

Honingbijen, de politiestaat en anarchisten

De samenleving van de honingbijen wordt vaak gezien als een heilstaat waarin de koningin en haar werksters in harmonie leven. Honingbijen hebben dan ook lang een belangrijke rol gespeeld als metafoor voor de ideale samenleving. Neem nu Shakespeare in Koning Henry V (acte I, scène 2), waarin de honingbijkolonie gezien wordt als bestuurd door een goedmoedig despoot. Maar in hoeverre is dit een illusie? Honingbijkolonies, maar ook kolonies van andere sociale insecten, worden niet alleen gekenmerkt door hun vaak zeer hoog ontwikkelde organisatie van onder andere communiceren en foerageren, maar ook door een heel scala van conflicten. In dit artikel worden conflicten over de productie van mannetjes besproken. Normaal worden conflicten over wie de mannetjes in de kolonie produceert beslecht door een werksterpolitieacht. Deze politieacht handhaaft de orde. Maar ook bij honingbijen wil niet iedereen zich gedragen zoals het zou moeten. Zelfs hier vindt men anarchisten!

Entomologische Berichten 63(5): 130-135

Trefwoorden: verwantschap, conflict, promiscuïteit, selectieve oöfagie, werksterpolitieacht

Inleiding

Sociale insecten zijn insecten die leven in kolonies bestaande uit een of meer koninginnen en haar/hun dochters, de werksters. Seksuele nakomelingen, dat wil zeggen nieuwe koninginnen en mannetjes, worden vaak alleen geproduceerd in een bepaalde tijd van het jaar of in een bepaalde fase in de levenscyclus van de kolonie. Bij veel sociale insecten leggen de werksters geen eieren wanneer er een functionele koningin in de kolonie is. Dit wil niet zeggen dat deze werksters geen eieren *kunnen* leggen, want in het merendeel van de gevallen zijn de ovaria aanwezig en zullen werksters deze activeren wanneer de kolonie de koningin heeft verloren en geen vervangster kan produceren (Bourke 1988). Bij andere sociale insecten, zoals sommige angelloze bijen, leggen werksters regelmatig eieren ondanks de aanwezigheid van een functionele koningin, wat vaak leidt tot conflicten tussen de werksters en de koningin, of tussen de werksters onderling.

Madeleine Beckman

School of Biological Sciences
Universiteit van Sydney
Sydney, New South Wales
2006 Australië
mbeekman@bio.usyd.edu.au



Werksters paren niet en daardoor bestaat hun nageslacht normaal alleen uit mannetjes - zoals bij alle vliesvleugeligen (Hymenoptera) zijn de mannetjes haploïd en de vrouwtjes diploïd. De koningin scheidt signaalstoffen (feromonen) uit waarmee ze haar aanwezigheid in de kolonie laat blijken. Afwezigheid van deze feromonen is dan dus een teken dat de koningin verdwenen is en dat werksters hun ovaria moeten activeren. Traditioneel werd dit effect van koninginnenferomonen geïnterpreteerd als onderdrukking van de werksters door de koningin. Tegenwoordig gaat men er vanuit dat de aanwezigheid van de koningin een eerlijk signaal is waar zowel de koningin als de werksters baat bij hebben (Seeley 1985, Keller & Nonacs 1993). Immers, de koningin is een gespecialiseerde eilegmachine die zussen en broers produceert. De werksters daarentegen zijn beter toegerust om voedsel te verzamelen en het nest schoon te houden dan om eieren te leggen. Wanneer beide zich aan hun eigen taak blijven wijden vaart de kolonie wel.

