

Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den Hummelarten *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris* *

Differences in the Caste Determination between the Bumblebee Species
Bombus hypnorum and *Bombus terrestris*

PETER-FRANK RÖSELER

Zoologisches Institut II der Universität Würzburg

(Z. Naturforsch. 25 b, 543—548 [1970] ; eingegangen am 28. Dezember 1969)

In colonies of *Bombus hypnorum* reared in captivity all intermediate body sizes between worker and queen are produced, the body size being determined by the amount of food for the larvae. Queens are produced, if the larvae are fed sufficiently. In captivity queens are produced at every time of the colony development, if one worker has to feed only two larvae in the maximum. In experiments where queens founded a colony together with workers, the larvae of the first brood also developed into queens.

In *Bombus terrestris* the castes are more differentiated. Workers have a maximal body size and there are no intermediate sizes to the queen size. Larvae are determined alternatively to be workers or queens in the first 3½ days of the development. Experiments with fences show that the queen produces a pheromon which inhibits the workers from rearing new queens. Workers are not able to pass the inhibiting factor from one to another. The inhibition by the queen terminates near the end of the colony development.

Bei den Hummeln unterscheiden sich Arbeiterinnen und Königinnen morphologisch nur durch die Körpergröße. Allerdings variiert die Größe bei beiden weiblichen Formen, und von zahlreichen Arten sind auch Übergänge zwischen Arbeiterinnen und Königinnen bekannt geworden.

Die ersten Arbeiterinnen, die nach der Nestgründung im Frühjahr von der solitär lebenden Königin aufgezogen werden, sind klein. Im Verlauf der Volksentwicklung entstehen im Durchschnitt immer größere Tiere und schließlich Königinnen¹. Mit zunehmender Arbeiterinnen-Anzahl wird die Versorgung des Volkes immer besser und die Larven erhalten somit reichlicher Nahrung. Diese Beobachtungen führten zu der Annahme, daß die Körpergröße der Hummeln modifikatorisch durch die jeweilige Nahrungsmenge bedingt wird¹⁻⁴. Bei einigen Arten wie z. B. *Bombus agrorum*³ und *Bombus ternarius*⁴ entstehen trotz gleichmäßiger Zunahme der Arbeiterinnen-Anzahl Königinnen ohne Übergang. PLOWRIGHT und JAY⁴ nahmen an, daß für die alternative Entwicklung zu der einen oder anderen Form ein „switching-mechanism“ verantwortlich ist.

Die bisherigen Ergebnisse ließen die Frage offen, inwieweit allein die Nahrungsmenge, die die Larven

erhalten, für die Determination zu Arbeiterin oder Königin verantwortlich ist, oder ob noch andere regulierende Faktoren eingreifen. Vor allem fehlten Untersuchungen darüber, worin ein eventueller „switching-mechanism“ bestehen könnte.

Material und Methode

Ich untersuchte die beiden Arten *Bombus hypnorum* L. und *Bombus terrestris* L. Die Völker züchte ich von der Nestgründung an in einer Kombination aus Nist- und Flugkasten in einem klimatisierten Raum bei ca. 30 °C und ca. 60% rel. Luftfeuchtigkeit⁵. In dem Flugkasten wird Honigwasser gefüttert, der Pollen wird direkt in das Nest gegeben. Völker, die ich auf diese Weise in Gefangenschaft halte, besitzen immer ausreichende Nahrungsvorräte. Der limitierende Faktor für die Nahrungsmenge, die die Larven erhalten, wird hier allein durch das Verhältnis Anzahl der Arbeiterinnen zu Anzahl der Larven bestimmt.

Als Maß für die Körpergröße wählte ich die Flügelspannweite.

Ergebnisse

Bombus hypnorum: In einem *B. hypnorum*-Volk, das unter Zuchtbedingungen gehalten wird, entstehen die ersten Königinnen etwa 40–60 Tage nach dem

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

¹ P.-F. RÖSELER, Zool. Jb. Physiol. 74, 178 [1967].

² F. W. L. SLADEN, The humble bee, London 1912.

³ R. A. CUMBER, Trans. Roy. Entomol. Soc. London 100, 1 [1949].

⁴ R. C. PLOWRIGHT and S. C. JAY, Insect. Sociaux 15, 171 [1968].

⁵ P.-F. RÖSELER, Insect. sociaux 12, 105 [1965].

Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen¹. Eine typische Königin besitzt eine Flügelspannweite von ca. 35–39 mm. Meine Versuche sollten zeigen, ob die Aufzucht von Königinnen an eine bestimmte Phase der Volksentwicklung gebunden ist.

In einem Volk (Nr. 1969/17, Abb. 1) entfernte ich am 15. Tag, nachdem die ersten Arbeiterinnen geschlüpft waren, alle Brut bis auf eine Junglarvenwabe. Das Volk bestand während der Versuchsdauer aus der Königin und 23 Arbeiterinnen. Von den ins-

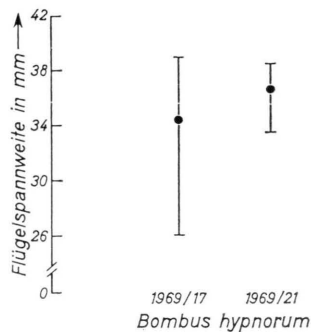


Abb. 1. Körpergröße (Flügelspannweite in mm) der weiblichen Nachkommen in 2 *B. hypnorum*-Völkern, aus denen alle Brut bis auf eine Larvenwabe entfernt wurde; Larven wurden zu Königinnen aufgezogen (weitere Erklärungen s. Text). Die Kreise symbolisieren die Mittelwerte, die senkrechten Linien verbinden den jeweils kleinsten und größten Wert.

gesamt 13 Larven entwickelten sich 6 zu Arbeiterinnen und 7 zu Königinnen. Auch die Larven aus den folgenden Eiablagen wurden bis auf einige Ausnahmen zu Königinnen aufgezogen.

In einem anderen Volk (Nr. 1969/21, Abb. 1) entfernte ich bereits am 3. Tag, nachdem die ersten Arbeiterinnen geschlüpft waren, alle Brut bis auf 2 Eiablagen. Gleichzeitig gab ich noch 10 frischgeschlüpfte Arbeiterinnen aus einem anderen Volk hinzu, so daß die Larven von der Königin und 15 Arbeiterinnen gefüttert wurden. Alle 18 Larven entwickelten sich zu Königinnen.

In weiteren Experimenten habe ich geprüft, ob sich auch bereits die ersten Larven, die von der Königin nach der Nestgründung normalerweise allein aufgezogen werden und Arbeiterinnen ergeben, unter geeigneten Bedingungen zu Königinnen entwickeln können. 6 Königinnen gab ich zur Nestgründung eine unterschiedliche Anzahl Arbeiterinnen hinzu. Die Größe der Nachkommen zeigt die Abb. 2. Der erste Wert zeigt als Vergleich die Größe der ersten Arbeiterinnen, die von Königinnen allein aufgezogen wurden. In diesen 5 Völkern fütterte eine

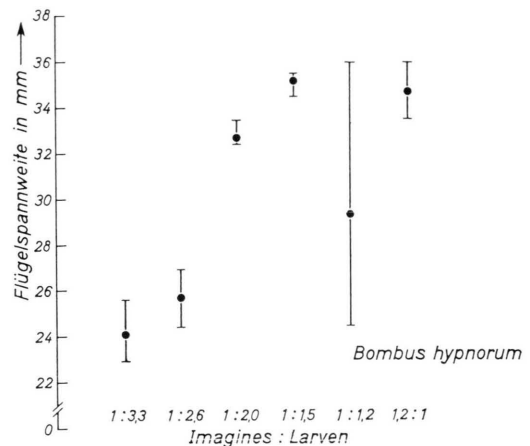


Abb. 2. Körpergröße der ersten Nachkommen in 6 *B. hypnorum*-Völkern in Abhängigkeit von dem Zahlenverhältnis Imagines : Larven.

Königin im Mittel 3,3 Larven. Die anderen Werte zeigen die Größe der ersten Nachkommen in den Völkern, in denen eine Königin mit Arbeiterinnen zusammen ein Nest gründete. Durch die Zugabe von Arbeiterinnen erreichte ich eine Verschiebung des Verhältnisses Anzahl der Imagines zu Anzahl der Larven von 1 : 2,6 bis 1,2 : 1. In all den Völkern, in denen eine Imago zwei oder weniger Larven versorgen mußte, wurden entweder alle ersten Larven oder einige von ihnen zu Königinnen aufgezogen.

