiven Weibchen (Königinnen), denn unter normalen Umständen geben, neben den Drohnen, nur diese ihre Gene in die nächste Generation weiter.

Wenn die Königin ein Ei in eine Königinnenzelle legt sind 18 potentielle Väter möglich, wenn sie sich beim Begattungsflug mit 18 Drohnen gepaart hat. Falls eine Arbeiterin ihre Vollschwester in der Königinnenzelle von einer Halbschwester unterscheiden könnte, dann würde sie wohl versuchen nur die Vollschwester aufzuziehen und die Halbschwester zu kannibalisieren. Hierin liegt ein nicht unbedeutendes Konfliktpotential zwischen den verschiedenen Halbschwestergruppen (Patrilinien). Eine weitere Konfliktsituation besteht in dem Interessenskonflikt zwischen reproduktiver Mutter und helfenden Töchtern hinsichtlich der Aufzucht von männlichen und weiblichen Geschlechtstieren. Denn durch die nahe Verwandtschaft zur Vollschwester, ist es für eine Arbeiterin viel interessanter eine Schwester aufzuziehen als einen Bruder (Abb. 1). Für die Königin dagegen sind Söhne wie Töchter gleich bedeutend.

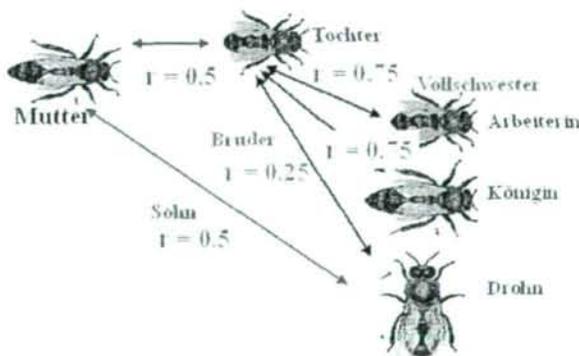


Abb. 1: Das Schema zeigt die mittleren Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Mitgliedern eines Bienenvolkes, die sich aufgrund der haplo-diploiden Geschlechtsbestimmung ergeben. Aus der niederen Verwandtschaft zu den Brüdern entsteht ein Interessenskonflikt zwischen Mutter und helfender Tochter. Nicht dargestellt sind die Halbschwestern deren mittlerer Verwandtschaftsgrad bei $r=0,25$ liegt.

Regulation des Geschlechterverhältnisses

Die eigentliche Fortpflanzung eines Bienenvolkes erfolgt über die Produktion von jungen Königinnen und Drohnen, die aus den abgelegten Eiern der Königin entstehen. Allerdings ist die Königin dabei völlig von den Arbeiterinnen abhängig. Man könnte diese Abhängigkeit mit derjenigen vergleichen, die bei einem multizellulären Organismus zwischen den

Gonaden und den restlichen Organen besteht. Ein wesentlicher Unterschied existiert hier natürlich schon, denn während die diploiden Zellen eines Organismus alle dieselben Gene besitzen und somit kein Interessenskonflikt bezüglich der Nachkommenschaft besteht, sind die Mitglieder einer Honigbienenfamilie mehr oder weniger miteinander verwandt. Die Unterstützung von näher verwandten Individuen stellt einen Gewinn für die indirekte Fitness des helfenden Tieres dar. Wie bereits oben erwähnt entsteht daraus ein gewisses Konfliktpotential einerseits zwischen den verschiedenen Vollgeschwistergruppen und andererseits zwischen Königin und Arbeiterinnen.

Nachdem das Überleben der Kolonie nur durch eine positive Energiebilanz gewährleistet ist, und einzig die Arbeiterinnen die nötige Nahrung in Form von Nektar und Pollen herbeischaffen, werden über längere Perioden eines Jahres ausschließlich Arbeiterinnen und keine oder nur wenige Drohnen aufgezogen. Auch Königinnen werden in geringer Zahl und relativ eng begrenzten Zeiten produziert.