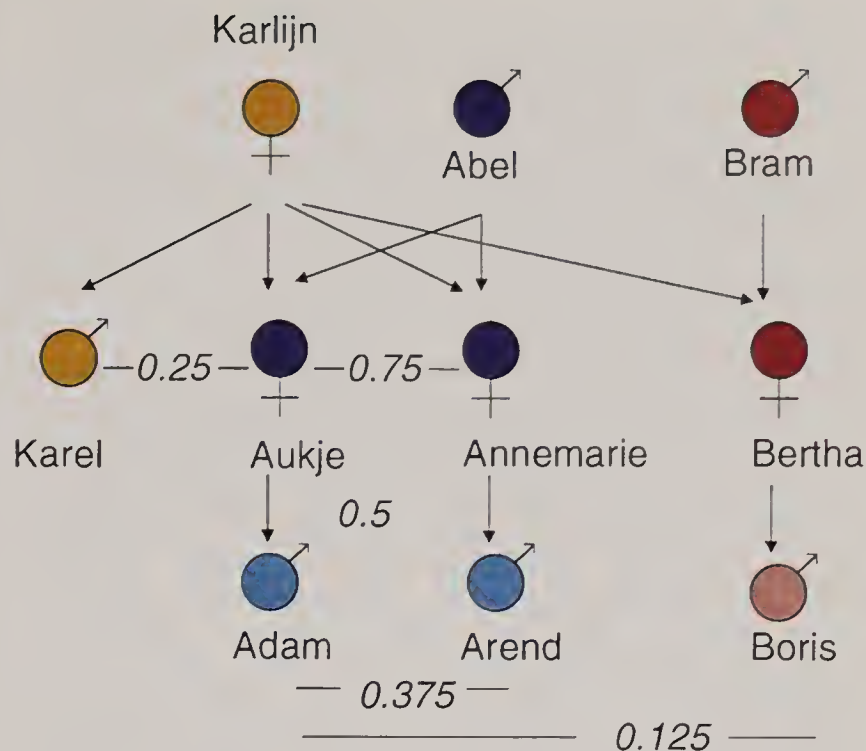
Dit klinkt als de ideale samenleving, maar het verhaal gaat natuurlijk niet helemaal op. Natuurlijke selectie werkt immers in de regel niet op groepen maar op individuen. Daarom kun je diverse conflicten over reproductie binnen een sociale-insectenkolonie verwachten, er vanuit gaande dat een individu streeft naar een zo groot mogelijk nakomelingschap, oftewel naar zoveel mogelijk kopieën van de eigen genen. Eén belangrijk conflict gaat over de productie van mannetjes, aangezien zowel de koningin als de werksters in staat zijn deze te produceren. De precieze omvang van dit conflict hangt af van het aantal mannetjes waarmee de koningin heeft gepaard.

Figuur 1. Verwantschap tussen werksters onderling en tussen werksters en mannetjes

In dit voorbeeld heeft de koningin, Karlijn, geëcht met twee niet- verwante mannetjes, Abel en Bram. Alle vrouwen, dus zowel de koningin als de werksters, zijn diploid terwijl alle mannen haploïd zijn. Aukje en Annemarie zijn beiden dochters van Abel. Omdat Abel haploïd is geeft hij zijn hele genetische materiaal door aan zijn dochters. De koningin geeft de helft van haar genetische materiaal door aan haar dochters. Aukje en Annemarie delen dan dus 50% van hun genetisch materiaal via de moederlijke lijn, maar 100% via de vaderlijke lijn. Hun onderlinge verwantschap is daardoor 0,75. Dezelfde rekensom kan gemaakt worden voor de verwantschap tot andere mannetjes in de kolonie. Aukjes verwantschap tot haar volle neef Arend is 0,375 omdat zij 0,75 verwant is aan de moeder van Arend, Annemarie. Echter, haar verwantschap tot haar halfneef Boris is slechts 0,125. Boris is de zoon van Bertha, de halfzus van Aukje en aan wie Aukje 0,5 verwant is.

Relationship among worker bees and between males and females

In this example queen Karlijn has mated with the non-related males Abel and Bram. All female (queen and workers) are diploid, while all males are haploid. Aukje and Annemarie are both Abel's daughters. Because Abel is haploid he passes on all his genetic material to his daughters. The queen passes on half of her genetic material to her daughters. Aukje and Annemarie thus share 50% of their mother's genetic material and 100% of their father's; hence they are for 0.75 related. A similar calculation can be made for the relationship to other males in the colony. The relation between Aukje and her nephew Arend is 0.375, because her relationship with his mother Annemarie is 0.75. However, her relation to her half-nephew Boris is only 0.125, since Boris's mother Bertha is the half-sister of Aukje.



dert wanneer de koningin paart met meerdere mannetjes. In dat geval bestaat de kolonie uit een mengsel van werksters die elkaars zussen zijn omdat ze dezelfde vader hebben, en werksters die slechts halfzussen zijn, ieder met een andere vader.

De promiscuïteit van de honingbij

Hoewel bij alle *Apis*-soorten de werksters functionele ovaria hebben is de productie van mannetjes door werksters zeldzaam wanneer er een koningin aanwezig is. In een 'moergoede kolonie' (een kolonie met een functionele koningin) van *Apis mellifera* Linnaeus (figuur 2) heeft slechts 1 op de 10.000 werksters actieve ovaria met ontwikkelde eieren (Ratnieks 1993, Visscher 1996). Dit betekent dat slechts een heel klein aantal werksters onder moergoede omstandigheden in staat is zonen te produceren. Deze werksters kunnen echter een flink aantal eieren produceren, zo'n 7% van het totaal aantal haploïde eieren (Visscher 1996). Omdat het merendeel van deze werkstereieren verdwijnt - de oorzaak zal later besproken worden - is slechts 0,1% van alle volwassen mannetjes de zoon van een werkster (Visscher 1989, 1996, Ratnieks 1993). In *Apis florea* Fabricius is tot op heden geen enkele

werkster met actieve ovaria gevonden (Halling *et al.* 2001), terwijl in *Apis cerana* Fabricius maximaal 5% van de werksters actieve ovaria heeft maar geen enkel volwassen mannetje de zoon van een werkster is (Oldroyd *et al.* 2001a).

