

# Artikelen

## Infanticide bij de tropische veldwesp *Ropalidia marginata* volgens het scenario van ‘Wie is de mol?’

Wijnand R.B. Heitmans

### Inleiding

Infanticide of kindermoord is een wijd verspreid verschijnsel onder zeer verschillende (dier)groepen. Bij dieren houdt infanticide in: het doden van jonge nakomelingen door volwassen dieren van de eigen soort. Het verschijnsel is het best bestudeerd bij primaten, inclusief de mens, maar ook bij andere zoogdieren, zoals katachtigen. Het komt echter ook voor bij amphibiën, vogels, en bij sommige ongewervelden, zoals insecten en radardiertjes (Rotifera) (Hausfater & Hrdy, 1984). Om het begrip infanticide biologisch te interpreteren dient het duidelijk te worden onderscheiden van enige, op het eerste gezicht, verwante verschijnselen. Destructie van eieren (ovicide) kan een analoog begrip zijn, maar het afstoten van een foetus (arborticide) of het doden van nakomelingen voor consumptieve doeleinden (een vorm van kannibalisme) dient uitgesloten te worden van het begrip. Kannibalisme kan zich bijvoorbeeld voordoen bij piscivore roofvissen die (meestal) bij relatief hoge populatiedichtheden geen onderscheid maken tussen juveniele soortgenoten en de eigenlijke prooidieren.

In deze publicatie zullen enige typen van infanticide worden besproken, geïllustreerd met enkele voorbeelden, inclusief die bij Hymenoptera. De Polistinae worden vervolgens als studieobject voorgesteld.

Een waarneming van infanticide in gevangenschap bij de tropische veldwesp *Ropalidia marginata* (Lepeletier, 1836) wordt gemeld en bediscussieerd in het licht van het scenario uit de reality televisieproductie “Wie is de Mol?”.

### Onderscheid tussen typen van infanticide

Infanticide wordt vaak in verband gebracht met een seksueel conflict waarbij de pleger (meestal een mannetje) de nieuwe seksuele partner wordt van de

ouder van het slachtoffer. Zonder die daad verricht te hebben zou de dader geen kans hebben zich voort te planten. Infanticide representeert fitnesswinst voor de dader en fitnessverlies voor de ouders van wie de nakomeling(en) gedood werden. Dit is een voorbeeld van infanticide die binnen de moderne, evolutionaire denkkaders eenduidig kan worden verklaard. Dat ligt in andere gevallen veel problematischer.

Bij filiale of familiegebonden infanticide (FI) is de dader een van de ouders, dus maternaal, paternaal of in sommige gevallen beide ouders of iets verder weg neven of nichten. FI kan voorkomen door voedselgebrek en moet dan worden aangeduid met filiaal kannibalisme. Vormen van FI en kannibalisme zijn bekend bij veel groepen zoogdieren, onder andere katachtigen en knaagdieren, zoals gerbils, hamsters en muizen. Maar ook bij hondachtigen en beren, waaronder panda's. Vroeger kwam het geregeld voor dat een tijgerin of leeuw in gevangenschap haar nakomelingen doodde zonder ze op te eten. In dierentuinen gaf men de katachtigen via de nieuwste dierpsychologische inzichten een betere leefomgeving, bood men andere voedervormen en dieten aan, of stelde men de fokgroep anders samen. Dit heeft tot enorme successen geleid bij internationale fokprogramma's in dierentuinen. Zelfs circustijgers gaan aan de anticonceptiepill om zich maar niet onstuitbaar te vermeerderen. Hoe anders ligt dit bij de mens. Als een moeder haar kind doodt belandt zij via een juridische procedure in een gevangenis of psychiatrisch centrum met beperkingen in de bewegingsruimte (kleine kooi), krijgt zij vermoedelijk een saai dagrantsoen als dieet en geen verbreding van haar sociale contacten. Dus de mens zelf reageert, heel opmerkelijk, met een tegengestelde reactie op FI als het de eigen soort betreft (begrip en lotsverbetering tegen straf en beperkingen). Ook het bereikte resultaat is het tegenovergestelde ten einde dat de menselijke dader zich, heel wenselijk naar het schijnt, niet meer voortplant. Heel uitzonderlijk is tevens dat de mens op grote schaal en heel selectief nakomelingen kan doden op basis van het geslacht, meestal zijn meisjes vaker het slachtoffer dan jongens (Mungello, 2008). FI is vaak moeilijk te verklaren in evolutionaire termen, omdat een ouder (of beide ouders) om onbegrijpelijke redenen alleen maar fitnessverlies ten deel valt.

