

# Kenmerken van nesten en kolonies van hommels (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) in de Lage Landen - een literatuurstudie

Martijn Kos

## TREFWOORDEN

Diepte nest, koloniegrootte, lengte nesttunnel, nestelplekken, sociale insecten

Entomologische Berichten 83 (6): 191-204

Omdat de nesten van hommels moeilijk te vinden zijn, is de kennis over nestelplekken en koloniegrootte voor veel soorten gebrekkig. Doordat vanaf ongeveer midden 19e eeuw het zoeken naar hommelnesten onder entomologen een grote vlucht nam, is er in de daaropvolgende eeuw veel over gepubliceerd. Deze publicaties zijn echter vaak moeilijk te vinden. Bijvoorbeeld omdat ze niet in het Engels zijn geschreven of in obscure al lang niet meer bestaande tijdschriften zijn gepubliceerd. Gebruikmakend van een grote diversiteit aan bronnen heb ik zoveel mogelijk informatie over nesten en kolonies van hommels uit de literatuur verzameld. Hier worden gegevens over verticale positie van nesten, tunnellenlengte en diepte van ondergrondse nesten en drie maten voor koloniegrootte (aantal werksters, aantal individuen en aantal cellen in reproductieve kolonies) van in Nederland en België voorkomende hommelssoorten gepresenteerd met de bijbehorende literatuurbronnen. In publicaties over Europese hommelssoorten zoals veldgidsen, maar ook wetenschappelijke studies is voor koloniegrootte tot nu vaak gebruik gemaakt van gegevens uit een Duits boek 'Hummeln bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen' geschreven door Eberhard von Hagen. Hierin wordt per soort het bereik voor koloniegrootte gegeven. Hoe deze gegevens bepaald zijn, is echter niet duidelijk. Om de betrouwbaarheid van de gegevens van Von Hagen te testen, zijn deze gegevens vergeleken met de hier gepresenteerde literatuurgegevens.

## Inleiding

De nesten van hommels zijn notoir moeilijk om te vinden (Alford 1975, Goulson 2010, Hoffer 1882a, Sladen 1912). Hierdoor is de kennis over nestelplekken en eigenschappen van de kolonie, zoals grootte, vaak gebrekkig, met name voor de zeldzamere soorten die niet in tuinen voorkomen. Dit is een probleem, want kennis over dit soort kenmerken is belangrijk omdat deze kan helpen bij de bescherming en het beheer. Zo heeft maaibeheer mogelijk een negatiever effect op soorten die overwegend op de grond nestelen dan op soorten die ondergronds nestelen (Kos & Dekker 2019). Daarnaast vormen zulke gegevens een basis voor fundamenteel onderzoek naar de ecologie en evolutie van hommels.

Doordat de nesten moeilijk te vinden zijn en het actief zoeken door mensen nauwelijks iets oplevert, proberen onderzoekers tegenwoordig nieuwe methoden zoals citizen science (Lye et al. 2012) en speurhonden (Liczner et al. 2021, Waters et al. 2011) in te zetten. Citizen science levert echter over het algemeen alleen nesten van de algemene soorten op en honden blijken weinig succesvoller te zijn dan menselijke waarnemers. Waarschijnlijk was het juist de moeilijkheid die ervoor zorgde dat het zoeken naar hommelnesten zich in de tweede helft van de 19e eeuw ontwikkelde tot een soort sport onder entomologen.

Zij publiceerden ook veelvuldig over hun vondsten. Enkele van de meer bekende onder hen waren Eduard Hoffer (1841-1915) uit Oostenrijk, Alexander Stepanovich Skorikov (1871-1942) uit Rusland, Heinrich Friese (1860-1948) uit Duitsland en Frederick Sladen (1876-1921) uit het Verenigd Koninkrijk (figuur 1-2). Deze hausse hield in Europa ongeveer tot het midden van de 20e eeuw aan. Aangezien er al zo lang over de nesten van hommels wordt gepubliceerd, is het te verwachten dat zich een grote hoeveelheid gegevens in de literatuur heeft geaccumuleerd. Veel soorten waren toen ook een stuk algemener dan nu, zodat dit ook veel informatie over zeldzame soorten zou kunnen opleveren. Daarnaast worden hommelnesten tegenwoordig nauwelijks meer verzameld vanuit ethische en natuurbeschermingsoverwegingen. Het is overigens twijfelachtig of het verzamelen van nesten een impact heeft op de populatie gezien hoe moeilijk het is om ze te vinden. Niettemin betekent dit dat we voor gegevens over de kolonie zoals koloniegrootte ook daarom van oude publicaties afhankelijk zijn.

Ook deze methode is echter niet zonder problemen. Publicaties met originele observaties over hommelnesten lijken bijna net zo moeilijk te vinden als de nesten zelf. In een onderzoek over de relatie tussen koloniegrootte en lichaamsgrootte bij hommels verzamelden de onderzoekers gegevens over koloniegrootte door een zoekopdracht met Google Scholar uit te



1. Entomologen die belangrijke bijdragen leverden aan onze kennis over de nesten en kolonies van hommels in Europa. Van links naar rechts: Eduard Hoffer (1841-1915), Alexander Stepanovich Skorikov (1871-1942) en Frederick Sladen (1876-1921).

1. Entomologists who made important contributions to our knowledge about the nests and colonies of bumblebees in Europe. From left to right: Eduard Hoffer (1841-1915), Alexander Stepanovich Skorikov (1871-1942) and Frederick Sladen (1876-1921).



2. Afbeelding van een nest van de weidehommel *Bombus pratorum* in een oud eekhoornnest uit Frieze (1923). De ook afgebeelde gewone koekoekshommel *B. campestris* (mannetje linksboven, vrouwtje rechts-onder) parasiteert niet bij *B. pratorum*.

2. Drawing of a nest of *Bombus pratorum* in an old squirrel's nest from Frieze (1923). The also depicted *B. campestris* (male upper left, female lower right) does not parasitize *B. pratorum*.

voeren met de zoektermen 'colony size', 'colony collection', 'bionomy' or 'worker number', 'bee or bumblebee' (Cueva del Castillo et al. 2015). Zij vonden hiermee informatie over koloniegrootte voor slechts 22 van de in totaal ongeveer 250 bekende soorten hommels wereldwijd en 65 nesten. Slechts twee soorten hiervan komen in Europa voor, *Bombus lucorum* en *B. terrestris*.

Liczner & Colla (2019) gebruikten Web of Science voor een systematische literatuurreview over hommelnesten en vonden 26 artikelen over nesten, en konden door de literatuurlijsten van deze artikelen te doorzoeken nog eens 29 artikelen hieraan toevoegen. Dit leverde gegevens over nesten voor 59 soorten op, 21 daarvan uit Europa en 15 die ook in België en Nederland voorkomen. Het ging hier vooral om habitat en de verticale positie van nesten. Koloniegrootte wordt in deze publicatie niet behandeld en hier is ook niet expliciet naar gezocht. Voor 8 van de 23 soorten sociale hommels in België en Nederland kon dus geen informatie worden gevonden.

Dit laat zien dat het zoeken naar literatuur met behulp van veelgebruikte zoeksystemen weinig informatie oplevert voor de Belgische en Nederlandse hommelssoorten. Dit betekent niet dat deze publicaties er niet zijn. Veel publicaties die informatie bevatten over nesten van hommels zijn nogal oud en stammen uit de 19e eeuw en de eerste helft van de twintigste eeuw. Ze zijn vaak gepubliceerd in tijdschriften van lokale entomologische of natuurhistorische verenigingen en een deel van deze tijdschriften bestaat zelfs niet meer. Daarnaast zijn de artikelen vaak in een andere taal dan Engels geschreven en soms zelfs in een niet Latijns schrift zoals Cyrillisch. Veel van deze tijdschri-

ten voldoen daarom niet aan de criteria voor opname in Web of Science zoals een referentielijst in het Latijnse alfabet of peer review. In Google Scholar zijn meer publicaties te vinden, maar de mate van digitale ontsluiting bepaalt of inhoud over een specifiek onderwerp hier te vinden is. Veel tijdschriften zijn wel digitaal op het internet te vinden, maar zonder goede metadata of doorzoekbare pdf-bestanden is informatie over bepaalde onderwerpen niet vindbaar met hulpmiddelen zoals online zoekmachines. Ook de taal waarin de publicatie geschreven is en kennis daarvan bij de onderzoeker speelt natuurlijk een rol. Veel van de in dit artikel geciteerde publicaties werden dan ook gevonden door over een periode van jaren in allerlei databases en bibliografieën en in verschillende talen te zoeken. Zie Methoden voor een overzicht van de belangrijkste bronnen.

Het hoofddoel van deze publicatie is om de slecht toegankelijke literatuurbronnen over de kenmerken van nesten en kolonies van hommels beter toegankelijk te maken door een bibliografie te bieden van de gevonden publicaties en de belangrijkste gegevens over het nest en de kolonie in overzichtelijke vorm te presenteren, zodat deze voor onderzoek en toekomstige publicaties zoals veldgidsen en verspreidingsatlassen gebruikt kunnen worden.

#### Het boek van Von Hagen

Een ander doel van deze publicatie is om te testen of de informatie in Von Hagen over koloniegrootte (1994) overeenstemt met de gegevens die door andere onderzoekers in het verleden zijn verzameld. Voor gegevens over de koloniegrootte van

hommelsoorten uit Europa hebben auteurs dit boek vaak als bron gebruikt. Dit is begrijpelijk omdat er geen andere recente overzichtspublicaties waren met kwantitatieve gegevens over de grootte van de kolonie. Daarnaast hield Von Hagen veel hommelsoorten in nestkasten, zoals hij in zijn boek uitgebreid beschrijft. Dit suggereert dat de gegevens over koloniegrootte op zijn eigen observaties berusten. Peeters et al. (2012) hebben in hun atlas duidelijk de meeste gegevens over koloniegrootte overgenomen uit Von Hagen (1994) hoewel zij deze bron niet vermelden en hetzelfde geldt deels voor (Falk 2017). De gegevens voor koloniegrootte uit Von Hagen (1994) zijn zelfs gebruikt voor statistische analyses in wetenschappelijke artikelen (bijv. Durrer & Schmid-Hempel 1995, Westphal et al. 2006). Een nadere beschouwing roept echter vragen op over de aard en betrouwbaarheid van deze gegevens over koloniegrootte gepresenteerd door Von Hagen (1994). Het is niet duidelijk of de gegevens door de auteur zijn verzameld of uit andere bronnen zijn gehaald. Voor elke soort wordt alleen een bereik gegeven, geen gemiddelde of maat van de mate van spreiding zoals de standaarddeviatie, en de steekproefomvang ontbreekt. Voor verschillende soorten wordt exact hetzelfde bereik gegeven. *Bombus hortorum*, *B. humilis*, *B. jonellus*, *B. muscorum* en *B. pratorum* hebben bijvoorbeeld allemaal een bereik van 50-120. Het lijkt onwaarschijnlijk dat dit de werkelijke koloniegrootte weergeeft, aangezien deze soorten zowel ecologisch als in functionele kenmerken, zoals de lichaamsgrootte van de koningin, sterk verschillen. Ten slotte is het niet duidelijk wat precies wordt bedoeld met het aantal individuen dat wordt aangegeven bij koloniegrootte, want er wordt geen definitie gegeven. Is dit het maximale aantal bereikte individuen of misschien het totale geproduceerde aantal? Worden alleen kolonies beschouwd die het stadium van voortplanting hebben bereikt?

Om te bepalen wat de koloniegrootte van Von Hagen precies is en de betrouwbaarheid van de gegevens van Von Hagen voor koloniegrootte te onderzoeken, werd getest of er een significante relatie was met elk van drie maten voor koloniegrootte (aantal werksters, aantal individuen, aantal cellen, elk voor reproductieve kolonies) die uit de literatuur zijn verzameld. Ook werd gekeken of er statistisch significante verschillen in koloniegrootte waren tussen de soorten waarvoor Von Hagen dezelfde koloniegrootte opgeeft.