Das Verhältnis Anzahl der Arbeiterinnen zu Anzahl der Larven, das für die Aufzucht von Königinnen notwendig ist, habe ich noch durch folgende Versuche bestimmt: Ich isolierte Larvenwaben mit einer unterschiedlichen Anzahl frischgeschlüpfter Arbeiterinnen. Die Ergebnisse bestätigen die obigen Befunde: Bei einem Zahlenverhältnis Arbeiterinnen zu Larven von 1 : 1,8 wurden noch Königinnen aufgezogen.

Die verschiedenen Ergebnisse zeigen, daß bei *B. hypnorum* die Nachkommen je nach der Nahrungsmenge unterschiedlich groß sind. Die Determination zu Königin oder Arbeiterin erfolgt bei dieser Art also nicht alternativ. Unter Zuchtbedingungen können zahlreiche Zwischenformen entstehen, die sich von der Morphologie her nicht ohne weiteres den Arbeiterinnen oder Königinnen zuordnen lassen¹. Die Aufzucht von Königinnen ist in jeder Phase der Volksentwicklung möglich, auch die ersten Larven können sich zu Königinnen entwickeln. Voraussetzung für die Aufzucht von Königinnen ist ein günstiges Verhältnis Anzahl der Arbeiterinnen zu

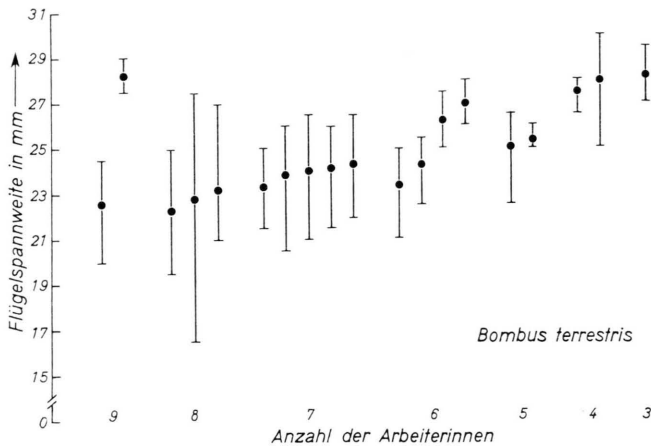


Abb. 3. Körpergröße der ersten Nachkommen in 19 *B. terrestris*-Völkern, in denen Königinnen allein die Larven aufzogen, in Abhängigkeit von der Anzahl der Larven.

Anzahl der Larven, damit diese optimal ernährt werden können.

Bombus terrestris: Ich isolierte Larvenwaben mit einer unterschiedlichen Anzahl frischgeschlüpfter Arbeiterinnen und bestimmte das Verhältnis Arbeiterinnenanzahl zu Larvenanzahl, das für die Aufzucht von Königinnen notwendig ist. Wie bei *B. hypnorum* entstehen Königinnen nur, wenn eine Arbeiterin nicht mehr als zwei Larven füttert; so wurden noch bei einem Zahlenverhältnis von 1 : 1,7 Königinnen aufgezogen, bei 1 : 2,3 dagegen nur Arbeiterinnen.

Weiterhin prüfte ich im Vergleich zu *B. hypnorum*, ob auch bei *B. terrestris* Königinnen in jeder Phase der Volksentwicklung entstehen können. Die Abb. 3 zeigt die Größe der ersten Arbeiterinnen, die nach der Nestgründung jeweils von einer Königin allein aufgezogen wurden. Die Anzahl der ersten Arbeiterinnen reichte in den 19 Völkern von 3 bis 9. Je weniger Larven eine Königin aufzieht, desto größer sind diese im Durchschnitt und desto weniger variiert die Größe. Die größten dieser ersten Arbeiterinnen besitzen eine Flügelspannweite von 29 bis 30 mm.

Die solitären Königinnen zogen mindestens 3 Larven auf. In 9 Versuchen gab ich den Königinnen Arbeiterinnen zur Nestgründung hinzu und versuchte so, das Zahlenverhältnis von 1 : 3 in den optimalen Bereich zu verschieben (Abb. 4). In 5 dieser Völker hatte eine Imago weniger als zwei Larven zu füttern; trotz dieses optimalen Futterangebotes für die Larven entwickelte sich keine zu einer Königin. Die größten Arbeiterinnen hatten eine Flügelspannweite von ca. 30 mm.

