

Hommels als bloembezoekers: bestuivers en profiteurs

Hommels zijn belangrijke bloembezoekers en bestuivers. De bloemkeuzes en het gedrag van individuele hommels bepalen de zaadzetting van een plant. De beloning in de vorm van nectar en stuifmeel bepaalt hoeveel nakomelingen een hommelskolonie voortbrengt. Dit artikel bespreekt, behalve wat nu typische 'hommelplanten' zijn, ook de bezoekfrequentie per bloem in relatie tot de nectarproductie, bloem- en plaatstrouw en vliegafstanden.

Entomologische Berichten 62(3-4): 73-81

Trefwoorden: bezoekdruk, fenologie, afstanden, foerageergebied, nectar, bestuivingsefficiëntie

Fenologie

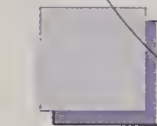
In het voorjaar begint het werkzame leven van een hommelskoningin en in de loop van het seizoen eindigt het, nadat zij werksters, mannetjes en nieuwe koninginnen heeft voortgebracht. Overwinterende hommelskoninginnen ontwaken doordat de temperatuur van de grond stijgt. Haar eerste activiteiten zijn zonnen en nectar verzamelen. Nadat een nestplaats gevonden is wordt er ook stuifmeel verzameld (figuur 1). Koninginnen leven ongeveer een jaar, waarvan ze een groot deel in winterrust doorbrengen. Geschat wordt dat werksters tussen de drie en twaalf weken leven en mannetjes tussen de twee en acht weken (Von Hagen 1994).

De ene soort hommel heeft een veel korter vliegseizoen dan de andere. Soorten die vroeg ontwaken, bijvoorbeeld (kleine) aardhommel, veenhommel en weidehommel (*Bombus lucorum*/*B. terrestris*, *B. jonellus* en *B. pratorum*; alle korttongige soorten) zijn soms al eind januari-begin februari te vinden op bloeiende wilgen. Langtongige soorten (akkerhommel en tuinhommel, *B. pascuorum* en *B. hortorum*) ontwaken later, in april-mei (Prys-Jones & Corbet 1987). De veenhommel en de weidehommel gaan al in winterrust wanneer de zomer nog moet beginnen (juni), maar werksters van de akkerhommel vliegen soms nog in november.

Het hele hommelleven draait op twee producten afkomstig van planten: nectar (suikers; brandstof) en stuifmeel (eiwitten; bouwstof). Er moeten dus geschikte plantensoorten bloeien gedurende de hele periode dat hommels actief zijn. Hommelskoninginnen besteden een groot deel van hun tijd in het voorjaar aan het verzamelen van nectar (Prys-Jones & Corbet 1987). Wanneer deze periode gunstig verloopt, doordat verschillende plantensoorten bloeien die veel nectar bevatten en het gunstig vliegweer is, kan men veel hommels-

Manja M. Kwak

Laboratorium voor Plantenoecologie
Rijksuniversiteit Groningen
Postbus 14
9750 AA Haren
M.M.Kwak@biol.rug.nl



werksters en mannetjes verwachten. Hommels worden zelden foeragerend op iets anders dan bloemen aangetroffen. Herrera (1996) nam hommels waar op aas en op uitwerpselen van vogels en van zoogdieren (waaronder de mens), mogelijk bezocht als alternatief voor stuifmeel als stikstofbron.

Hommelplanten

Hommels verzamelen stuifmeel en nectar op een groot aantal plantensoorten (Kwak & Tieleman 1995, Kwak 1997a). Een gebied met een opeenvolging van bloeiende plantensoorten die hommels wat te bieden hebben kan leiden tot een grote hommelsrijkdom. Vooral vroeg in het seizoen bloeien soorten waarop hommels (bijna) de enige bezoekers zijn. Smeerwortel (*Symphytum officinale*) neemt een belangrijke positie in: de soort bloeit lang, levert veel nectar per bloem en de plant bloeit na het maaien opnieuw. In juli en augustus bloeien veel plantensoorten met minder gespecialiseerde bloemen: stijf havikskruid (*Hieracium laevigatum*), boerenwormkruid (*Tanacetum vulgare*) en wilgenroosje (*Chamerion angustifolium*), waarop dan ook andere insectensoorten te vinden zijn. Plantensoorten die (bijna) uit-



Figuur 1. Nest van een akkerhommel met diverse stadia van broed. *The nest of Bombus pascuorum with various stages of brood.*



Figuur 2. Een akkerhommel bezoekt veldsalie; de meeldraden raken het achterlijf van de hommelm.

Bombus pascuorum visiting *Salvia pratensis*; the anthers touch the abdomen of the bumblebee.

sluitend door hommels bezocht worden zijn bijvoorbeeld witte dovenetel (*Lamium album*), ratelaarsoorten (*Rhinanthus spec.*) en veldsalie (*Salvia pratensis*; figuur 2), reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*) en gewoon vingerhoedskruid (*Digitalis purpurea*; figuur 3a). Meestal hebben dergelijke soorten grote bloemen met een wat ingewikkelde bouw en kunnen ze een behoorlijke hoeveelheid nectar bevatten. Voor de bestuiving van dergelijke plantensoorten zijn hommels onmisbaar (Kwak & Tieleman 1994, Kwak *et al.* 1996; figuur 4).

Op veel plantensoorten moet het stuifmeel en/of de nectar gedeeld worden met andere insecten: andere bijensoorten, wespen, zweefvliegen en vlinders (figuur 3a). Die planten hebben meestal, maar niet altijd, bloemen die in een aar of bloemhoofdje gerangschikt zijn. Elke bloem op zich bevat weinig nectar, maar doordat in korte tijd verscheidene bloempjes lopend bezocht kunnen worden kan een hommelm toch voldoende verzamelen. Met name korttongige hommelsorten zoals de weide- en beide aardhommels (figuur 5) bezoeken plantensoorten die ook bezocht worden door de honingbij (*Apis mellifera*) en de snuitzweefvlieg (*Rhingia campestris*), soorten met een ongeveer even lange tong: katentstaart (*Lythrum salicaria*), helmkruid (*Scrophularia nodosa*), gewoon biggekruid (*Hypochaeris radicata*), sintjanskruid (*Hypericum perforatum*) en hondsdraf (*Glechoma hederacea*; figuur 3a). Langtongige hommelsorten (bijvoorbeeld tuin- en akkerhommel) zijn de enige bezoekers op bloemen met zeer diep verborgen nectar, zoals dauwnetel (*Galeopsis speciosa*), rode klaver (*Trifolium pratense*) en geel vingerhoedskruid (*Digitalis lutea*; figuur 4).

Het aantal bezoeken per bloem, hoofdje of scherm dat een plantensoort per tijdseenheid ontvangt is zeer verschillend (figuur 3b). In de eerste plaats hangt dit af van de hoeveelheid nectar die een bloem produceert. De kleine, weinig opvallende bloemen van helmkruid hebben veel nectar te bieden en de nectar wordt snel weer aangemaakt (tabel 1). Dit verklaart het grote aantal bezoeken per bloem per uur (figuur 3b). Ook het aantal bloemen van dezelfde of een andere soort in de buurt bepaalt mede het aantal bezoeken dat een bloem krijgt. Is er veel aanbod dan kunnen insecten zich verdelen over de (verschillende) bloemen. Veel bloemen trekken veel insecten aan, maar het aantal bezoe-

Tabel 1. Nectaraanmaak in volume en suiker per uur (overdag) van vier voor hommels belangrijke plantensoorten. Per plantensoort zijn tenminste tien bloemen gemeten.

