

Waarom verzamelen jonge hommels koninginnen voor hun winterslaap stuifmeel?

Martijn Kos

De afgelopen zomer kwam ik twee keer een hommelskoningin tegen die, gezien het stuifmeel in de pollenkorfjes, stuifmeel aan het verzamelen was. Een koningin van de aardsommel (*Bombus terrestris*) (Fig. 1) in het Friese deel van het Lauwersmeergebied (Bantpolder, RD 205.872-601.515, 22.vi.2019, Fig. 1) en van de akkersommel (*B. pascuorum*) in de Brabantse Biesbosch (Noordwaard, Polder Muggenwaard, RD 116.128-421.151, 30.viii.2019). Hadden deze koninginnen een eigen kolonie gesticht in de zomer van het jaar waarin ze waren geboren? Een (partiële) tweede generatie komt o.a. bij tuinsommel, veensommel en weidsommel voor (Peeters et al. 2012). Dus dat leek me een mogelijke verklaring. Of het bij het akkersommelvrouwtje om een koningin ging is overigens niet met 100% zekerheid te zeggen. Bij de akkersommel is dit in tegenstelling tot de aardsommel niet zo duidelijk te zien: er is overlap in lichaams grootte tussen de grootste werksters en kleinste koninginnen.



Figuur 1. Koningin van aardsommel (*Bombus terrestris*) met stuifmeelklompje op achterscheen. Schaal met mm-aanduiding. Lauwersmeergebied (FR), Bantpolder, RD 205.872-601.515, 22.vi.2019. Foto Martijn Kos.

Beide vrouwtjes zijn verzameld en ontleed om aan de hand van de status van de ovaria te bepalen of ze reproductief actief waren. Werksters en koninginnen hebben twee ovaria met elk vier ovariolen. De lengte van de voorste eicellen in de ovariolen kan worden gebruikt om de status van de ovaria te bepalen. Eitjes die klaar zijn om gelegd te worden zijn ongeveer 3 mm lang. Er bleek bij beide vrouwtjes geen enkel teken van activatie van de ovaria te zijn. Alle eicellen waren veel kleiner dan 3 mm: 1 mm of minder.

Deze vrouwtjes hadden dus duidelijk nog geen eigen kolonie gesticht. Wat was hier dan wel aan de hand? Het akkerhommelvrouwtje zou misschien nog een grote werkster geweest kunnen zijn, maar het aardhommelvrouwtje was zonder twijfel een koningin. Het blijkt dat het fenomeen van stuifmeel verzamelende jonge koninginnen al lang bekend is. De Oostenrijkse hommelsonderzoeker Eduard Hoffer heeft hier al in 1883 een artikel over geschreven (Hoffer 1883). Hij merkt op dat Huber (waarschijnlijk François Huber 1750-1831; publicatie niet vermeld) al meende dat jonge hommelsoninginnen in hun eerste levensjaar stuifmeel verzamelen en dat Schmiedeknecht (publicatie niet vermeld) gelooft dat alleen de zeer vroeg in het jaar (juli) geboren koninginnen stuifmeel verzamelen. Zelf was hij er tot 1882 van overtuigd dat dit helemaal niet voorkwam. Door eigen observaties moest hij echter zijn mening bijstellen en kwam hij tot de conclusie dat het helemaal niet zo zelden voorkomt. Hij nam in juli, augustus en september stuifmeel verzamelende koninginnen waar van aardhommel, veldhommel (*B. lucorum*), akkerhommel, grashommel (*B. ruderarius*), heidehommel (*B. humilis*), Limburgse hommel (*B. pomorum*) en ruige hommel (*B. wurflenii*). Naast waarnemingen van foeragerende koninginnen in de natuur kon hij dit ook waarnemen bij verzamelde nesten van gras-, aard- en weidehommel (*B. pratorum*) die hij in huis hield en waar hij zag dat de koninginnen daadwerkelijk naar het nest terug keerden met het verzamelde stuifmeel. Hoffer schrijft dat hij er van overtuigd is dat bij alle soorten hommels enkele jonge koninginnen al in het eerste jaar van hun leven, dus voor de winterslaap, stuifmeel verzamelen.

