

Sozialstruktur und ihre Rolle in der Populationsdynamik von Furchenbienen (Apoidea:Halictinae).

Gerd Knerer (Department of Zoology, University of Toronto, Toronto, Canada).

Populationsbegrenzungen sind heute bereits von den verschiedensten Tieren und allen grösseren Gruppen bekannt. Vögel besonders haben Mechanismen wie territoriales Verhalten oder Hierarchien entwickelt, die direkte Konkurrenz um Requisite wie Nahrung einschränken oder völlig vermeiden. Ein hoher Rang in einer Hierarchie oder Besitz eines Territoriums gewährleistet Fortpflanzungsprivilegien, während eine niedere Stellung oder der Mangel eines Arealbesitzes oft von physiologischer Kastration der Betroffenen begleitet sind.

Insekten, die wegen ihrer Bevölkerungszunahme hinlänglich berühmt sind, haben trotzdem gelegentlich Wege gefunden, die die potentielle logarithmische Vermehrung unterbindet und dadurch den katastrophalen Abbau des natürlichen Futterreservoirs verhindert. Soziale Insekten haben sich speziell mit diesem Problem auseinandersetzen müssen, da viele Kolonien von Bienen, Wespen und auch Ameisen von einer einzigen überwinternten Königin gegründet werden um dann während des Sommers aufs Hundert- oder Tausendfache anzuwachsen. Je sozialer diese Gesellschaften sind, desto grösser werden die Kolonien und desto intensiver muss um Nahrung gesucht werden. Eine frühzeitige Erschöpfung der Nahrungsquellen kann schnell zu verschwenderischen Verlusten der heranwachsenden Brut führen und sogar den Ausfall der sexualen Generation zur Folge haben. Viele Königinnen von sozialen Wespen und Hummeln kämpfen deshalb im Frühling um einige wenige "annehbare" Neststätten, die bald von getöteten Tieren

umgeben sind, doch gleichwohl eine bestimmte Bevölkerungsdichte dieser Arten zur Folge hat. Dieses System erklärt auch die Misserfolge von künstlichen Hummelnestern, die in relativer geringer Zahl von den Königinnen angenommen werden, obwohl Erfolg in den Gegenden grösser ist, wo mehr Hummeln zu finden sind.

Furchenbienen können einige Hinweise in der Entstehung einer Bevölkerungskontrolle geben. Die Gruppe umfasst solitäre wie auch soziale Vertreter und über 2000 Arten sind von allen Faunenkreisen beschrieben worden. In den meisten Halictinen überwintern nur die begatteten Königinnen, um im nächsten Frühjahr ihre Nester zu gründen. Die solitären Arten ziehen darin eine Generation von Männchen und Weibchen auf, von denen nur die letzteren den Winter überleben. Pollen und Nektar werden nur von den Nestgründerinnen gesammelt, während die neuen Weibchen bis zum folgenden Jahr keinen Pollen sammeln. Eine zusätzliche Sommergeneration ändert dieses Bild sofort, sobald sich die neugeschlüpften Weibchen bei der Nesttätigkeit beteiligen und ihre Mütter in der Brutaktivität unterstützen. Dadurch wirken sie auf das Nahrungsreservoir ihrer Umgebung ein, wie das speziell bei den grossen Kolonien des Evylaeus malachurus der Fall ist. Diese hochentwickelte soziale Furchenbiene erzeugt in monogynen Nestern 2 bis 3 distinkte und progressiv umfangreichere Bruten von Arbeiterinnen, die solche Kolonien im Juli auf ein Vielfaches der Frühjahrsbevölkerung anwachsen lassen. Die zahlreichen Königinnen, die gegen Ende des Sommers erzeugt werden, würden jährlich eine geometrische Zunahme der Nester garantieren, sobald genügend Nistgelegenheiten vorhanden wären und die Vermehrung durch keine anderen Faktoren beeinflusst wird. Beobachter des E. malachurus betonten jedoch seit langem, dass die Nist-

plätze eine bemerkenswerte Stabilität zeigten, die oft Jahrzehnte unvermindert anhält und immer in den gleichen Teilen eines Terrains zu finden sei. Parasiten wie Sphcodes monilicornis and Myrmilla capitata können kaum für solch ein feines Gleichgewicht verantwortlich gemacht werden, da die periodische und lokale Natur des Parasiteneffektes bedeutend grössere Schwankungen hervorrufen würde. Offenbar ist ein Buffersystem im Spiele, das die erwarteten Oszillationen dämpft und eine ziemlich konstante Durchschnittsbevölkerung zur Folge hat.