Nectar production (volume and sugar) per hour (during daylight) of four major plant species for bumblebees. Sample size was at least ten flowers per plant species. Hondsdraf = Glechoma hederacea, helmkruid = Scrophularia nodosa, witte dovenetel = Lamium album, klevrige salie = Salvia glutinosa

	hondsdraf	helmkruid	witte dovenetel	klevrige salie
volume/uur (μ l)	0,01	0,31	0,39	0,80
suiker/uur (mg)	0,01	0,09	0,18	0,38

ken per bloem per tijdseenheid kan bij een klein aanbod aan bloemen hoger liggen dan bij een groot aanbod.

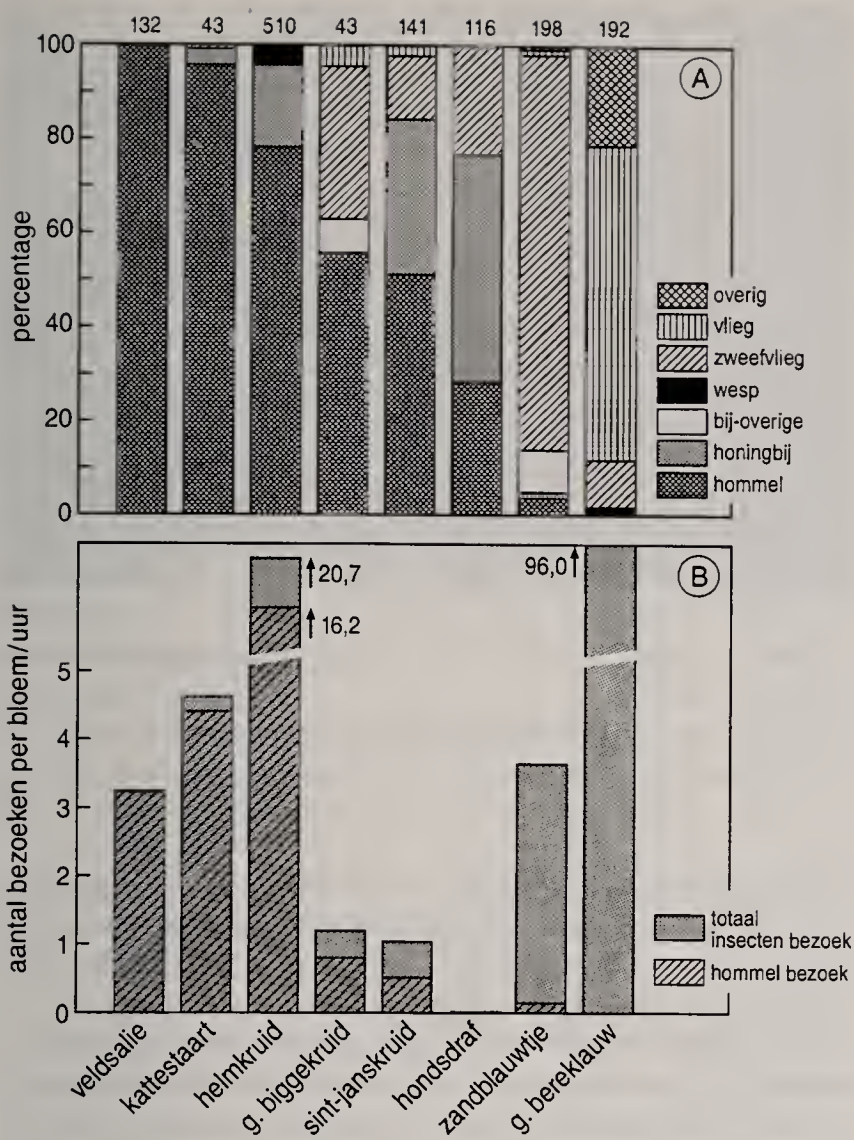
Verreweg de meeste door hommels gekozen plantensoorten zijn twee- of meerjarig; juist de bloemen van die soorten bevatten meer nectar dan die van eenjarige (Fussell & Corbet 1992, Dramstad & Fry 1995). Enkele uitzonderingen zijn dauwnetel, hennepnetel (*Galeopsis tetrahit*), reuzenbalsemien, komkommerkruid (*Borago officinalis*) en klaproos (*Papaver spec.*). De laatste bevat geen nectar maar wel veel stuifmeel.

Hommels hebben een aantal eigenschappen waarin ze van

Hommels zijn uniek

andere insecten verschillen en waardoor ze van groot belang zijn voor de bestuiving. Zo kunnen in de dichte, vertakte beharing veel stuifmeelkorrels blijven hangen, en zijn hommels dankzij hun hoge gewicht in staat bloemen te openen die voor andere insecten gesloten blijven (bijvoorbeeld leeuwenbekachtigen). Hommelsorten verschillen onderling in tonglengte: met een lange tong kan diepliggende nectar bereikt worden. Koninginnen van de tuinhommel hebben een tong van bijna 18 mm, de werksters van ruim 14 mm (Obesa 1992). Soorten met een korte tong, zoals aardhommels, waarvan de werksters een tong van 7-9 mm hebben (Obesa 1992), kunnen in lange bloembuizen of in de kelk gaatjes bijten om bij de verborgen nectar te komen: diefstal met inbraak. Deze gaatjes worden hergebruikt door zowel dezelfde hommels als door andere hommelsorten en honingbijen. Gaatjes in de bloemen zijn goed te zien op grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*; figuur 6), smeerwortel, akelei (*Aquilegia vulgaris*), vlasbekje (*Linaria vulgaris*) en dopheide (*Erica tetralix*). Op sommige dagen kunnen alle bloemen gaatjes vertonen, zoals gevonden is voor grote ratelaar, moeraskartelblad (*Pedicularis palustris*) en hengel (*Melampyrum pratense*; Kwak 1979). De vraag of dit gedrag nadelig is voor de bestuiving als er ook legitiem bezoekende hommels zijn is nog niet bevredigend beantwoord (Maloof & Inouye 2000), maar Irwin *et al.* (2001) constateerden een licht negatief effect op de zaadzetting.

Er zijn twee hypothesen: 1) de legitiem bezoekende hommels bezoeken meer bloemen om dezelfde hoeveelheid suiker te verzamelen, leidend tot een goede bestuiving en zaadzetting; 2) de legitiem bezoekende hommels treffen zo weinig nectar aan dat ze de plant verlaten, leidend tot geen of een lagere zaadzetting. Hommels zijn, in tegenstelling tot honingbijen, in staat stuifmeel te verzamelen door middel van het trillen met de vleugels (vibratie, 'buzz pollination'). Dit trillen, waardoor het stuifmeel uit de helmhokken los komt, gaat gepaard met een sissend geluid waardoor een hommelm in het veld op het gehoor te localiseren is. Dit ge-



Figuur 3a. Het bezoek door insectentaxa op acht plantensoorten, gerangschikt naar het aandeel hommelse bezoeken. De meeste gegevens zijn verzameld op 30 juli 2001 in de Proeftuin in Haren. Een bezoek duurde 2 x 10 minuten bij een bekende hoeveelheid bloemen. De gegevens van hondsdrif, zandblauwtje (*Jasione montana*) en gewone berenklauw (*Heracleum sphondylium*) zijn in 2001 verzameld in een wegberm in Drenthe. Het getal boven de staven geeft het aantal waarnemingen per plantensoort aan.