## Methoden

Gegevens uit de literatuur werden op opportunistische wijze verzameld. Enkele hulpbronnen waren hierbij bijzonder nuttig en worden daarom hier vermeld, maar dit is dus geen volledig overzicht. Voor het vinden van publicaties en raadplegen van digitale versies van boeken en tijdschriftartikelen was de site van de Biodiversity Heritage Library ([www.biodiversitylibrary.org](http://www.biodiversitylibrary.org)) bijzonder nuttig. Voor met name Duitstalige publicaties was ZOBODAT (Zoological-Botanical Database, [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)) geschikt en voor Nederlandse publicaties bewees *Natuurtijdschriften* ([www.natuurtijdschriften.nl](http://www.natuurtijdschriften.nl)) goede diensten. De bibliografie van Milliron (1970) was een belangrijke bron voor een brede selectie van oudere literatuur. De bibliografie van Pesenko en Astafurova (2003) bood een belangrijke toegang tot literatuur uit Rusland en de Sovjet-Unie van 1771-2002. Ook Løken (1973) and Alford (1975) leverden via de literatuurlijst vaak weer nieuwe publicaties met gegevens op. Niet alle publicaties die naar alle waarschijnlijkheid informatie bevatten over nestplaats en koloniegrootte konden worden ingezien en er zijn zeker nog veel publicaties met informatie over hommelnesten die mij onbekend zijn, met name in de zogenaamde grijze literatuur.

Wetenschappelijke soortnamen werden opgezocht in de checklist door Williams (1998), bijgewerkt op Williams (2023) en synoniemen werden vervangen door de huidige geaccepteerde naam.

Er zijn alleen gegevens opgenomen voor hommelnesten die in de natuur zijn gevonden of voor nesten die in gevangenschap zijn begonnen door in het wild gevangen koninginnen en die vervolgens buiten zijn geplaatst om voor zichzelf te foerageren. Voor zowel de nestplaats als de koloniegrootte werden ook gegevens gebruikt over kolonies die in kunstmatige nesten waren gevestigd. Voor de verticale positie van het nest, diepte en tunnellenlengte werden alleen gegevens gebruikt wanneer in het wild levende koninginnen het nest zelf hadden uitgekozen. Gegevens over nesten buiten het natuurlijke verspreidingsgebied van een soort zijn niet opgenomen.

De verticale positie van een nest werd, voor zover dit was af te leiden uit de publicatie, genoteerd als onder de grond, op de grond of boven de grond. Voor ondergrondse nesten werden, indien vermeld, de diepte van het nest en de lengte van de toegangstunnel opgenomen. Indien deze gegevens niet in



**3.** Nest van boomhommel *Bombus hypnorum* in een nestkast. (1) Larvencel met jonge larven (meerdere per cel); (2) Cellen voor stuifmeelopslag; (3) Cellen voor nectaropslag; (4) Cocons van nieuwe koninginnen; (5) Cocons van mannetjes; (6) Larvencellen met oudere larven (één per cel). De op de foto zichtbare aardhommel is afkomstig van een naastgelegen nestkast. Foto: Albert de Wilde

**3.** Nest of *Bombus hypnorum* in a nest box. (1) Larval cell with young larvae (multiple per cell); (2) Cells for pollen storage; (3) Cells for nectar storage; (4) Cocoons of new queens; (5) Cocoons of males; (6) Larval cells with older larvae (one per cell). The *B. terrestris* individual is from a nearby nest box.

centimeters, maar in andere meeteenheden werden gegeven, werden deze omgerekend naar centimeters. Bij vermeldingen zoals 'diepte enkele cm's' of 'net onder de oppervlakte' werd standaard een diepte van 5 cm aangenomen. Hoewel bij bovengrondse nesten soms de hoogte boven de grond werd aangegeven, was dit zo sporadisch en daarmee de hoeveelheid gegevens zo klein dat deze gegevens hier niet zijn opgenomen.

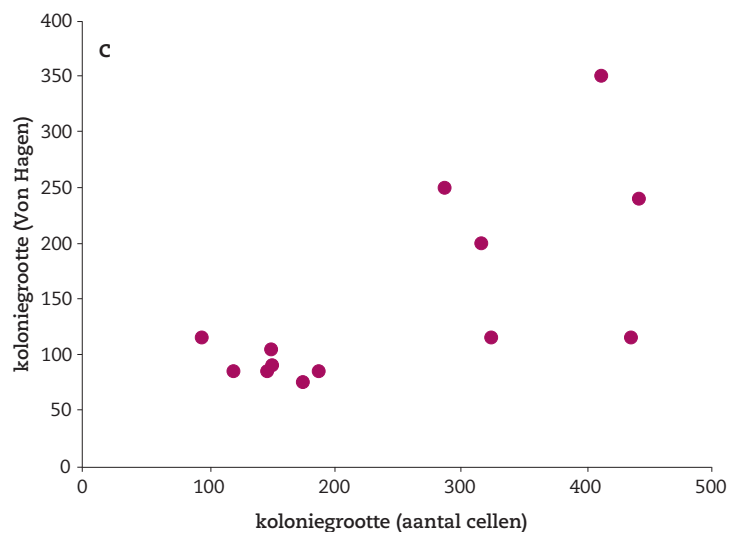
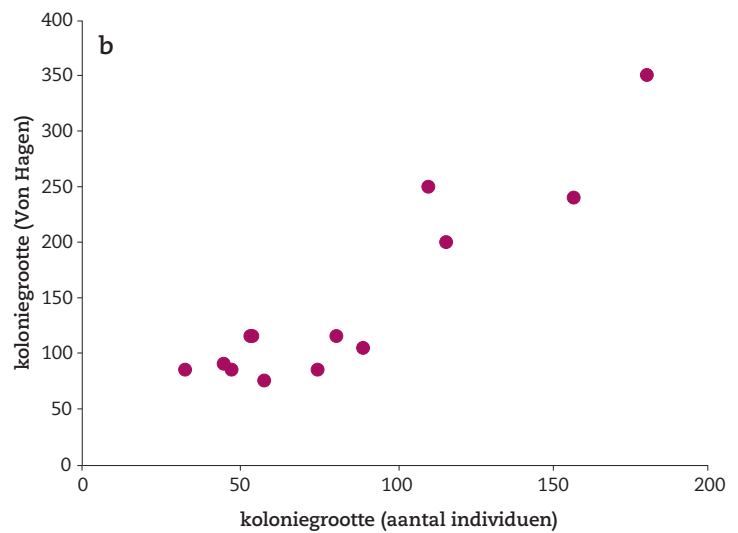
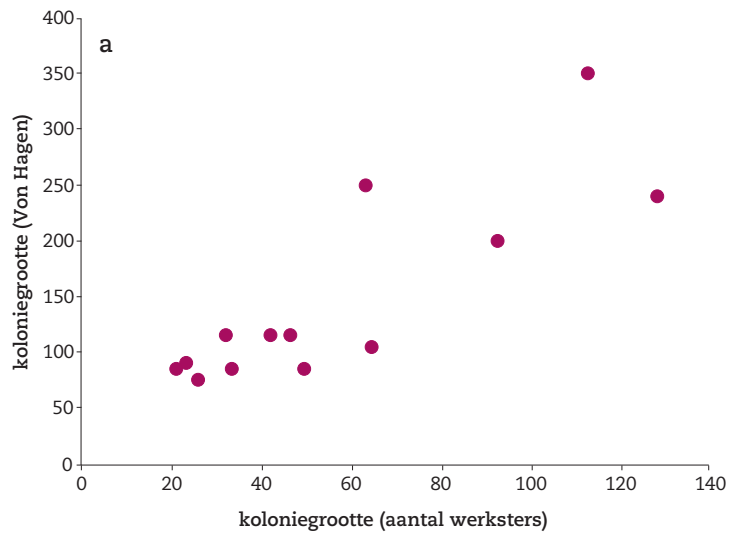
Voor het aantal werksters, individuen (imago's van werksters, mannetjes en nieuwe koninginnen samen, de oude koningin niet meegeteld) of cellen (cellen die poppen bevatten of hebben bevat, niet de cellen van was die alleen als opslag voor voedsel dienen, zie figuur 3) zou idealiter het maximum zijn gebruikt dat een kolonie gedurende zijn volledige cyclus heeft bereikt. Dit zou de steekproefomvang echter aanzienlijk hebben verkleind, aangezien kolonies in de meeste gevallen niet gedurende hun hele cyclus zijn geobserveerd. Nesten werden meestal in de natuur gevonden en het aantal hommels of cellen in het nest werd ter plaatse of na verzameling geteld of geschat. Daarom werden, als benadering van het maximale aantal werksters, individuen of cellen, alleen kolonies die mannetjes en/of nieuwe koninginnen hadden voortgebracht, ofwel in het popstadium (figuur 3) ofwel als imago's, opgenomen in de dataset. Kolonies met tien werksters of minder werden uitgesloten, aangezien deze werden beschouwd als vroege fasen van kolonie-ontwikkeling of oude afstervende kolonies. Een uitzondering hierop vormt *B. jonellus*. De gegevens over het aantal werksters en individuen bij deze soort zijn afkomstig van kolonies in gevangenschap die regelmatig werden bekeken en geteld. Hierdoor is het duidelijk dat deze soort al bij een zeer laag aantal werksters geslachtsdieren kan produceren. Van alle in deze publicatie behandelde hommelssoorten heeft *B. jonellus* waarschijnlijk de kleinste kolonies.

Voor de vergelijking van de gegevens voor koloniegrootte in Von Hagen (1994) met de hier gepresenteerde literatuurgege-

**Tabel 1.** Soorten gebruikt voor het vergelijken van koloniegrootte in Von Hagen (1994) met de literatuurdata met minimum, maximum en middelpunt bereik van de gegevens in Von Hagen (1994). Species gemarkeerd met \* zijn niet gebruikt voor het bepalen van de correlaties.

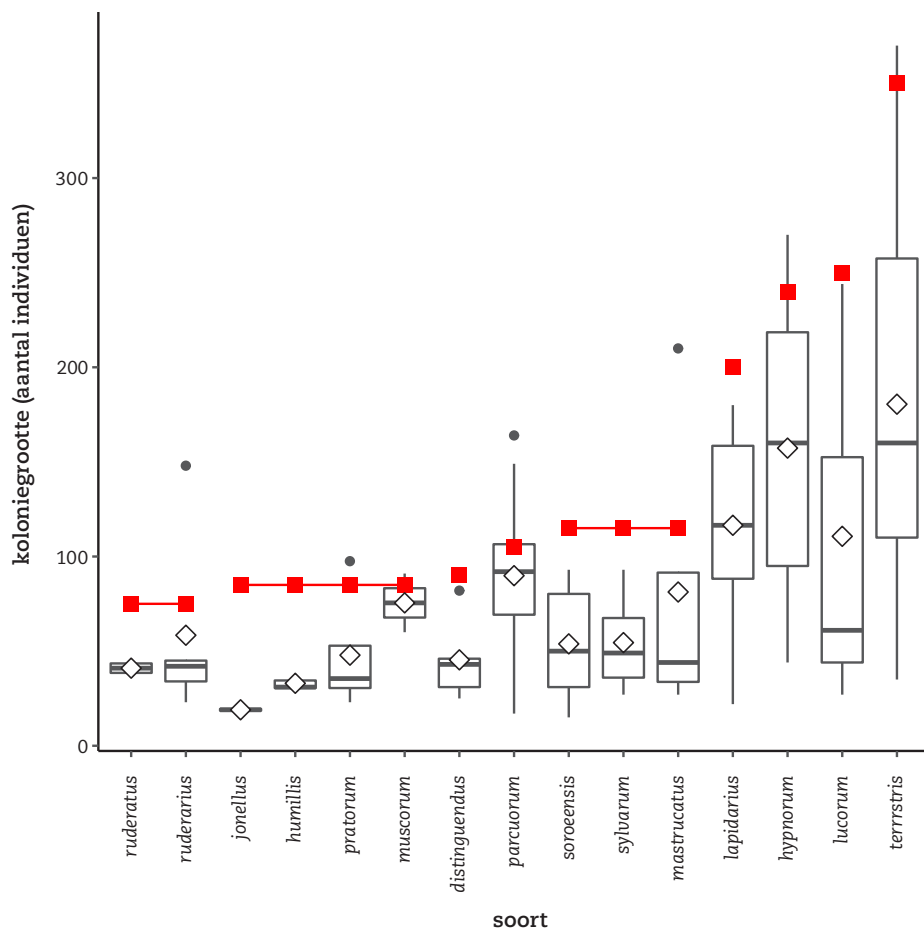
**Table 1.** Species used to compare colony size in Von Hagen (1994) with the data from the literature with minimum, maximum and midpoint of range for the data in Von Hagen (1994). Species marked with \* were not used to determine the correlations.

soort / species	minimum / minimum	maximum / maximum	middelpunt bereik / midpoint of range
<i>B. distinguendus</i>	60	120	90
<i>B. humilis</i>	50	120	85
<i>B. hypnorum</i>	80	400	240
<i>B. jonellus*</i>	50	120	85
<i>B. lapidarius</i>	100	300	200
<i>B. lucorum</i>	100	400	250
<i>B. mastrucatus</i>	80	150	115
<i>B. muscorum</i>	50	120	85
<i>B. pascuorum</i>	60	150	105
<i>B. pratorum</i>	50	120	85
<i>B. ruderarius</i>	50	100	75
<i>B. ruderatus*</i>	50	100	75
<i>B. soroeensis</i>	80	150	115
<i>B. sylvarum</i>	80	150	115
<i>B. terrestris</i>	100	600	350



4. Het middelpunt van het bereik voor koloniegrootte uit Von Hagen (1994) uitgezet tegen het gemiddelde voor drie maten voor koloniegrootte uit de literatuur: (a) aantal werksters, (b) aantal individuen en (c) aantal cellen voor dertien sociale hommelssoorten.