Sinds het artikel van Hoffer (1883) is er maar weinig gepubliceerd over het foerageren van jonge koninginnen. Het betreft grotendeels soortgelijke waarnemingen zonder het fenomeen diepgaander te onderzoeken. Frison (1928) zag bij de Noord-Amerikaanse soort *B. bimaculatus* jonge koninginnen het nest binnengaan met stuifmeel in de korfjes. De waarnemingen van Hoffer (1883) konden voor de

veldhommel bevestigd door Free & Butler (1959) en voor de aardhommel door Haeseler (1974). De meest interessante publicatie na Hoffer (1883) is wel die van Allen et al. (1978). Deze studie toont namelijk niet alleen aan dat jonge koninginnen foerageren voor hun geboortekolonie, maar ook onder welke omstandigheden ze dit gaan doen. In hun onderzoek aan een kolonie van de Noord-Amerikaanse hommelse soort *B. vosnesenskii* stelden ze vast dat de jonge koninginnen geen pollen of nectar verzamelden toen de oude koningin actief was en het aantal larven per werkster 0,92 bedroeg. Het aandeel koninginnen van het totale aantal imago's was toen 34%. Dit veranderde echter toen de oude koningin was gestorven en het aantal larven per werkster was gestegen naar 11,5. De jonge koninginnen maakten toen 60% van het totale aantal imago's in het nest uit en voedsel voor de resterende larven werd hoofdzakelijk door hen verzameld. Küpper en Schwammburger (1994) onderzochten kolonies van de weidehommel en konden de waarnemingen van Hoffer (1883) aan deze soort bevestigen. Bij alle drie de kolonies die koninginnen produceerden, ondernamen deze foerageervluchten en verzamelden stuifmeel. Bij een van de onderzochte kolonies maakten de jonge koninginnen tot 50% van het totale aantal vrouwtjes in het nest uit en tot 57% van de foerageervluchten werden door hen uitgevoerd. Ook kon experimenteel worden vastgesteld dat koninginnen naast pollen ook nectar verzamelen en in lege cocons deponeren.

Het foerageren van jonge koninginnen voor de kolonie waarin ze geboren zijn roept de vraag op waarom ze dit doen. Free & Butler (1959) suggereren dat de mate waarin jonge koninginnen de taken die normaal door werksters worden uitgevoerd uitvoeren, afhangt van de behoeften van hun kolonie. In kolonies die een tekort aan werksters hebben zou het foerageren van jonge koninginnen kunnen helpen om de laatste batches broed op te kweken. De studie van Allen et al. (1978) suggereert inderdaad dat de voedselvoorziening van de kolonie bepaalt of jonge koninginnen gaan foerageren. Toen de jonge koninginnen gingen foerageren was het aantal werksters zo klein geworden dat ze waarschijnlijk niet genoeg voedsel konden aanvoeren om alle reeds uitgekomen geslachtsdieren en het resterende broed te voeden. Foerageren is echter een risicovolle activiteit: foeragerende werksters leven aanmerkelijk korter dan werksters die in het nest blijven (Goulson 2010). Foerageren leidt ook tot verhoogde slijtage van bijvoorbeeld de vleugels (Fig. 2). Hoffer (1883) kwam in het voorjaar soms sterk afgevlogen koninginnen tegen die vermoedelijk in het jaar daarvoor gefoerageerd hadden. Het lijkt zeer waarschijnlijk dat het foerageren voor de



Figuur 2. Linker voorvleugel van koningin aardhommel (*Bombus terrestris*) met slijtagesporen aan achterrand van vleugel. Zelfde exemplaar als in Fig. 1. Foto Martijn Kos.