### Infanticide bij Hymenoptera

Bij parasitoïde angeldragers als de tangwespen *Haplogonatopus atratus* Esaki & Hashimoto (Dryinidae) op de gastheer *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae) en *Echthbrodelphax fairchildii* Perkins (Dryinidae) op *Nephotettix*- en *Sogatella*-soorten (Cicadellidae) prikt een tweede vrouwtje het ei of de larve dood van een voorganger met haar angel (Yamada & Kitashiro, 2002; Yamada & Ikawa, 2003). Door het doden van de nakomeling van een

soortgenoot vergroot het tweede vrouwtje de overlevingskans van haar eigen nakomeling (fitnesswinst). Als de wespen de nakomelingen van een voorganger niet zouden doden, moeten hun larven de voedselbron (een cicade) samen delen (een geval van superparasitisme) en dat levert fitnessverlies op en in het onvoordeligste geval de dood.

Ook bij de echte sluipwespen komt infanticide voor. Het vrouwtje van de Aziatische, polysphinctine Ichneumonide, *Zatyptota albicoxa* (Walker), verwijdert ieder eerder gelegd ei of larve van een soortgenoot op de spinnengastheer, *Parasteatoda tepidariorum* (Koch), door langs de cuticula te wrijven met haar legboor op de plek waar het ei gelegd zal gaan worden. Op die manier vindt infanticide plaats op de nakomeling van een voorganger (Takasuka & Matsumoto, 2011; Takasuka, 2010, 2011). Tena et al. (2008) publiceerden over de ingewikkelde biologie van de facultatief gregaire endoparasitoid, *Metaphycus flavus* (Hymenoptera: Encyrtidae) op de dopluis, *Coccus hesperidum* (Hemiptera: Coccidae), waar infanticide deels samengaat met de mogelijkheid tot superparasitisme afhankelijk van de tijd die tussen het produceren van het eerste en tweede legsel is verstreken. Hier kan de tweede wesp eieren dood prikken van de eerste (infanticide), terwijl de larven van het eerste vrouwtje de larven van het tweede kunnen consumeren (kannibalisme) als er maar voldoende tijd tussen de eerste en de tweede parasitering zit.

Bij (eu)sociale Hymenoptera vindt FI plaats tegen verschillende achtergronden. Honingbijen (*Apis mellifera* L.) doden hun larven die geïnfecteerd zijn met een bacteriële ziekte, genaamd vuilbroed (Amerikaans vuilbroed wordt veroorzaakt door *Paenibacillus larvae* ssp. *larvae* en Europees vuilbroed door *Melissococcus plutonius*). Hierbij worden de geïnfecteerde larven selectief uit de broedcellen getrokken en buiten het nest gedeponerd. Door FI op de larven te plegen kan de honingbij de verspreiding van de ziekte vermijden en voorkomen dat het volk fitnessverlies lijdt. Vuilbroed ontwikkelt zich in het darmstelsel van de larve. Vooral Amerikaans vuilbroed is erg schadelijk en kan tot de ondergang van het hele bijenvolk leiden. Het effectieve, infanticidale gedrag kent bij de honingbij een ingewikkelde, genetische achtergrond die in verband staat met de allelen die zijn betrokken bij het nesthygiënisch gedrag: een zeer belangrijke, genetische survival kit voor gecompliceerde, eusociale soorten.

Honingbijen doden eveneens de larven die experimenteel in een verkeerde broedcel werden gestopt, bijvoorbeeld werksters in darrencellen. Ook hier is FI van groot belang, omdat de kaste-ordening in de kolonie gehandhaafd moet blijven. Selectieve FI op genetisch minder verwante eieren en larven is gerapporteerd van honingbijen (Ratnieks &

