

## ENKELE GEGEVENS OVER EUSOCIALE STATEN BIJ HYMENOPTERA

(Jozef VAN BOVEN)

Gezellig levende insekten, zoals wespen, hommels, bijen en mieren hebben de mens steeds geboeid en vaak zijn bewondering afgedwongen. Herhaaldelijk kwam hij - zelf een sociaal wezen - zozeer in de ban van deze samenleving, dat hij maar al te zeer geneigd was haar te vergelijken met zijn eigen menselijke maatschappij. Konvergentielijnen voor deze gedachte waren er genoeg. Immers ook de insektengemeenschap vertoont - juist zoals de onze - een werkverdeling. Elk individu vervult die taak, waarvoor hij op een bepaalde leeftijd of door zijn uiterlijke morfologie het best is uitgerust. Eveneens ontmoeten wij bij de sociale insekten een kommunikatiesysteem, dat de bewoners o.a. inlicht over de rijkdom en ligging van een voedingsbron of over alarmsituaties, waarin één lid of zelfs de gehele kolonie verkeert. Wij kennen staten waarin de bewoners voornamelijk landbouwers zijn, die hun eigen specifiek gewas telen, bemesten en verzorgen om zich uitsluitend met de opbrengst van hun teelt te voeden. Ja zelfs zijn er soorten, die een uitgebreide veestapel verzorgen en bewaken, en grotendeels leven van de eiwitrijke zoete sekreties, die deze huisdieren hen verschaffen.

Maar ondanks deze konvergentieverschijnselen gaat een vergelijking met de menselijke staat mank, want hun vaak volkrijke maatschappijen zijn niet ontstaan uit een groepering van een groot aantal verschillende gezinnen, maar uit één enkel groot gezin, waarvan het ontstaan gelegen is in een ver doorgevoerde en gespecialiseerde broedzorg. Broedzorg is ook bij solitair levende soorten algemeen verspreid in het insektenrijk en kan aanleiding geven tot zogenaamde presociale gedragingen. Dergelijke fenomenen vinden wij terug bij vele hout- en schorsboorders, bij pillendraaiende mestkevers, bij bladrollende snuitkevers, bij doodgravers, bij oorwormen, evenals bij vele Hymenoptera, zoals o.a. bij dolkwespen, keverdoders, mierwespen, spinnendoders, graafwespen en groefbijen. Hiermee is niet gezegd dat in al deze gevallen de intensiteit van de broedzorg hetzelfde zou zijn. Vaak zal het moederdier alleen in een van tevoren geprepareerde nestholte en vóór de eiafzetting het nodige voedsel voor de volledige ontwikkeling van haar kroost vergaard hebben. Het kan echter eveneens voorkomen dat zij haar larven in hun nestholten gedurende hun ontwikkeling regelmatig van vers voedsel voorziet. Zelfs is het mogelijk dat het moederdier niet alleen de volledige ontwikkelingscyclus van haar nakomelingen verzorgt en bewaakt, maar dat zij eveneens nog een funktionele rol blijft spelen als haar nageslacht reeds volwassen is geworden. In dit laatste geval is er dus een tijdelijk contact tussen twee generaties.

Zodra echter meerdere generaties in één nest samenleven, terwijl al de nakomelingen groot gebracht worden door een speciale kaste, die bovendien een arbeidsverdeling of polyethisme vertoont, spreken wij pas van een echte of eusociale staat. Inherent aan deze eusocialiteit is dus het kastebegrip, dat wil zeggen dat wel alle individuen van hetzelfde geslacht zijn, maar dat zij funktioneel en veelal ook morfologisch verschillend zijn. Bij een overgrote meerderheid van de morfen is de ontwikkeling van de gonaden onderdrukt. Zij nemen bijgevolg niet deel aan de voortplanting, maar staan voornamelijk in voor broed- en nestzorg en eveneens voor de noodzakelijke fouragering. Daardoor is de uitbouw en funktionering van een echte, veelal sterk bevolkte gemeenschap mogelijk geworden.