In die Arbeiterinnen- und Königinnenzellen legt die Königin normalerweise befruchtete Eier, aus denen sich weibliche Tiere entwickeln. In die Drohnenzellen legt sie unbefruchtete Eier, die zu Drohnen werden. Die Königin erkennt am Durchmesser der Zelle, sie misst diesen mit ihren Vorderbeinen (Königer, 1970), ob sie ein befruchtetes oder unbefruchtetes Ei ablegen soll.

Obwohl die Königin diejenigen Eier legt aus denen Drohnen oder Arbeiterinnen entstehen, hat nicht sie selbst, sondern haben die Arbeiterinnen einen dominanten Einfluss darauf, welches Geschlecht in welcher Anzahl aufgezogen wird. Denn die Arbeiterinnen geben durch ihre Bautätigkeit Art und Zahl der Zellen vor. Sie reinigen auch die Zellen – das stellt eine Voraussetzung für die Eiablage durch die Königin dar – und sie wärmen und füttern die Brut. Um die Larven mit proteinreichem Futtersaft zu versorgen, nehmen die Ammen, Arbeiterinnen im Alter von etwa 4-12 Tagen, große Mengen an Pollen zu sich (Crailsheim et al., 1992; Hrasnigg und Crailsheim, 1998). Schließlich sind es auch die Arbeiterinnen, die in Mangelperioden einen Teil der Larven kannibalisieren und diese, abhängig vom Larvenalter, in unterschiedlichem Ausmaß auffressen (Schmickl und Crailsheim, 2001). Beim Kannibalisieren von Brut differenzieren die Arbeiterinnen nicht nur nach dem Alter, sondern auch nach dem Geschlecht der Larven, wobei sie bevorzugt eher Drohnenlarven als Arbeiterinnenlarven entfernen (persönl. Beobachtung), da erstere nur Futter verbrauchen und als adulte Tiere keinen unmittelbaren Beitrag zu einer positiven Energiebilanz leisten.

Erkennen die Arbeiterinnen das Geschlecht der Larven?

Aus diesen Ausführungen kann man ableiten, dass es für die Arbeiterinnen möglich sein müsste einerseits das Alter und andererseits das Geschlecht der Larven zu erkennen. Wie gut sie allerdings das Geschlecht der Larven erkennen, ist zurzeit noch nicht befriedigend geklärt. Denn eigene Versuche haben gezeigt, dass beim Einbringen von Arbeiterinnen- und Drohnenlarven in ein Volk ohne Königin, die Arbeiterinnen versuchen, sowohl junge weibliche wie auch junge männliche Larven als prospektive Königinnen aufzuziehen. Dies ist ersichtlich an den zu Königinnenzellen umgeformten Arbeiterinnen- und Drohnenzellen, an dem reichlich angebotenen Futtersaft (Gelee royale) in den Zellen und an der Längenentwicklung der Königinnenzellen. Die Königinnenzellen sind nach unten sich öffnende zapfenförmige Zellen, die von den Arbeiterinnen mit fortschreitendem Alter der Larven verlängert werden. Geht eine Larve aus der Zelle verloren, weil sie abstirbt oder kannibalisiert wird, wird die Zelle zurückgebaut und ihre Länge verringert sich. In Abb. 2 ist die Längenentwicklung von 24 Königinnenzellen, 12 mit Königinnenlarven und 12 mit Drohnenlarven, dargestellt.

