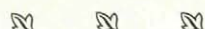


verstandiger? Maar als afschrikwekkend voorbeeld van onbedachtzame eigenzinnigheid prijkt hij nog steeds in m'n herbarium.

Natuurlijk loopen de leden der N.N.V. in deze op hun Pinkster-excursies geen gevaar. Zij zijn dan in dit gebenedijde land voldoende beschermd. Wees er welkom! In welk onderdeel der groote natuur gij u ook gemeenlijk verdiept, we weten: ge komt hier wel terug!

J. C. CETON.



UIT HET LEVEN VAN DE BIJENWOLF (*PHILANTHUS TRIANGULUM FABR.*)

II.

Tot nu toe hebben we niets anders gedaan, dan rustig waarnemen. De waarnemingen toonden ons, dat *Philanthus* bijen vangt en geen andere beesten, dat hij een hol graaft, dat hij dat hol, ook al is hij een half uur weggeweest, weer onder alle andere hopen in de buurt weet terug te vinden enz. Meer kunnen waarnemingen ons niet leren. Toch willen we meer weten. Hoe komt het, dat hij alleen bijen vangt, hoe komt het, dat iedere wesp zijn eigen nest weet terug te vinden? Hier komen we op het zo fascinerende terrein tussen de zintuigphysiologie en -psychologie, waar we met eenvoudige experimenten dikwels zulke goede resultaten kunnen bereiken. Laten we uit de vragen, die we ons stellen kunnen, één uitpikken: Hoe is de wesp in staat, zijn nest met zulk een haast onfeilbare zekerheid terug te vinden? Over de proeven, die ik nam, om deze vraag te beantwoorden, wil ik nu iets vertellen.

Ik volgde hierbij geheel de weg, die door Von Frisch met zijn bijen gewezen is. Von Frisch heeft vanaf een jaar of twintig geleden een reeks bewonderenswaardige onderzoekingen over de zintuigphysiologie van de honingbij gepubliceerd, waarin hij over het leven van de honingbij meer te weten is gekomen, dan men van enig ander dier ooit tevoren heeft gevonden. Wanneer ik dan ook zeg, dat ik de weg volgde, die Von Frisch gewezen heeft, betekent dat niets meer, dan dat ik enige wankel schreden heb gezet op het allereerste stuk van die weg, om het eens mooi te zeggen.

Het spreekt vanzelf, dat de methoden, die Von Frisch bij zijn bijen toepaste, niet klakkeloos op *Philanthus* toegepast konden worden. Om vertoebelingen zoveel mogelijk te voorkomen, geldt het bij dit soort onderzoekingen, de natuurlijke omstandigheden in de essentiële punten zoveel mogelijk ongewijzigd te laten, teneinde de „gestemdheid”, de „dispositie” van de proefdieren zo mogelijk niet te veranderen. Ik werkte dan ook in het vrije veld en greep slechts hier en daar, waar het nodig was voor de beantwoording van mijn vragen, experimenteel in.

Om enig idee te krijgen, in welke richting ik moest zoeken, deed ik een voorlopige proef, een proef, die niets positiefs bewees, maar toch enige aanwijzing kon geven. Toen een wesp, die ik enige tijd van nabij gevolgd had, weggevlogen was, om een bij

te gaan halen, veranderde ik de omgeving van het nest, door de grond er omheen om te woelen, zodat het nest een geheel andere aanblik bood dan bij het vertrek van de wesp. De opening liet ik echter zoals de wesp hem achtergelaten had. Toen de wesp nu terugkwam was hij volledig gedesoriënteerd; hij vloog zoekend heen en weer, ging vreemde nesten binnen en vond zijn eigen nest niet meer terug.

Ik had nu enige grond voor de veronderstelling, dat de wesp de omgeving van het nest nodig heeft, om het nest zelf te kunnen vinden. Immers bij deze proef was aan



foto N. Tinbergen.

Fig. 3. De vlakte van de Bijenwolven Hulshorst. Aug. 1931.

het nest zelf, ook aan de opening, niets veranderd, en toch kon de wesp het niet vinden.