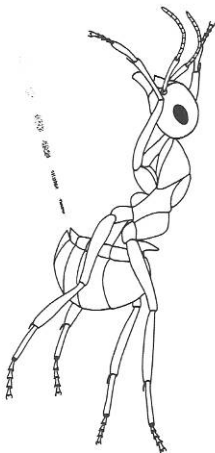
In de lange evolutiegeschiedenis van de insekten is een dergelijke staat minstens twaalfmaal onafhankelijk van elkaar ontstaan. De Hymenoptera staan aan top, want hier vinden wij een eusociale staat minstens tweemaal terug bij wespen, minstens achtmaal bij bijen en éénmaal bij mieren. Daarnaast vinden wij hem in het insektenrijk alleen nog terug bij termieten. Onderstaande tabel geeft een overzicht van de inlandse geslachten, waarvan de soorten in een eusociale staat leven.

| FAMILIE    | SUBFAMILIE     | GENERA                                                                                                                                                                                                                                                             |
|------------|----------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| VESPIDAE   | VESPINAE       | <i>Dolichovespula</i> , <i>Paravespula</i> , <i>Pseudovespula</i> (koekoekswespen), <i>Vespa</i> , <i>Vespula</i>                                                                                                                                                  |
| APIDAE     | BOMBINAE       | <i>Bombus</i> , <i>Psithyrus</i> (koekoekshommels)                                                                                                                                                                                                                 |
|            | APINAE         | <i>Apis</i> (honingbij)                                                                                                                                                                                                                                            |
| FORMICIDAE | PONERINAE      | <i>Hypoconera</i> , <i>Ponera</i>                                                                                                                                                                                                                                  |
|            | MYRMICINAE     | <i>Anergates</i> , <i>Aphaenogaster</i> , <i>Diplorhoptrum</i> , <i>Formicoxenus</i> , <i>Leptothorax</i> , <i>Manica</i> , <i>Messor</i> , <i>Monomorium</i> , <i>Myrmecina</i> , <i>Myrmica</i> , <i>Stenamma</i> , <i>Strongylognathus</i> , <i>Tetramorium</i> |
|            | DOLICHODERINAE | <i>Hypoclinea</i> , <i>Tapinoma</i>                                                                                                                                                                                                                                |
|            | FORMICINAE     | <i>Camponotus</i> , <i>Formica</i> , <i>Lasius</i> , <i>Plagiolepis</i> , <i>Polyergus</i>                                                                                                                                                                         |

Tabel 1 : Inlandse genera behorend tot de eusociale Hymenoptera

Ofschoon er frappante overeenkomsten zijn tussen de staten van vliesvleugeligen en termieten, zijn er eveneens zeer grote verschillen. Termieten - veelvuldig, maar ten onrechte, witte mieren genaamd - vertonen een onvolkomen gedaanteverwisseling en zijn dus heterometabool. Hymenoptera, één van de meest gespecialiseerde insektenorden, zijn holometabool. Om volwassen te worden doorlopen alle larven een popstadium, waarin een herstrukturering plaats heeft. Deze verschillende wijze van gedaanteverwisseling brengt mee dat alle larven van de termieten deelnemen aan het arbeidsproces, terwijl bij de sociale Hymenoptera de larven pootloos zijn, die voor hun voeding en verzorging volledig afhankelijk zijn van de volwassen dieren. Bij termieten nemen daarenboven beide geslachten aan de sociale differentiatie deel, bij de vliesvleugeligen alleen de wijfjes. M.a.w. bij wespen, hommels, bijen en mieren komt kastevorming alleen bij de wijfjes voor, bij de termieten daarentegen bij de twee geslachten, omdat zowel bij de mannelijke als bij de vrouwelijke dieren, naast fertiele eveneens steriele individuen voorkomen.

Bij de Hymenoptera zijn derhalve alleen de vrouwelijke dieren ingedeeld in kasten. Naast fertiele wijfjes of koninginnen, komen steriele werksters of arbeidsters voor. Alleen in de staat van mieren kunnen er zelfs drie voorkomen, omdat hier eveneens nog een soldatenkaste kan aanwezig zijn. Ofschoon deze laatste vaak kan ontbreken (zoals bijvoorbeeld bij alle Belgische soorten) is zij, als zij in de staat voorkomt, steeds duidelijk van de aanwezige werksterkaste te onderscheiden. Arbeidsters kunnen mono- of polymorf zijn en zullen slechts ontbreken bij parasitaire soorten.

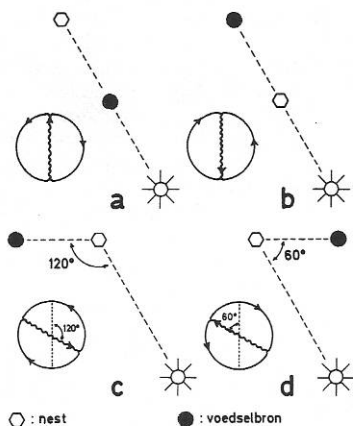


Figuur 1 : Bij gevaar of bij verontrusting richt een werkster van de bosmieren zich op, buigt haar gaster tussen de midden- en achterpoten naar voren en geeft salvo's mierenzuur af op haar belager.