Dieser Mechanismus scheint in E. malachurus mit der Gründung der Nester im Frühjahr zusammenzuhängen, deren Zahl durch einen lokalen Schwellenwert bestimmt ist. Die Nestbesitzerinnen erzeugen Nachkommen, während besitzlose Weibchen als Reserven wochenlang herumfliegen, ohne ein eigenes Nest zu gründen. Diese Situation wurde im Frühling 1967 im Friedhof von Gardanne in der Provence eingehend studiert. Dort konstruierten überwinternte Weibchen bereits Ende Februar ihre Nester und versorgten von 4 bis 11 Brutzellen, bevor sie die Nester bis zum Schlüpfen der ersten Arbeiterinnenbrut verschlossen. Zur gleichen Zeit flogen weitere tausende Königinnen herum, die sich durch nichts von ihren Schwestern unterschieden, doch statt der eigenen Nestkonstruktion die Nester ihrer arbeitsfreudigeren Kolleginnen vorzogen. Zu diesem Zwecke flogen sie niedrig über die Nestaggregationen und schlüpfen gelegentlich in ein Nest, das sie dann oft gegen die zurückkehrende Pollensammlerinnen verteidigten.

Sollte dieses eigenartige Verhalten tatsächlich durch die örtliche Situation bedingt sein, so müsste eine Änderung eines oder mehrerer ökologischer Faktoren auch einen Verhaltenswechsel verursachen. Die Entfernung einer Nestbesitzerin sollte daher die Übernahme des Nestes durch

ein Reservenweibchen erwarten lassen. Dies trat auch in allen zehn Nestern ein, die am 5. April 1967 für ein solches Experiment benutzt wurden. Die neuen Königinnen begannen binnen 2 Tagen mit dem Pollensammeln und wurden am dritten Tag selbst vom Nest genommen. Am folgenden Tag, oder bereits nach 10 Minuten, waren die Nester wieder alle besetzt und Pollensammeln wurde erneut beobachtet. Der gleiche Prozess wurde in diesen Nestern noch zweimal mit dem gleichen Erfolg wiederholt.

Die Reserven können auch in eine andere Umgebung gebracht werden, wo die Inhibitionsstimuli fehlen, und so eine Verhaltensdifferenz ergeben. Mehr als ein dutzend Reserven wurden deshalb in Gardanne gefangen, nach Paris verfrachtet, wo sie von Mme. C. Plateaux-Quénu in Gruppen zu drei in Zuchtkäfige mit Nistgelegenheit gegeben wurden. Auch hier begannen über 90% dieser Weibchen mit der Konstruktion eines Nestes, in dem eine normale Brut von Arbeiterinnen aufgezogen wurde. Der Schwellenwert für die Zahl der Nester wurde unter Laborbedingungen anscheinend unterboten, so dass die Inhibition prompt aufgehoben wurde. Das gleiche kann auch unter natürlichen Verhältnissen geschehen, sobald die Mehrzahl der Nester die Brutstätigkeit im Frühjahr beendet haben. Diese Unterbietung der magischen Nummer wurde im Jahre 1967 um den 10. April herum erreicht, als plötzlich über Nacht eine grosse Anzahl von neuen Nestern erschien, die als Phase II bis zum Ende des Monats versorgt wurden. Stark abgeflogene Reserven wurden selbst noch im Mai gefangen und es war dann offenbar, dass diese Tiere niemals an der Reproduktion teilnehmen würden.

Soziale Halictinen mit einer einzigen Sommerbrut von Arbeiterinnen erreichen nicht die Fertilität von E. malachurus und die Evolution einer Populationskontrolle war

deshalb weniger aktuell. E. cinctipes von Nordamerika, zum Beispiel, gehört zu den häufigsten Arten in Ontario, ohne