4. The midpoint of the range of colony size from Von Hagen (1994) plotted against three measures of colony size: (a) number of workers, (b) number of individuals and (c) number of cells for thirteen social bumblebee species.



5. Boxplots voor het aantal individuen in een kolonie voor vijftien sociale hommelsorten. Boxplot toont mediaan, eerste kwartiel, derde kwartiel, minimum, maximum en uitschieters. Het gemiddelde is aangegeven met een ruit. De rode vierkantjes geven het middelpunt van het bereik voor koloniegrootte uit Von Hagen (1994) aan (zie tabel 1), wanneer dit gelijk is voor soorten zijn de vierkantjes door een rode lijn verbonden.

5. Boxplots for the number of individuals in a colony for fifteen social bumblebee species. Boxplot shows median, first quartile, third quartile, minimum, maximum and outliers. The mean is indicated by a diamond. The red squares indicate the midpoint of the range for colony size from Von Hagen (1994, see table 1), when this is the same for species the squares are connected by a red line.

vens werden de soorten gebruikt waarvoor Von Hagen (1994) een range geeft voor de koloniegrootte en waarvan voor iedere maat voor koloniegrootte uit deze publicatie (aantal werksters, aantal individuen en aantal cellen) gegevens beschikbaar zijn en de steekproefgrootte tenminste twee kolonies betreft. Zie tabel 1 voor de betreffende soorten met minimum, maximum en middelpunt van bereik in Von Hagen (1994). Om te bepalen of de koloniegrootte van Von Hagen overeenkomt met data uit de literatuur en om er achter te komen welke maat voor koloniegrootte Von Hagen (1994) gebruikte is Pearson's product-moment-correlatie bepaald tussen het gemiddelde voor het aantal werksters, individuen of cellen en het middelpunt van het bereik voor koloniegrootte zoals door Von Hagen (1994) gegeven. Om te bepalen of soorten waarvoor Von Hagen (1994) hetzelfde bereik geeft inderdaad niet verschillen in koloniegrootte werd voor de maat voor koloniegrootte die de sterkste correlatie met koloniegrootte had een Kruskal-Wallistoets gebruikt om te bepalen of er een statistisch significant verschil is tussen de medianen van de soorten. In het geval dat het resultaat van de Kruskal-Wallistoets statistisch significant was, is een Dunn-test uitgevoerd met aanpassing van de p-waarden met de methode van Holm om precies te bepalen welke soorten verschillend zijn.

## Resultaten

Voor 24 soorten sociale hommels (allemaal Nederlandse en Belgische soorten plus *B. semenoviellus*) is informatie over de verticale positie van nesten gevonden. Dit varieert van één nest van *B. semenoviellus* tot 1257 van *B. hypnorum*. In totaal 2658 nesten. Hierbij is voor *B. cryptarum* niet helemaal duidelijk of het bij de twee nesten echt om die soort gaat aangezien de publicaties

(Skorikov 1923, Skovgaard 1936) uit een tijd stammen stammen toen de status van deze soort nog onduidelijk was en deze als variëteit van *B. terrestris* werd gezien. Voor zestien soorten was informatie beschikbaar over tunnellen (n=77) en voor vijftien soorten over de diepte van ondergrondse nesten (n=73). Voor koloniegrootte was informatie over het aantal werksters voor twintig soorten beschikbaar (n=136), over het totale aantal individuen voor twintig soorten (n=106) en over het aantal cellen voor negentien soorten (n=237).

Alliedrie de maten voor koloniegrootte (aantal cellen, aantal individuen en aantal werksters) waren significant gecorreleerd met het midden van het bereik voor koloniegrootte dat Von Hagen (1994) geeft (figuur 4). Voor het aantal individuen was de correlatie het sterkste ( $r = 0,919$ ,  $p < 0,001$ ) gevolgd door het aantal werksters ( $r = 0,842$ ,  $p < 0,001$ ) en voor het aantal cellen was de correlatie het minst sterk ( $r = 0,684$ ,  $p = 0,01$ ). Voor het aantal individuen en het aantal werksters was voor alle soorten het midden van het bereik uit Von Hagen (1994) hoger dan het gemiddelde van de hier gepresenteerde literatuurgegevens (figuur 4-5). Voor het aantal cellen was dit juist omgekeerd: de waarden uit Von Hagen (1994) waren voor vrijwel alle soorten lager dan de waarden uit de literatuur (figuur 4c).

Hoewel het resultaat van de Kruskal-Wallistoets significant was ( $\chi^2 = 42,064$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0,001$ ) konden met de Dunn-test met aanpassing van de p-waarden met de methode van Holm geen verschillen in de mediaan van het aantal individuen per kolonie tussen de soorten worden vastgesteld. Er waren dus ook geen significante verschillen tussen soorten waarvoor de waarden uit Von Hagen gelijk waren (figuur 5).

**Tabel 2.** Verticale positie van nesten (onder de grond, op de grond en boven de grond). Voor elke positie categorie is het percentage gegeven met het aantal nesten tussen haakjes. Bronnen worden gegeven als nummers die corresponderen met referenties met hetzelfde nummer onder de tabel. Soorten zijn alfabetisch gerangschikt op subgenus en vervolgens op wetenschappelijke soortnaam.

**Table 2.** Vertical position of nests (underground, on the surface, and aboveground). For each position category the percentage is given with the number of nests between brackets. Sources are given as numbers that correspond to references with the same number given below the table. Species are ordered alphabetically by subgenus and subsequently by scientific species name.

Nederlandse naam / Dutch name	Wetenschappelijke naam / scientific name	Onder de grond / underground	Op de grond / on the surface	Boven de grond / aboveground	Bronnen / literature
Ruige hommelmel	<i>Bombus (Alpigenobombus) mastrucatus</i> Gerstäcker	90 (9)	10 (1)	-	21, 46, 47, 63, 65, 68
Boloog	<i>Bombus (Bombias) confusus</i> Schenck	33 (4)	67 (8)	-	24, 41, 48, 65, 89
Wilgenhommel	<i>Bombus (Bombus) cryptarum</i> (Fabricius)	100 (2)	-	-	91, 92
Veldhommel	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i> (Linnaeus)	58 (40)	13 (9)	29 (20)	3, 20, 31, 104, 124
Grote veldhommel	<i>Bombus (Bombus) magnus</i> Vogt	100 (2)	-	-	57, 62
Aardhommel	<i>Bombus (Bombus) terrestris</i> (Linnaeus)	67 (130)	14 (26)	19 (37)	20, 31, 93, 124
Waddenhommel	<i>Bombus (Cullumanobombus) cullumanus</i> (Kirby)	100 (4)	-	-	32, 73, 91
Semjonovs hommelmel	<i>Bombus (Cullumanobombus) semenoviellus</i> Skorikov	-	-	100 (1)	75
Late hommelmel	<i>Bombus (Kallobombus) soroensis</i> (Fabricius)	100 (12)	-	-	21, 46, 52, 58, 66, 73, 91
Tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) hortorum</i> (Linnaeus)	47 (67)	20 (28)	33 (47)	19, 20, 25, 31, 33, 34, 58, 60, 61, 65, 67, 73, 79, 91, 93, 103, 116, 121, 124
Grote tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus</i> (Fabricius)	86 (6)	14 (1)	-	71, 79, 86, 93
Steenhommel	<i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i> (Linnaeus)	74 (141)	5 (10)	21 (40)	2, 7, 10, 20, 23, 25, 31, 35, 39, 42, 45, 55, 56, 60, 67, 73, 76, 79, 82, 90, 91, 92, 93, 107, 110, 111, 112, 117, 121, 124
Boomhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) hypnorum</i> (Linnaeus)	0 (3)	1 (9)	99 (1245)	4, 9, 15, 17, 25, 31, 33, 39, 40, 48, 55, 58, 59, 67, 69, 70, 73, 78, 79, 80, 81, 83, 85, 91, 92, 99, 106, 113, 120, 121, 124
Veenhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) jonellus</i> (Kirby)	50 (4)	50 (4)	-	12, 30, 52, 123
Weidehommel	<i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i> (Linnaeus)	46 (29)	19 (12)	35 (22)	5, 25, 31, 46, 71, 79, 92, 100, 104, 119, 120, 121
Gele hommelmel	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz	51 (63)	26 (32)	23 (29)	9, 23, 25, 26, 33, 34, 36, 42, 50, 53, 58, 78, 91, 92
Donkere tuinhommel	<i>Bombus (Subterraneobombus) subterraneus</i> (Linnaeus)	70 (31)	16 (7)	14 (6)	23, 25, 28, 29, 32, 33, 43, 46, 63, 65, 73, 91, 93, 97, 98, 117, 124
Heidehommel	<i>Bombus (Thoracobombus) humilis</i> Illiger	3 (1)	88 (29)	9 (3)	18, 20, 25, 43, 65, 77, 88, 91, 95, 120
Moshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) muscorum</i> (Linnaeus)	6 (3)	90 (46)	4 (2)	14, 22, 23, 28, 30, 39, 54, 60, 61, 62, 92, 93, 101, 102, 109, 121, 122
Akkerhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) pasuorum</i> (Scopoli)	13 (27)	70 (144)	17 (36)	2, 20, 21, 22, 25, 27, 28, 31, 33, 37, 38, 39, 42, 48, 49, 58, 61, 65, 67, 71, 72, 73, 74, 79, 84, 91, 92, 93, 103, 114, 115, 118, 119, 120, 121, 124
Limburgse hommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) pomorum</i> (Panzer)	100 (16)	-	-	7, 39, 42, 64, 65, 91, 103, 113
Grashommel	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i> (Müller)	2 (2)	96 (92)	2 (2)	11, 20, 23, 25, 58, 60, 69, 73, 91, 92, 96, 98, 120, 124
Boshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) sylvorum</i> (Linnaeus)	49 (16)	39 (13)	12 (4)	6, 8, 16, 23, 25, 27, 39, 42, 43, 44, 51, 65, 73, 87, 91, 92, 93, 105, 124
Zandhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) veteranus</i> (Fabricius)	27 (22)	63 (51)	10 (8)	13, 23, 25, 33, 39, 50, 51, 58, 91, 92, 94, 108