Bij alle tot nu toe in detail bestudeerde soorten honingbijen (*Apis* spp.) paart de koningin met een groot aantal mannetjes (Palmer & Oldroyd 2000). De hoge paarfrequentie van de honingbijkoningin is onder sociale insecten zeldzaam (Boomsma & Ratnieks 1996, Strassmann 2001) en er zijn diverse hypothesen in omloop die deze curiositeit trachten te verklaren (zie bijvoorbeeld Palmer & Oldroyd 2000). Voor dit artikel is echter alleen de verwantschap tussen werksters en mannetjes van belang die het gevolg is van deze hoge paarfrequentie.

De gemiddelde verwantschap (*r*) tussen een werkster en de zoon van een andere werk-

Wanneer een koningin paart met één mannetje dan hebben alle werksters dezelfde vader. Dit resulteert in een onderlinge verwantschap (*r*) tussen zussen van 0,75 (Hamilton 1964; figuur 1). De verwantschap tussen zussen en broers is echter slechts 0,25. De verwantschap tussen een werkster en haar eigen zoon is altijd 0,5. Een werkster heeft er dus meer baat bij om haar eigen zonen te produceren dan om zich in te zetten voor de zonen van de koningin, haar broers. Omdat een werkster voor 0,75 verwant is aan haar zussen is zij ook meer verwant aan haar neefjes dan aan haar broers (0,375 respectievelijk 0,25). In zo'n kolonie zullen werksters dan ook liever zelf mannetjes produceren, mits verwantschap de enige drijvende kracht is (Ratnieks & Reeve 1992). Dit veran-

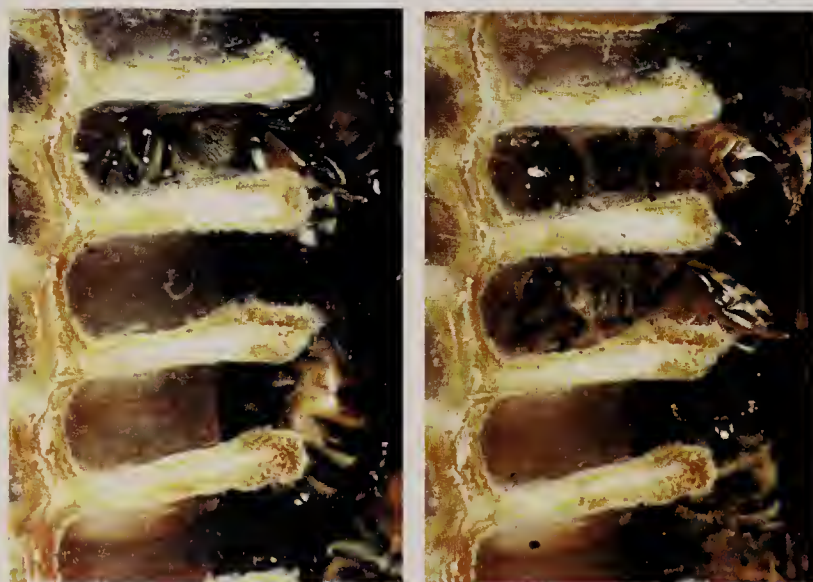


Figuur 2. De koningin is hier gemerkt met een witte stip. De andere individuen zijn werksters. De werksters vormen een hofstaat en likken de koningin waarschijnlijk om haar conditie in de gaten te houden. Foto: Malcolm Ricketts. *The queen is marked with a white dot. The other individuals are workers. The workers form a royal court around the queen and groom her, probably to pick up pheromones from the queen, enabling them to monitor her condition.*

ster is $0,125 + 0,25/n$, waarin n het effectieve aantal mannetjes is waarmee de koningin heeft gepaard (Hamilton 1964, Boomsma & Ratnieks 1996). De waarde van n is 12,4 bij *A. mellifera*, 5,6 bij *A. florea* Fabricius en 12 bij *A. cerana* Fabricius (Palmer & Oldroyd 2000). Dit resulteert in een gemiddelde verwantschap tussen een werkster en de zoon van een andere werkster van 0,145 voor *A. mellifera*, 0,17 voor *A. florea* en 0,146 voor *A. cerana*. Deze lage verwantschap heeft verregaande gevolgen voor de relatieve voorkeur voor mannetjes binnen een kolonie. Wanneer n kleiner is dan 2 dan zal een werkster altijd de voorkeur geven aan haar eigen zoon ($r = 0,5$), vervolgens aan een mannetje geproduceerd door een andere werkster (haar neefje, $r = 0,375$) en dan pas aan een broer (zoon van een koningin, $r = 0,25$). Deze situatie doet zich bijvoorbeeld bij hommels voor, waar men dan ook verwacht dat werksters hun eigen zonen produceren (Müller *et al.* 1992, Bourke 1994, 1997, Estoup *et al.* 1995, Beekman 1998, Beekman & van Stratum 1998, Bourke & Ratnieks 2001). Is n groter dan 2 dan zal een werkster nog steeds de voorkeur geven aan haar eigen zoon, maar daarna aan broers in plaats van neefjes ($r < 0,25$) (Ratnieks 1988). Het is dus duidelijk dat er in honingbijkolonies een conflict bestaat tussen individuele werksters en de werksters als groep. Immers, een individuele werkster zal altijd haar eigen zonen willen produceren maar tegelijkertijd andere werksters willen verhinderen hetzelfde te doen. Interessant genoeg leidt de promiscuïteit van de koningin dus tot het ontstaan van een politiestaat.