*Visits of various insect taxa on eight common plant species, arranged according to the proportion bumblebee visits. Most data are collected at 30 July 2001 in the experimental garden in Haren, Groningen, The Netherlands. A visit lasted 2 x 10 minutes at a known number of flowers. The data on *Glechoma hederacea*, *Jasione montana* and *Heracleum sphondylium* were collected in 2001 in a road verge. Figures above bars are sample sizes.*

Figuur 3b. Aantal hommelse bezoeken en het totale aantal insectenbezoeken per bloem (hoofdje of scherm) per uur. Zie ook figuur 3a.

Number of bumblebee visits and the total insect visits per flower (or head or umbel) per hour. See also figure 3a.

drag is te zien en te horen bij tomaat (*Solanum lycopersicum*), bitterzoet (*Solanum dulcamara*), ratelaar- en kartelbladsoorten, maar ook op hondsroos (*Rosa canina*) en klapproos. Hommels kunnen enorme ladingen aan stuifmeel transporteren - tot maximaal 60% van het lichaamsgewicht, maar gemiddeld 20% (Free 1955). Een gemiddelde werkster weegt ongeveer 200 mg. De nectarmaag in het achterlijf heeft een volume van 60-200 μ l, waarin 50-90% van het lichaamsgewicht aan nectar getransporteerd kan worden. Dat betekent dat 500-1700 bloemen van hondsdrif bezocht zouden moeten worden om deze maag te vullen. Dit kost tussen

de 43 en 141 minuten (gegevens uit tabel 1 en 2).

Hommels laten zich veel minder door het weer beïnvloeden dan bijvoorbeeld honingbijen (Kaldewey & Kwak 1995). Zij zijn al actief bij een lage luchttemperatuur (5°C), bij wind en regen en van voor zonsopgang tot na zonsondergang. Hierdoor is de werkdag van een hommelm lang. Een hommelm bezoekt per dag driemaal zoveel bloemen als een honingbij (Von Hagen 1994). De snelheid waarmee bloemen bezocht worden kan erg hoog zijn, hoewel sommige specialistische bijen zoals de pluimvoetbij (*Dasypoda argentata*) hommels overtreffen: een hommelm bezoekt gemiddeld 9,5 en een pluimvoetbij 25-27 bloemhoofdjes van duifkruid (*Scabiosa columbaria*) per minuut.

Hommels zijn individualisten. Elk individu moet zelf leren hoe en waar nectar en stuifmeel te verzamelen is. Het op de juiste manier hanteren van een bloem duurt, afhankelijk van de ingewikkeldheid van de bloem, 3-77 bezoeken (Lavery 1994). Na twee tot zes foerageertrips zijn hommels in een bepaald gebied experts geworden: ze weten de beste plantensoorten te vinden en vinden de weg naar het nest snel terug (Heinrich 1979a). Hommels hebben geen onderlinge communicatie zoals honingbijen (de bijendans). Recent is echter ontdekt dat hommels op een primitieve manier melding maken van een goede foerageerbron. Door zeer opgewonden door de kolonie te lopen en tegen andere werkers aan te botsen, waarbij mogelijk de geur van het gevonden voedsel verspreid wordt, weet een enkele werkster de hele kolonie te recruteren (Dornhaus & Chittka 1999). Ook de geur van de nectar die in de honingpotten afgegeven wordt kan een signaal zijn (Dornhaus & Chittka 2001).

Foerageren kost energie en de hommelm moet steeds beslissingen nemen over waar te foerageren, op welke plantensoort en op welke bloem. Als een hommelm een nieuwe geopende bloem bezoekt dan bevat deze daarna minder stuifmeel en nectar, mogelijk visuele sporen van bezoek - zoals gaatjes, beschadigingen door de klauwtjes (op reuzenbalsemien) of door de kaken (stuifmeelverzamelaars op ratelaar of kartelblad trekken de bovenlip van de bloem met hun kaken uiteen) - of een verschoven stand van de onderlip (zoals bij het kartelblad *Pedicularis sceptrum-carolinum*) en mogelijk geursporen die actief dan wel passief achtergelaten zijn. Het merken van bloemen met een geurstof kan de foerageer-efficiëntie vergroten doordat geen tijd en moeite meer verdaan wordt met bezoek aan een lege bloem. Zo vonden Schmitt & Bertsch (1990) dat de opbrengst bij bezoek aan kunstmatige bloemen van 5,7 mg suiker/minuut afnam tot 2,8 mg suiker/minuut wanneer de door hommels gemerkte kunstbloemen vervangen werden door schone. Rademaker & Taal (1998) vonden dat bij bezoek aan slangenkruid (*Echium vulgare*) in een experimentele situatie het merken van bloemen een beperkte rol speelde. Zowel hommels als honingbijen zetten kortdurende geurvlagen af. De werkzame periode van deze signaalstof is mogelijk afhankelijk van de snelheid van nectarproductie van de plant waarop hij is afgezet. Op smeerwortel duurt de werkzame periode ongeveer 20 minuten waarin ongeveer 7,5 l nectar wordt aangemaakt (Stout *et al.* 1998) en op citroengele honingklaver (*Melilotus officinalis*) ongeveer 40 minuten waarin 0,06 l nectar is geproduceerd (Stout & Goulson 2001). In laboratoriumexperimenten bleken hommels ook aantrekkende signaalstoffen te gebruiken, maar tot nu toe is niet aangetoond dat hommels dergelijke stoffen ook in het veld gebruiken (Goulson *et al.* 2000).

Hommels laten zich gemakkelijk observeren gedurende bloembezoek (Kwak 1996). Daardoor is veel bekend over het bloembezoekgedrag van koninginnen en werksters, maar over het foerageergedrag van mannetjes is weinig gepubliceerd. Toch zijn ook zij actieve bloembezoekers, waarschijnlijk vooral van plantensoorten met niet te diep liggende nectar: de tong van hommelmanneltjes is meestal enkele millimeters korter dan de tong van de werksters (Von Hagen 1994). Ook leggen mannetjes tijdens de vluchten grote afstanden af (17-60 km per dag; Bertsch 1984), waarbij ze geurstoffen op markante punten in de vegetatie afzetten om jonge koninginnen te lokken. Volgens Jennersten *et al.* (1991) zou het foerageergebied van werksters en mannetjes even groot zijn. Volgens Bertsch (1984) hebben mannetjes met nog een ander probleem te maken: hoe raken ze het water uit de nectar kwijt? Mogelijk foerageren ze vooral op bloemen met geconcentreerde nectar later op de dag, maar dergelijke informatie uit het veld is niet beschikbaar.



Figuur 4. Een tuinhommel bezoekt de bloem van geel vingerhoedskruid (*Digitalis lutea*).

The long-tongued bumblebee (Bombus hortorum) visits the flower of Digitalis lutea.