1: Alfken (1891); 2: Alford (1973); 3: Alford (1975); 4: Amsel & Klimesch (1955); 5: Armbruster (1914); 6: Bachmann (1914); 7: Bachmann (1915); 8: Bachmann (1916a); 9: Bengtsson (1903); 10: Benton (2006); 11: Benton (2008); 12: Bergwall (1970); 13: Den Boer & Vleugel (1949); 14: Brauns (1891); 15: Broughton et al. (2015); 16: Carvell (2000); 17: Cederberg (1976); 18: Connop (2007); 19: Cumber (1949b); 20: Cumber (1953); 21: Von Dalla Torre (1879); 22: Deenihan (2011); 23: Dobrotvorskiy (1927); 24: Dobrotvorskiy (1930); 25: Dodzhikov (1990); 26: Duncan (1935); 27: Efremova (1988); 28: Efremova (1991); 29: Flemming (1926); 30: Friese (1895); 31: Goulson et al. (2018); 32: Grebennikov (1972); 33: Grebennikov & Grebennikov (1980); 34: Grebennikov (1982); 35: Grevé (1910); 36: Gundermann (1908); 37: Haeseler (1970); 38: Härter (1887); 39: Härter (1890); 40: Haverhorst (1923); 41: Hoffer (1882a); 42: Hoffer (1882b); 43: Hoffer (1882c); 44: Hoffer (1882d); 45: Hoffer (1882e); 46: Hoffer (1882f); 47: Hoffer (1885); 48: Hoffer (1888); 49: Hoffer (1905); 50: Höppner (1897); 51: Höppner (1901); 52: Höppner (1902); 53: Klapálek (1905); 54: Kos & Dekker (2019); 55: Kreisch (2000); 56: Kristof (1884); 57: Krüger (1954); 58: Kupchikova (1960); 59: Lehmsenck & Stein (1958); 60: Lie-Pettersen (1901); 61: Lie-Pettersen (1907); 62: Løken (1895); 63: Løken (1973); 64: May (1937); 65: May (1938); 66: May (1948); 67: May (1959); 68: Móczár (1938); 69: Müller (1913); 70: Nielsen (1938); 71: Ornos Gallego (1984); 72: Oudemans (1899); 73: Panfilov & Zimina (1962); 74: Parmentier et al. (2018); 75: Pawlikowski (2020 in litt.); 76: Peeters (2011); 77: Pekkarinen & Teräs (1987); 78: Peus (1927); 79: Postner (1951); 80: Prýs-Jones (2014); 81: Prýs-Jones (2019); 82: Reichert (1899); 83: Reinig (1976); 84: Richards (1946); 85: Röseler (1972); 86: Saunders (1898); 87: Schenck (1859); 88: Schmiedeknecht (1878); 89: Schmiedeknecht (1882-86); 90: Settman (1918); 91: Skorikov (1923); 92: Skovgaard (1936); 93: Sladen (1912); 94: Smit & Van der Jagt (2017); 95: Smit et al. (2021); 96: Smith (1851); 97: Smith (1858); 98: Smith (1891); 99: Šniežek (1894); 100: Stein (1879); 101: Stelfox (1933); 102: Stevanović & Lazarov (1977); 103: Stoeckert (1932); 104: Svensson & Lundberg (1977); 105: Thijssse (1899); 106: Thijssse (1909); 107: Thijssse (1910); 108: Trautmann (1913); 109: Trautmann & Trautmann (1915); 110: Tuck (1897); 111: Uittien (1924); 112: Vleugel (1949); 113: Vuyck (1921); 114: Walrecht (1950); 115: Walrecht (1954); 116: Walrecht (1956); 117: Walrecht (1957); 118: Walrecht (1961); 119: Westerlund (1898); 120: Weyrauch (1934); 121: Wilcke (1953); 122: Wild (1924); 123: Wild (1931); 124: Wójtowksi (1963).

**Tabel 3.** Lengte van de toegangstunnel van ondergrondse nesten. Gemiddelde  $\pm$  standaardafwijking (cm), bereik (cm) en aantal nesten worden gegeven. Bronnen worden gegeven als nummers die corresponderen met referenties met hetzelfde nummer onder de tabel. Soorten zijn alfabetisch gerangschikt op subgenus en vervolgens op wetenschappelijke soortnaam.

**Table 3.** Length of the entrance tunnel of underground nests. Mean  $\pm$  standard deviation (cm), range (cm) and number of nests are given. Sources are given as numbers that correspond to references with the same number given below the table. Species are ordered alphabetically by subgenus and subsequently by scientific species name.

Nederlandse naam / Dutch name	Wetenschappelijke naam / scientific name	Gemiddelde $\pm$ s.d. / average $\pm$ s.d.	Bereik / range	n	Bronnen / literature
Veldhommel	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i>	74 $\pm$ 25	50-100	5	8, 14, 19, 24
Aardhommel	<i>Bombus (Bombus) terrestris</i>	50 $\pm$ 20	30-100	13	20, 24
Waddenhommel	<i>Bombus (Cullumanobombus) cullumanus</i>	65 $\pm$ 49	30-100	2	7, 16
Late hommelm	<i>Bombus (Kallobombus) soroeensis</i>	97 $\pm$ 42	50-130	3	13
Tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) hortorum</i>	73 $\pm$ 47	10-150	8	8, 20, 24
Grote tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus</i>	79 $\pm$ 50	42-152	4	20, 21
Steenhommel	<i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i>	64 $\pm$ 29	25-107	12	16, 18, 19, 20, 24
Boomhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) hypnorum</i>	5 $\pm$ 7	0-10	2	24
Veenhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) jonellus</i>	61	-	1	23
Weidehommel	<i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i>	38 $\pm$ 4	35-40	2	1, 10
Gele hommelm	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i>	73 $\pm$ 39	15-100	5	3, 8, 11
Donkere tuinhommel	<i>Bombus (Subterraneobombus) subterraneus</i>	94 $\pm$ 63	20-263	11	5, 6, 7, 8, 10, 19, 20, 22, 24
Limburgse hommelm	<i>Bombus (Thoracobombus) pomorum</i>	60 $\pm$ 0	60-60	2	2, 15
Grashommel	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i>	20	-	1	16
Boshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) sylvorum</i>	96 $\pm$ 76	42-150	2	9, 20
Zandhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) veteranus</i>	32 $\pm$ 30	10-75	4	4, 5, 11, 12

1: Armbruster (1914); 2: Bachmann (1915); 3: Bengtsson (1903); 4: Den Boer & Vleugel (1949); 5: Dobrotvorskiy (1927); 6: Efremova (1991); 7: Grebennikov (1972); 8: Grebennikov & Grebennikov (1980); 9: Hoffer (1882b); 10: Hoffer (1884); 11: Höppner (1897); 12: Höppner (1901); 13: Höppner (1902); 14: Løken (1961); 15: May (1937); 16: Panfilov & Zimina (1962); 17: Peeters (2011); 18: Settman (1918); 19: Skorikov (1923); 20: Sladen (1912); 21: Saunders (1898); 22: Smith (1891); 23: Wild (1931); 24: Wójcowski (1963).

**Tabel 4.** Diepte van het nest van ondergrondse nesten. Gemiddelde  $\pm$  standaardafwijking (cm), bereik (cm) en aantal nesten worden gegeven. Bronnen worden gegeven als nummers die corresponderen met referenties met hetzelfde nummer onder de tabel. Soorten zijn alfabetisch gerangschikt op subgenus en vervolgens op wetenschappelijke soortnaam.

**Table 4.** Depth of the nest of underground nests. Mean  $\pm$  standard deviation (cm), range (cm) and number of nests are given. Sources are given as numbers that correspond to references with the same number given below the table. Species are ordered alphabetically by subgenus and subsequently by scientific species name.

Nederlandse naam / Dutch name	Wetenschappelijke naam / scientific name	Gemiddelde $\pm$ s.d. / average $\pm$ s.d.	Bereik / range	n	Bronnen / literature
Veldhommel	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i>	23 $\pm$ 8	18-35	4	20, 27, 35
Grote veldhommel	<i>Bombus (Bombus) magnus</i>	100	-	1	18
Aardhommel	<i>Bombus (Bombus) terrestris</i>	28 $\pm$ 10	20-50	10	35
Waddenhommel	<i>Bombus (Cullumanobombus) cullumanus</i>	32 $\pm$ 12	23-40	2	22, 23
Tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) hortorum</i>	49 $\pm$ 37	20-100	4	5, 19, 35
Grote tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus</i>	46	-	1	25
Steenhommel	<i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i>	39 $\pm$ 33	8-150	17	2, 10, 13, 17, 19, 23, 26, 27, 29, 33, 35
Veenhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) jonellus</i>	5	-	1	
Weidehommel	<i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i>	28 $\pm$ 4	25-30	2	14, 31
Gele hommelm	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i>	32 $\pm$ 20	10-59	8	1, 3, 11, 15, 27, 28
Donkere tuinhommel	<i>Bombus (Subterraneobombus) subterraneus</i>	35 $\pm$ 21	10-75	8	6, 8, 14, 27, 29, 30, 35
Limburgse hommelm	<i>Bombus (Thoracobombus) pomorum</i>	35 $\pm$ 18	10-50	6	2, 10, 11, 21
Grashommel	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i>	7	-	1	23
Boshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) sylvorum</i>	16 $\pm$ 15	5-36	4	7, 12, 27, 28
Zandhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) veteranus</i>	14 $\pm$ 8	5-20	4	4, 10, 15, 32

1: Alfken (1891); 2: Bachmann (1915); 3: Bengtsson (1903); 4: Den Boer & Vleugel (1949); 5: Cumber (1949a); 6: Dobrotvorskiy (1927); 7: Efremova (1988); 8: Efremova (1991); 9: Grebennikov (1972); 10: Härter (1890); 11: Hoffer (1882b); 12: Hoffer (1882d); 13: Hoffer (1882e); 14: Hoffer (1884); 15: Höppner (1897); 16: Höppner (1902); 17: Kristof (1884); 18: Krüger (1954); 19: Lie-Pettersen (1901); 20: Løken (1961); 21: May (1937); 22: Panfilov (1951); 23: Panfilov & Zimina (1962); 24: Peeters (2011); 25: Saunders (1898); 26: Settman (1918); 27: Skorikov (1923); 28: Skovgaard (1936); 29: Sladen (1912); 30: Smith (1891); 31: Svensson & Lundberg (1977); 32: Trautmann (1913); 33: Wagner (1907); 34: Wild (1931); 35: Wójcowski (1963).

## Discussie

Het literatuuronderzoek heeft een schat aan gegevens opgeleverd over de nestplekken en koloniegrootte van de in Nederland en België voorkomende hommelsorten. Voor zover bekend, is voor Europese hommels een dergelijk overzicht van deze kenmerken met vermelding van bronnen nog niet eerder gepubliceerd.

Een vergelijking van de hier gepresenteerde literatuurgegevens over hommelnesten/-kolonies met publicaties zoals Peeters et al. (2012) of Falk (2017) laat soms grote verschillen zien. Het is meestal niet duidelijk waar de gegevens in deze publicaties vandaan komen, behalve dan wanneer het gegeven bereik voor koloniegrootte exact overeenkomt met dat in Von Hagen (1994). Ik geef enkele voorbeelden ter illustratie. Voor *B. pomorum* luidt de beschrijving in Peeters et al. (2012): 'Het nest ligt vaak vlak onder de grond en heeft een vrij lange kronkelende toegangsbuis. Kolonies klein tot groot met tot circa 300 werksters.' Diepte en tunnellenlengte lijken overgenomen uit Vuyck (1921), maar die heeft het slechts over één nest. Het gemiddelde van 35 cm (n=6) is een normale diepte en de tunnellenlengte is met 60 cm (n=2) niet uitzonderlijk lang. Een aantal van 300 werksters is zeer hoog voor een hommelskolonie. In tabel 5 is het hoogste aantal werksters 218 voor *B. lucorum*. Ik heb voor *B. pomorum* geen gegevens voor het aantal werksters of imago's kunnen vinden die voor opname in tabel 5 of 6 aanmerking kwamen, maar het grootste aantal hommels dat in een nest is aangetroffen is 150 (Hoffer 1882a).

Mogelijk berust het aantal van 300 werksters op een verwarring met het aantal cellen dat in datzelfde nest 345 betrof. Dit nest bevond zich overigens op 50 cm diepte. Voor *B. subterraneus* staat in Peeters et al. (2012): 'Nestelt ondergronds. Het nest zit over het algemeen vrij diep, tot wel twee meter diepte. Betreft gewoonlijk oude zoogdiernesten, maar bouwt zelf ook nesten. Kolonies middelgroot tot groot, met 100-300 individuen.' Falk (2017) vermeldt 'Nestelt ondergronds in verlaten muizenholten. Een nest omvat 75-100 werksters.' Het merendeel van de nesten in tabel 2 bevond zich inderdaad onder de grond (70%), maar 16% bevond zich op de grond en 14% boven de grond. De diepte was 35±21 cm en maximaal 75 cm, wat overeenkomt met andere grotendeels ondergronds nestelende soorten (tabel 4). Mogelijk wordt met 'bouwt zelf ook nesten' het samenwerken van mos en gras bedoeld zoals ook op de grond nestelende soorten van het subgenus *Thoracobombus* doen. Het zelf graven van nesten komt bij hommels niet voor. Overigens is de maximale tunnellenlengte met 263 cm wel de langste tunnel van alle soorten in tabel 3. Ook bij deze soort zijn de genoemde aantallen voor koloniegrootte veel hoger dan van de literatuurgegevens. Het aantal individuen in tabel 6 is gemiddeld 45±22 (n=5) met een bereik van 25-82 en het aantal werksters is gemiddeld 31±20 (n=6) met een bereik van 11-60. Evenals bij *B. pomorum* lijkt hier sprake te zijn van verwarring met het aantal cellen dat een bereik heeft van 77-309 in tabel 7.

**Tabel 5.** Aantal werksters in reproductieve kolonies. Gemiddelde ± standaardafwijking, bereik en aantal nesten worden gegeven. Bronnen worden gegeven als nummers die corresponderen met referenties met hetzelfde nummer onder de tabel. Soorten zijn alfabetisch gerangschikt op subgenus en vervolgens op wetenschappelijke soortnaam.