De politiestaat

In een politiestaat wordt met harde hand de orde gehandhaafd. De politie dient ervoor delinquenten de baas te blijven en deze te verhinderen zichzelf te verrijken ten koste van de gemeenschap. Immers wanneer iedereen zichzelf meer toe-eigent dan waar men recht op heeft dan loopt de samenleving gevaar. Dit gaat niet alleen op in een *Homo sapiens*-samenleving maar ook in de samenleving van honingbijen. Het is dan ook geen echte verrassing dat bij honingbijen een politiemacht bestaat die erover waakt dat de individuele be-



Figuur 3. Links. Een *Apis mellifera*-werkster controleert een broedcel met een ei. **Rechts.** Het ei is duidelijk niet goedgekeurd en wordt onmiddellijk opgegeten! Foto's: Francis Ratnieks.

Left. An *Apis mellifera* worker checks a broodcell containing an egg.

Right. Clearly the egg did not pass the quality control and is eaten immediately by the worker!

Kader. Hoe bestudeert men de werksterpolitiemacht?

Om te bestuderen of politiewerksters eieren verwijderen die gelegd zijn door een koningin dan wel door werksters, worden eieren van beider oorsprong geplaatst in een zogenaamde discriminatiekolonie. Een discriminatiekolonie is een moergoede kolonie waarin de koningin onder een koninginnenrooster wordt gehouden. Boven het rooster worden twee ramen geplaatst met broed afkomstig van onder het rooster. Tussen deze twee broedramen wordt dan een experimenteel raam geplaatst.

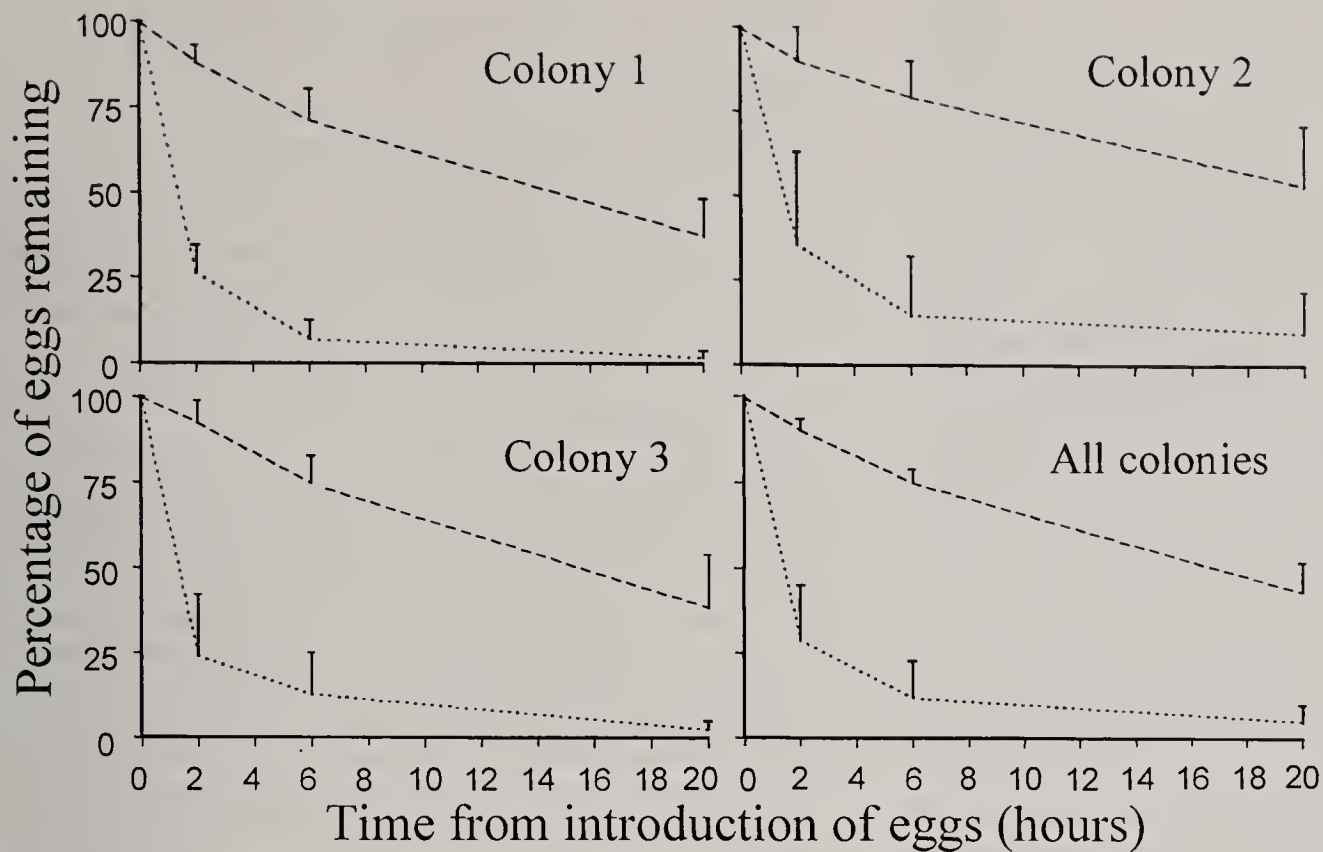
Koninginneneieren worden verzameld uit een normale moergoede kolonie. Hiertoe verwijdert men een broedraam met eieren uit de kolonie. Om werkstereieren te verkrijgen maakt men ongeveer twee weken voordat het experiment moet beginnen een kolonie moerloos. Alle nieuwe eieren in de kolonie zijn dan gelegd door werksters. Inmiddels heeft men een leeg broedraam geplaatst in de discriminatiekolonie, zodat dit raam de geur van de kolonie aanneemt. Dit voorkomt dat de werksters alle eieren opeten omdat de geur van het raam hen vreemd is. In dit raam worden nu eieren geplaatst van een koningin en van werksters door ze voorzichtig uit hun oorspronkelijke cellen te verwijderen met een naald of een speciale pincet. Standaard worden er twintig eieren van elke oorsprong gebruikt en tenminste drie discriminatiekolonies. Dit experimentele raam wordt tussen de twee broedramen boven het rooster geplaatst. Hierna telt men gedurende een dag de eieren van elke oorsprong in de kolonie. Figuur 4 geeft een voorbeeld van het soort gegevens die men aldus verkrijgt.