Bloemtrouw

Bloemtrouw, het gedrag waarbij een insect het bezoek beperkt tot één of enkele plantensoorten, kan aangeboren zijn, zoals bij de pluimvoetbij, en geldt dan voor de soort, maar het kan ook opgebouwd worden door enkele individuele ervaringen. Als soort kunnen hommels een voorkeur vertonen: steenhommels (*B. lapidarius*) bezoeken van alle hommelsoorten het vaakst bieslook (*Allium schoenoprasum*) en soorten met samengestelde bloemhoofdjes (Kwak & Tieleman 1995). Individuele hommels kunnen leren en daarbij keuzes maken die leiden tot bezoek aan één of enkele favoriete plantensoorten. Meestal vliegen ze op één soort maar af en toe maken ze een uitstapje naar een andere soort, waardoor ze op de hoogte blijven van het aanbod in een bepaald gebied - dit wordt aangeduid met 'majoring' en 'minoring' (Heinrich 1979b). Soms is de gekozen plantensoort ergens zo algemeen dat een hommelmanneltje genoeg kan verzamelen op uitsluitend deze soort, bijvoorbeeld in een weiland vol grote ratelaar. In de natuur komen plantensoorten vaak met een beperkt aantal bloemen voor en is de hommelmanneltje gedwongen tijdens een foerageertrip meer plantensoorten te bezoeken. De bloemtrouw van hommels wordt vaak vergeleken met die van de honingbij, waarbij de laatste meer bloemtrouw zou zijn. Maar honingbijen worden door imkers naar gebieden gebracht met een grote hoeveelheid bloemen van dezelfde soort en hebben dus niet veel keus. Ook hommels zijn zeer bloemtrouw wanneer het aanbod aan bloemen van een bepaalde soort groot is - bloemtrouw van hommels op een grote populatie moeraskartelblad (*Pedicularis palustris*) gemeten aan de zuiverheid van de stuifmeelklompjes was vaak 100% (Koeman-Kwak 1973).

Bloemtrouw heeft, vanuit de plant gezien, het voordeel dat de kans op bestuiving met soorteigen stuifmeel vergroot wordt en minder stuifmeel op stempels van andere soorten terecht komt. Het voordeel voor de hommelmanneltje om bloemtrouw te zijn, gemeten in het aantal bloemen per minuut bezocht, lijkt erg klein te zijn en zou nauwelijks een reden voor bloemtrouw zijn (Gegear & Laverty 1995).

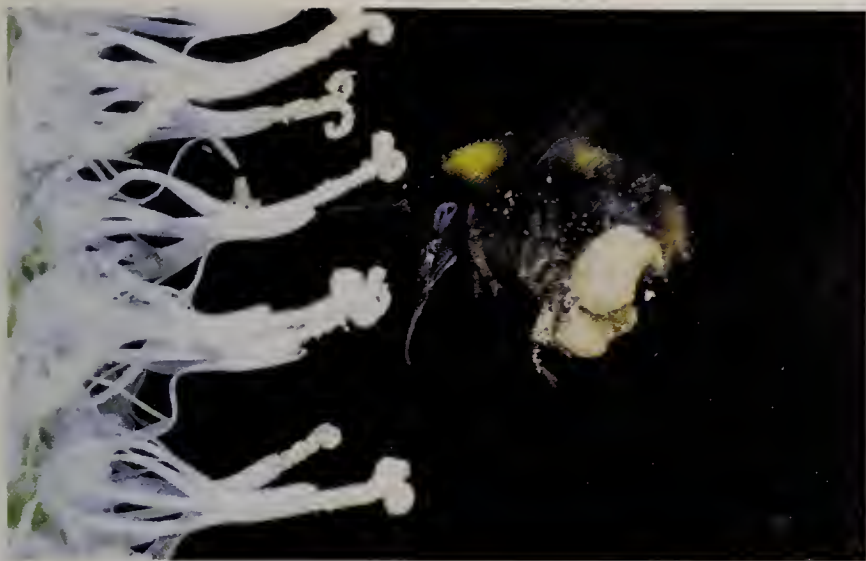
Naarmate de bloei van een plantensoort vordert heeft een hommelmanneltje de keuze om ook andere plantensoorten te bezoeken in hetzelfde gebied, maar nog wel trouw te blijven aan de eerdere soort, of geheel over te stappen op een andere soort en mogelijk ook naar een ander gebied (bloemtrouw

of plaatstrouw). Wat sterker weegt, bloemtrouw of plaatstrouw, zal afhangen van wat de plantensoorten te bieden hebben. Aan het eind van de bloeiperiode van de zwarte rapunzel (*Phyteuma spicatum* ssp. *nigrum*) was er nog één weidehommelwerkster trouw aan rapunzel, maar zij combineerde dit met bezoek aan grote ratelaar. In haar lichtgele (ratelaar)stuifmeelklompjes was een zone met donkerpaars (rapunzel)stuifmeel zichtbaar. Alle andere hommels vlogen op grote ratelaar (plaatstrouw) of waren uit het gebied verdwenen (Kwak, ongepubliceerde gegevens). Saville *et al.* (1997) vonden een sterke plaatstrouw tot minder dan 50 m vanaf het nest.

In het veld kan 10-30% van de hommelmanneltjes geïnfecteerd zijn door de larven van blaaskopvliegen (Conopidae), met uitschieters tot 74% (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel 1990). De larve vult het achterlijf waarin zich ook de honingmaag bevindt. Geparasiteerde hommels hebben een voorkeur voor betonie (*Stachys officinalis*) boven brunel (*Prunella vulgaris*), liever een simpele bloem dan een waar de nectar dieper verborgen ligt (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel 1990). Ook waren in een keuze-experiment dergelijke hommels minder bloemtrouw (Schmid-Hempel & Stauffer 1998).

Vliegafstanden

Hommels verschillen in de afstanden die ze afleggen om voedsel te verzamelen. Het is niet zo dat per definitie dichtbij het nest gevoerageerd wordt, ook al is daar wel wat te verzamelen. Aard- en steenhommels gaan verder dan bijvoorbeeld moshommels (*B. muscorum*; Walther-Hellwig & Frankl 2000). Hommelkoninginnen hebben een grotere actieradius dan de werksters (Bowers 1985; Kwak, ongepubliceerde gegevens). De afstanden van nest tot foerageergebied kunnen variëren van heel dichtbij tot 1750 m (Dramstad 1996, Osborne *et al.* 1999, Walther-Hellwig & Frankl 2000). De terugvlucht is in de regel meer regelrecht dan de heenvlucht (Osborne *et al.* 1999). Binnen een gebied is de vliegafstand tussen twee opeenvolgende bezoeken klein, maar er zijn enkele uitschieters (figuur 7). De dichtheid aan bloemen bepaalt de vliegafstand en zal dus variëren gedurende het



Figuur 5. Een werkster van een weidehommel vliegt de bloeiwijze van de witte rapunzel aan. De korfjes aan de achterpoten zijn al behoorlijk gevuld met stuifmeel.

A worker of Bombus pratorum approaches the inflorescence of Phyteuma spicatum ssp. spicatum. The corbiculae are already filled with pollen.



Figuur 6. Een aardhommel drinkt nectar door een gaatje in de kelk en kroon van de grote ratelaar.

A worker of Bombus terrestris/lucorum takes nectar through a hole in the calyx and corolla of Rhinanthus angustifolius.

bloeiseizoen (Kwak 1997b). De maximale vliegafstanden tussen twee opeenvolgende bezoeken was vroeg in de bloei groter dan gedurende de top of laat in de bloei.