geboortekolonie een negatief effect heeft op het voortplantingssucces van de koninginnen die dit doen. Je zou dit gedrag daarom niet verwachten bij jonge koninginnen. Deze zouden zodra ze genoeg vetreserves hebben opgebouwd, zo snel mogelijk in winterslaap moeten gaan. Dit om de kans in het voorjaar zelf een kolonie te kunnen stichten zo groot mogelijk te maken. Deze ogenschijnlijke paradox kan verklaard worden door verwantenselectie (Engels: kin selection; Hamilton 1964). Een belangrijke oorzaak voor het feit dat bij hommels en andere sociale hymenoptera de werksters helpen bij het grootbrengen van hun eigen zussen is het systeem van geslachtsbepaling in combinatie met verwantenselectie (Velthuis 2004). Bevruchte hommeleitjes bevatten twee sets van chromosomen, één van elke ouder, en ontwikkelen zich tot diploïde vrouwtjes. Onbevruchte eitjes bevatten slecht één set chromosomen van de moeder en ontwikkelen zich tot haploïde mannetjes. Zussen hebben allemaal dezelfde set chromosomen van de vader en delen gemiddeld de helft van het genetisch materiaal dat van de moeder afkomstig is. Hierdoor zijn zussen meer met elkaar verwant (75%) dan met hun eigen dochters (50%). Een werkster kan, uitgaande van dezelfde investering, door zussen groot te brengen dus meer kopieën van haar eigen genen maken dan door dochters groot te brengen. Jonge koninginnen verschillen genetisch gezien niet van hun werksterzussen en zijn zowel met deze als met elkaar gemiddeld voor 75% verwant. De reden waarom werksters hun eigen zussen grootbrengen, in plaats van zelf nageslacht te produceren is in feite dus ook van toepassing op de jonge koninginnen. Als het resterende broed niet bestaat uit toekomstige koninginnen, maar uit mannetjes is het een ander verhaal. Dit was het geval bij de door Allen et al. (1978) onderzochte kolonie. Met haar broers is een vrouwtje namelijk maar voor 25% verwant terwijl ze met haar zonen 50% verwant is. Dit is de reden waarom werksters soms ook onbevruchte eitjes gaan

leggen waar dan zonen uitkomen (Goulson 2010). Hoffer (1883) nam dit ook waar bij jonge koninginnen van de aardhommel en de Limburgse hommel en vermoedelijk waren de eitjes die deze koninginnen in hun geboortekolonie legden ook onbevrucht. Mogelijkerwijze was het resterende broed in de door Allen et al. (1978) onderzochte kolonie ook door de werksters en jonge koninginnen geproduceerd. Verwantenselectie kan echter ook het foerageren van jonge koninginnen in de hand werken als deze hierdoor het reproductief succes van hun even oude zussen verhogen. Dus ook als het resterende broed slechts uit mannetjes (neven) bestaat of zelfs afwezig is. Dit moet dan wel compenseren voor het verlies van eigen reproductief succes. De verwantschap met haar neven en nichten is echter 37,5% en niet 50% zoals bij zonen en dochters. Dus de van het foerageren profiterende zus of zussen moeten $1\frac{1}{3}$ keer zoveel nageslacht produceren dan zij zelf zou doen als ze zich niet op zou offeren door voor haar zussen te foerageren. Mogelijk was dit in de door Allen et al. (1978) onderzochte kolonie het geval.

Het is niet bekend of er in kolonies met foeragerende jonge koninginnen ook jonge koninginnen zijn die alleen maar binnen het nest werken of helemaal niets doen. Misschien is er net zoals bij werksters een arbeidsdeling in gespecialiseerde foerageersters en zogenaamde huisbijen die taken in het nest uitvoeren (Goulson 2010). Het is in ieder geval wel bekend dat jonge koninginnen ook in het nest allerlei taken op zich nemen, die gewoonlijk door werksters worden uitgevoerd. Frison (1928) zag bij *B. bimaculatus* dat jonge koninginnen werksters hielpen bij werkzaamheden in het nest en dat ze was produceerden. Ook hielpen ze mee bij de verdediging van het nest. In het door Allen et al. (1978) onderzochte nest van *B. vosnesenskii* hielden de jonge koninginnen zich naast foerageren bezig met het repareren van ei- en broedbekers, incuberen van broed, aandrukken van stuifmeel in de voorraadcellen, indampen van nectar, ventileren van het nest, verdediging van het nest, bijeen harken van nestmateriaal en bouwen aan de bedekking van het nest.