Bovenstaande techniek is op dit moment de meest gebruikte, maar een alternatieve methode is om stukken broedraam uit te snijden en te plaatsen in een ander broedraam, wat vervolgens in de discriminatiekolonie wordt geplaatst.

langen ondergeschikt zijn aan het belang van de kolonie.

Eieren gelegd door een honingbijkoningin verschillen van eieren gelegd door werksters. Dit verschil is zeer waarschijnlijk chemisch van aard (Katzav-Gozansky *et al.* 2001, 2002, Oldroyd *et al.* 2002). De meest plausibele verklaring is dat eieren gelegd door de koningin een chemisch merk bezitten terwijl dit merk ontbreekt bij werkstereieren. Tot op heden is echter zowel de bron als de identiteit van het betreffende signaal onbekend. Het verschil tussen de eieren resulteert in selectieve oöfagie: alle eieren gelegd door werksters worden opgegeten, maar eieren gelegd door de koningin blijven onaangeraakt. Het interessante is nu dat het niet de koningin is die werkstereieren verwijdert maar ... de werksters (figuur 3)!

Dit gedrag was voorspeld door Francis Ratnieks in 1988 en het jaar erna experimenteel aangetoond (Ratnieks 1988, Ratnieks & Visscher 1989; zie kader en figuur 4 voor een uitleg van de experimentele aanpak). Inmiddels is selectieve oöfagie van werkstereieren door andere werksters aangetoond bij de honingbijen *A. cerana* (Oldroyd *et al.* 2001a) en *A. florea* (Halling *et al.* 2001), en de wespen *Vespula vulgaris* (Linnaeus) (Foster & Ratnieks 2001a), *Vespa crabro* Linnaeus (Foster *et al.* 2002) en *Dolichovespula saxonica* (Fabricius) (Foster & Ratnieks 2001b). Het verwijderen van werkstereieren voorkomt dat de sociale structuur van de kolonie ten onder gaat. Kortom, het belang van de groep gaat hier dus boven het belang van het individu. Maar niets menselijks is de honingbij vreemd; zelfs honingbijen hebben hun delinquenten!



Egg sources: --- queen; worker

Figuur 4. Resultaten van een 'politie-experiment': op de x-as is de tijd vanaf het introduceren van de eieren weergegeven, op de y-as het percentage eieren dat nog aanwezig is. Duidelijk is dat de eieren gelegd door de koningin vrijwel met rust worden gelaten terwijl de eieren gelegd door werkers snel worden verwijderd.

[Aanpassing van figuur 2 uit Martin *et al.* (2002).]