Hommelwerksters foerageren per dag in een beperkt gebied (figuur 8). In een vak van 3,5 x 7 m² met zwartblauwe rapunzel bleek dat een werkster verreweg de meeste bezoeken bracht (Kwak, ongepubliceerde gegevens). Iedere waarnemingsdag was dat een ander individu, hoewel de werkster die de vorige keer de meeste bezoeken bracht ook nog aanwezig was (figuur 9, werksters individueel gemerkt). Ook Thomson (1996) vond dat in een bepaald gebied slechts enkele werksters verantwoordelijk waren voor bijna alle bloembezoek. Naarmate de bloei vordert kan het foerageergebied van individuele hommels groter of kleiner worden (figuur 8). Voor de plant betekent dit meer of juist minder vluchten, waarbij uitwisseling van stuifmeel tussen locaties met bloemen zou kunnen plaatsvinden. Aan het begin van de bloei van de zwarte rapunzel komen 21 van dergelijke vluchten voor (62% van het totaal aantal vluchten in die periode), tijdens de top van de bloei 24 (34%) en tijdens de nabloei dertien (52%; figuur 10). Per dag werd op 18 tijdstippen waargenomen. Bij vang-merk-en-terugvang-waarnemingen aan hommels die in verschillende percelen zwarte rapunzel bezochten werden 658 terugmeldingen vastgesteld (1993; Kwak, ongepubliceerde gegevens). Bij dit onderzoek was de vraag of hommels verschillende kleine populaties rapunzel bezochten om zo stuifmeeluitwisseling te bewerkstelligen. Kleine populaties kunnen een vermindering van de erfelijke variatie (genetische erosie) vertonen, afname van vitaliteit van nakomelingen door inteelt en verminderde zaadproductie (Oostermeijer *et al.* 1998). Stuifmeeluitwisseling tussen populaties kan een deel van de problemen oplossen. Slechts vijftien terugmeldingen betroffen de overstek van hommels over twee beeklopen van de Drentse Aa, waar populaties van de zwarte rapunzel groeiden. Van deze vijftien meldingen betrof het driemaal een terugmelding op dezelfde dag (hoe korter de tijd tussen opname van stuifmeel door de hommel en het afzetten op de juiste stempels, hoe groter de kans op bevruchting. Stuifmeel verliest zijn kiemkracht naarmate het langer onderweg is, maar ook neemt de kans om afgezet te worden op andere plantens-

oorten dan de eigen soort toe naarmate het langer onderweg is). Van deze drie meldingen bleek slechts eenmaal sprake te zijn van een overstap van rapunzel naar rapunzel (0,15%). In de andere gevallen bezochten de hommels grote ratelaar of witte dovenetel. Het bezoek aan verschillende plantensoorten kan ook worden afgelezen aan de samenstelling van de stuifmeelklompjes in de korfjes. De samenstelling weerspiegelt een foerageerperiode van ruwweg 10-30 minuten, afhankelijk van de grootte van het klompje en het aanbod aan bloemen. Hommels die de zwarte rapunzel bezochten combineerden dit met bezoek aan framboos (*Rubus idaeus*), waarvan enkele struiken te midden van de rapunzels stonden. Framboos produceert erg veel nectar, met een suikerconcentratie van ongeveer 15%. De vliegroute van hommels van nest naar foerageergebied wordt mede bepaald door de aanwezigheid van bloeiende plantensoorten onderweg. In een experiment waarbij twee groepen rapunzelplanten verbonden werden met een corridor aan bloeiende rapunzels en een derde groep geïsoleerd opgesteld stond, vlogen hommels veelvuldig tussen de verbonden groepen heen en weer. Dit kwam de stuifmeeluitwisseling, gesimuleerd met fluorescerend poeder, zeer ten goede (Kwak & Vervoort 2000), hoewel er verlies op de bloemen in de corridor optrad. Planten in een corridor hoeven niet eens te bloeien. In een Engels onderzoek werd gevonden dat wanneer groepen planten verbonden waren met houtwallen hommels meer heen en weer vlogen dan wanneer er geen houtwallen waren (Cranmer, pers. med.).

Foerageren kost veel energie, bestaande uit kosten voor de thermoregulatie en het vliegen zelf. Het op temperatuur houden van de vliegspieren kost meer naarmate de omgevingstemperatuur lager is, maximaal 2,1 Joules per minuut bij een omgevingstemperatuur van 5 °C (Heinrich 1979a). Wolf *et al.* (1999) kwamen tot de conclusie dat de spreiding in vliegcosten in het veld drie- tot viermaal zo groot was (veel variatie in windsterkte) als onder laboratoriumomstandigheden (geen wind; Heinrich 1979a), waardoor de winst van het foerageren in het veld vaak kleiner is dan werd verondersteld.

Hoever een hommelm vliegt hangt mede af van de hoeveelheid energie die de nectar bevat. Elke plantensoort heeft zijn eigen ritme, productie per uur, concentratie en samenstelling van nectar. Dit alles, in combinatie met het aantal bezoeken dat een bloem al heeft ontvangen van andere insecten waarbij de nectar steeds verwijderd wordt, maakt dat een hommelm voortdurend moet afwegen wat op dat moment de beste bloemkeuze is (zie ook 'majoring' en 'minoring' hierboven, onder Bloemtrouw). Een hommelm maakt niet altijd de juiste keuze! Zo wordt de sterfte van hommels onder laatbloeiende lindebomen, een fenomeen dat jaarlijks optreedt, verklaard uit het feit dat hommels te lang blijven vliegen op deze plant terwijl die niet meer voldoende opbrengt (Baal *et al.* 1994). De overstap naar een andere plant blijkt onmogelijk. De reserve van de hommelm is bijna uitgeput (nog 6,9 mol suiker/dier, Baal *et al.* 1994). Hierdoor heeft zij niet meer voldoende energie ter beschikking om zowel de vliegspieren op te warmen als daadwerkelijk weg te vliegen naar een andere plant. Hommels maken onderscheid tussen planten van dezelfde soort die veel of weinig nectar produceren wanneer deze planten tenminste zes meter uit elkaar staan. Staan beide typen planten in een groep met een kortere onderlinge afstand dan wordt geen onderscheid gemaakt (Klinkhamer *et al.* 2001).

Variatie in de hommelm-plantrelatie

De volgende vier voorbeelden geven een beeld van de variatie in de precisie van bestuiving door hommels. Afhankelijk van de plantensoort is de hommelm of de enige echte bestuiver of profiteur, of zijn ook andere insecten belangrijk als bestuiver. De plaats waar het stuifmeel op het lijf gedeponeerd wordt kan heel beperkt (voorhoofd) of juist heel groot zijn (gehele onderzijde van het lichaam bijvoorbeeld).