Im Versuch sind wenige Stunden alten Larven in künstliche Königinnenzellen (= „Weiselnäpfchen“), wie sie von Königinnenzüchtern verwendet werden, umgebettet worden. Die Bienen haben von den weiblichen und männlichen Larven eine ähnlich große Zahl in Pflege genommen. Die von Beginn weg nicht akzeptierten Larven sind schnell aus den Zellen verschwunden und die ursprünglich wenige Millimeter langen Königinnenzellen sind auch nicht verlängert worden. Wie aus Abb. 2 ersichtlich, nimmt bei den Zellen mit gepflegten Larven im Lauf der Zeit die Länge der Zellen zu. Geht eine Larve erst nach einigen Tagen aus der Zelle verloren, wird die schon etwas verlängerte Königinnenzelle wieder abgebaut. Obwohl die weiblichen und männlichen Larven zunächst gleich gerne in Pflege genommen werden, verschwinden die Drohnenlarven mit steigendem Alter zunehmend aus den Zellen (Hrassnigg, 2005). Einige rutschen vom Futtersaft in die Spitze der Zelle, wo sie eventuell noch etwas weitergepflegt werden, was eine abnormale Verlängerung der Zelle zur Folge hat; zu erkennen an den 2 längsten Zellen in Abb. 2.

Einige Königinnenzellen mit Drohnenlarven können aber auch normal verdeckelt werden. Prüft man solche Zellen, ist die Larve darin meist schon abgestorben. Dies ist auch der Grund weshalb die Arbeit-

terinnen eine solche verdeckelte Zelle bald aufbeißen, das tote Tier entfernen und die Zelle rückbauen. Die Zellen mit den weiblichen Tieren werden verdeckelt und aus den meisten bis zu diesem Stadium gepflegten Larven entstehen adulte Königinnen. Auch nach der Verdeckelung werden die Zellen geringfügig verändert, allerdings bleibt die Zelllänge weitgehend gleich.

Der Versuch der Arbeiterinnen männliche so wie weibliche Larven zu Königinnen großzuziehen, spricht nicht gerade für eine ausgeprägte Fähigkeit das Geschlecht junger Bienenlarven unterscheiden zu können. Wenn Arbeiterinnen die Fähigkeit dazu hätten, würden sie wohl kaum Zeit, Futter und Energie in die Aufzucht von „männlichen Königinnen“ stecken, aus denen normalerweise keine Königinnen entstehen.

Worin könnten die Ursachen liegen, dass Arbeiterinnen bei der Aufzucht von Königinnen nicht zwischen diploiden und haploiden Larven unterscheiden?

Bei dieser Frage unterscheidet man am besten zwischen den proximativen, in der Physiologie der Tiere begründeten Ursachen und den ultimativen Ursachen, das heißt dem letztlich dahinter stehenden tieferen Sinn des Verhaltens.

(i) Die proximativen Ursachen liegen möglicherweise in einem sehr ähnlichen Hydrocarbonsäuremuster der Cuticula junger Larven, sodass die Bienen diploide und haploide Larven am Geruch zunächst nicht unterscheiden können. Vielleicht können Arbeiterinnen in diesem Stadium auch eventuelle Unterschiede in Form, Gestalt und Oberflächenstruktur, die zweifellos existieren (Santomauro und Engels, 2002), noch nicht erkennen. Es mag auch sein, dass die Zellform einer Königinnenzelle für Arbeiterinnen einen übernormalen Reiz darstellt den Inhalt der Zelle zu pflegen, dass jedoch mit fortschreitendem Alter männliche und weibliche Larven deutlichere Geschlechtsunterschiede entwickeln, die dem Pflegereiz, den die Zelle ausübt, entgegenwirken. Woraufhin die männlichen Larven aus den Zellen entfernt werden. Allerdings könnte das Verschwinden der Larven aus den Zellen auch daran liegen, dass die Drohnenlarven das dargebotene Königinnenfutter ab einem bestimmten Alter nicht mehr vertragen und entweder absterben oder auf der Suche nach geeigneterem Futter sich aus dem Futtersaft winden, um dann entweder aus der Weiselzelle zu fallen oder sich in der Spitze der Zelle zu fangen, worauf diese dann verlängert wird (siehe Abb. 2).