Results of a 'police experiment': the x-axis presents the time from introduction of the eggs into the discriminator colony, the y-axis the percentage of eggs remaining. It is clear that queen-laid eggs are hardly removed whereas eggs laid by workers are rapidly removed.

[Adapted from figure 2 of Martin *et al.* (2002).]

Een uitzondering op de regel

In een zeer klein aantal honingbijkolonies zijn het de werkers die het merendeel van de mannetjes produceren in aanwezigheid van een normale koningin en normaal broed (Barron *et al.* 2001). Hoe kun je dit eigenlijk zien? Immers zonen van werkers zien er niet anders uit dan zonen van de koningin.

Imkers hebben de gewoonte om hun kolonies te verdelen in twee helften, een helft met en een helft zonder de koningin. Hiervoor wordt een koninginnen- of moerrooster gebruikt, dat wel de werkers doorlaat maar niet de grotere koningin. Het gedeelte van de kolonie waar de koningin niet kan komen zal normaal geen broed bezitten en de werkers zullen met name hier de honing opslaan. Op deze manier wordt de honing niet vermengd met broed en kan de imker gemakkelijk alle honing verwijderen. Aanwezigheid van broed boven het rooster (de koningin wordt onder het rooster gehouden) is dan dus een signaal dat er iets aan de hand is met de kolonie. Dit broed bestaat altijd uit mannetjes. Er zijn verhalen van imkers die beweren dat darrenbroed boven het rooster het resultaat is van transport door werkers van koninginneneieren door het rooster heen. Dit zou dan resulteren in een broed dat alleen uit darren bestaat doordat de werkers onderweg het sperma van de eieren likken (Barron *et al.* 2001). Heel interessant! De juiste verklaring is echter niet minder interessant: genetische analyse heeft aangetoond dat dit broed wel degelijk bestaat uit nageslacht van werkers (Oldroyd *et al.* 1994, Montague & Oldroyd 1998, Châline *et al.* 2002). Kortom: er zijn anarchisten in het spel!

Anarchisten

Anarchistische honingbijen vertonen twee belangrijke karakteristieken. Ten eerste activeren anarchistische werkers hun ovaria in aanwezigheid van de koningin en haar broed (Bar-

ron & Oldroyd 2001), ten tweede wordt het merendeel van hun eieren niet opgegeten door andere werkers (Oldroyd & Ratnieks 2000). Hoe werkt dit?

Anarchistische werkers reageren niet zoals normale (niet-anarchistische) werkers op de feromonen van de koningin en haar broed. Waarschijnlijk zijn ze minder gevoelig voor de aanwezigheid van feromonen en reageren ze pas bij een hogere feromoon dosis (Oldroyd *et al.* 2001b). Interessant is dat wanneer jonge niet-anarchistische werkers in een kolonie geplaatst worden waarin alleen anarchistisch broed aanwezig is ook deze werkers in veel hogere mate hun ovaria activeren. Kennelijk zijn de broedsignalen van anarchistisch broed zwakker dan die van niet-anarchistisch broed (Oldroyd *et al.* 2001b). Het feit dat er werkers in een kolonie zijn die hun ovaria activeren en eieren leggen zou op zich niet eens zo'n heel groot probleem zijn, want de politiemacht zorgt immers voor handhaving van de orde door deze werkstereieren op te eten. De politiemacht is echter kennelijk niet in staat om de eieren gelegd door anarchistische werkers op te ruimen - een zeer groot aantal van deze eieren wordt met rust gelaten en resulteert vervolgens in werkstergeduceerde darren (Oldroyd & Ratnieks 2000). Het lijkt er op dat de eieren gelegd door anarchistische werkers meer als koninginneneieren 'ruiken' dan werkstereieren (Oldroyd *et al.* 2002). Een alternatieve verklaring is dat anarchistische werkers een andere chemische substantie produceren die hun eieren vermomt - ze zouden hierdoor niet zozeer ruiken als koninginneneieren maar eenvoudig door de surveillerende werkers niet als werkstereieren herkend worden (S.J. Martin, pers. comm.). Beide verklaringen zijn hypothetisch, want aard en oorsprong van deze 'eiferomonen' zijn tot op heden onbekend, niettegenstaande het jarenlange naarstigste spoorwerk door verscheidene onderzoeksteams.

Anarchie is erfelijk: alle anarchistische werkers zijn de dochter van een (Oldroyd *et al.* 1994) of slechts enkele (Châ-



Figuur 5. Kunstmatige inseminatie van een honingbijkoningin. De koningin wordt verdoofd met kool-dioxide waarna het sperma van een of meerdere mannetjes met een injectienaald wordt ingebracht. Foto: Malcolm Ricketts.