Visscher, 1989), houtbijen (*Xylocopa* spec., *Ceratina* spec.) (Hogendoorn & Velthuis, 1999) en *Belonogaster petiolata* (Afrikaanse Polistinae) (Keeping, 1992). Ook nakomelingen van concurrenten (vaak zijn dit zusters van de koningin) worden in de genoemde groepen door de heersende koningin gedood als ei of jonge larve. Bij de honingbij zijn dit meestal de eieren van leggende werksters. Bij *Xylocopa* bleek tevens dat de lichaamsgrootte een positieve rol speelt bij de dominantie in het nest en de gepleegde FI. Bij de bovengenoemde voorbeelden van selectieve FI ondervindt niet alleen de heersende koningin fitnesswinst, maar mogelijk ook de hele kolonie. In de Nearctische *Polistes metricus* en *P. fuscatus* kunnen niet-foeragerende vrouwtjes en mannetjes zich vergrijpen aan de eieren en jonge larven in de broedcellen (Hunt, 2007). Na de slachting wordt het nest verlaten. Dit is dus een vorm van destructieve infanticide, die door Hunt, terecht, als kannibalisme wordt aangeduid. Het is overigens opvallend dat in twee gezaghebbende boeken over sociale wespen de term infanticide niet een keer valt (Ross & Matthews, 1991; Hunt, 2007).

### Polistinae als studieobject

Polistinae zijn ideale wespen om (a)sociaal gedrag te bestuderen. Vooral bij de primitieve groepen met hun open (gymnodome) nesten zijn alle gedragshandelingen goed waar te nemen en mogelijk vast te leggen op video. Bovendien zijn de meeste soorten niet agressief tegen of gevaarlijk voor de waarnemer, zodat men in open kooien kan filmen. Prettige bijkomstigheden zijn: primitieve veldwespen zijn te houden in relatief kleine behuizing, vertonen geen zwermgedrag, kunnen met relatief weinig warmte toe, zijn geen voedselspecialisten en accepteren allerlei papier of karton eenvoudig als materiaal voor de nestbouw. De kolonie blijft bij veel soorten tamelijk klein. Het nest bestaat minimaal uit een enkel vrouwtje tot maximaal 125 individuen. Bij *Ropalidia marginata* kan de kolonie bij uitzondering uit ruim 200 wespen bestaan en 700 broedcellen. Dergelijke, grote nesten heb ik niet gezien in Sri Lanka. Veldwespvrouwtjes (en soms ook de mannetjes) hebben gemiddeld een levensverwachting van ruim een half jaar tot soms wel negen maanden en zijn dus langdurig in hun levensloop te volgen. De (middel)grote soorten (*Polistes* (wereldwijd), *Belonogaster* (vooral Subsahara Afrika) en *Mischocyttarus* (Zuid-Amerika)) zijn bovendien individueel makkelijk herkenbaar te maken door ze te merken. Aan de kleine soorten uit de tribus Ropalidiini (tropisch Azië inclusief Noord-Australië en Papoea/P. Nieuw Guinea) is het meeste fundamentele onderzoek verricht. Bij de primitieve groepen is er steeds een actieve koningin die weinig met de werksters communiceert en haar dominantie met chemische middelen onderstreept door telkens met het metasoma

langs het nest te wrijven en daarbij non-volatiële feromonen aan te brengen. De heersende koningin is het enige vrouwtje dat eieren legt.

Als de koningin sterft of wordt weggenomen door een onderzoeker staat haar opvolger direct klaar, maar wie uit de groep gekandideerd wordt is voor een waarnemer niet te voorspellen. De vrouwtjes zijn op morfologische gronden niet te onderscheiden en een grote groep vrouwtjes kan in principe de taak als koningin overnemen of op eigen initiatief veroveren. De hiërarchie is gebaseerd op de dominantierang, gedragsrepertoire, de leeftijd, ovariole conditie en soms ook op de lichaamsgrootte. Bij een machtsovername vertoont de nieuwe koningin veel agressief gedrag zonder dat de nestgenoten daar tegenin gaan. Het lijkt wel of ze zich er onmiddellijk bij neerleggen dat de kandidaat koningin reeds bekend is (gelijk aan menselijke vorstenhuizen). Een intrigerende kwestie is of de nieuwe koningin overgaat tot larvale infanticide op de larven van haar voorgangster. Daar is betrekkelijk weinig concreets in de literatuur over gepubliceerd, maar het onderstaand relaas is misschien een goed voorbeeld.

#### Waarneming van infanticide bij *Ropalidia marginata*, een relaas

In januari 2011 nam ik twee kleine nesten mee van de ondersoort *R. m. marginata* uit Kandy (Sri Lanka). *Ropalidia*-soorten zijn kleine veldwespen, beduidend kleiner dan *Polistes*, die hun open nesten bouwen in verborgen structuren. In mijn geval vond ik er een groot aantal in verstopte en dus droge draineringspijpen (diameter(Ø) 25 cm) in een rotswand (fig. 1a en 1b).