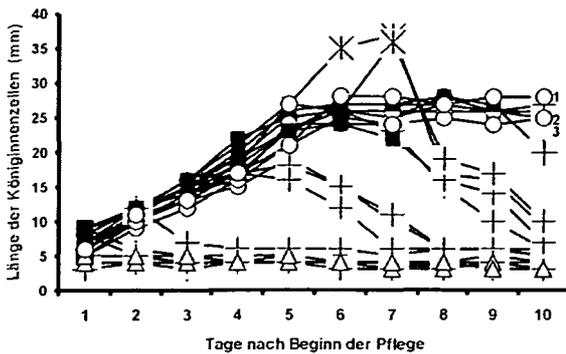


Abbildung 2: Dargestellt ist die Längenentwicklung von 24 Königinnenzellen, 12 mit weiblichen und 12 mit männlichen Larven, an einem Königinnenzuchtraumen. Die Larven wurden aus Arbeiterinnenzellen und Drohnenzellen in künstlich aus Bienenwachs hergestellte Königinnenzellen umgebettet.

Die Symbole bedeuten Königinnenzellen mit:

offener Kreis: gepflegter weiblicher Larve; offenes Dreieck: entfernter weibliche Larve; Quadrat: gepflegter männlicher Larve; Kreuz: entfernter männlicher Larve; Stern: vom Futter-saft abgerutschter männliche Larve.

Die Zahlen im Diagramm geben die Anzahl von verdeckelten Königinnenzellen mit weiblichen Larven wieder, welche am letzten Beobachtungstag die gleiche Länge aufwiesen. Nur diese entwickelten sich weiter zu adulten Königinnen.

(ii) Noch interessanter als die Frage nach den proximativen Gründen, ist die Frage nach den ultimativen Ursachen für ein solches Verhalten der Arbeiterinnen.

Zwei mögliche Ursachen möchte ich hier diskutieren: 1.) Die Vermeidung des Konflikts zwischen Königin und Arbeiterinnen bezüglich der Produktion von männlichen und weiblichen Nachkommen und 2.) die Möglichkeit, dass aus haploiden Eiern Königinnen entstehen.

(1) Der Konflikt entspringt den unterschiedlichen Verwandtschaftsverhältnissen in der Honigbiensozietät, bedingt durch den haplo-diploiden Geschlechtsbestimmungsmechanismus (siehe Abb. 1). Durch diesen Mechanismus sind Drohnen zu den weiblichen Geschwistern weniger verwandt ($r=0,25$), als zu ihrer Mutter ($r=0,5$). Die Mutter ihrerseits besitzt gegenüber den weiblichen Nachkommen den gleichen Verwandtschaftsgrad wie zu den männlichen (jeweils $r=0,5$). Für die Mutter stellt die Bevorzugung eines der beiden Geschlechter keinen genetischen Fitnessgewinn dar, wohl aber für die Arbeiterinnen, bei denen die Vollgeschwister untereinander im Mittel hoch verwandt sind ($r=0,75$). Für die Arbeiterinnen ist die Unterstützung von Vollgeschwistern – eigentlich die Aufzucht von Vollgeschwistern zu Königinnen –, genetisch gesehen besonders lohnend, da auf diesem Weg viel mehr eigene Gene in die nächste Generation weitergegeben werden können, als bei der Aufzucht von Männchen. Der dabei ent-

stehende Interessenskonflikt besteht nun darin, dass die Arbeiterinnen besonders ihre weiblichen Vollgeschwister und weniger die Brüder unterstützen sollten, während die Königin ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis zwischen Männchen und Weibchen favorisieren sollte. Dieser Konflikt wird nun möglicherweise dadurch unterdrückt, dass Arbeiterinnen das Geschlecht junger Larven nicht unterscheiden können (siehe Korb und Heinze, 2004).