Bekende standaardwerken over hommels noemen het foerageren van jonge koninginnen voor de geboortekolonie helemaal niet (Sladen 1912) of melden slechts dat het zelden voorkomt (Free & Butler 1959, Alford 1975, Goulson 2010). De in dit artikel geciteerde literatuur wordt niet genoemd. Bij een soort als de weidehommel lijkt het foerageren door jonge koninginnen echter eerder regel dan uitzondering. Hoffer (1883) kon het waarnemen bij het enige nest van de weidehommel dat hij (d.w.z.

zijn zoon) tot dan toe vond en Küpper & Schwammler (1994) zagen het bij alle drie de onderzochte kolonies die koninginnen produceerden. Het is duidelijk dat onder bepaalde omstandigheden jonge koninginnen een belangrijke rol kunnen spelen bij de voedselvoorziening van de kolonie. Veel blijft echter nog onopgehelderd. Wat is de trigger die er voor zorgt dat jonge koninginnen gaan foerageren? Hebben jonge koninginnen die foerageren nog niet gepaard en paren ze überhaupt nog? Hoe lang blijven jonge koninginnen foerageren en gaan ze daarna alsnog in winterslaap? Intrigerend is ook dat er geen waarnemingen zijn van stuifmeel verzamelende jonge koninginnen van algemene soorten als steenhommel (*B. lapidarius*), tuinhommel (*B. hortorum*), en boomhommel (*B. hypnorum*). Komt dit bij deze soorten niet of veel minder voor? Wat het laatste betreft kan zelfs het observeren van hommelinginnen in de achtertuin nog nieuwe kennis opleveren.

Summary

In the summer of 2019 the author observed a queen of *Bombus terrestris* (22.vi.2019) and a queen of *B. pascuorum* (30.viii.2019) carrying pollen in the corbiculae. Both were caught and dissected to determine if they were reproductively active. In both females there was no sign of activation of the ovaries. It is concluded that these queens were foraging for the colony in which they were born. It is discussed why young queens would exhibit this behaviour. Kin selection is probably important since the costs of foraging are high and likely have a negative effect on the reproductive success of the queens exhibiting this behaviour. A review of the few known studies that report the foraging of young queens for the colony they were born in suggests that this happens quite frequently.

Literatuur

- Alford, D.V., 1975. Bumblebees. - Davis-Poynter, London, xii, 352 p.
- Allen, T., S. Cameron, R. McGinley & B. Heinrich, 1978. The role of workers and new queens in the ergonomics of a bumblebee colony (Hymenoptera: Apoidea). - Journal of the Kansas Entomological Society 51: 329-342.
- Free, J.B. & C.G. Butler, 1959. Bumblebees. - Collins, London, xiv, 208 p.
- Frison, T.H., 1928. A contribution to the knowledge of the life history of *Bremus bimaculatus* (Cresson). - Entomologica Americana 8: 159-223.
- Goulson, D., 2010. Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation. - Oxford University Press, Oxford, xi, 317 pp.
- Haeseler, V., 1974. Markierungsergebnisse und Beobachtungen an Völkern (insbesondere jungen Königinnen) von *Bombus terrestris* L. (Hym. Apidae) in Schleswig-Holstein (BRD). - Zoologische Jahrbücher.

- Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 101: 397-416.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I and II. - Journal of Theoretical Biology 7: 1-52.
- Hoffer E., 1883. Sammeln die jungen Hummelweibchen schon im ersten Jahre ihres Lebens Pollen? - Kosmos 13: 675-676.
- Küpper G. & K.-H. Schwammler, 1994. Volkentwicklung und Sammelverhalten bei *Bombus pratorum* (L.) (Hymenoptera, Apidae). - Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 121: 202-219.
- Peeters, T.M.J., H. Nieuwenhuijsen, J. Smit, F. van der Meer, I.P. Raemakers, W.R.B. Heitmans, C. van Achterberg, M. Kwak, A.J. Loonstra, J. de Rond, M. Roos & M. Reemer, 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). Natuur van Nederland 11. - Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey, Leiden, 544 pp.
- Sladen, F.W.L., 1912. The humble-bee, its life-history and how to domesticate it. - Macmillan, London, vii, 283 pp.
- Velthuis, H.H.W., 2004. Van solitair naar sociaal. - In: T.M.J. Peeters, C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis. De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). - Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 107-117.