

Reproductive behaviour of stingless bees: nest departures of non-accepted gynes and nuptial flights in *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini)

We report here for the first time that the numerous 'superfluous' virgin queens in colonies of *Melipona* stingless bees are not all killed by their sister workers. 'Excessive' production of gynes is a typical feature of reproductive behaviour in *Melipona*. Until now the view prevailed that surplus *Melipona* gynes, not needed for supersedure or for swarming, are all killed by the workers. Aggressive worker behaviour towards gynes is very common in *Melipona*. Very few gynes have a chance to participate in queen replacement or in colony division through swarming, since colony mortality is low and swarming and queen supersedure are rare events. Therefore, the fact that numerous virgin queens are produced daily requires further investigation. We studied the acceptance of a virgin queen, followed by the nuptial flight, in colonies which had been experimentally dequeened. The nuptial flight was just a few minutes, taking from two minutes and 30 seconds to eight minutes. Subsequently, we studied the behaviour of gynes in colonies with laying queens. We did this by closely observing the behaviour of nest-departing bees and by using a device that intercepted non-accepted gynes as they departed from the nest. We established that 57% of the experimentally marked gynes left the nest alive. This observation contradicts the currently held view concerning the destiny of virgin queens in *Melipona*. We discuss the implications of the finding that non-accepted gynes leave the nest in order to escape from worker aggression. It is hypothesised that 'chasing' sister gynes out of the nest is a strategy whereby workers improve their own inclusive fitness.

Entomologische Berichten 63(1): 7-13

Marinus J. Sommeijer, Luc L.M. de Bruijn, Frans J.A.J. Meeuwsen & E. Judith Slaa

Department of Social Insects, Utrecht University
P.O.Box 80086
3508 TB Utrecht
m.j.sommeijer@bio.uu.nl

Keywords: virgin queen, worker aggression, worker control, gene-flow

Introduction

The position of stingless bees

Unlike most bee species that live solitary lives, the stingless bees (Apidae, Meliponini) and the true honeybees (Apidae, Apini) are highly social ('eusocial') and have complex and long-lasting colonies (Michener 1974). The Meliponini group is more diverse (hundreds of species) than the Apini group (five to ten species). The smallest species of stingless bees measure only about 3 mm and their very small nest fits into a cigarette packet. The largest stingless bees are as big as the honeybee (*Apis mellifera*) and the total volume of the nest of certain stingless bee species may be more than 200 litres. From C.D. Michener's recent comprehensive compilation of the taxonomy of the world's bees (Michener 2000) it appears that the taxonomy of several groups of the Meliponini has hardly been studied at all. Stingless bees are pantropical and in all their regions their principal function is to pollinate the tropical forest. This status is particularly dominant in the American tropics and Australia. Prior to the commercial introduction and subsequent spread of the honeybee, stingless bees were the only eusocial bees in these continents. Due to the complex social organisation and the diversity of social behaviour within this taxon, stingless bees are an excellent model group on which to base evolutionary studies of social behaviour. Because they are natural pollinators and vary so much in size and foraging behaviour,