Dank zij dit kastesysteem hebben de eusociale staten het vermogen om uit te groeien tot reuze-kolonies : 4 miljoen inwoners bij sommige termietensoorten, 22 miljoen bij een Afrikaanse trekmieresoort, 100.000 arbeidsters bij de honingbij Apis mellifera.

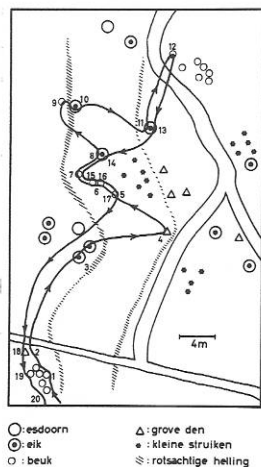
Het ontstaan van deze twee of drie kasten hangt af van velerlei factoren en is verschillend bij de diverse groepen en soms zelfs bij de onderscheiden soorten. Samenvattend kan men zeggen dat bij de sociale Hymenoptera celomvang en -ligging (alleen bij wespen en honingbij), kwantiteit en kwaliteit van het voedsel, eigrootte, temperatuur en invloed van de koningin een rol kunnen spelen.

In ons klimaat zijn alleen de staten van wespen en hommels éénjarig, terwijl zij in warmere streken, zoals o.a. in Noord-Afrika meerjarig en zelfs polygyn kunnen worden. In Lapland en Groenland, waar de zomer maar enkele weken duurt, zal de hommelsstaat zeer klein blijven. In dit geval ontstaan meestal alleen uit het eerste legsel werksters, daarna uitsluitend geslachtsdieren.



**Figuur 2** : Vier voorbeelden van het aanduiden van richting voor een verafgelegen voedselbron bij de honingbij, in de veronderstelling dat de zon zuidoost staat van het nest.

Zodra de voedselbron, vanaf het vlieggat gezien, precies in de richting van de zon ligt, loopt de kwispelende werkster tijdens het rechte traject steeds loodrecht omhoog (a); in het tegengestelde geval is de kwispelloop loodrecht omlaag gericht (b). Wijkt de rechte loop bijvoorbeeld  $120^\circ$  naar rechts af van de richting omhoog, dan betekent dit dat de fouragerende werksters bij het verlaten van het nest  $120^\circ$  rechts van de zon moeten aanhouden (c); in het tegengestelde geval wijkt de rechte loop loodrecht omlaag gericht (b). Wijkt de rechte loop bijvoorbeeld  $60^\circ$  naar links af van de richting omhoog, dan betekent dit dat de fouragerende werksters bij het verlaten van het nest  $60^\circ$  links van de zon moeten aanhouden om zo snel mogelijk bij de ontdekte bron te komen (d).



**Figuur 3** : Vliegroute van een mannelijke steenhommel *Bombus lapidarius* op 12 augustus 1947 (vrij naar HAAS, 1949).

Tijdens deze vlucht zette hij 20 maal het reukspoor "farnesol", afkomstig van de mandibulaklier, af op de vegetatie. De jonge wijfjes worden hierdoor gelokt. Het hoogste punt lag tussen 15 en 18 meter.

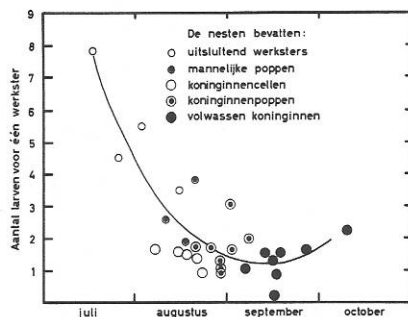
Wespen bouwen steeds nesten met een meerlagig omhulsel, waarin de horizontale raten onderling verbonden zijn door korte zuilen. De zeshoekige cellen staan vertikaal ingeplant met de opening naar beneden. (Vergelijk volgende tabel). Zoals de wespen, nestelen ook de hommels zowel boven- als ondergronds, met dit verschil echter dat zij een voorkeur hebben voor verlaten muizenholen of oude vogelnestjes. Elk nest wordt meestal omgeven door een omhulsel van droog plantaardig materiaal, terwijl vaak het binnende met een waslaag of hars wordt bedekt. Ronde wascellen, waarvan de opening naar boven is gericht, worden zowel naast als op elkaar gebouwd. Per cel worden - in tegenstelling tot wespen en bijen - meerdere eitjes afgezet. Daarnaast bevat het nest cellen met honing of stuifmeel.