Veldsalie

Veldsalie is een van de soorten waar hommels de rol van bezoeker (foerageren) én bestuiver hebben. Door hun gewicht/kracht zijn hommels in staat het hefboommechanisme in

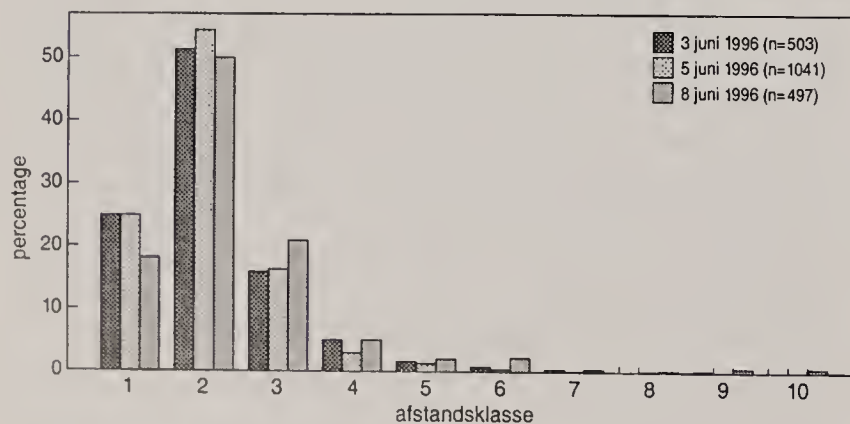
werking te stellen waardoor de helmhokken het achterlijf van de bezoekende hommelm aanraken. Bij bezoek aan een bloem die in de vrouwelijke fase verkeert (de uitstekende stempel is gespleten in twee lobben) kan stuifmeel afgezet worden. Akker- en tuinhommelm zijn de bestuivers (figuren 2 en 3) en tevens de enige soorten hommels die stuifmeel verzamelen op deze plantensoort. Een dergelijke sterke afhankelijkheid van de plant van een of twee hommelmsoorten is zeldzaam en alleen ook gevonden voor de monnikskap (*Aconitum septentrionale*; Thøstesen & Olesen 1996). Om nectar te verzamelen bijten aardhommels gaatjes in de kroonbuis van veldsalie, precies tussen twee kelkklippen. Deze gaatjes worden ook veelvuldig gebruikt door weidehommels en soms door honingbijen. Er zijn weinig andere soorten insecten die veldsalie bezoeken. Een koolwitje (*Pieris spec.*) kan met haar dunne roltong om het hefboommechanisme heen om de nectar op te zuigen.

Zwarte rapunzel

Op de zwarte rapunzel worden nectar en stuifmeel gedeeld tussen hommels en vooral de snuitzweefvlieg. De bloem heeft een ingewikkelde bouw: het stuifmeel wordt in het knopstadium uit de helmhokken tussen de haren van de stijl geduwd. De bloem begint te bloeien door eerst het stuifmeel te presenteren, hoewel dat deels verborgen zit onder de vergroeide kroonslibben. De werksters van veen- en weidehommelm kunnen echter, terwijl ze zich met de kaken vastbijten aan de stijl, actief dit hulsje met de poten naar beneden duwen waardoor nieuw stuifmeel beschikbaar komt. Honingbijen bezoeken deze plantensoort alleen om nectar te verzamelen en kunnen dan met het borststuk langs het stuifmeel strijken. Ze verzamelen het stuifmeel niet in hun korfjes, waardoor uiteindelijk volkomen paars gekleurde honingbijen rondvliegen, evenals hommelmanneltjes, die helemaal geen stuifmeel verzamelen.

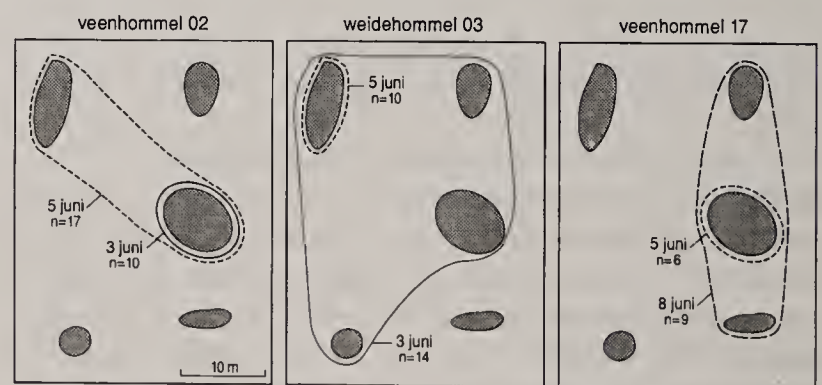
Hondsdrif

Hondsdrif heeft twee typen bloemen: vrouwelijke (zonder meeldraden maar met nectar) en hermafrodiete (zowel meeldraden als stempel en met nectar). Bezoekers zijn behalve hommels ook zweefvliegen (snuitzweefvlieg en soorten uit de genera *Melanostoma* en *Platycheirus*) en honingbijen. Akkerhommels zijn de beste bestuivers van hondsdrif (tabel 2):



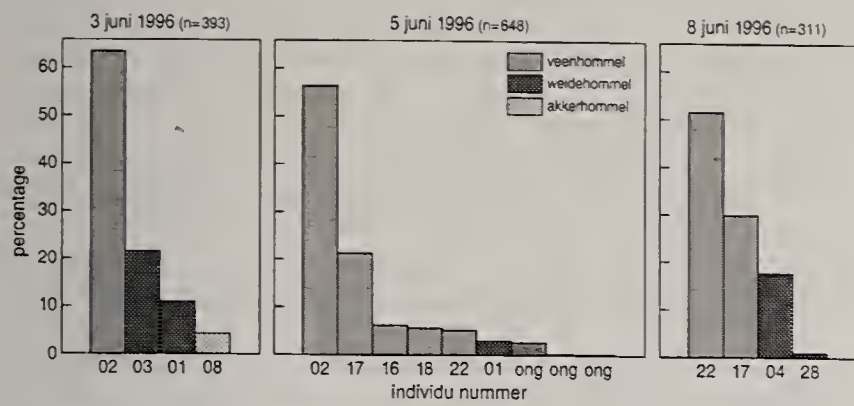
Figuur 7 Vliegafstanden tussen opeenvolgende bezoeken aan bloeiwijzen van zwartblauwe rapunzel gemaakt op drie dagen in 1996 door veenhommelwerksters. Klassegrenzen: 1 = 0-10 cm, 2 = 11-50 cm, 3 = 51-150 cm, 4 = 151-250 cm, 5 = 251-350 cm, 6 = 351-450 cm, 7 = 451-550 cm, 8 = 551-650 cm, 9 = 651-850 cm, 10 > 850 cm.

Flight distances between consecutive visits to the inflorescences of Phyteuma spicatum ssp. nigrum at three days in 1996 by Bombus jonellus workers. Distance classes: 1 = 0-10 cm, 2 = 11-50 cm, 3 = 51-150 cm, 4 = 151-250 cm, 5 = 251-350 cm, 6 = 351-450 cm, 7 = 451-550 cm, 8 = 551-650 cm, 9 = 651-850 cm, 10 > 850 cm.



Figuur 8. Het foerageergebied van individuele werksters gedurende het seizoen in 1996. De locaties met bloeiwijzen van de zwartblauwe rapunzel zijn aangegeven.

Foraging area of individually marked workers during the season in 1996. Patches with inflorescences of Phyteuma spicatum subsp. nigrum are indicated.



Figuur 9. Het aandeel van het totaal aantal bloembezoeken van gemerkte hommels in een vak van 3,5 x 7 m² met zwarte rapunzels in 1996. Per dag heeft een werkster het grootste aandeel in het bezoek. Ong = ongemarakt individu.