**Table 5.** Number of workers in reproductive colonies. Mean ± standard deviation, range and number of nests are given. Sources are given as numbers that correspond to references with the same number given below the table. Species are ordered alphabetically by subgenus and subsequently by scientific species name.

Nederlandse naam / Dutch name	Wetenschappelijke naam / scientific name	Gemiddelde ± s.d. / average ± s.d.	Bbereik - range	n	Bronnen / literature
Ruige hommelmel	<i>Bombus (Alpigenobombus) mastrucatus</i>	43 ± 26	25-80	4	5, 14, 23, 24,
Boloog	<i>Bombus (Bombias) confusus</i>	12		1	7
Veldhommelmel	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i>	64 ± 54	14-218	22	3, 25, 30, 36
Grote veldhommelmel	<i>Bombus (Bombus) magnus</i>	180 ± 88	118-242	2	19, 21
Aardhommelmel	<i>Bombus (Bombus) terrestris</i>	113 ± 52	30-200	23	3, 10, 31
Late hommelmel	<i>Bombus (Kallobombus) soroensis</i>	32 ± 20	14-69	7	10, 14, 18, 26, 30
Tuinhommelmel	<i>Bombus (Megabombus) hortorum</i>	35		1	3
Grote tuinhommelmel	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus</i>	33 ± 0	33-33	2	28, 31
Steenhommelmel	<i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i>	93 ± 43	20-150	19	3, 10, 29, 30, 38, 39,
Boomhommelmel	<i>Bombus (Pyrobombus) hypnorum</i>	129 ± 66	40-210	7	10
Veenhommelmel	<i>Bombus (Pyrobombus) jonellus</i>	5 ± 1	4-5	2	10
Weidehommelmel	<i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i>	34 ± 19	16-60	4	3, 14, 15, 20
Gele hommelmel	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i>	24 ± 9	14-38	5	17, 30, 32
Donkere tuinhommelmel	<i>Bombus (Subterraneobombus) subterraneus</i>	31 ± 20	11-60	6	6, 8, 14, 15, 22
Heidehommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) humilis</i>	21 ± 7	13-26	3	12, 30, 35
Moshommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) muscorum</i>	50 ± 23	34-66	2	9, 34
Akkerhommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) pascuorum</i>	65 ± 44	12-153	16	2, 3, 16, 26, 27, 30, 32, 40
Grashommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i>	26 ± 12	15-45	5	6, 11, 15, 30
Boshommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) sylvarum</i>	47 ± 34	12-91	4	1, 13, 30, 33
Zandhommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) veteranus</i>	105		1	37

1: Bachmann (1916b); 2: Brinck (1951); 3: Cumber (1949a); 4: Cumber (1953); 5: Von Dalla Torre (1879); 6: Dobrotvorskiy (1927); 7: Dobrotvorskiy (1930); 8: Efremova (1991); 9: Friese (1895); 10: Hasselrot (1960); 11: Hoffer (1882b); 12: Hoffer (1882c); 13: Hoffer (1882d); 14: Hoffer (1884); 15: Hoffer (1888); 16: Hoffer (1905); 17: Höppner (1897); 18: Höppner (1902); 19: Krüger (1954); 20: Küpper & Schwammberger (1994); 21: Løken (1961); 22: Løken (1973); 23: May (1938); 24: Móczár (1938); 25: Müller & Schmid-Hempel (1992); 26: Panfilov & Zimina (1962); 27: Richards (1946); 28: Saunders (1898); 29: Schultze-Motel (1991); 30: Skorikov (1923); 31: Sladen (1912); 32: Smith (1855); 33: Smith (1891); 34: Stevanović & Lazarov (1977); 35: Stoeckert (1932); 36: Svensson & Lundberg (1977); 37: Trautmann (1913); 38: Tuck (1897); 39: Vleugel (1949); 40: Weyrauch (1934).



**Tabel 6.** Aantal individuen in reproductieve kolonies. Gemiddelde ± standaardafwijking, bereik en aantal nesten worden gegeven. Bronnen worden gegeven als nummers die corresponderen met referenties met hetzelfde nummer onder de tabel. Soorten zijn alfabetisch gerangschikt op subgenus en vervolgens op wetenschappelijke soortnaam.

**Table 6.** Number of individuals in reproductive colonies. Mean ± standard deviation, range and number of nests are given. Sources are given as numbers that correspond to references with the same number given below the table. Species are ordered alphabetically by subgenus and subsequently by scientific species name.

Nederlandse naam / Dutch name	Wetenschappelijke naam / scientific name	Gemiddelde ± s.d. / average ± s.d.	Bereik / range	n	Bronnen / literature
Ruige hommelmel	<i>Bombus (Alpigenobombus) mastrucatus</i>	81 ± 86	27-210	4	4, 13, 22, 23
Boloog	<i>Bombus (Bombias) confusus</i>	13	-	1	6
Veldhommel	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i>	111 ± 117	27-244	3	3, 27, 33
Grote veldhommel	<i>Bombus (Bombus) magnus</i>	279 ± 58	238-320	2	18, 20
Aardhommel	<i>Bombus (Bombus) terrestris</i>	181 ± 101	35-370	18	3, 9, 28
Late hommelmel	<i>Bombus (Kallobombus) soroensis</i>	54 ± 32	15-93	6	13, 17, 24, 27
Tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) hortorum</i>	49	-	1	3
Grote tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus</i>	41 ± 7	36-46	2	26, 28
Steenhommel	<i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i>	117 ± 50	22-180	14	3, 9, 27, 35, 36
Boomhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) hypnorum</i>	157 ± 84	44-270	7	9
Veenhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) jonellus</i>	19 ± 1	18-20	2	9
Weidehommel	<i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i>	48 ± 34	23-97,5	4	3, 13, 14, 19
Gele hommelmel	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i>	45 ± 22	25-82	5	16, 27, 29
Donkere tuinhommel	<i>Bombus (Subterraneobombus) subterraneus</i>	43 ± 33	14-102	6	5, 7, 13, 14, 21
Heidehommel	<i>Bombus (Thoracobombus) humilis</i>	33 ± 4	30-38	3	11, 27, 32
Moshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) muscorum</i>	76 ± 22	60-91	2	8, 31
Akkerhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) pascuorum</i>	90 ± 42	17-164	16	2, 3, 15, 24, 25, 27, 29, 37
Grashommel	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i>	58 ± 51	23-148	5	5, 10, 14, 27
Boshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) sylvorum</i>	55 ± 29	27-93	4	1, 12, 27, 30
Zandhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) veteranus</i>	107	-	1	34

1: Bachmann (1916b); 2: Brinck (1951); 3: Cumber (1949a); 4: Von Dalla Torre (1879); 5: Dobrotvorskiy (1927); 6: Dobrotvorskiy (1930); 7: Efremova (1991); 8: Friese (1895); 9: Hasselrot (1960); 10: Hoffer (1882b); 11: Hoffer (1882c); 12: Hoffer (1882d); 13: Hoffer (1884); 14: Hoffer (1888); 15: Hoffer (1905); 16: Höppner (1897); 17: Höppner (1902); 18: Krüger (1954); 19: Küpper & Schwammberger (1994); 20: Løken (1961); 21: Løken (1973); 22: May (1938); 23: Móczár (1938); 24: Panfilov & Zimina (1962); 25: Richards (1946); 26: Saunders (1898); 27: Skorikov (1923); 28: Sladen (1912); 29: Smith (1855); 30: Smith (1891); 31: Stevanović & Lazarov (1977); 32: Stoeckert (1932); 33: Svensson & Lundberg (1977); 34: Trautmann (1913); 35: Tuck (1897); 36: Vleugel (1949); 37: Weyrauch (1934).

Het zijn niet alleen de zeldzaamste en uitgestorven soorten waar de gegevens niet overeenkomen met de literatuurgegevens. Zo meldt Peeters et al. (2012) voor *B. hortorum* 'Nestelt op of net onder de grond', maar de gemiddelde diepte van ondergrondse nesten is 49 cm (n=4) en slechts 20% van de nesten bevond zich op de grond en 47% onder de grond en 33% in hogere posities boven de grond. Bij *B. terrestris* vermelden Peeters et al. (2012) 'Ondergrondse nesten worden tot op anderhalve meter diepte gevonden. [...] Kolonies middelgroot tot zeer groot, met 100-1000 individuen.' Een nest op een diepte van anderhalve meter heb ik in de literatuur alleen voor één nest van *B. lapidarius* gevonden. Mogelijk wordt hier de tunnellenlengte bedoeld, maar die is voor *B. terrestris* maximaal 1 m. De koloniegrootte is duidelijk uit Von Hagen (1994) overgenomen, maar deze geeft 100-600 met de toevoeging dat in zuidelijke gebieden een kolonie in zeldzame gevallen ook uit 800-1000 dieren kan bestaan. Overigens is ook een aantal individuen van 350 (middelpunt bereik) en 600 zeer hoog; dit zal je in de natuur zelden tegenkomen (figuur 6). Het gemiddelde in tabel 6 is 181 ± 101 (n=18), met een bereik van 35-370.

Wat de oorzaken zijn voor de verschillen tussen de originele beschrijvingen van nesten en samenvattingen in veldgidsen, atlasen en andere overzichtswerken is vaak moeilijk te achterhalen. Vergelijkingen zoals hierboven geven wel aanwijzingen, zoals de verwisseling van verschillende maten van koloniegrootte



6. Kolonie van aardhommel *Bombus terrestris* in nestkast. Dit is een van de hommelseorten met de grootste kolonies in Nederland en België. Foto: Albert de Wilde

6. Colony of *Bombus terrestris* in nest box. This is one of the bumblebee species with the largest colonies in the Netherlands and Belgium.

en bijvoorbeeld diepte van het nest en tunnellenlengte. Als auteurs elkaar vervolgens steeds overschrijven, blijven zulke fouten in de literatuur circuleren. Dit laat zien dat het nodig is om op bronnen met originele empirische data terug te grijpen voor gegevens over de kolonies en nestelplekken van hommels. Het is ook aan te bevelen om informatie over bijvoorbeeld de verticale positie van het nest niet slechts in woorden te geven maar ook met kwantitatieve gegevens te staven. Het klopt dat *B. pascuorum* en *B. sylvarum* beide zowel boven als onder de grond nestelen zoals Peeters et al. (2012) melden, maar dit is weinig informatief. Het aantal ondergrondse nesten is bij *B. pascuorum* slechts 13% van het totaal en 70% van de nesten bevindt zich op de grond maar bij *B. sylvarum* is 49% van de nesten ondergronds en 39% op de grond (tabel 2). Door geen kwantitatieve gegevens te presenteren blijven zulke verschillen tussen soorten verborgen.

Het middelpunt van het bereik voor koloniegrootte zoals door Von Hagen (1994) gegeven blijkt significant gecorreleerd te zijn met zowel het gemiddelde aantal werksters, individuen als cellen gebaseerd op literatuurgegevens. Voor het totale aantal individuen is de correlatie het sterkst en voor het aantal cellen het zwakst. Het lijkt er dus op dat de waarden die Von Hagen (1994) geeft voor koloniegrootte betrekking hebben op het totale aantal imago's in het nest (koninginnen, werksters en mannetjes). Dit is verklaarbaar aangezien een schatting van het aantal

individuen bij een blik in een nest het makkelijkst is. Het aantal werksters is lastiger te schatten omdat het verschil in uiterlijk met mannetjes of koninginnen bij veel soorten niet opvallend is. Het lijkt waarschijnlijk dat Von Hagen (1994), die veel hommelsoorten in nestkasten hield, zo de koloniegrootte bepaald heeft. De getallen van Von Hagen hebben door de correlatie met de literatuurwaarden dus een zekere betrouwbaarheid.