Om nu te bewijzen, dat de wesp inderdaad de kenmerken uit de omgeving van het nest gebruikt, en niet alleen, zoals uit de proef volgt, door het ontbreken of door het veranderen van die kenmerken uit zijn doen wordt gebracht (wat alleen een negatief resultaat is), probeerde ik, de wesp op die kenmerken uit de omgeving te *dresseren*. Een dier, dat op iets gedresseerd kan worden, moet dat iets kunnen waarnemen. Iemand, die de hoge tonen van de zang van een krekel niet kan horen, kan ook nooit leren, op het gehoor van dat gezang zijn eten te komen halen. Als we er dus in slagen, de wesp ergens op te dresseren, weten we zeker, dat de wesp dat dressuurmiddel gebruikt.

Voordat ik de proef ging nemen, moest ik me eerst duidelijk maken, waarop ik moest dressereren en hoe ik dat moest doen. De dresseermiddelen nu liggen op de vlakte voor het oprapen. Het kan zijn, dat de wesp de mosplantjes in zijn omgeving gebruikt, het kan ook zijn, dat hij naar de steentjes kijkt of naar denneappels, of naar allemaal, en het meest naar die dingen, die in zijn omgeving het meest voorkomen. Ik probeerde denneappels, die waren tenminste voor ons duidelijk te zien. Die denneappels moest ik dus in de omgeving van het nest leggen, in de hoop, dat de wesp ze bij zijn orientatie zou gebruiken. Hoe lang zou ik nu die wesp daaraan laten wennen? Om dat te beslissen, ging ik kijken, wat een wesp doet, die een nieuw nest gaat graven. Dat gebeurt bij elke wesp een aantal malen per zomer, want heeft hij een nest met een stuk of vijf cellen gemaakt, dan harkt hij het dicht en kijkt er niet meer naar om. Hij zoekt dan een nieuwe plaats, soms op een aanzienlijke afstand van het vorige nest, en begint te graven. Onder het graven lette ik dan op, wat hij deed. Af en toe kwam hij eens even naar buiten, vloog op en zweefde enige sekonden boven het nest, langer niet. Na een paar uur graven, waarbij hij een keer of tien boven was geweest om rond te vliegen, was het nieuwe nest klaar. Hij sloot de ingang, vloog op, beschreef zijn bogen, misschien iets langer dan gewoonlik, maar niet langer dan een minuut, en verdween. Na een halfuurtje kwam hij terug met een bij, en streek zonder enige merkbare aarzeling op het nieuwe nest neer! Als hij zich dus de kenmerken van de omgeving ingeprent had, moest dat in die korte tijd gebeurd zijn. Ik had dus alle redenen om te geloven, dat mijn dressuur niet zo heel lang behoefde te duren.

Op een mooie dag begon ik met mijn eerste proef. Ik nam een paar helpers mee, dan had ik minder kans, tijd te verliezen, doordat ik niet overal tegelijk kon zijn. Om een uur of acht in de morgen, toen alle wespen nog de slaap des rechtvaardigen sliepen, legden we bij een tiental nesten een krans van een stuk of twintig denneappels om de ingang. Toen gingen we weg, bemoeiden ons een paar uur lang niet met deze wespen. Na een paar uur kwamen we terug en nu koos ieder zijn nest uit. Dat was een merkwaardig gezicht, Lies en Annetje en Rein en Luuk en ikzelf verspreid over de vlakte, ieder vol aandacht voor wat er vlak voor hem gebeurde. Het duurde niet lang, of één van ons riep triomfantelijk: „Mijn wesp komt thuis met een bij!” Dadelik ging ik er dan op af en kon zien, hoe het dier zijn deur openharkte, en met zijn bij naar binnen schoof. Ik hoefde daarvoor niet met mijn neus er op te zitten, maar kon van enige meters afstand met de prismakijker alle bewegingen van mijn wesp volgen, „veertje voor veertje” zien, zonder dat de wesp in zijn werk gestoord werd. Al gauw ging hij er weer vandoor, en dan ging ik hem aan de tand voelen.