Nest en wespen kunnen makkelijk 's nachts worden verzameld in een plastic zak, dan is het ook zeker dat de koningin er bij zit. De neststeel (een enkele petiool bij een jong nest) kan aan de basis met een scalpel worden losgesneden. Het materiaal moet gescheiden worden vervoerd om te voorkomen dat de wespen uit stress het nest kapot maken en ook onderling destructief gedrag kunnen vertonen. Het laatste had ik niet helemaal strict uitgevoerd met het gevolg dat er in de eerste dagen veel mortaliteit bij de wespen optrad. De oude nesten werden gescheiden opgehangen in closetrollen aan het plafond van een metaalgazen kooi. Er was geen broed in de nesten aanwezig (waarschijnlijk vanwege de uitzonderlijk lange regentijd in 2011). Na aanvankelijk enige belangstelling getoond te hebben, werden de nesten toch niet meer geaccepteerd door de overlevende wespen.

Als voedsel was er een dopje met verse bijenhoning beschikbaar gesteld en een omkeerwaterbakje voor in de volière met water in een tissue. Na een dag of tien (18.01.2011) begon een van de vrouwtjes (de koningin) met de bouw van een nieuw nest. Bouwmateriaal werd van de closetrollen afgeschaapt. Andere soorten papier werden (in dit geval) niet gebruikt. De koningin werkt aanvankelijk solitair bij de bouw van de petiool en de daaraan gebouwde, eerste broedcel. In deze fase heb ik het nest getoond aan de sectieleden Hymenoptera op de jaarlijkste studiedag, die toevallig over solitaire Eumeniden ging (laatste bijeenkomst in het ZMA, 23.01.2011).

Nadat er ongeveer acht kleine basiscellen gebouwd waren, werden die ook belegd. Naarmate het nest groter werd door het aanbouwen van meer broedcellen, begonnen drie andere vrouwtjes aan de bouw van het nest mee te werken. Een vijfde vrouwtje werd almaar niet geaccepteerd. Zij werd geweerd en vermoedelijk was dit een overlevende werkster van het



Fig. 1a & 1b. Een klein en een groter nest van *Ropalidia marginata* hangend aan het plafond in een droge, verstopte drainagepijp in Kandy, Sri Lanka. Foto Wijnand Heitmans.

A small and a larger nest of *Ropalidia marginata* attached to the ceiling of the inner side of a dry and clogged drainpipe in Kandy, Sri Lanka. Photo Wijnand Heitmans.

andere, meegenomen nest. Dit vrouwtje begon helaas zelf niet met de nestbouw. De groei van het nieuwe nest nam gestaag toe vanaf het moment dat de vier wespen samenwerkten. De wanden van de broedcellen werden langer gemaakt en “groeien dus mee” met de grootte van de larve. De wespen accepteerden stukjes meelworm, buffaloworm en vleesvlieg als prooi. Deze werden fijngekauwd (gemallaxeerd), naar het nest gebracht en aan de inmiddels uitgekomen larven gegeven. Het voeren gebeurde meestal door twee vrouwtjes, terwijl de andere twee vrouwtjes zich meer met de mallaxatie van de aangeboden prooien bezighielden. De tijdsbesteding heb ik overigens niet precies kunnen bijhouden. De buit werd meestal overgenomen en verdeeld over de ‘voedervrouwtjes’ die zich met de overdracht van het voedsel bezig hielden. Communicatief stomodeaal contact (trophallaxis) tussen de wespen en de larven vond zo nu en dan plaats. Foeragegedrag wordt meestal gestimuleerd nadat de larven chemische signaalstoffen hadden afgegeven aan de wespen.

Na ongeveer 5 weken, eind februari, was de eerste larve volgroeid en die begon zich in te spinnen voor de verpopping. De kap stak duidelijk ver uit de broedcel, zoals gebruikelijk bij Polistinae. Twee dagen later werd de cocon (de kap) opengebeten, de larve onthoofd door een wesp en naar buiten getrokken. Zij viel in een petrischaaltje dat op de bodem onder het nest was geplaatst. De larve werd niet geconsumeerd en ook niet gemallaxeerd, zoals dat gebruikelijk is bij prooidieren. Om de 3-4 dagen ondergingen zes nieuw ingesponnen larven hetzelfde lot. Deze werden vaak niet onthoofd, maar intact uit hun broedcel getrokken om vervolgens in het petri-schaaltje op de bodem te belanden. Hoewel ik niet ieder infanticidegeval direct heb kunnen waarnemen vermoed ik dat de FI waarschijnlijk door een enkele werkster werd uitgevoerd en zeker niet door de koningin. Eigenaardig was dat de moord niet plaats vond op de eieren of de jongere, niet ingesponnen larven. Tijdens de infanticidale handelingen, die toch wel 1 à 2 uur in beslag namen, kwam geen van de andere wespen met een tegenactie. De hulpeloze larve kreeg geen levensreddende steun.