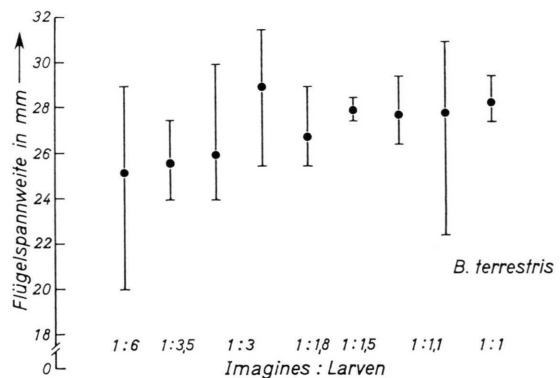


Abb. 4. Körpergröße der ersten Nachkommen in 9 *B. terrestris*-Völkern, in denen Königinnen mit Arbeiterinnen zusammen die Larven aufzogen, in Abhängigkeit von dem Zahlenverhältnis Imagines : Larven.

Bei Anwesenheit einer Königin scheint also die Aufzucht neuer Königinnen zu unterbleiben; denn isolierte Arbeiterinnen hatten noch bei einem Zahlenverhältnis von 1 : 1,7 Königinnen aufgezogen. Dieses Ergebnis führte zu der Arbeitshypothese, daß bei *B. terrestris* die Königin die Aufzucht von Königinnen zu hemmen vermag.

In weiteren Versuchen prüfte ich, ob die Hemmwirkung der Königin nur auf die allererste Phase der Volksentwicklung beschränkt oder noch in einem späteren Stadium wirksam ist. Wie in den entsprechenden Experimenten bei *B. hypnorum* entfernte ich in 3 Völkern alle Brut und ließ nur eine Larvenwabe im Nest. Die experimentellen Angaben für die einzelnen Völker lauten: Volk-Nr. 1968/29, Versuchsbeginn 15 Tage nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen, Volksstärke 21 Arbeiterinnen, Zahlenverhältnis Arbeiterinnen zu Larven 3 : 1; Volk-

Nr. 1968/24, Versuchsbeginn 30 Tage nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen, Volksstärke 20 Arbeiterinnen, Zahlenverhältnis Arbeiterinnen zu Larven 1,2 : 1; Volk-Nr. 1969/34, Versuchsbeginn 11 Tage nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen, Volksstärke 27 Arbeiterinnen, Zahlenverhältnis Arbeiterinnen zu Larven 1,7 : 1. Die Ergebnisse zeigt die Abb. 5. In allen 3 Völkern wurde keine Königin aufgezogen, obwohl das Verhältnis fütternder Arbeiterinnen/Königinnen zu Larven mit 1,2 : 1 bis 3 : 1 optimal war.



Abb. 5. Körpergröße der Nachkommen in 3 *B. terrestris*-Völkern, aus denen alle Brut bis auf eine Larvenwabe entfernt wurde (weitere Erklärungen s. Text).

Der Einfluß der Königin auf die Kasterdetermination bei *B. terrestris* soll zusammenfassend an einem Volk gezeigt werden (Abb. 6). Aus dem Volk 1968/34 habe ich am 31. Tag, nachdem die ersten

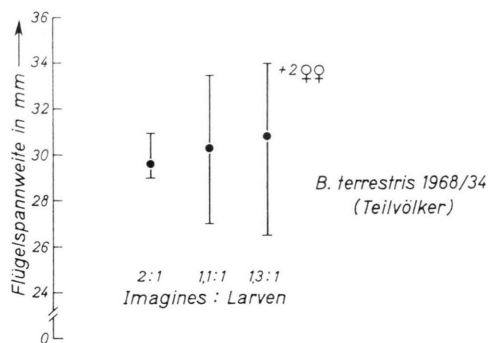


Abb. 6. Körpergröße der Nachkommen in 3 Teilvölkern, die aus einem *B. terrestris*-Volk gebildet wurden (weitere Erklärungen s. Text).

Arbeiterinnen geschlüpft waren, 3 neue Völker gebildet. Jedes dieser Teilvölker erhielt Arbeiterinnen und Larven gleicher Altersstufen:

1. Das erste Teilvolk erhielt die Königin des Ausgangsvolkes. Arbeiterinnen/Königin-Anzahl: Larvenanzahl 2 : 1. Es wurden nur Arbeiterinnen aufgezogen.

2. Das zweite Teilvolk erhielt eine andere Königin. Arbeiterinnen/Königin-Anzahl : Larvenanzahl 1,1 : 1. Es wurden nur Arbeiterinnen aufgezogen.
3. Das dritte Teilvolk bestand aus Arbeiterinnen ohne Königin. Arbeiterinnen-Anzahl : Larvenanzahl 1,3 : 1. Es wurden Arbeiterinnen und Königinnen aufgezogen.