*Proportion of visits of marked bumblebees in an area of 3.5 x 7 m² with inflorescences of *Phyteuma spicatum* ssp. nigrum in 1996. Per day a single worker is the most important visitor. Ong = unmarked individual.*

ze bezoeken meer bloemen per tijdseenheid dan de overige insectensoorten en ze brengen per bezoek het meeste stuifmeel over (het wit gekleurde stuifmeel komt precies vóór op de kop (clypeus) van de hommel terecht). Hommels verzamelen voornamelijk nectar op hondsdrif. Honingbijen kunnen op hermafrodiete bloemen alleen de nectar bereiken wanneer aardhommels gaatjes in de kroonbuis gebeten hebben; ze verzamelen er geen stuifmeel. Ook op zenegroen (*Ajuga reptans*) komt het stuifmeel maar op een kleine plek op de kop van de hommel terecht (figuur 11).

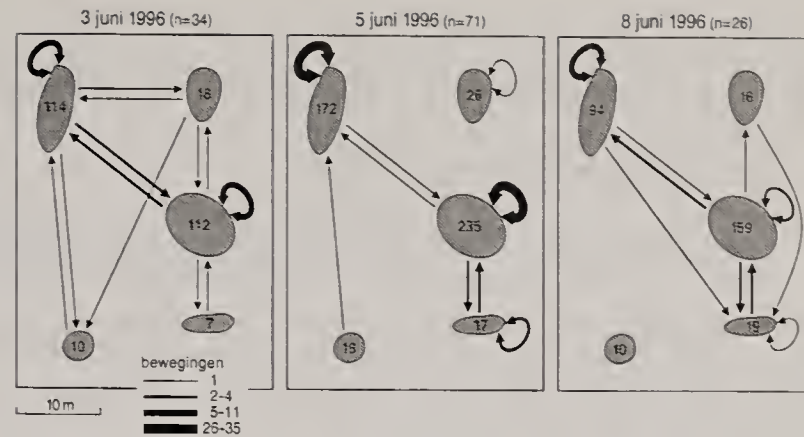
Tabel 2. Gedragskenmerken van insecten die hondsdrif (*Glechoma hederacea*) bezoeken (gemiddelde ± standaard fout).

*Behavioural characteristics (number of flowers visited per minute and number of ground ivy (*Glechoma hederacea*) pollen grains deposited on the stigma per visit) of insects visiting ground ivy (mean ± SE).*

soort	aantal bezochte bloemen per minuut	depositie aantal stuifmeelkorrels per stempel
akkerhommel <i>Bombus pascuorum</i>	11,84 ± 0,03)	13,0 ± 7,6
honingbij <i>Apis mellifera</i>	9,41 ± 0,03	10,0 ± 9,0
snuitzweefvlieg <i>Rhingia campestris</i>	9,16 ± 0,07	9,5 ± 4,3
slanke zweefvlieg <i>Melanostoma/Platycheirus</i>	5,40 ± 0,03	16 ± 16

Duifkruid

Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) is een in Nederland minder algemene plantensoort die hier behalve door hommels ook door zweefvlieg- en vlindersoorten bezocht wordt. Het aandeel hommels, vooral aard-, steen- en akkerhommels, varieert per jaar sterk (Kwak, ongepubliceerde gegevens). De opname van stuifmeel door de hommel is passief, dat wil zeggen de hommel steekt zijn of haar tong in de bloem om nectar te zuigen en daarbij worden de uitstekende meeldraden aangeraakt. De hele onderkant van het lichaam kan



Figuur 10. Aantal vliegbewegingen van gemerkte hommels binnen en tussen plekken van zwarte rapunzel op drie dagen in juni 1996. De plekken met de aantallen bloeiwijzen van de zwarte rapunzel zijn aangegeven. Elk half uur is genoteerd waar de gemerkte hommels foeraerden.

*Number of flight movements of marked individuals within and between patches of *Phyteuma spicatum* ssp. nigrum on three days in June 1996. The number of inflorescences are indicated. The position of foraging marked bumblebees was noted once every half hour.*

stuifmeel dragen. Bij bezoek aan een vrouwelijk bloemhoofdje waarvan de stempels uitsteken kan het stuifmeel afgezet worden. Hommels verzamelen het duifkruidstuifmeel niet in hun korfjes, honingbijen doen dat weinig, maar de pluimvoetbij *Dasypoda argentata* is gespecialiseerd op het stuifmeel van duifkruid. Bij gebrek aan deze plantensoort wordt door deze bij stuifmeel op de verwante beemdtkroon (*Knautia arvensis*) verzameld. Hommels gebruiken duifkruid alleen als nectarbron.

Bestuivers of profiteurs

Afhankelijk van de soort kunnen hommels als bestuivers of als profiteurs beschouwd worden. Langtongige hommels zoals de tuinhommel, en in de meeste gevallen ook de middel-langtongige akkerhommel, voldoen geheel aan het beeld van een mutualistische relatie: zowel de plant als de hommel hebben voordeel. Bij korttongige hommels op soorten als duifkruid of zwarte rapunzel kun je ook van een mutualistische relatie spreken. Bij hommels op veldsalie moet onderscheid gemaakt worden tussen lang- en korttongige hommels. Langtongige hommels zijn bestuivers die zowel stuifmeel als nectar verzamelen. Bij aardhommels op veldsalie is alleen sprake van voordeel voor de hommels: zij zijn profiteurs. Ze bijten een gaatje in de kroon om bij de nectar te komen (primaire dief), ze verzamelen geen stuifmeel en ze bestuiven de bloem niet. Andere korttongige hommelssoorten maar ook honingbijen, die zelf nooit gaatjes bijten, gebruiken deze gaatjes (secundaire dieven) en zijn dus afhankelijk van de activiteit van korttongige hommels. Korttongige soorten kunnen op bepaalde plantensoorten waarop ze nectar verzamelen door middel van gaatjes in kelk (en soms in de kroon) tevens stuifmeel verzamelen, waarbij de bloem bestoven wordt (bij ratelaar, kartelbladsoorten en hengel; Kwak 1979). Dit stuifmeelverzamelgedrag moet elk individu leren. Het ene individu specialiseert zich op het gaatjes bijten (primaire dief), het andere op het gebruik van die gaatjes (secundaire dief), het derde combineert nectar- (als primaire of secundaire dief) en stuifmeelverzamen; er zijn ook indi-

viduen die uitsluitend stuifmeel verzamelen. Het foerageergedrag van hommels is dus een individuele zaak met aan de soort gebonden beperkingen. Voor veel plantensoorten zijn hommels bestuivers, maar korttongige hommels zijn op sommige plantensoorten profiteurs.

Dankwoord

Maaïke de Vlas, Frank Hoffmann en studenten van de cursus algemene oecologie 2001 hebben een aantal gegevens verzameld waarvoor ik hun zeer erkentelijk ben. Dick Visser maakte alle grafieken waarvoor mijn hartelijke dank.



Figuur 11. Een akkerhommelkoningin bezoekt de bloemen van kruipend zenegroen. Het gele stuifmeel wordt net boven de aanhechting van de tong op de kop gedeponeed.

A queen Bombus pascuorum visits the flowers of Ajuga reptans. The yellow pollen grains are deposited on a small area of the head just above the base of the tongue.