Op een centimeter of dertig strooide ik wat zand, van dat mooie gele zand, dat de wespen mee naar boven brengen. Je kunt het *op* de grond niet vinden, maar een paar decimeter diep is er niet anders. Dat zand strooide ik in de vorm van de vlek, die voor het nest ligt. Met een potloodje stak ik een gaatje in de grond en nu was het kunstnest klaar. Er lagen nu naast elkaar twee nesten, een echt en een nagmaakt. De denneappels verlegde ik van het echte nest om het kunstnest. Nu was het weer wachten, tot de wesp terugkwam. In de tussentijd had een ander weer een wesp zien



thuis komen en dan ging ik daar mijn opstelling klaarmaken. Zo schoot ik vlug op, al had ik ook de kans, dat er twee wespen tegelijk zouden terugkomen, in welk geval ik er maar een van de twee kon volgen. Zo gauw er nu een wesp terugkwam, was het opletten, wat hij ging doen. Zwaar zoemend hing hij met zijn bij in de lucht, daar ging hij dalen, keurig, statig, tergend langzaam, wat zou hij doen? Dat waren ogenblikken van grote spanning! Plof! daar zat hij, op het kunstnest! Hij had dus de denneappels gebruikt om zich te oriënteren en door onze boze list en lagen was hij verkeerd terechtgekomen! Maar, voordat hij nu ging graven en zijn vergissing kon bemerken, moesten we hem eigenlijk nog eens laten kiezen, om zeker te zijn, dat hij niet toevallig het kunstnest gekozen had en bij een tweede keer toch het echte nest zou kiezen. Je kon nooit weten. Dan maar even met mijn arm gezwaaid. De wesp schrok en vloog op. Gelukkig nam hij zijn bij mee, want als hij te erg was geschrokken en zijn bij niet mee had genomen, zou hij misschien op een nieuwe bij uitgegaan zijn en dan hadden we weer een halfuur moeten wachten. Hij vloog dus met zijn bij op, draaide even wat in het rond en streek neer, weer op het kunstnest! Datzelfde herhaalde zich nu vijf keer, ja, eens heb ik een wesp twaalfmaal laten kiezen en twaalfmaal koos hij het kunstnest. Nu nam ik de controleproef. Die bestond daaruit, dat ik de wesp weer opjoege en gauw de denneappels bij het echte nest teruglegde. Toen de wesp weer met zijn prooi daalde, streek hij zonder aarzelen op het echte nest. Nu lieten we hem zijn gang gaan en met een zucht van: „wat ging dat fijn” tekenden we alles in de agenda aan. Zulk een proef kan me zo opwinden, dat ik nu weer in vuur raak, nu ik het zit op te schrijven!

Ik herhaalde deze proef bij een vrij groot aantal wespen. Zonder enige uitzondering gedroegen ze zich alle zoals ik het hier heb beschreven. Ik kon dus nu veilig konkluderen, dat de wesp gebruik maakt van de merken die de omgeving biedt, in dit geval de denneappels.

Nu ging ik verder vragen. Op welke kenmerken van de denneappels orienteerde de wesp zich, op de reuk of op het „uiterlijk”, d.w.z. de optiese kenmerken, om het eens mooi (in onze ogen ook duidelijk) uit te drukken? Omdat het me waarschijnlijk leek, dat de optiese kenmerken het hem zouden doen, trachtte ik in de volgende proeven de reuk als orientatiemiddel uit te sluiten. Ik gebruikte voor deze proeven telkens weer denneappels en als de wespen weer voldoende gedresseerd waren, nam ik de proef, door alleen de optiese kenmerken te veranderen, de reukkenmerken niet. Kozen de dieren dan de verplaatste kenmerken, dan hadden ze die als orientatiemiddel gebruikt. Dit uitsluiten van de reuk als orientatiemiddel kon op drie wijzen eenvoudig gebeuren.

a. Door de denneappels, waarmee de proef genomen werd, hun geur te ontnemen. Dit kon gebeuren, door ze in alcohol uit te trekken, waardoor een groot gedeelte van de denneolie, die de dennen hun geur geeft, in oplossing gaat. Bij de dressuur gebruikte ik dan gewone denneappels, om de wespen niet, door hun de reuk als orientatie-hulpmiddel te ontnemen, te dwingen, zich op kenmerken te oriënteren, die ze onder natuurlijke omstandigheden niet of in zeer geringe mate zouden gebruiken.