- (F). Behaviour 92: 39-58.
- Sommeijer MJ, Bruijn LLM de & Meeuwsen FJAJ 2003a. Reproductive behaviour of stingless bees: solitary gynes of *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini) can penetrate existing nests. Entomologische Berichten 63: in press.
- Sommeijer MJ, Bruijn LLM de, Meeuwsen FJAJ & Martens EP 2003b. Natural patterns of caste and sex allocation in the stingless bees *Melipona favosa* and *M. trinitatis* related to worker behaviour. Insectes Sociaux 50 (1): in press
- Sommeijer MJ, Chinh TX & Meeuwsen FJAJ 1999. Behavioural data on the production of males by workers in the stingless bee *Melipona favosa* (Apidae, Meliponinae) Insectes Sociaux 46: 92-93.
- Sommeijer MJ, Houtekamer JL & Bos W 1984. Cell construction and egg laying in *Trigona nigra* var. *paupera* with notes on the adaptive significance of the typical oviposition behavior of stingless bees. Insectes Sociaux 31: 199-217.
- Toth E, Queller DC, Imperatriz-Fonseca VL & Strassman JE 2002. Genetic and behavioural conflict over male production between workers and queens in the stingless bee *Paratrigona sudnuda*. Behavioural Ecology and Sociobiology 53: 1-8.
- Veen JW van & Sommeijer MJ 2000. Colony reproduction in *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponini). Insectes Sociaux 47: 70-75.
- Veen JW van 1999. Colony Reproduction in Stingless Bees. PhD Thesis, Utrecht University.
- Veen JW van, Sommeijer MJ & Aguilar Monge I 1999. Behavioural development and abdomen inflation of gynes and newly mated queens of *Melipona beecheii* (Apidae, Meliponinae). Insectes sociaux 46: 361-365.
- Veen JW van, Sommeijer MJ & Meeuwsen FJAJ 1997. Behaviour of drones in *Melipona* (Apidae, Meliponinae). Insectes Sociaux 44: 435-447.
- Wenseleers T, Ratnieks FLW & Billen J 2001. Conflict over caste fate in social insects: a tragedy of the commons examined. In: Conflict from Cell to Colony: 174-195. PhD thesis, University of Leuven.

Samenvatting

Voortplantingsgedrag van angelloze bijen: verlaten van het nest en bruidsvluchten van *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini).

Angelloze bijen (Apidae, Meliponini) zijn evenals de hongingbijen (Apidae, Apini) hoog-sociale bijen, dat wil zeggen met omvangrijke kolonies en complexe taakverdeling. Het gedrag binnen de kolonie verschilt sterk van dat van de honingbij (*Apis mellifera*). Dit geldt met name voor het voortplantingsgedrag. De soorten van het geslacht *Melipona* zijn binnen de angelloze bijen bijzonder door de afwijkende wijze van koninginnenproductie. Jonge koninginnen ('gynes') worden in grote aantallen en doorlopend geproduceerd. De tot nu toe beschreven voortplantingsmogelijkheden van deze jonge koninginnen zijn beperkt tot opvolging van de moederkoningin en vestiging in een dochterkolonie (door middel van 'zwermen'). Echter juist bij *Melipona* komt vervanging van de oude koningin, evenals zwermgedrag, slechts sporadisch voor. Het agressief gedrag van werksters gericht op jonge koninginnen was al lang algemeen bekend; hierbij worden de jonge koninginnen gedood. Deze worden in de bestaande wetenschappelijke literatuur als overbodig aangeduid.

Ons doel was om te onderzoeken of de dagelijks geproduceerde jonge koninginnen mogelijk andere voortplantingsmogelijkheden hebben. Door gedetailleerde bestudering van het gedrag van jonge koninginnen in het nest en met een methode waarbij nestverlatende jonge koninginnen worden onderschept, konden wij vaststellen dat 57% ervan in staat is om uit te vliegen. Nadere analyse van het agressieve gedrag van de werksters laat zien dat deze agressieve interacties, die dagen kunnen duren, vaak voor langere tijd worden onderbroken. Werksteragressie leidt bijna nooit meteen tot de dood van de jonge koninginnen. Onze conclusie is dat juist door deze 'gecontroleerde' agressiviteit van de werksters jonge koninginnen er in kunnen slagen het nest te ontvluchten. Onze hypothese over de evolutionaire functie van dit gedrag is ontwikkeld in de lijn van gangbare theorie met betrekking tot de bijzondere verwantschappen binnen kolonies van de (haplodiploïde) sociale Hymenoptera: door de extreem hoge verwantschap van werksters met jonge zusterkoninginnen zijn de genen van de werksters erbij gebaat dat de jonge koninginnen uitvliegen om zich buiten de kolonie voort te planten. Een kernpunt bij deze hypothetische verklaring is de vraag of nestverlatende jonge koninginnen inderdaad de mogelijkheid hebben om tot voortplanting te komen. Dit wordt behandeld in een volgend artikel.