Hoewel de waarden van Von Hagen sterk gecorreleerd zijn met het totale aantal individuen zijn ze hoger dan de uit de literatuur geëxtraheerde gegevens voor zowel het aantal individuen als het aantal werksters. Daar zijn verschillende verklaringen voor mogelijk. Een daarvan is dat de getallen van Von Hagen waarschijnlijk zijn gebaseerd op kolonies die in nestkasten zijn gehouden. Bij regelmatige inspectie is zo de maximale koloniegrootte beter te bepalen dan wanneer nesten worden gevonden in de natuur waarbij de koloniegrootte een momentopname is. Zelfs wanneer, zoals in deze studie, alleen gegevens over kolonies in het reproductieve stadium zijn opgenomen. Bij in de natuur gevonden nesten komt daar nog bij dat een aantal van de werksters overdag niet aanwezig is omdat ze foerageren. Ik ga er hierbij van uit dat Von Hagen gegevens over de maximale koloniegrootte presenteert, wat logisch lijkt. Het bijvoeren met suikeroplossing en het bestrijden van plagen zoals de hommelnestmot *Aphomia sociella* (Linnaeus) kan een positief

**Tabel 7.** Aantal cellen in reproductieve kolonies. Gemiddelde  $\pm$  standaardafwijking, bereik en aantal nesten worden gegeven. Voor sommige soorten ontbreekt de standaardafwijking omdat Wójtowski & Majewski (1964) alleen het gemiddelde geven voor meerdere nesten. Bronnen worden gegeven als nummers die corresponderen met referenties met hetzelfde nummer onder de tabel. Soorten zijn alfabetisch gerangschikt op subgenus en vervolgens op wetenschappelijke soortnaam.

**Table 7.** Number of cells in reproductive colonies. Mean  $\pm$  standard deviation, range and number of nests are given. For some species the standard deviation is missing because Wójtowski & Majewski (1964) only give the mean for multiple nests. Sources are given as numbers that correspond to references with the same number given below the table. Species are ordered alphabetically by subgenus and subsequently by scientific species name.

Nederlandse naam / Dutch name	Wetenschappelijke naam / scientific name	Gemiddelde $\pm$ s.d. / average $\pm$ s.d.	Bereik / range	n	Bronnen / literature
Ruige hommelmel	<i>Bombus (Alpigenobombus) mastrucatus</i>	438 $\pm$ 350	50-880	4	6, 13, 20
Boloog	<i>Bombus (Bombias) confusus</i>	376	-	1	11
Veldhommel	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i>	289 $\pm$ 181,5	65-656	15	4, 29, 30, 31, 32
Grote veldhommel	<i>Bombus (Bombus) magnus</i>	551		1	19
Aardhommel	<i>Bombus (Bombus) terrestris</i>	414	17-1194	35	10, 32, 33
Late hommelmel	<i>Bombus (Kallobombus) soroeensis</i>	96 $\pm$ 79	40-152	2	6, 21
Tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) hortorum</i>	120	50-198	15	4, 5, 30, 32, 33
Grote tuinhommel	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus</i>	297	-	1	33
Steenhommel	<i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i>	319	76-1124	26	1, 10, 30, 31, 32, 33
Boomhommel	<i>Bombus (Pyrobombus) hypnorum</i>	444,4	85-960	21	7, 10, 17, 30, 32, 33
Weidehommel	<i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i>	121,3	20-297	16	2, 13, 14, 15, 23, 33
Gele hommelmel	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i>	152 $\pm$ 11	144-160	2	33
Donkere tuinhommel	<i>Bombus (Subterraneobombus) subterraneus</i>	155	77-309	14	9, 13, 32, 33
Heidehommel	<i>Bombus (Thoracobombus) humilis</i>	148	73-225	7	7, 12, 22, 31, 33
Moshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) muscorum</i>	189	28-267	18	18, 28, 33
Akkerhommel	<i>Bombus (Thoracobombus) pascuorum</i>	151	37-392	37	1, 4, 8, 9, 12, 21, 24, 25, 26, 30, 32, 33
Limburgse hommelmel	<i>Bombus (Thoracobombus) pomorum</i>	255 $\pm$ 128	164-345	2	12, 33
Grashommel	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i>	176	40-334	16	21, 27, 32, 33
Boshommel	<i>Bombus (Thoracobombus) sylvarum</i>	326 $\pm$ 206	154-600	4	3, 12, 32, 33

1: Alford (1973); 2: Armbruster (1914); 3: Bachmann (1916b); 4: Brian (1951); 5: Cumber (1949a); 6: Von Dalla Torre (1879); 7: Dodzhikov (1990); 8: Efremova (1988); 9: Efremova (1991); 10: Hasselrot (1960); 11: Hoffer (1882a); 12: Hoffer (1882b); 13: Hoffer (1884); 14: Küpper & Schwammberger (1994); 15: Küpper et al. (1994); 16: Küpper & Schwammberger (1995); 17: Lehmsick & Stein (1958); 18: Lie-Petersen (1907); 19: Løken (1961); 20: Móczár (1938); 21: Panfilov & Zimina (1962); 22: Pekkarinen & Teräs (1987); 23: Postner (1951); 24: Reuter et al. (1994); 25: Reuter & Schwammberger (2000); 26: Richards (1946); 27: Smith (1851); 28: Stevanović & Lazarov (1977); 29: Svensson & Lundberg (1977); 30: Valle (1955); 31: Weyrauch (1934); 32: Wójtowski (1963); 33: Wójtowski & Majewski (1964).

effect op de koloniegrootte hebben gehad. Beide werden door Von Hagen toegepast en de methoden worden uitgebreid in zijn boek beschreven (Von Hagen 1994). Het is ook nog mogelijk dat de verschillen te wijten zijn aan verschillen in de schattingen bij gelijke koloniegrootte tussen Von Hagen en andere auteurs. Aangezien de schattingen bij Von Hagen door een en dezelfde waarnemer zijn gedaan is een bias hier niet ondenkbaar. Mogelijk schatte Von Hagen de koloniegrootte systematisch te hoog. Hoe dan ook lijkt het beter om de gegevens van Von Hagen in statistische analyses niet samen met andere data te gebruiken.

Voor een aantal groepjes van soorten geeft Von Hagen dezelfde koloniegrootte (figuur 5). Tussen soorten binnen deze groepjes waren geen statistisch significante verschillen in de koloniegrootte gebaseerd op literatuurgegevens. Dit komt waarschijnlijk doordat voor de literatuurgegevens de variatie groot was en de steekproefgrootte vaak klein. Het lijkt onwaarschijnlijk dat deze soorten in werkelijkheid niet verschillen in koloniegrootte. Ze verschillen namelijk sterk in zowel ecologische als functionele kenmerken, zoals habitat, nestplekken en de lichaamsgrootte van de koningin. Meer gegevens zijn dus nodig om bij deze soorten tot een betrouwbare schatting van de koloniegrootte te kunnen komen.

Ook voor andere soorten waar gegevens ontbreken of op slechts enkele nesten gebaseerd zijn, zijn meer gegevens nodig. De koloniegrootte varieert binnen een soort waarschijnlijk sterk door allerlei abiotische en biotische factoren zoals weersomstandigheden, bloemaanbod, nestparasieten en genetische variatie. Ook voor de verticale positie van nesten zijn veel waarnemingen nodig om een goede indruk te krijgen. De vraag is dus hoe we aan meer gegevens over de koloniegrootte, verticale positie van het nest en andere nest-gerelateerde kenmerken van hommels komen. Eén mogelijkheid is kweken, wat nu vrijwel uitsluitend met *B. terrestris* wordt gedaan. Dit zou meer gestandaardiseerde gegevens kunnen opleveren vergeleken met wilde kolonies. Het probleem hierbij is dat veel soorten maar moeilijk kolonies in gevangenschap beginnen, met name de langtongige soorten (Carnell *et al.* 2020). Het verzamelen van actieve hommels wordt tegenwoordig zowel ethisch als vanuit het oogpunt van natuurbescherming door de meeste mensen als ongewenst gezien. Een oplossing zou kunnen zijn om kolonies te verzamelen als de koloniecycclus is afgesloten. Dit moet dan wel op een moment gebeuren dat het verval van de cellen en cocons

nog niet heeft ingezet dus zo snel mogelijk na het uitvliegen van de laatste geslachtsdieren. Hiervoor zouden daarom nesten moeten worden gemonitord. Dit kunnen nesten zijn die in de natuur worden gevonden en die worden gemarkeerd en geregeld bezocht. Een andere methode is het plaatsen van nestkasten die dan in het voorjaar door koninginnen worden betrokken en waarvan de inhoud gemakkelijk geïnspecteerd kan worden. Dit maakt het gemakkelijker om te bepalen of alle geslachtsdieren zijn uitgevlogen en de kolonie op zijn einde loopt. Met deze methode kan ook het aantal individuen worden geschat. Zowel het vinden van nesten als het monitoren en het uiteindelijke tellen van de cellen vergt planning en tijd, maar kan waardevolle gegevens opleveren. Van enkele hommelssoorten zoals *B. magnus* of *B. cryptarum* is nauwelijks iets bekend over nestplekken en koloniegrootte en zelfs van een algemene soort als *B. hortorum* zijn de gegevens voor het aantal werkers en individuen in tabel 5 en 6 afkomstig van slechts één nest. Overigens kunnen ook zonder in het nest te kijken interessante waarnemingen aan hommelsnesten worden gedaan, want ook over de ligging van nesten in het landschap weten we maar weinig. Als we weten waar de meeste hommelsnesten zich bevinden, dan kan daar bijvoorbeeld bij het beheer rekening mee gehouden worden. Iets wat met name voor zeldzame en bedreigde hommelssoorten van belang is. Dus wie een hommelsnest vindt -met name buiten bebouwd gebied en van zeldzame soorten- wordt hierbij opgeroepen om naast de soort zoveel mogelijk kenmerken (verticale positie, landschapselectie, helling, expositie, vegetatiehoogte, enz.) te noteren en deze gegevens te publiceren in bijvoorbeeld Hymenoptera of Entomologische Berichten. Ook kan op de website Waarneming.nl bij 'activiteit' de optie 'nest' gekozen worden met details in het veld 'notities'. Zo kunnen hopelijk ook de laatste gaten in onze kennis over de nesten en kolonies van hommels in de Lage Landen gevuld worden.

## Dankwoord

De bibliothecarissen van Naturalis waren zeer behulpzaam bij het opsporen en aanvragen van vele publicaties. Tadeusz Pawlikowski (Nicolaus Copernicus University, Toruń, Poland) kindly shared information about the only nest of *B. semenovii* known to have been found. Theo Peeters las het manuscript kritisch door en deed nuttige suggesties.

## Literatuur

- Alfken JD 1891. Mittheilungen über das Leben einiger Apiden: *Bombus*, *Andrena*, *Nomada* und *Osmia*. In: Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte. 63. Versammlung zu Bremen 15.-20. September 1890. 2. Theil: 160-162.
- Alford DV 1973. Cohabitation of a birdbox by two species of bumblebee. *Entomologist's Monthly Magazine* 109: 114-116.
- Alford DV 1975. Bumblebees. Davis-Poynter.
- Amsel HG & Klimesch J 1955. Eine neue deutsche, Hummelnester bewohnende *Moodna*-Art. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 44/45: 486-491.
- Armbruster L 1914. Probleme des Hummelstaates. *Biologisches Centralblatt* 34: 685-707.
- Bachmann M 1914. Beobachtungen am Hummelnest. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 5: 96-105.
- Bachmann M 1915. Biologische Beobachtungen an Hummeln. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 6: 71-111.
- Bachmann M 1916a. Beobachtungen vor dem Hummelnest. *Entomologische Zeitschrift* 29: 89-90, 93-94, 98-99, 103-104.
- Bachmann M 1916b. Beobachtungen vor dem Hummelnest. *Entomologische Zeitschrift* 30: 1-3.
- Bengtsson S 1903. Studier och iakttagelser öfver Humlor. *Arkiv för Zoologi* 1: 197-222.
- Benton T 2006. Bumblebees: the natural history & identification of the species found in Britain. Collins.
- Benton T 2008. *Bombus ruderarius* (Müller, 1776): Current knowledge of its autecology and reasons for decline. *Hymettus Ltd.*
- Bergwall H-E 1970. Ekologiska iakttagelser över några humlearter (*Bombus* Latr.) vid Staloluokta inom Padjelanta nationalpark, Luleälppmark. *Entomologisk Tidskrift* 91: 3-23.
- Brauns H 1891. Aus der Fauna Meklenburg's. *Entomologische Nachrichten* 17: 119-125.
- Brian AD 1951. The pollen collected by bumblebees. *Journal of Animal Ecology* 20: 191-194.
- Brinck P 1951. Hymenoptera Aculeata. In: The mountain fauna of the Virihaure area in Swedish Lapland, II: Special account. (Brinck P & Wingstrand KG eds): 60-68.
- Broughton RK, Hebda G, Maziarz M, Smith KW, Smith L & Hinsley SA 2015. Nest-site competition between bumblebees (Bombidae), social wasps (Vespidae) and cavity-nesting birds in Britain and the Western Palearctic. *Bird Study* 62: 427-437.
- Carnell JD, Page S, Goulson D & Hughes WOH 2020. Trialling techniques for rearing long-tongued bumblebees under laboratory conditions. *Apidologie* 51: 254-266.
- Carvell C 2000. Studies of the distribution and habitat requirements of *Bombus sylvorum* and other bumblebees at Castlemartin Range, Pembrokeshire and Kenfig National Nature Reserve, Glamorgan and surrounding areas. contract science report, Countryside Council for Wales.
- Cederberg B 1976. Snylthumlan *Psithyrus norvegicus* Sp. Schn., boparasit hos hushumlan *Bombus hypnorum*. *Entomologisk Tidskrift* 97: 90-91.