Onze gedomesticeerde inheemse honingbij zal steeds nestelen in bovengrondse hollen, waarin meerdere vertikale wasraten worden gebouwd, terwijl de zeshoekige cellen min of meer horizontaal gelegen zijn. De dynamische mieren bezitten een soepel aanpassingsvermogen en benutten elk geschikt microbiotoop. Zij nestelen ofwel overwegend ondergronds in aardnesten, zowel onder stenen, mos, planteafval als rottende bladeren of overwegend bovengronds in vermolmden stronken, in dode takjes of in optorende koepels van fijn plantaardig materiaal.

|                    | <i>Vespinæ</i><br>(vouwwespen)                                             | <i>Bombinæ</i><br>(hommels)                         | <i>Apis mellifera</i><br>(honingbij)            | <i>Formicidæ</i><br>(mieren)                                            |
|--------------------|----------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| nest               | boven- of onder-<br>gronds in holten<br>of vrij in de open<br>lucht        | boven- of onder-<br>gronds in holten<br>lucht       | bovengronds in hol-<br>ten                      | boven-of/en on-<br>dergronds; in<br>stronken of in de<br>voet van bomen |
| broedplaats        | horizontale raten<br>met verticale cel-<br>len; celopening<br>naar beneden | verticale wascel-<br>len, met opening<br>naar boven | verticale raten<br>met horizontale<br>wascellen | kamers zonder re-<br>gelmaat verspreid<br>in het nest                   |
| sexuales           | monogyn, één gevleugelde koningin                                          |                                                     |                                                 | mono- of polygyn,<br>koningin steeds<br>ongevleugeld                    |
| overwinte-<br>ring | alleen jonge gevleugelde koninginnen                                       |                                                     | oude koningin met<br>werksters, zonder<br>broed | oude koningin of<br>koninginnen met<br>werksters; vaak<br>met broed     |
| aantal<br>soorten  | 8 (+ 3)                                                                    | ca 21 (+ 7)                                         | 1                                               | 55 (+ 2)                                                                |

(+) De getallen tussen haakjes slaan op het aantal parasitaire soorten ("koekoekssoorten"), waarbij een werksterkaste ontbreekt.

Tabel 2 : Eusociale staten bij de inlandse Hymenoptera



Figuur 4 : De verhouding larven / werkers in 28 nesten van Paravespula germanica (vrij naar SPRADBERY, 1965).

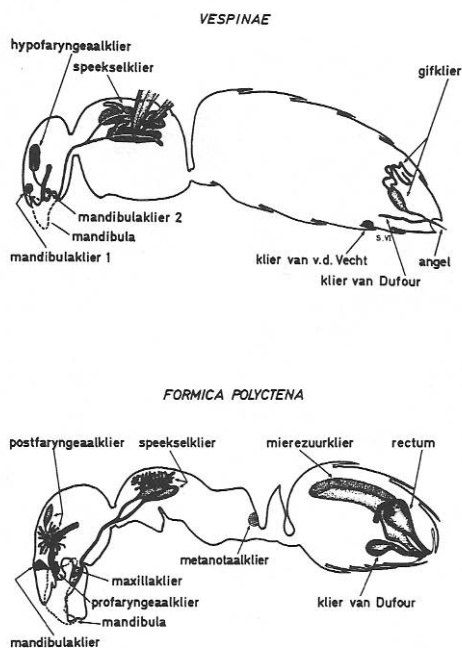
Zodra de populatie groeit, neemt de verhouding larven / werkers af, waardoor meer voedsel voor een individuele larve beschikbaar komt. Hierdoor ontstaat de mogelijkheid dat een dergelijke larve eerder zal uitgroeien tot koningin dan tot werkster. Elk van de onderscheiden data in het diagram slaat op een onderzocht nest.

Het polyethisme van de werksterkaste bij wespen en hommels uit zich in een verschillende graad van dominantie, waarbij de mate van ovarioleontwikkeling de grootste rol speelt. Zoals bij de honingbij, komt ook bij de hommels en mieren een wisseling voor van binnen- naar buitendienst, naargelang de arbeidsters ouder worden. Bij Apis mellifera is dit ouderdoms-polyethisme, waarin men normaliter drie fasen kan onderscheiden, zeer flexibel en kunnen de werkers gemakkelijk een fase overslaan of zelfs terugkeren naar een vroegere fase.