Voor de proef verwisselde ik dan deze denneappels tegen de zwak resp. niet geurende denneappels.

b. Door de proef te kruisen met een dressuur op denneolie. Wanneer de wespen de geur van de denneappels voor hun orientatie gebruikten, wanneer ze dus de denneappels telkens „op de reuk” vonden, moesten ze te dresserén zijn op de geur van denneolie. Deze olie is in de apotheek te krijgen. Ik sneed nu één aantal kleine kartonnen plankjes, die aan één zijde spits toeliepen, zodat ik ze in de grond kon steken, en liet daar een druppel olie intrekken, zodat ze ook voor onze neus sterk naar denne-



foto N. Tinbergen.

Fig. 4. Waar boomvalken en bijenwolven huizen. Natuurmonument Hulshorster Zand.

appels roken. Bij de dressuur werden deze plaatjes naast de opening van het nest in de grond gestoken, tussen de denneappels dus. Bij de proef verzette ik de denneappels, maar de plaatjes bleven staan waar ze stonden, zodat de wesp bij terugkomst tussen twee nesten te kiezen had, waarvan het ene (door de denneappels) *opties* op haar nest leek, het andere (door de sterk geurende plaatjes) *olfaktories*, d.w.z. wat de *reuk* betreft, op haar nest leek. Beide kenmerken waren dus nu in de proef geïsoleerd. Om de mogelijkheid uit te sluiten, dat de wesp het echte nest zou kiezen, omdat ze de twee kartonnetjes, die er stonden, aan hun optiese kenmerken zou herkennen, zette ik bij de proefopstelling ook bij het kunstnest twee dergelijke kartonnetjes, echter

zonder oliedruppel, dus reukloos. Het kunstnest zag er bij de proef dus opties precies eender uit als het dressuurnest vóór de proef.

c. Door de wespen van hun reukorganen te beroven. Op grond van andere proeven, waarop ik hier nu niet nader inga, en van anatomiese waarnemingen wist ik met voldoende zekerheid, dat de reukzintuigen van de wesp in zijn sprieten zetelden. Ik amputeerde nu de sprieten van een wesp en dresseerde hem dan net als een normale wesp op een krans van denneappels. Ik weet, dat ik me hiermee op het door velen zo verfoeide terrein van de vivisektie begaf. Hoewel ik in vele gevallen over het voor en tegen van vivisektie niet graag zou willen redetwisten, wil ik wel even opmerken, dat in dit geval wel zeker was, dat de proefwespen door de operatie onaangenaam, waarschijnlijk zelfs pijnlijk werden getroffen. Dat de schok echter niet zwaar was, bewees het feit, dat deze wespen al spoedig na de operatie weer normaal aan het werk togen, aan hun hol werkten en uitvlogen voor de bijenjacht, alsof er niets gebeurd was. Of men tot deze operaties gerechtigd is, laat ik hier in het midden. Deze wespen, die niet meer konden ruiken, om de eenvoudige reden, dat ze geen reukorgaan meer hadden, konden dus onmogelijk op de reuk hun weg vinden. Wanneer deze wespen zich nu ook op denneappels lieten dressereren en ook bij proef door de denneappels misleid werden, moest dat dus op grond van de optiese kenmerken gebeurd zijn.

Nu was het resultaat van al deze proeven, dat de wespen, die ik op denneappels gedresseerd had, deze denneappels ook als oriëntatiemiddel gebruikten, zodat ze altijd naar believen te misleiden waren. Het was, of ik de wolven aan draadjes had! Hieruit kunnen we dus besluiten, dat de Bijenwolf zijn nest vindt met behulp van optiese kenmerken in de omgeving van het nest. Hij neemt de optiese kenmerken van de omgeving in zich op en weet ze zich te „herinneren” bij zijn thuiskomst.