De lege broedcellen werden na enige dagen opnieuw belegd, waarschijnlijk door het moordende vrouwtje. Om verdere infanticide te voorkomen en de kolonie voor mogelijk uitsterven te behoeden heb ik larve nummer 7 en 8 (fig. 2) uit het nest geknipt met een fijn prepareerschaartje. Helaas overleefden deze larven de operatie niet en stierven na enige dagen in hun cocon

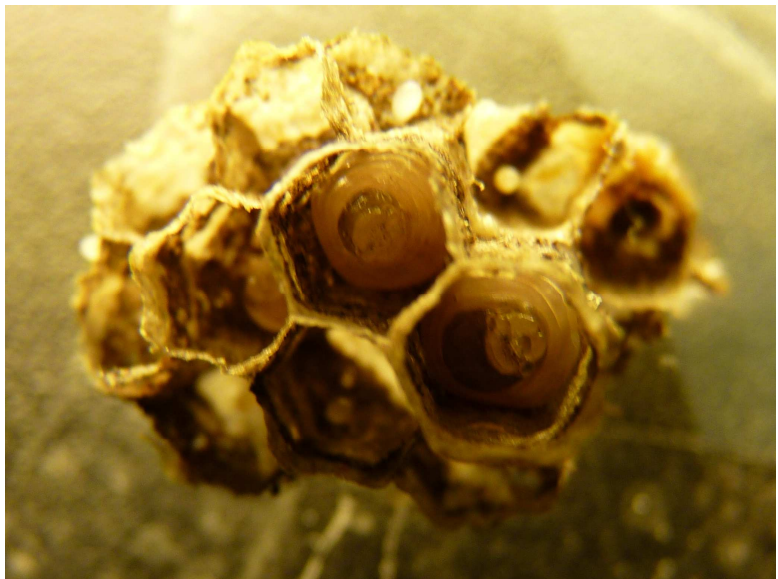


Fig. 2. Onderkant van een nest van *Ropalidia marginata* geconstrueerd in gevangenschap met twee bijna volgroeide larven (nummer 7 en 8) en zes grote, ‘lege’ nestcellen met eieren, nadat de volgroeide larven uit de cellen zijn gedood en uit de cellen zijn getrokken (zie tekst voor verdere uitleg). Foto Wijnand Heitmans.

Underside of a nest of *Ropalidia marginata* built in captivity with two nearly mature larvae (number 7 and 8) and six large ‘empty’ cells with eggs, after that the mature larvae were killed and removed from their cells (see Dutch text for explanation). Photo Wijnand Heitmans.

in de vrijgeprepareerde broedcel.

Na de verwijdering van de cellen is het nest weer teruggebracht in de kooi op dezelfde plaats en positie. Het werd echter niet meer geaccepteerd. De wespen vertoonden een soort van alarmerend gedrag en weigerden er meesttijds op te landen. Het leek er sterk op dat er een persistent alarmferomoon was geproduceerd, dat ook de dagen erna zijn werking behield. Het nest werd voortaan volledig genegeerd wat de dood ten gevolge had van het aanwezige broed. Een korte tijd na de opgave van het oude nest begon de koningin zowaar opnieuw te bouwen aan een nest (25.03.2011). Ditmaal bleef het echter bij een petiool en een enkele, kleine broedcel die niet belegd werd. Vermoedelijk was dit het gevolg van de ouderdom en inactiviteit van de ovariolen. Ook de andere vrouwtjes toonden geen initiatief om het nest verder af te bouwen. Dit was het einde van het experiment. Alle vier de wespen van het nest en de ene wesp die werd uitgesloten stierven pas in de maand juni 2011; de koningin pas op 30.06.2011. Hun leeftijd schat ik op 8-9 maanden. Een dergelijke leeftijd kan ook worden bereikt bij inheemse en tropische *Polistes*-soorten onder dezelfde condities. Voor het bereiken van die ouderdom is het niet nodig dat ze een nest hebben.