Die Hemmwirkung der Königin erlischt im Verlauf der Volksentwicklung. In 2 Versuchen gab ich den isolierten Arbeiterinnen eine alte Königin aus Völkern hinzu, in denen bereits Geschlechtstiere aufgezogen wurden. Das Zahlenverhältnis Arbeiterinnen zu Larven betrug 1 : 1 bzw. 1 : 1,3. In beiden Völkern entwickelten sich Larven zu Königinnen.

In *B. hypnorum*-Völkern entstanden unter experimentellen Bedingungen zahlreiche Zwischenformen in der Körpergröße zwischen typischen Arbeiterinnen und Königinnen. Bei *B. terrestris* ließ sich ein solch kontinuierlicher Übergang zwischen beiden Formen nicht nachweisen. In den Versuchen, in denen Larven zwar optimal ernährt wurden, eine Königin aber die Aufzucht neuer Königinnen hemmte, entstanden Arbeiterinnen nur bis zu einer bestimmten Körpergröße. Dieser obere Grenzwert in der Größe der Arbeiterinnen liegt bei 30 – 35 mm Flügelspannweite. Königinnen besitzen demgegenüber eine Flügelspannweite von 38 – 42 mm. Damit liegt bei *B. terrestris* offenbar eine alternative Entwicklung zu Arbeiterin oder Königin vor.

Die Larve von *B. terrestris* muß also in irgendeiner Phase ihrer Entwicklung zu der einen oder anderen Form determiniert werden. Um diese Determinationsphase zu bestimmen, habe ich in 14 Experimenten Larven verschiedener Altersstufen mit frischgeschlüpften Arbeiterinnen isoliert. Es zeigte sich, daß die Determinationsphase in den ersten 3,5 Tagen liegt (Abb. 7). Larven bis zu einem Alter von 3,5 Tagen, die isoliert wurden, konnten unter optimalen Bedingungen zu Königinnen aufgezogen werden, ältere dagegen nur zu Arbeiterinnen.

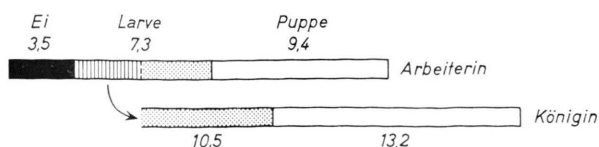


Abb. 7. Entwicklungsdauer von Arbeiterinnen und Königinnen von *B. terrestris*. Die Determinationsphase (senkrecht schraffiert) liegt in den ersten 3,5 Larventagen.

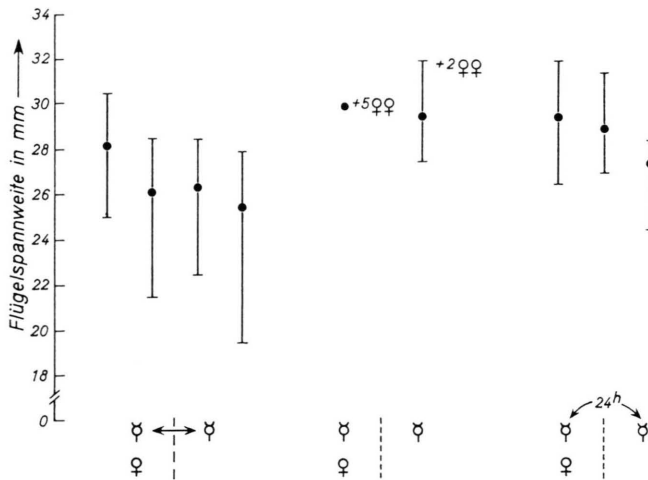


Abb. 8. In *B. terrestris*-Völkern wurden in 3 Versuchsgruppen Larven durch verschiedene Gitter von der Königin isoliert (s. Text). Die Abb. zeigt die jeweilige Versuchsanordnung (unten) und die Größe der isoliert aufgezogenen Nachkommen (oben).