(2) Eine andere ultimative Erklärung ist eventuell darin zu finden, dass aus haploiden Eiern Königinnen entstehen könnten. Durch Automixis kommt es, zumindest bei der Kaphonigbiene (*Apis mellifera capensis*), zu diesem Phänomen. Dabei werden aus unbefruchteten, von Arbeiterinnen abgelegten Eiern, junge Königinnen produziert. Auch bei europäischen Honigbienen (z.B. *A. mellifera ligustica*) ist dieser Vorgang, auch wenn er sehr selten auftritt, möglich (Butler, 1955). Allerdings ist es als eine Vergeudung von Ressourcen zu sehen, wenn nach dem Verschwinden der Königin, trotz Vorhandensein von vielen Arbeiterinnenlarven, neben diesen Larven zusätzlich eine ähnlich große Zahl von Drohnenlarven wie Königinnenlarven gepflegt werden (Hrassnigg, 2005). Dabei könnten, durch Zufall verursacht – wengleich dies nicht sehr wahrscheinlich ist –, nur Drohnenlarven ausgewählt werden, aus denen sich dann keine Königinnen entwickeln.

Das Unvermögen zwischen männlichen und weiblichen, das heißt haploiden und diploiden, Larven zu unterscheiden, hat, wie oben angeführt, offensichtliche Nachteile. Damit dieses Verhalten evolutionsbiologisch stabil ist, müssen bestimmte Vorteile die Nachteile überwiegen. Da die Produktion von Königinnen aus unbefruchteten Eiern für die europäischen Bienenrassen zwar möglich ist, allerdings äußerst selten aufzutreten scheint, kann doch eher die Hypothese zur Konfliktvermeidung als Erklärung favorisiert werden. Schließlich sollte ein konfliktfreieres Zusammenleben innerhalb einer Honigbienenfamilie zu einer höheren Produktivität, das heißt mehr Nahrungsvorräten und mehr Arbeiterinnen und damit zu einer höheren Reproduktionsrate und einer größeren Überlebenswahrscheinlichkeit des Volkes führen.

Literatur:

- BUTLER C.G., 1955: The world of the honeybee. Macmillan Company, New York, pp226.
 CRAILSHEIM K., L.H.W. SCHNEIDER, N. HRASSNIGG, G. BÜHLMANN, U. BROSCHE, R. GMEINBAUER and B. SCHÖFFMANN, 1992: Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*):

- Dependence on individual age and function. *J. Insect Physiol.* 38:409-419.
- HAMILTON W.D., 1964: The genetical evolution of social behavior I / II. *J. Theor. Biol.* 7:1-16; 17-52.
- HRASSNIGG N., 2005: Do worker bees (*Apis mellifera* L.) differentiate between haploid and diploid larvae when rearing honey bee queens? In: Kaatz H.H., Becher M., Moritz R.F.A, Bees, (Eds.) , *Ants and Termites – Applied and Fundamental Research*, Eigenverlag: IUSSI, Halle Regensburg, p. 166.
- HRASSNIGG N., K. CRAILSHEIM, 1998a: The influence of brood on the pollen consumption of worker bees (*Apis mellifera* L.), *J. Insect Physiol.* 44:393-404.
- KOENIGER N., 1970: Über die Fähigkeit der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L.) zwischen Arbeiterinnen- und Drohnenzellen zu unterscheiden. *Apidologie* 1:115-142.
- KORB J., J. HEINZE, 2004: Multilevel selection and social evolution of insect societies. *Naturwissenschaften* 91:291-304.
- SANTOMAURO G., W. ENGELS, 2002: Sexing of newly hatched live larvae of the honey bee, *Apis mellifera*, allows the recognition of diploid drones. *Apidologie* 33:283-288.
- SCHMICKL T., K. CRAILSHEIM, 2001: Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages, *J. Comp. Physiol. A* 187, 541-547.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologica Austriaca](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [0012](#)

Autor(en)/Author(s): Hrassnigg Norbert

Artikel/Article: [Was hat die Pflege von Drohnenlarven in Königinnenzellen \(*Apis mellifera* L.\) mit Konfliktvermeidung zu tun? 23-27](#)