### Conclusies en discussie

Het beschreven geval van infanticide is niet eenvoudig te interpreteren. Waarom gaat een werkster tot FI over?

Het beschreven geval kan niet worden verklaard door voedselschaarste of een vorm van kannibalisme. De wespen werden om de dag gevoerd, terwijl ze meestal om de 3-4 dagen foeragegedrag vertoonden. Bovendien werd geen van de vermoorde larven geconsumeerd, ook niet door de andere werksters. De larven van primitieve Polistinae groeien relatief langzaam en zijn opmerkelijk hongerresistent. De larven kunnen naar omstandigheden zeker twee tot drie weken buiten voedsel. Dit is waarschijnlijk een aanpassing aan koud en/of slecht weer wanneer de werksters geen voedsel kunnen zoeken en ook geen voedselvoorraad (honingcel) hebben aangelegd. Zou de FI kunnen liggen in de verwantschapsrelatie en/of overnamegedrag van een werkster? De genetische verwantschap van de in het veld verzamelde *Ropalidia*-wespen was onbekend. Op grond van de theorie van verwanteselectie (kin selection) kun je vormen van non-coöperatief gedrag verwachten bij non kin. Non-coöperatief gedrag kun je echter ook verwachten bij een werkster die de taak van de koningin wil overnemen als de dominantie van de oude koningin afneemt en ze verder geen eieren meer legt. In het beschreven geval vertoonde het infanticidale vrouwtje (een werkster) aanvankelijk nestbouwactiviteiten en co-ouderlijke broedzorg. Werksters hebben baat bij coöperatief gedrag om de koloniefitness te vergroten, zodat ze bij een eventuele overname een groot verzorgingsapparaat ter beschikking hebben om na de overname hun eigen larven van voldoende voedsel te voorzien. Het geschetste scenario lijkt dan op die van een strategie volgens het principe “Wie is de Mol?”, waarin een groep geselecteerde kandidaten samenwerkt in een spelprogramma om een bepaald doel te bereiken (de beloning is een som geld). Echter een individu (= de Mol, die werkt in opdracht van de producers) ondermijnt stiekum het proces met het doel zelf een deel of al het prijzengeld op te strijken (en die van de producers van het programma). Als het prijzengeld biologisch in fitness termen zou kunnen worden vertaald zou het gepresenteerde FI-geval metaforisch voldoen aan het scenario van het televisieprogramma. Bij *Ropalidia* is “de Mol” dan uiterst succesvol door alle volgroeide larven te vermoorden ten bate van haar eigen nakomelingen. Blijft er nog een vraag open: waarom werden de jonge(re) larven niet gedood? Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de broedcellen door de koningin beschermd worden door ze te merken met een persistent non-volatiel feromoon als onderdeel van haar dominantiepatroon (Ross & Matthews, 1991; Hunt, 2007). Als de larven volgroeid zijn, verdwijnt het biochemische merk, omdat de cocon over de broedcel uitsteekt. Pas dan worden de larven kwetsbaar voor wespen met zelfzuchtige plannen.

Bij eerder door mij gedane observaties in gevangenschap aan Europese en Amerikaanse *Polistes*-soorten en bij Oegandese *Belonogaster*-soorten heb ik nooit een vorm van infanticide kunnen constateren. Wel weet ik dat bij deze observaties de nestgenoten genetisch verwant waren en dan ligt FI minder in de lijn der verwachting. Bij *Belonogaster* werd het bestaande broed na een overname van de oude koningin niet gedood. De broedcellen worden bij dit genus afgebroken als de nieuwe wesp de cel heeft verlaten. Een broedcel gaat, anders dan bij *Ropalidia*, maar een keer mee. Een verstoten koningin bouwt geen nieuw nest meer en sterft meestal na enige dagen of weken. Een jonge koningin vertoont de eerste week agressief gedrag ten opzichte van de nestgenoten zonder dat dit nadelig is voor de larven. Bij *Polistes* kunnen larven potentiële infanticide of kannibalisme voorkomen door bij agressief gedrag van de wespen een druppel vocht te produceren dat na het oplikken direct kalmerend werkt op de wespen (Hunt, 2004).