- Connop S 2007. Habitat and habitat management requirements of the shrill carder bee (*Bombus sylvarum*) and the brown-banded carder bee (*Bombus humilis*) in South Essex. PhD, University of East London School of Architecture, Computing and Engineering.
- Cueva del Castillo R, Sanabria-Urbán S & Serrano-Meneses MA 2015. Trade-offs in the evolution of bumblebee colony and body size: a comparative analysis. *Ecology and Evolution* 5: 3914-3926.
- Cumber RA 1949a. The biology of humble-bees (*Bombus*), with special reference to the production of the worker caste. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 100: 1-45.
- Cumber RA 1949b. Humble-bee parasites and commensals found within a thirty mile radius of London. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology* 24: 119-127.
- Cumber RA 1953. Some aspects of the biology and ecology of humble-bees bearing upon the yields of red-clover seed in New Zealand. *New Zealand Journal of Science and Technology* 34: 227-240.
- Deenihan A 2011. Bumblebees in prime landscapes with special reference to the Aran Island bumblebee (Hymenoptera: Apidae). Doctoral thesis, University of Limerick.
- Den Boer PJ & Vleugel DA 1949. Ethologische waarnemingen aan een nest van *Bombus e. equestris* (F.) (Observations on a nest of *Bombus e. equestris* (F.)). *Tijdschrift Voor Entomologie* 91: 121-134.
- Dobrotvorskiy M 1927. Contributions to the knowledge of agricultural importance of bumble bees. *Pratsy Byelarussk. Inst. Sel'sk. Lesn. Gaspad. (Minsk)* 3: 51-56.
- Dobrotvorskiy M 1930. The nesting of *Confusobombus confusus* (Schenck). In: *Contrib. Knowl. Fauna Flora Byelorussia Vol 5*: 147-152. Institute of Byelorussian Culture.
- Dodzhikov AA 1990. On the nesting of bumble bees. *Ekologiya (Sverdlovsk)* 1990: 82-84.
- Duncan W 1935. Humble bees of South Ronaldshay, Orkney. *The Scottish Naturalist* 213: 65-66.
- Durrer S & Schmid-Hempel P 1995. Parasites and the regional distribution of bumblebee species. *Ecography* 18: 114-122.
- Efremova ZA 1988. Contributions to the nesting and nest behaviour of *Bombus silvarum* (L.), *B. agrorum* (F.) and *B. subterraneus latreillellus* (Kby.) (Hymenoptera, Apidae). In: *The morphology, taxonomy and ecology of animals. An inter-college collection of scientific papers.* (Alekseyev VN ed): 48-56. Moscow Provincial Pedagogical Institute.
- Efremova ZA 1991. Bumble bees of the Volga Basin. A textbook for students (special course). Ulyanovsk State Pedagogical Institute.
- Falk S 2017. *Veldgids bijen voor Nederland en Vlaanderen*. Kosmos Uitgevers.
- Flemming S 1926. Ein auffallender Nestbefund bei Hummeln. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 52: 395-406.
- Friese H 1895. Ueber unbekanntes Hummelnester. *Entomologische Nachrichten* 21: 100-103.
- Friese H 1923. Die europäischen Bienen (Apidae). *Walter de Gruyter & Co.*
- Goulson D 2010. *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. Oxford University Press.
- Goulson D, O'Connor S & Park KJ 2018. Causes of colony mortality in bumblebees. *Animal Conservation* 21: 45-53.
- Grebennikov VS 1972. Underground trap-nests for bumble bees. *Pchelovodstvo (Moscow)* 1972: 40-41.
- Grebennikov VS 1982. Settlement of artificial domiciles by bumble bees in a micro-reserve near Novosibirsk. In: *Insect pollinators of agricultural plants. A collection of scientific papers.* (Grebennikov VS ed): 119-124. Siberian Branch of the V.I. Lenin All-Union Academy of Agricultural Sciences.
- Grebennikov VS & Grebennikov SV 1980. Increasing the bumble bee populations in suburb conditions. *Pchelovodstvo (Moscow)* 1980: 21-22.
- Grevé C 1910. Hummeln in einem Nistkasten. *Zoologischer Beobachter* 51: 203-205.
- Gundermann E 1908. Einige Beobachtungen an Hummelnestern. *Entomologisches Wochenblatt* 25: 30-31, 35-36.
- Haeseler V 1970. Zur Wirtswahl des *Psithyrus rupestris* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae). *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen* 3: 296-298.
- Härter E 1887. Ueber Schmarotzerhummeln in einem Neste der Feldhummel (*Bombus agrorum*). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 31: 224.
- Härter E 1890. Biologische Beobachtungen an Hummeln. *Bericht der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Giessen* 27: 59-75.
- Hasselrot TB 1960. Studies on Swedish bumblebees (genus *Bombus* Latr.); their domestication and biology. *Entomologiska sällskapet*.
- Haverhorst P 1923. *Bombus hypnorum* in haar nest. *De Levende Natuur* 28: 239-242.
- Hoffer E 1882a. Die Hummeln Steiermarks: Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. *Leuschner & Lubensky*.
- Hoffer E 1882b. Beschreibung eines instructiven Nestes von *Bombus confusus* Schenck. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 18: 93-105.
- Hoffer E 1882c. Biologische Beobachtungen an Hummeln und Schmarotzerhummeln. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 18: 68-92.
- Hoffer E 1882d. Ueber die Lebensweise des *Apathus (Psithyrus) campestris* Pz. *Entomologische Nachrichten* 8: 182-186.
- Hoffer E 1882e. Verzeichniss der in der Umgebung von Graz vorkommenden Hummelarten. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 18: 106-109.
- Hoffer E 1884. Einige bisher unbekanntes oder wenig bekannte Hummelnester. *Kosmos* 14: 114-119.
- Hoffer E 1885. Neue Hummelnester von den Hochalpen. *Kosmos* 16: 291-300.
- Hoffer E 1888. Beiträge zur Hymenopterenkunde Steiermarks und der angrenzenden Länder. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 24: 65-100.
- Hoffer E 1905. Bericht der entomologische Sektion über ihre Tätigkeit im Jahre 1903/4. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 41: LXIV-XCVII.
- Höppner H 1897. Ueber zwei unbekanntes oder weniger bekannte Hummelnester. *Entomologische Nachrichten* 23: 313-316.
- Höppner H 1901. Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. II. Über das Vorkommen mehrerer *Bombus*-Arten in einem Neste. *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie* 6: 132-134.
- Höppner H 1902. Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. VI. Über einige Nestbauten des *Bombus sorosis* F. var. *proteus* Gerst. *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie* 7: 298-301.
- Klapálek F 1905. Die Hummeln Böhmens. *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen* 12: 1-57.
- Kos M & Dekker N 2019. Nestverdediging bij de moshommel. *HymenoVaria* 19: 89-92.
- Kreisch WF 2000. Beobachtungen an Nisthilfen für aculeate Hymenopteren im Kernbereich von Großstädten (Hym.). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 44: 229-235.
- Kristof LJ 1884. Eigene Beobachtungen über das Leben einheimischer Hummeln verbunden mit einer Besprechung der darüber von Prof. Dr. E. Hoffer im 31. und 32. Jahres-Berichte der steierm. Landes-Oberrealschule (1882/83) veröffentlichten Monographie. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 20: LXIV-LXXIV.
- Krüger E 1954. Phaenooanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). II. Teil. *Tijdschrift Voor Entomologie* 97: 263-298.
- Kupchikova LM 1960. Nesting of bumblebees in the Komi ASSR. *Entomological Review* 38: 484-490.
- Küpper G & Schwammberger K-H 1994. Volksentwicklung und Sammelverhalten bei *Bombus pratorum* (L.) (Hymenoptera, Apidae). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 121: 202-219.
- Küpper G & Schwammberger K-H 1995. Social parasitism in bumble bees (Hymenoptera, Apidae): observations of *Psithyrus sylvestris* in *Bombus pratorum* nests. *Apidologie* 26: 245-254.
- Küpper G, Schwammberger K-H & Hofmann DK 1994. Volksentwicklung bei *Bombus pratorum* (L.) (Hymenoptera, Apidae) unter kontrollierten Bedingungen im Labor. *Mitteilungen der deutsche Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 9: 351-354.
- Lehmensick R & Stein G 1958. Biologische Beobachtungen an einem polygynen Nest von *Bombus hypnorum* L. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 86: 71-84.
- Liczner AR & Colla SR 2019. A systematic review of the nesting and overwintering habitat of bumble bees globally. *Journal of Insect Conservation* 23: 787-801.
- Liczner AR, MacPhail VJ, Woollett DA, Richards NL & Colla SR 2021. Training and usage of detection dogs to better understand bumble bee nesting habitat: Challenges and opportunities. *PLOS ONE* 16: e0249248.
- Lie-Pettersen OJ 1901. Bidrag til kundskaben om veltandets *Bombus*- og *Psithyrus*-arter. *Bergens Museums aarog* 1900: 1-19.
- Lie-Pettersen OJ 1907. Neue Beiträge zur Biologie der norwegischen Hummeln. *Bergens Museums aarog* 1906: 1-42.
- Løken A 1961. Observations on Norwegian bumble bee nests (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*). *Norsk Entomologisk Tidsskrift* 11: 255-268.
- Løken A 1973. Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift* 20: 1-218.
- Lye GC, Osborne JL, Park KJ & Goulson D 2012. Using citizen science to monitor *Bombus* populations in the UK: nesting ecology and relative abundance in the urban environ-