Artificial insemination of a honeybee queen. The queen is anaesthetised using carbon dioxide after which she is inseminated with sperm of one or more males.

line *et al.* 2002) mannetjes. Afgezien van het leggen van eieren in een moergoede kolonie die aan de politiemacht ontsnappen lijken anarchistische werksters vrij normaal en vertonen ze hetzelfde repertoire van activiteiten als niet-anarchistische werksters (Oldroyd *et al.* 1999). De Universiteit van Sydney heeft anarchistische koninginnen kunstmatig geïnsemineerd met het sperma van hun neefjes (mannetjes geproduceerd door anarchistische werksterzussen; figuur 5). Dit heeft geresulteerd in een lijn waarin alle werksters anarchistisch zijn (Oldroyd & Osborne 1999).

De toekomst

Met een lijn van honingbijen waarin alle werksters genotypisch anarchistisch zijn kunnen onderzoekers de mechanismen bestuderen die ten grondslag liggen aan de functionele steriliteit van werksters, niet alleen bij de honingbij maar ook bij andere sociale insecten. Op dit moment lijkt het erop dat er tenminste twee loci zijn die bij de honingbij een rol spelen (een locus is een stukje erfelijk materiaal dat codeert voor een bepaalde eigenschap (Barron *et al.* 2001)): een locus voor de activering van de ovaria in aanwezigheid van koningin en broed, en een ander locus voor de productie van het feromoon dat de werkstereieren beschermt tegen de werksteragenten. Tegenwoordig zijn er allerlei nieuwe genetische technieken in ontwikkeling die het mogelijk maken om specifieke genen te vinden. Deze technieken, samen met de binnenkort beschikbare genetische bibliotheek van het honingbijgenoom en de unieke anarchistische lijn, bieden de mogelijkheid om de eerste genen te vinden die verantwoordelijk zijn voor sociaal gedrag. Bill Hamilton (1936-2000) was in 1964 de eerste die een theorie ontwikkelde voor de evolutie van sociaal gedrag en de daarmee samengaande evolutie van altruïsme. Zijn werk is nog steeds van onschatbare waarde voor een ieder die tracht de evolutie van socialiteit te begrijpen. De laatste ontwikkelingen zullen wellicht leiden tot het vinden de genen voor altruïsme! Jammer dat Bill zelf dit niet meer kan meemaken.

Literatuur

- Barron AB & Oldroyd BP 2001. Social regulation of ovary activation in 'anarchistic' honey-bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 49: 214-219.
- Barron AB, Oldroyd BP & Ratnieks FLW 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchistic syndrome: a review. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 50: 199-208.

- Beekman M 1998. Reproductive strategies in bumblebees: within colony conflicts and cooperation. In: Schwartz MP, Hogendoorn K (eds). *Social insects at the turn of the millennium*. XIII International Congress of IUSSI: 52. Adelaide.
- Beekman M & van Stratum P 1998. Bumblebee sex ratios: why do bumblebees produce so many males? *Proceedings of the Royal Society of London series B*. 265: 1532-1543.
- Boomsma JJ & Ratnieks FLW 1996. Paternity in eusocial Hymenoptera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B* 351: 947-975.
- Bourke AFG 1988. Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera. *Quarterly Review of Biology* 63: 291-311.
- Bourke AFG 1994. Worker matricide in social bees and wasps. *Journal of Theoretical Biology* 167: 283-292.
- Bourke AFG 1997. Sex ratios in bumblebees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B*. 352:1921-1933.
- Bourke AFG & Ratnieks FLW 2001. Kin-selected conflict in the bumble-bee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Proceedings of the Royal Society of London series B*. 268: 347-355.
- Châline N, Ratnieks FLW & Burke T 2002. Anarchy in the UK: Detailed genetic analysis of worker reproduction in a naturally-occurring British anarchistic honeybee, *Apis mellifera*, colony using DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 11: 1795-1803.
- Estoup A, Scholl A, Pouvreau A & Solignac M 1995. Monoandry and polyandry in bumblebees (Hymenoptera: Bombinae) as evidenced by highly variable microsatellites. *Molecular Ecology* 4: 89-93.
- Foster KR & Ratnieks FLW 2001a. Convergent evolution of worker policing by egg eating in the honeybee and common wasp. *Proceedings of the Royal Society of London series B*. 268: 169-174.
- Foster KR & Ratnieks FLW 2001b. Facultative worker policing in a wasp. *Nature* 407: 692-693.
- Foster KR, Gulliver J & Ratnieks FLW 2002. Worker policing in the European hornet *Vespa crabro*. *Insectes Sociaux* 49: 41-44.
- Halling LA, Oldroyd BP, Wattanachaiyingcharoen W, Barron AB, Nankor P & Wongsiri S 2001. Worker policing in the bee *Apis florea*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 49: 509-513.
- Hamilton WD 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-32.
- Katzav-Gozansky T, Soroker V, Ibarra F, Francke W & Hefetz A 2001. Dufour's gland secretion of the queen honeybee (*Apis mellifera*): an egg discriminator pheromone or a queen signal? *Behavioral Ecology & Sociobiology* 51: 76-86.
- Katzav-Gozansky T, Soroker V & Hefetz A 2002. Evolution of worker sterility in honey bees: egg-laying workers express queen-like secretions in Dufour's gland. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 51: 588-589.
- Keller L & Nonacs P 1993. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Animal Behaviour* 45: 787-794.
- Martin SJ, Beekman M, Wossler TC & Ratnieks FLW 2002. Parasitic Cape honeybee workers, *Apis mellifera capensis*, evade policing. *Nature* 415: 163-165.
- Montague CE & Oldroyd BP 1998. The evolution of worker sterility in honey bees: an investigation into a behavioral mutant causing failure of worker policing. *Evolution* 52: 1408-1415.
- Müller CB, Shykoff JA & Sutcliffe GH 1992. Life history patterns and opportunities for queen-worker conflict in bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *Oikos* 65: 242-248.
- Oldroyd BP & Osborne KE 1999. The evolution of worker sterility in honeybees: the genetic basis of failure of worker policing. *Proceedings of the Royal Society of London series B*. 266: 1335-1339.
- Oldroyd BP & Ratnieks FLW 2000. Evolution of worker sterility in honeybees (*Apis mellifera*): how anarchistic workers evade policing by laying eggs that have low removal rates. *Behavioural Ecology & Sociobiology* 47: 268-273.
- Oldroyd BP, Smolenski AJ, Cornuet J-M & Crozier RH 1994. Anarchy in the beehive. *Nature* 371: 749.
- Oldroyd BP, Halling L & Rinderer TE 1999. Development and behaviour of anarchistic honeybees. *Proceedings of the Royal Society of London series B*. 266: 1875-1878.
- Oldroyd BP, Halling LA, Good G, Wattanachaiyingcharoen W, Barron