### PS Infanticide bij de hoornaar in Nederland?

In september 2011 ontving ik een bericht van hymenopteroloog Peter Megens over een mogelijk geval van infanticide bij de hoornaar (*Vespa crabro*). In dit geval was het nest gebouwd tussen het dakbeschot en het plafond alwaar vanaf mei de wespen af- en aanvlogen. Vanaf medio augustus tot in begin september werden er volgroeide larven in grote aantallen uit het nest verwijderd en op de grond gedeponneerd. De hoornaarlarven waren niet beschadigd. Zij konden door ons beiden goed geïdentificeerd worden. Volgens de waarnemer was een van de hoornaars die af- en aanvloog duidelijk groter dan de rest. Het zou hier kunnen gaan om een zeldzaam waargenomen overname van een jonge koningin of een werkster met koninginnenpotentie, die de larven vermoordde van de koningin-moeder. Het nodige bewijs is echter niet geleverd. Hoe het met het nest is afgelopen is mij onbekend. Het nest ligt zo verborgen dat het niet kan(kon) worden bestudeerd, aldus Peter.

### Literatuur

- Hausfater, G. & S. Hrdy (eds.), 1984. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives. - Aldine Publishing Co.
- Hogendoorn K. & Velthuis H.H.W., 1999. Reproductive skew in mass provisioning carpenter bees in relation to age and size. - *Insectes Sociaux* 46: 198-207.
- Hunt, J.H., 2007. The evolution of social wasps. - Oxford University Press, 1-259.
- Keeping, M. G. 1992. Social organization and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata*. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 211-224.
- Mungello, D.E., 2008. Drowning girls in China: female infanticide in China since 1650. - Rowman and Littlefield Publishers, 1-169.

- Ratnieks, F.L.W. & P.K. Visscher, 1989. Worker policing in honeybees. - *Nature* 342:796–797.
- Ross K. G. & R. W. Matthews (eds.), 1991. *The Social Biology of Wasps*. - Cornell University Press, 1-678.
- Takasuka, K. & R. Matsumoto, 2011. Infanticide by a solitary koinobiont ichneumonid ectoparasitoid of spiders. - *Naturwissenschaften* 98: 529-536.
- Takasuka, K., 2010. Infanticide (medium 2nd instar larva) by means of removal by *Zatyptota albicoxa* under laboratory condition. Movie Archives of Animal Behavior Data No.: momo100119za01b (<http://www.momo-p.com/showdetail-e.php?movieid=momo100119za01b>).
- Takasuka, K., 2011. Artificial induction of attack of *Zatyptota albicoxa* upon her host, *Parasteatoda tepidariorum*. Movie Archives of Animal Behavior Data No.: momo110310za01b (<http://www.momo-p.com/showdetail-e.php?movieid=momo110310za01b>).
- Tena A., A. Kapranas, F. Garcia-Mari & R.F. Luck, 2008. Host discrimination, superparasitism and infanticide by a gregarious endoparasitoid. - *Animal Behaviour* 76: 789-799.
- Webster, B., 1982. Infanticide: Animal Behavior scrutinized for Clues to Humans. - *New York Times* (August, 17)
- Yamada, Y.Y. & K. Ikawa, 2003. Adaptive significance of facultative infanticide in the semi-solitary parasitoid *Echthrodolphax fairchildii*. - *Ecological Entomology* 28: 613-621.
- Yamada, Y.Y. & S. Kitashiro, 2002. Infanticide in a dryinid parasitoid, *Haplogonatopus atratus*. - *Journal of Insect Behavior* 15: 415-427.

## Summary

Infanticide is a widespread phenomenon throughout the animal world. Definition and different types of infanticide are stated with some examples. Special references were made to some observations in solitary and eusocial Hymenoptera. Filial infanticide towards six mature larvae in the cocoon was observed in a small captive colony of *Ropalidia marginata* originating from Kandy, Sri Lanka. The killing was likely be done by a single female/worker. Other nest mates did not resist against the repetitively destructive behaviour towards the brood. Young larvae and eggs were obviously no targets of the process of infanticide. After the killing new eggs were deposited in the empty brood cells. These were probably laid by the killer worker representing a gain in selfish fitness in this way. The strategy of the killer worker looks like very much of that of the reality television game show *The Mole* in which the players work together to complete a defined challenge (expressed not in terms of fitness, but in an amount of money), but one initial contributor undermines the activities of the group in favour of himself (and the producers of the game).



Fig 3. Nest van *Ropalidia marginata*.  
Foto Raghavendra Gadagkar