Niet alleen door verschillende dansen kunnen de werkers van de honingbij hun nestgenoten rekruteren en inlichtingen geven over de ligging en rijkdom van een nieuwe voedingsbron, zij zijn ook in staat deze te merken met een geurstof. De fourageersters van de wespen geven alleen de geur van de zojuist ontdekte voorraad aan elkaar door. Al zijn de arbeidsters van de mieren vleugelloos, zij zijn toch in staat te dansen, al is deze dans misschien minder sierlijk als bij hun gevleugelde ordesgenoten. Door beweging van kop en lichaam, vaak vergezeld van voedseloverdracht, prikkelen de thuiskomende fourageersters hun nestgenoten om een geurspoor te volgen naar de plaats waar zij nieuwe voorraden proviand gevonden hebben. Eveneens kan deze oproep tot gevolg hebben dat werkers de fourageersters volgen, waarbij zij contact met haar houden door de sprieten of alleen het vluchtige spoor volgen dat de gids ondertussen afgeeft.

Alarm wordt voornamelijk verwekt door chemische signalen, die afkomstig zijn van zeer verschillende bronnen. Daarenboven zullen mieren eveneens hun nestgenoten kunnen alarmeren door stridulatie of door klopsignalen met de kop.

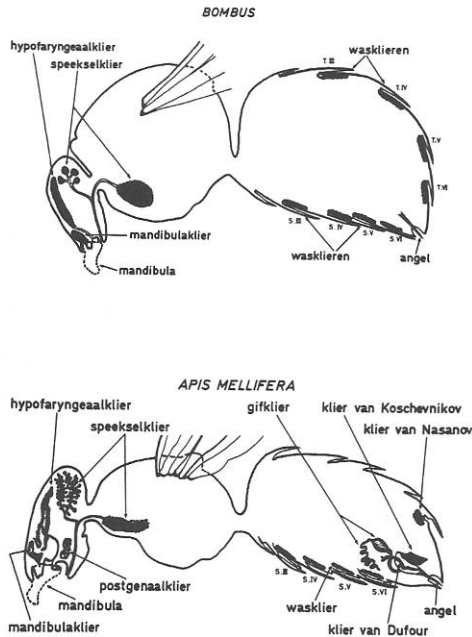
Bij de bruidsvlucht geven ofwel de wijfjes lokstoffen af, zoals bij de honingbij en bij vele mierensoorten, ofwel zijn de zwermferomonen afkomstig van de mannetjes. Mannelijke hommels bakenen voor de paring een territorium af, waarin zij, al rondvliegend, geursporen achterlaten op de aanwezige vegetatie (figuur 3).



Figuur 5 : De belangrijkste exocriene klieren bij de werksters van de eusociale Hymenoptera.

De hypofaryngeaalklier van wespen is synoniem met de maxillaklier van de mieren (zie ook figuur 6).





Figuur 6 : De belangrijkste exocriene klieren bij de werksters van de eusociale Hymenoptera.

De hypofaryngeaalklier van hommels en bijen is synoniem met de maxillaklier van de mieren. Bij de hommels zijn alleen de kop- en wasklieren weergegeven (zie ook figuur 5).

Summary : The author describes the difference between a precocial and an eusocial insect state. In the latter the usually well populated society consists of only one big family, with several generations living together in one nest, all the progeny being bred by one special caste, which shows a division of labour or polyethism. The development of the gonades is suppressed in almost all the morphs, which in this case do not participate in reproduction. The fundamental differences between the social states of Hymenoptera and termites are discussed. Furthermore, the author communicates data about the origin of eusocial states, the different kinds of caste, the nests and ways of living of several, mainly Belgian, Hymenoptera.

Résumé : L'auteur décrit la différence qui existe entre un état présocial et eusocial chez les Hyménoptères. Dans ce dernier état la société souvent nombreuse, se compose d'une seule grande famille, dont plusieurs générations vivent ensemble dans un seul nid, alors que toutes les descendance sont élevées par une caste spéciale. Ces descendance montrent au surplus une division de travail ou polyéthisme. Chez une grande quantité de sujets, la formation des gonades est supprimée et celles-ci ne prennent plus part à la reproduction. Les différences fondamentales entre l'état social des Hyménoptères et des termites sont commentées. L'auteur donne d'autre part des données au sujet de l'apparition des états eusociaux, de la formation de différentes castes, les espèces de nids et les différentes façons de vivre de divers Hyménoptères et principalement les espèces belges.

J.K.A. VAN BOVEN : Katholieke Universiteit Leuven  
Departement Biologie  
Afdeling Systematiek en Ecologie  
Naamsestraat 59  
B-3000 LEUVEN (België)

---