Literatuur

- Baal T, Denker B, Mühlen W & Surholt B 1994. Die Ursachen des Massensterbens von Hummeln unter spätblühenden Linden. *Natur und Landschaft* 69: 412-418.
- Bertsch A 1984. Foraging in male bumblebees (*Bombus lucorum* L.): maximizing energy or minimizing water load? *Oecologia* 62: 325-336.
- Bowers MA 1985. Bumblebee colonization, extinction and reproduction in subalpine meadows in northeastern Utah. *Ecology* 66: 914-927.
- Dornhaus A & Chittka L 1999. Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401: 38.
- Dornhaus A & Chittka L 2001. Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behavioral and Ecological Sociobiology* 50: 570-576.
- Dramstad WE 1996. Do bumblebees (Hymenoptera: Apidae) really forage close to their nests? *Journal of Insect Behaviour* 9: 163-182.
- Dramstad W & Fry G 1995. Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land. *Agriculture Ecosystems & Environment* 53: 123-135.
- Free JB 1955. The collection of food by bumblebees. *Insectes Sociaux* 2: 303-311.
- Fussell M & Corbet SA 1992. Flower usage by bumblebees: a basis for forage plant management. *Journal of Applied Ecology* 29: 451-465.
- Gegear RJ & Lavery TM 1995. Effect of flower complexity on relearning flower-handling skills in bumblebees. *Canadian Journal of Zoology* 73: 2052-2058.
- Goulson D, Stout JC, Langley J & Hughes WOH 2000. The identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *Journal of Chemical Ecology* 26: 2897-2911.
- Heinrich B 1979a. Bumblebee economics. Harvard University Press, Cambridge.
- Heinrich B 1979b. Majoring and minoring in bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology* 60: 245-255.
- Herrera CM 1996. Bumble bees feeding on non-food sources. *Bee World* 71: 67-69.
- Irwin RE, Brody AK & Waser NM 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. *Oecologia* 129: 161-168.
- Jennersten O, Morse DH & O'Neil P 1991. Movements of male and worker bumblebees on and between flowers. *Oikos* 62: 319-324.
- Kaldewey C & Kwak MM 1995. Niet alleen hommels houden van bloemen. *Natura* 92: 210-211.
- Klinkhamer PGL, de Jong TJ & Linnebank LA 2001. Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology Letters* 4: 559-567.
- Koeman-Kwak M 1973. The pollination of *Pedicularis palustris* by nectar thieves (short-tongued bumblebees). *Acta Botanica Neerlandica* 22: 608-615.
- Kwak MM 1979. Effects of bumblebee visits on the seed set of *Pedicularis*, *Rhinanthus* and *Melampyrum* (Scrophulariaceae) in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 28: 177-195.
- Kwak MM 1996. Bumblebees at home and at school. In: *Bumble bees for pleasure and profit* (A. Matheson (ed): 12-23. IBRA.
- Kwak MM 1997a. Public bumblebee survey in The Netherlands in 1994 and 1995. *Acta Horticulturae* 437: 413-417.
- Kwak MM 1997b. Flowering phenology and bumblebee-mediated pollen flow in *Phyteuma nigrum* (Campanulaceae). *Acta Horticulturae* 437: 59-63.
- Kwak MM & Tieleman I 1994. Het hommelleven. Stichting Jeugdbondsuitgeverij en Stichting Uitgeverij KNNV.
- Kwak MM & Tieleman I 1995. Hommels houden van bloemen. *Natura* 92: 203-204.
- Kwak MM, Velterop O & Boerrigter EJM 1996. Insect diversity and the pollination of rare plant species. In: *The Conservation of Bees* (Matheson A et al. eds.): 151-124. Academic Press.
- Kwak MM & Vervoort N 2000. Bumblebee visitation and dispersal of fluorescent dye powder between bridged and isolated experimental patches of *Phyteuma nigrum* (Campanulaceae). *Det*

- Norske Videnskaps-akademi. 1. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie 39: 11-21.
- Laverty TM 1994. Bumble bee learning and flower morphology. *Animal Behaviour* 47: 531-545.
- Maloof JE & Inouye DW 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661.
- Obesa JR 1992. Geographic distribution and community structure of bumblebees in the northern Iberian peninsula. *Oecologia* 89: 244-252.
- Oostermeijer G, Luijten S, Kwak M, Boerrigter E & Den Nijs H 1998. Zeldzame planten in het nauw; problemen van kleine populaties. *De Levende Natuur* 99: 134-141.
- Osborne JL, Clark SJ, Morris RJ, Williams IH, Riley JR, Smith AD, Reynolds DR & Edwards AS 1999. A landscape-scale study of bumblebee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology*, 36: 519-533.
- Prys-Jones OE & Corbet SA 1987. Bumblebees. *Naturalists' Handbooks* 6, Cambridge University Press.
- Rademaker MCJ & Taal R 1998. Foraging behaviour of bumblebees on *Echium vulgare*: are flower odour and scentmarking important for flower choice? *Proceedings Experimental & Applied Entomology, N.E.V. Amsterdam* 9: 179-184.
- Saville NM, Dramstad WE, Fry GLA & Corbet SA 1997. Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agriculture Ecosystems & Environment* 61: 145-154.
- Schmid-Hempel P & Schmid-Hempel R 1990. Endoparasitic larvae of conopid flies alter pollination behaviour of bumblebees. *Naturwissenschaften* 77: 450-452.
- Schmid-Hempel P & Stauffer H 1998. Parasites and flower choice of bumblebees. *Animal Behaviour* 55: 819-825.
- Schmitt U & Bertsch 1990. Do foraging bumblebees scent-mark food sources and does it matter? *Oecologia* 82: 137-144.
- Stout JC, Goulson D & Allen JA 1998. Repellent scent-marking of flowers by a guild of foraging bumblebees (*Bombus* spp.). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 43: 317-326.
- Stout JC & Goulson D 2001. The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Animal Behaviour* 62: 183-189.
- Thøstesen AM & Olesen JM 1996. Pollen removal and deposition by specialist and generalist bumblebees in *Aconitum septentrionale*. *Oikos* 77: 77-84.
- Thomson JD 1996. Trapline foraging by bumblebees: 1. Persistence of flight-path geometry. *Behavioral Ecology* 7: 158-164.
- Von Hagen E 1994. *Hummeln*. Weltbild Verlag GmbH.
- Walther-Hellwig K & Frankl R 2000. Foraging habitats and foraging distances of bumblebees *Bombus* spp. (Hymenoptera, Apidae) in an agricultural landscape. *Journal of Applied Entomology* 124: 299-306.
- Wolf TJ, Ellington CP & Begley IS 1999. Foraging cocts in bumblebees: field conditions cause large individual differences. *Insectes Sociaux* 46: 291-295.

Geaccepteerd 20 mei 2002.

Summary

Bumblebees as flower visitors: pollinators and profiteers

Bumblebees are very important visitors and pollinators of wild flowers. Plant species exclusively visited by bumblebees have large and complex flowers. Flowers where pollen and nectar is shared with other insect species are commonly of simple morphology and arranged in heads or flower spikes. Many examples of the Dutch flora are presented. The behaviour of bumblebees on the plant species *Salvia pratensis*, *Phyteuma spicatum* ssp. *nigrum*, *Glechoma hederacea* and *Scabiosa columbaria* and the pollination are described. Several behavioural characteristics make bumblebees unique as flower visitors. Very special is the behaviour of short-tongued bumblebees to bite holes in (calyx and) corolla in order to suck nectar in long-tubed flowers. Foraging costs energy, which is obtained from the nectar. Nectar production and sugar content of several plant species are presented. Flower and site constancy, flight distances between individual flowers and between flower patches change during the flowering season, thus pollen dispersal varies too. This is illustrated for *P. spicatum* ssp. *nigrum*, a rare plant species in The Netherlands. Flight distances between nest site and foraging areas from literature are given.