Es blieb die Frage zu klären, auf welche Weise *B. terrestris*-Königinnen die Entwicklung der Larven steuern. Hierzu führte ich folgende Versuche durch (Abb. 8):

1. Ich teilte den Zuchtkasten durch ein Gitter in zwei Abteilungen. Die Maschen des Gitters waren gerade so groß, daß zwar die Arbeiterinnen hindurchgelangen konnten, nicht aber die Königin. Auf der einen Seite des Gitters war die Königin mit einigen Puppen, auf der anderen Seite eine Larvenwabe. Die Larven konnten also nur von den Arbeiterinnen gefüttert werden; die Arbeiterinnen ihrerseits aber hatten Kontakt mit der Königin. Wie die Abb. 8 zeigt, wurden in allen 5 Versuchen nur Arbeiterinnen aufgezogen.
2. Ich fügte in den Zuchtkasten ein engmaschiges Gitter ein, das auch für Arbeiterinnen undurchlässig war, und isolierte so eine Gruppe von frischgeschlüpften Arbeiterinnen mit einer Larvenwabe. Die isolierten Arbeiterinnen standen also im Duftkontakt mit der Königin; sie konnten außerdem durch das Gitter mit den Arbeiterinnen des Hauptnestes Kontakt haben. In diesen Versuchen wurden Larven zu Königinnen aufgezogen.
3. Wie in der Versuchsanordnung 2 setzte ich ein für Arbeiterinnen undurchlässiges Trenngitter ein und isolierte so eine Larvenwabe. In das Hauptnest zu der Königin wie zu der abgeteilten Wabe kam die gleiche Anzahl frischgeschlüpfter Arbeiterinnen. Alle 24 Stdn. wurden die beiden Arbeiterinnengruppen gegeneinander ausgetauscht. So waren alle Arbeiterinnen abwechselnd 24 Stdn.

bei der Königin und 24 Stdn. auf der isolierten Wabe. In diesen Versuchen wurden Larven nur zu Arbeiterinnen aufgezogen.

Die Königin von *B. terrestris* beeinflusst die Larven also nicht direkt in ihrer Entwicklung. Sie gibt vielmehr eine Information an die Arbeiterinnen weiter, die ihrerseits die Aufzucht der Larven regulieren. Die Art der Information ist noch unklar. Da Hummeln sich nicht gegenseitig füttern und putzen, vermute ich, daß die Königin eine Substanz im Nest verteilt, die die Arbeiterinnen wahrnehmen. Ihrer Wirkung nach müßte diese Substanz den Pheromonen zugerechnet werden.

Diskussion

Bei den Hummeln lassen sich bisher zumindest zwei Formen der Kastendetermination nachweisen. Den ursprünglichen Typ repräsentiert die Art *B. hypnorum*. Arbeiterinnen und Königinnen sind morphologisch nicht exakt geschieden; unter experimentellen Bedingungen können alle Zwischenformen in der Körpergröße entstehen, die eine kontinuierliche Reihe von typischen Arbeiterinnen zu typischen Königinnen bilden. Die Körpergröße wird modifikatorisch durch die Nahrungsmenge bestimmt. Larven entwickeln sich dann zu Königinnen, wenn sie optimal ernährt werden. Ist diese Voraussetzung im Volk gegeben, so können weibliche Larven in jeder Phase der Volksentwicklung zu Königinnen aufgezogen werden.

Abgeleitet erscheint dagegen die Art der Kastendetermination bei *B. terrestris*. Arbeiterinnen be-

sitzen eine maximale Körpergröße und es gibt keine Übergänge zur Größe der Königinnen. Damit ist die Differenzierung der Kasten schon weiter fortgeschritten. Die Entwicklung zu der einen oder anderen Form erfolgt alternativ. Die Determinationsphase liegt in den ersten 3,5 Larventagen; ältere Larven können nur noch zu Arbeiterinnen aufgezogen werden. Auch bei *B. terrestris* ist eine optimale Ernährung der Larven Voraussetzung für die Entwicklung zu Königinnen. Die Aufzucht der einen oder anderen Form vermögen Königinnen und Arbeiterinnen jedoch zu regulieren. Von der Nestgründung an gibt die Königin einen Hemmstoff ab,

der die Aufzucht von Königinnen unterdrückt. Die Hemmwirkung erlischt erst gegen Ende der Volksentwicklung. Die Versuche mit Trenngittern deuten darauf hin, daß die Königin ein Pheromon im Nest verteilt, das die Arbeiterinnen veranlaßt, Larven nur zu Arbeiterinnen aufzuziehen. Diese Regulation der Kastenbildung verbunden mit der Determinationsphase in der Larvenentwicklung scheint dem „switching-mechanism“ zugrunde zu liegen. Wodurch letztlich aber die Determination der Larven erfolgt und welche differentiellen Entwicklungsprozesse in den Larven ausgelöst werden, bleibt noch zu untersuchen.