- AB, Nanork P, Wongsiri S & Ratnieks FLW 2001a. Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. Behavioral Ecology & Sociobiology 50: 371-377.
- Oldroyd BP, Wossler TC & Ratnieks FLW 2001b. Regulation of ovary activation in worker honey-bees (*Apis mellifera*): larval signal production and adult response thresholds differ between anarchistic and wild-type bees. Behavioral Ecology & Sociobiology 50: 366-370.
- Oldroyd BP, Ratnieks FLW & Wossler TC 2002. Egg-marking pheromones in honey-bees *Apis mellifera*. Behavioral Ecology & Sociobiology 51: 590-591.
- Palmer KA & Oldroyd BP 2000. Evolution of multiple mating in the genus *Apis*. Apidologie 31: 235-248.
- Ratnieks FLW 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. American Naturalist 132: 217-236.
- Ratnieks FLW 1993. Egg-laying, egg-removal, and ovary development by workers in queenright honey bee colonies. Behavioral Ecology & Sociobiology 32: 191-198.
- Ratnieks FLW & Visscher PK 1989. Worker policing in the honeybee. Nature 342: 796-797.
- Ratnieks FLW & Reeve HK 1992. Conflict in single-queen hymenopteran societies: the structure of conflict and processes that reduce conflict in advances eusocial species. Journal of Theoretical Biology 158: 33-65.
- Seeley TD 1985. Honeybee ecology. A study of adaptation in social life. Princeton University Press: Princeton.
- Strassmann J 2001. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. Insectes Sociaux 48: 1-13.
- Visscher PK 1989. A quantitative study of worker production of males in the honey bee. Behavioral Ecology & Sociobiology 25: 247-254.
- Visscher PK 1996. Reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. Behavioral Ecology & Sociobiology 39: 237-244.

Geaccepteerd 5 mei 2003.

Summary

Honey bees, the police force and anarchists

Honey bee (*Apis* spp.) states provide an important model system for the study of evolution and maintenance of worker sterility. Under normal conditions the queen is the main reproductive individual and produces both fertilized and unfertilized eggs - the former develop either into new workers or queens, the latter yield males. Worker reproduction is pronounced in colonies which have lost their queen, showing that workers are capable of reproduction despite the fact that they cannot mate. Under queen-right conditions, workers rarely activate their ovaries and refrain from reproducing. Hence the normal condition is functional worker sterility. The lack of worker reproduction under queen-right conditions needs explaining, because workers are more related to their own sons than they are to sons produced by the queen (their brothers). The lack of worker reproduction is caused because the honeybee queen mates with many males and hence the colony consists of several groups of half sisters, all sired by a different male. Here the phenomenon of worker-policing is introduced which has been shown to regulate the production of males in queen-right honeybee colonies. Police workers recognise the eggs laid by 'delinquent' workers and remove them, thereby maintaining the reproductive dominance of the queen. However, in rare cases worker reproduction is substantial in the presence of a queen. These 'anarchist' workers are apparently able to circumvent the mechanisms that normally ensure functional worker sterility. Anarchist colonies are a revealing counterpoint to the normal situation in queenright colonies and offer a unique opportunity to study the mechanisms that maintain social cohesion.