- ment. Journal of Insect Conservation 16: 697-707.
- May J 1937. Bionomie rodů *Bombus* Latr. a *Psithyrus* Lep. (I.). *Psithyrus campestris* Pz. komensál u *B. pomorum* Pz. Časopis Československé Společnosti Entomologické 34: 115-118.
- May J 1938. Bionomie rodů *Bombus* Latr. a *Psithyrus* Lep. (II.) (Hym. Apid.). Časopis Československé Společnosti Entomologické 35: 71-80.
- May J 1948. Bionomie rodů *Bombus* Latr. a *Psithyrus* Lep. (I.). (IV) - Čmeláci v Krkonoších. Časopis Československé Společnosti Entomologické 45: 146-155.
- May J 1959. Čmeláci v ČR: jejich bionomie, chov a hospodářský význam. Státním zemědělském nakladatelství.
- Milliron HE 1970. A monograph of the Western Hemisphere bumblebees (Hymenoptera: Apidae; Bombinae). Memoirs of the Entomological Society of Canada 102: i-111.
- Móczár L 1938. Zur Ökologie zweier Apiden. Zoologischer Anzeiger 123: 90-95.
- Müller M 1913. Beiträge zur Kenntnis unserer Hummeln. Archiv für Naturgeschichte. Abteilung A 79: 118-123.
- Müller CB & Schmid-Hempel P 1992. Correlates of reproductive success among field colonies of *Bombus lucorum*: the importance of growth and parasites. Ecological Entomology 17: 343-353.
- Nielsen ET 1938. Temperatures in a nest of *Bombus hypnorum* L. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København 102: 1-6.
- Ornosa Gallego C 1984. La subfamilia Bombinae (Hym., Apidae) de la fauna española. Tesis Doctorales, Universidad Complutense de Madrid.
- Oudemans JTh 1899. Auffallendes Vorkommen eines Hummelnestes. Illustrierte Zeitschrift für Entomologie 4: 187.
- Panfilov DV 1951. Bumblebees of the subgenus *Cullumanobombus* Vogt (Hymenoptera, Apoidea). Trudy Vsesoyuzn. Entomologicheskoe Obozrenie 43: 115-128.
- Panfilov DV & Zimina LV 1962. Some data on the nesting and behaviour of bumble bees (Hymenoptera, *Bombus*). Bjulleten' Moskovskogo Obščestva Ispytatelej Prirody. Otdel biologičeskij 67: 38-44.
- Parmentier A, Meeus I, Van Nieuwerburgh F, Deforce D, Vandamme P & Smaghe G 2018. A different gut microbial community between larvae and adults of a wild bumblebee nest (*Bombus pascuorum*). Insect Science 25: 66-74.
- Peeters T 2011. Vliegverkeer bij een steenhommelnest op de Sijsten (Hymenoptera: Apidae: *Bombus lapidarius*). In: Natuurstudie in De Kaaistoep, verslag 2010, 16e onderzoekjaar (Cramer T & Van Wielink P eds): 69-72. TWM Gronden BV, KNNV-afdeling Tilburg & Natuurmuseum Brabant.
- Peeters TMJ, Nieuwenhuijsen H, Smit J, Van der Meer F, Raemakers IP, Heitmans WRB, Van Achterberg C, Kwak M, Loonstra AJ, De Rond J, Roos M & Reemer M 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). Nederlandse Fauna 11. Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate survey - Nederland.
- Pekkarinen A & Teräs I 1987. Observations on *Bombus humilis* (Hymenoptera; Apidae) in Finland. Notulae Entomologicae 67: 208-209.
- Pesenko YA & Astafurova YV 2003. Annotated bibliography of Russian and Soviet publications on the bees 1771-2002 (Hymenoptera: Apoidea; excluding *Apis mellifera*). Denisia 11: 1-616.
- Peus Fr 1927. Notizen zur Bienenfauna Westfalens. (Hym., Apid.). Zeitschrift für wissenschaftlichen Insektenbiologie 22: 92-97.
- Postner M 1951. Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hummeln und ihren Nestern. Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen, Reihe A 2: 45-86.
- Prýs-Jones OE 2014. The tree bumble bee (*Bombus hypnorum*) as a house sparrow equivalent? Comments on colonizing success in Britain in the context of declining native species. Bee World 91: 98-101.
- Prýs-Jones O 2019. Preadaptation to the vertical: an extra dimension to the natural history and nesting habits of the tree bumble bee, *Bombus (Pyrobombus) hypnorum*. Journal of Apicultural Research 58: 643-659.
- Reichert Al 1899. Auffallendes Vorkommen von Hummelnestern. I. Zeitschrift für Entomologie 4: 283.
- Reinig WF 1976. Über die Hummeln und Schmarotzerhummeln von Nordrhein-Westfalen (Hymenoptera, Bombidae). Bonner Zoologische Beiträge 27: 267-299.
- Reuter K & Schwammberger K-H 2000. Fütterungsabhängige Kastendetermination bei der Hummel-Art *Bombus pascuorum* (Hymenoptera: Apidae). Entomologia Generalis 24: 293-307.
- Reuter K, Schwammberger K-H & Hofmann DK 1994. Volkentwicklung und Sammelverhalten von *Bombus pascuorum* [Scopoli], (Hymenoptera, Apidae). Zeitschrift für angewandte Zoologie 80: 261-277.
- Richards OW 1946. Observations on *Bombus agrorum* (Fabricius) (Hymen., Bombidae). Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology 21: 66-71.
- Röseler P-F 1972. Beobachtungen über die Schmarotzerhummel *Psithyrus norvegicus* SPARRE-SCHN. in einem Nest der Hummel *Bombus hypnorum* (L.) (Hymenoptera, Apidae). Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz N. F. 10: 579-581.
- Saunders E 1898. Notes on a nest of *Bombus hortorum* race *subterraneus*. Entomologist's Monthly Magazine 34: 250-251.
- Schenck A 1859. Die Nassauischen Bienen. Revision und Ergänzung der früheren Bearbeitungen. Jahrbücher des Vereins für Naturkunde im Herzogthum Nassau 14: 3-414.
- Schmiedeknecht O 1878. Monographie der in Thüringen vorkommenden Arten der Hymenopteren-Gattung *Bombus*. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 12: 303-430.
- Schmiedeknecht O 1882-1886. Apidae Europaeae. Gumperdi et Berolini.
- Schultze-Motel P 1991. Heat loss and thermoregulation in a nest of the bumblebee *Bombus lapidarius* (Hymenoptera, Apidae). Thermochimica Acta 193: 57-66.
- Settman T 1918. Om sammanslutning mellan idel arbetshumlor och om övervintrande humlehonors minne av sitt fjolårsbo. Entomologisk Tidskrift 39: 329-332.
- Skorikov AS 1923. Les bourdons de la faune paléarctique./The bumble bees of the Palearctic region. Pt 1. General biology (With inclusion of zoogeography). Izvestiya Sever. Sta. Zashchity Rast. 4: 1-160.
- Skovgaard OS 1936. Rødkløverens bestøvning, humlebijer og humleboer: undersøgelser over nogle i Danmark forekommende arter af slægten *Bombus* Latr., deres trækplanter, boer og bopladser, samt deres betydning for bestøvningen af rødkløver (*Trifolium pratense*). Det Kongelige Danske videnskabernes selskabs skrifter. Naturvidenskabelig og matematisk afdeling, 9. Række 6: 1-140.
- Sladen FWL 1912. The humble-bee, its life-history and how to domesticate it. Macmillan and Co., Limited.
- Smit JT, Bokelaar J & Mekkes J-J 2021. Maar liefst drie nesten gevonden van de ernstig bedreigde heidehommel *Bombus humilis* in 2020. HymenoVaria 23: 29-31.
- Smit JT & Van der Jagt L 2017. Zandhommelnest gevonden. HymenoVaria 15: 58.
- Smith F 1851. Notes on the nest of *Bombus derhamellus*. Transactions of the Entomological Society of London 1: 111-112.
- Smith F 1855. Catalogue of the hymenopterous insects in the collection of the British Museum. Part I. Apidae-bees.
- Smith F 1858. Notes on aculeate Hymenoptera, with some observations on their economy. Entomologist's Annual (2nd ed.) 1858: 34-46.
- Smith F 1891. Catalogue of British Hymenoptera in the British Museum. 2nd ed. Part 1, Andrenidae and Apidae. British Museum (N.H.).
- Śnieżek J 1894. O krajowych gatunkach trzmieli. Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej 29: 1-22.
- Stein FJE 1879. Miscellanea. C. Eine Hummelart in Zaunkönigs-Nestern. Mitteilungen des Münchener Entomologischen Vereins 3: 139-141.
- Stelfox AW 1933. On the occurrence of a peculiar race of the humble bee, *Bombus smithianus* White, on the Aran Islands, in Western Ireland. The Irish Naturalists' Journal 4: 235-238.
- Stevanović AM & Lazarov A 1977. Prilog poznavanju gneždenja *Bombus muscorum* L. (Apoidea, Hymenoptera). Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle de Belgrade. Série B, Sciences Biologiques. 32: 105-112.
- Stoeckert F 1932. Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Eine biologisch-tiergeographische Untersuchung. Deutsche Entomologische Zeitschrift 1932, Beiheft 78: iii-viii, 1-294.
- Svensson BG & Lundberg H 1977. Distribution of bumble bee nests in a subalpine/alpine area in relation to altitude and habitat (Hymenoptera, Apidae). Zoon 5: 63-72.
- Thijsse JP 1899. Hommels aan 't werk. De Levende Natuur 4: 4-7.
- Thijsse JP 1909. Van hommels en bijen. De Levende Natuur 14: 79.
- Thijsse JP 1910. Bij de hommels. De Levende Natuur 15: 185-189.
- Trautmann W 1913. Beitrag zur Kenntnis unserer Hummelfauna. *Bombus silvarum* v. *equestris*. Internationale entomologische Zeitschrift 7: 182-183.
- Trautmann G & Trautmann W 1915. Die Hummelfauna von Mittelfranken. Internationale entomologische Zeitschrift 9: 95-96.
- Tuck WH 1897. Note on the habits of *Bombus Latreillellus*. Entomologist's Monthly Magazine 33: 234-235.
- Uittien H 1924. Hommels houden. De Levende Natuur 29: 24-26.
- Valle O 1955. Untersuchungen zur Sicherung der Bestäubung von Rotklee. Acta Agraria Fennica 83: 205-220.

- Vleugel DA 1949. Waarnemingen over het waaiëren en dagbegin van de steenhommel (*B. lapidarius* (L.)). De Levende Natuur 52: 24-29.
- Von Dalla Torre KW 1879. Bemerkungen zur Gattung *Bombus* Ltr. Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck 8: 3-21.
- Von Hagen E 1994. Hummeln: bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. Naturbuch Verlag.
- Vuyck L 1921. Nederlandsche hommels. Beschrijving der soorten. De Levende Natuur 26: 92-108.
- Wagner V 1907. Psycho-biologische Untersuchungen an Hummeln mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreiche. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).
- Walrecht BJJR 1950. De akkerhommel (*Bombus agrorum* F.) en zijn parasiet (*Psithyrus campestris* Panz.). De Levende Natuur 53: 16-20.
- Walrecht BJJR 1954. Een nest van de akkerhommel. De Levende Natuur 57: 130-133.
- Walrecht BJJR 1956. Een nest van de tuinhommel. De Levende Natuur 59: 230-233.
- Walrecht BJJR 1957. Instructieve nesten van steenhommel en onderaardse hommel. De Levende Natuur 60: 64-66.
- Walrecht BJJR 1961. Een vreemd nestje van de akkerhommel (*Bombus agrorum* L.). De Levende Natuur 64: 165-167.
- Waters J, O'Connor S, Park KJ & Goulson D 2011. Testing a detection dog to locate bumblebee colonies and estimate nest density. *Apidologie* 42: 200-205.
- Westerlund A 1898. Wie *Bombus* seinen Nestbau beginnt. *Illustrierte Zeitschrift für Entomologie* 3: 113-114.
- Westphal C, Steffan-Dewenter I & Tscharntke T 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* 149: 289-300.
- Weyrauch W 1934. Über einige Baupläne der Wabenmasse in Hummelnestern. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 28: 497-552.
- Wilcke J 1953. Het kweken van hommels voor de bestuiving van rode klaver (project 162). In: Verslag van het Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek 1952: 43-47. Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek.
- Wild OH 1924. Observations on the humblebees of Bute. *The Scottish Naturalist*: 53-60.
- Wild OH 1931. Notes on the peculiarities of some Lepidoptera and Hymenoptera from the Inner and Outer Hebrides. *The Scottish Naturalist* 190: 113-119.
- Williams P 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum (Entomology)* 67: 79-152.
- Williams P 2023. Species world-wide listed by old and new subgenera. Beschikbaar op: [www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/subgenericlist.html](http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/subgenericlist.html).
- Wójtowski F 1963. Observations on the construction and arrangement of bumble-bee nests (Bombinae). *Zoologica Poloniae* 13: 137-152.
- Wójtowski F & Majewski J 1964. Obserwacje i doświadczenia nad osiedlaniem trzmieli w ulikach. *Roczniki Wyższej Szkoły Rolniczej w Poznaniu* 19: 185-196.

Geaccepteerd: 23 oktober 2023

## Summary

### Characteristics of nests and colonies of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) in the Low Countries - a literature study

Because bumblebee nests are so difficult to find, knowledge about nesting sites and colony sizes is poor for many species. Searching for and publishing about bumblebee nests by entomologists took off from about the middle of the 19th century and many publications about bumblebee nests appeared in the following 100 years. However, these publications are often difficult to find. For example, because they are not written in English or have been published in obscure journals that have long since ceased to exist. Using a wide variety of sources, I have collected as much information as possible about bumblebee nests and colonies from the literature. Here, data on vertical position of nests, tunnel length of underground nests, depth of underground nests and three measures of colony size (number of workers, number of individuals and number of cells in reproductive colonies) of bumblebee species found in the Netherlands and Belgium are presented with the associated literature sources. For each species and variable the mean, standard deviation, range and sample size are given. For 24 bumblebee species (all Dutch and Belgian species plus *Bombus semenoviellus*) information about the vertical position of nests has been found (n=2658). For 16 species information about the length of the entrance tunnel was found (n=77) and for 15 species about the depth of underground nests (n=73). For colony size information on the number of workers was found for 20 species (n=136), on the total number of individuals for 20 species (n=106) and on the number of cells for 19 species (n=237). Until now, publications on European bumblebee species such as field guides, but also scientific studies have often used data for colony size from a German book 'Hummeln bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen' written by Eberhard von Hagen. This gives the range for colony size per species. However, it is not clear how these data were determined. To test the reliability of Von Hagen's data, these data were compared with the literature data presented here. The midpoint of the range from Von Hagen was significantly correlated with three measures of colony size from the literature (number of workers, numbers of individuals, number of cells). The correlation was strongest for number of individuals. For species that had the same colony size according to Von Hagen no significant differences were found for the number of individuals. Therefore the data on colony size of Von Hagen can be considered reliable. However, the midpoint of the range was consistently higher than the number of individuals and the number of workers determined from the literature.