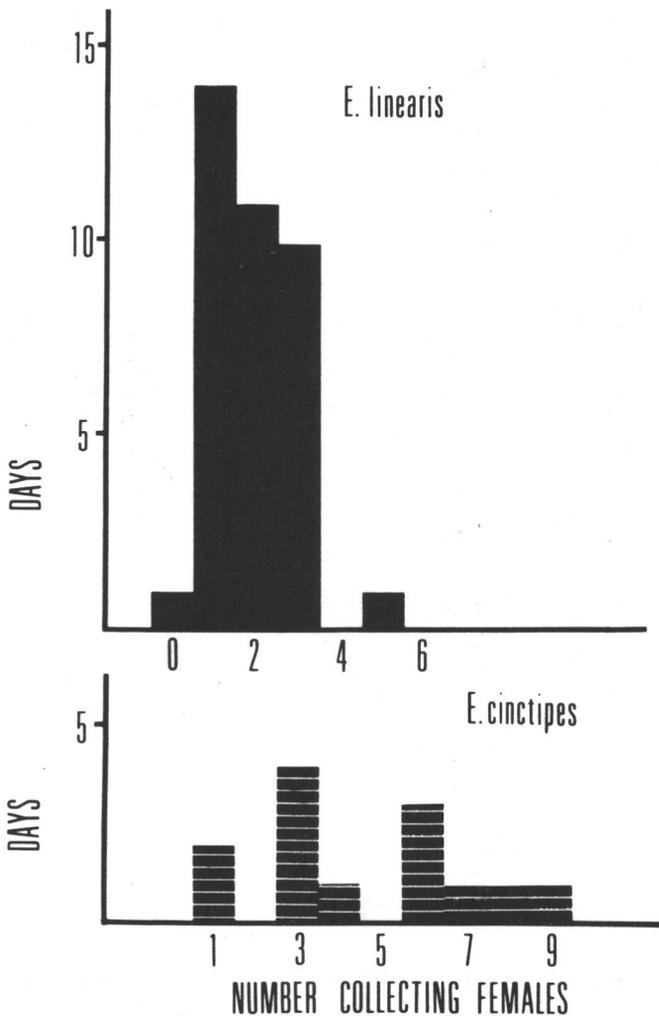


Abb.1. Unterschied zwischen E. linearis und E. cinctipes in der täglichen Anzahl von Pollensammlerinnen in einem Zuchtkäfig. Die Tätigkeitsphase ist kompakt in cinctipes, ausgezogen in linearis.

das ich bisher einen Kontrollmechanismus finden konnte. Doch werden oft weniger als 20 neue Königinnen in einem Nest erzeugt und nasses Frühlingswetter dezimiert die Sommerbrut oft beträchtlich. Die weitverbreitete Art E. linearis, nahe verwandt mit E. malachurus, baut oft Nester in riesigen Aggregationen, die leicht zur örtlichen Pollenverknappung führen können. Es ist deshalb kei-

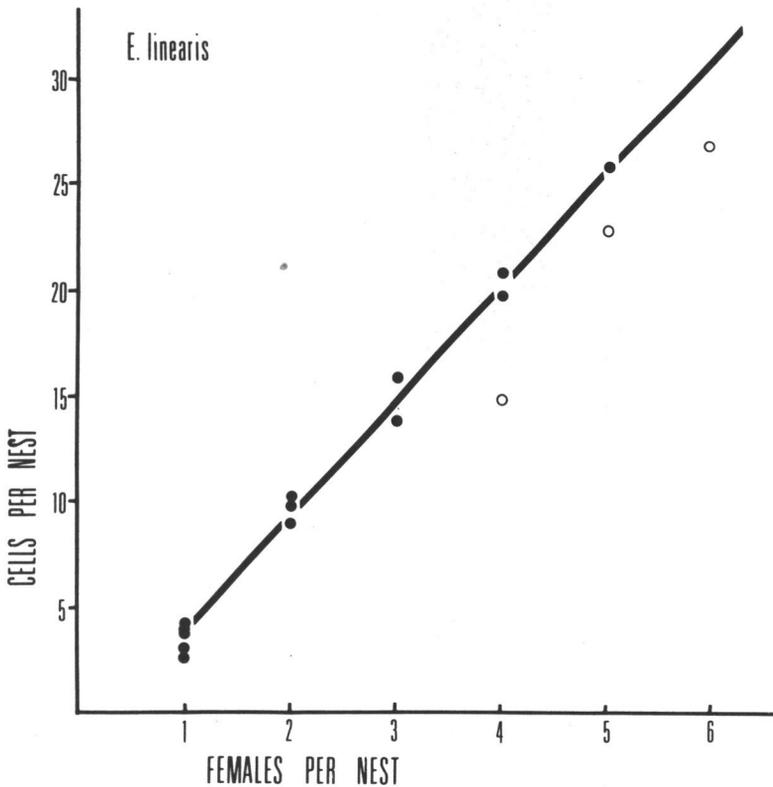


Abb.2. Verhältnis zwischen der Zahl der Königinnen in polygynen Nestern und den Brutzellen (Arbeiterinnen) produziert. Offene Kreise: Nester noch aktiv.

ne Überraschung, dass diese Art gleich zwei Mechanismen hat, die eine unvorteilhafte Zunahme der lokalen Population verhindern. Die erste ähnelt die des malachurus und kann experimentell gezeigt werden. Wenn eine grosse Anzahl von Weibchen in einem Zuchtkäfig ausgesetzt wird, dann sind Nestgründung und Pollensammeln nicht synchronisiert, sondern werden über eine lange Zeitspanne ausgedehnt, so dass nur 2 bis 3 Weibchen täglich an den Blüten tätig sind. Der Gegensatz zum E. cinctipes, der keine derartige Kontrolle aufweist, ist augenscheinlich (Abb.1 ).

Interessanterweise ist im zweiten Mechanismus eine Kondensation der überwinterten Königinnen in polygyne Verbände gegeben, wo eine Königin die Eier legt während die anderen Weibchen als Arbeiterinnen fungieren. Die bessere Verteidigung eines polygynen Nestes ist durch die Gesellschaft garantiert und dies trägt zur Stabilität der Aggregation bei, da diese Nester eine geringere Mortalität aufweisen als solche mit nur einer einzigen Königin. Dies ist letzten Endes auch im Sommer der Fall, wo die Sicherheit des Nestes durch eine höhere Zahl von Arbeiterinnen gewährleistet wird (Abb.2).