Ook hier, bij het onderzoek van de oriëntatie bij de graafwespen, moeten we van de hogere sferen van de „Spürsinn-Theorie”, van de „unbekannte Kraft”, van de „richtingszin” terug naar de begane grond: de wesp beschikt over vrij goede ogen en over een fenomenaal geheugen, en vindt, hiermee gewapend, zijn nest terug. Waar-mee ik niet zeggen wil, dat een verbazende richtingszin bij dieren niet zou voorkomen!

Nu kunnen we nog vragen: Hoe ziet onze wesp? Of liever: Hoe neemt de wesp waar? Want zien is nog geen waarnemen. Voor waarnemen is nog wat meer nodig dan goede zintuigen; er moeten ook zenuwen zijn en een centraal zenuwstelsel en misschien nog wel wat meer, om te kunnen „waarnemen”. Daarom sprak ik in het begin ook van „het terrein tussen zintuigphysiologie en -psychologie”.

Hoe neemt *Philanthus* nu waar? Neemt hij kleuren waar, of alleen lichtintensiteiten, of ook vormen? Wat voor kleuren en wat voor vormen neemt hij het beste waar? Laat ik beginnen met te zeggen, dat het vragen hier gemakkelijk is, maar dat je in een minuut meer kunt vragen, dan je in je hele leven zoudt kunnen beantwoorden. Dit om te verontschuldigen, als het antwoord, dat ik straks tracht te geven, zo oneindig ver bij de portee van de vragen achterblijft.

Nu interesseerde mij speciaal, hoe het met het kleurenzien van de Bijenwolf staat. We weten, dat de honingbij de bloemen, waarop hij verzamelt, o.a. aan de kleur kan herkennen. Als *Philanthus* de bijen op de bloemen opzoekt, ligt het voor de hand, aan te nemen, dat *Philanthus* ook de bloemen aan de kleuren kan herkennen. En als we verder gaan met onze speculatie, dan menen we zelfs grond te hebben voor het vermoeden, dat *Philanthus*, evenals de honingbij, dit vermogen ook bij het vinden van het nest weet te gebruiken. Dus had ik kleurenpapieren van Hering meegenomen naar Hulshorst. Van die kleurenpapieren had ik een aantal stukken van $9 \times 12 \text{ cm}^2$ klaargemaakt. Nu ik wist, dat de Bijenwolf zich opties kon oriënteren op een klein aantal denneappels, vermoedde ik, dat hij zich ook naar twee van die kleurenplaten zou richten, wanneer ik die een morgen ter weerszijden van het nest zou laten liggen. Dit bleek nu een grote misrekening. Tot mijn grote verbazing — en teleurstelling — was de wesp met deze voor ons toch zo opvallende kentekenen niet te misleiden. Hoe kon ik me dat nu verklaren? Hier ben ik de verkeerde kant opgegaan met mijn proeven, maar omdat de feiten, die erdoor aan het licht kwamen, nog wel de moeite waard zijn, ook al was de konklusie, die ik er uit trok, fout, deel ik ze toch nog kort even mee. Ik wilde, voordat ik over de verschillende waarde van de denneappels en de kleurenplaten als oriëntatiemiddel een oordeel vormde, beide zo zuiver mogelijk met elkaar kunnen vergelijken. Hiertoe dresseerde ik een wesp op twee „denneappelplaten”, d.w.z. ik legde ter weerszijden van de nestopening een aantal denneappels neer in de vorm van de 9×12 kleurenplaten. Geheel volgens mijn verwachting gebruikten de wespen deze kenmerken weer dadelik als oriëntatiemiddel. Nu wist ik dus, dat het lag aan het materiaal, niet aan vorm of grootte van de platen. Ik meende hieruit te moeten besluiten, dat het verschil daarin gelegen was, dat de denneappels een natuurlijk kenmerk waren, dat de wespen van jongs afaan, en generatie op generatie als middel gebruikt hadden. Vermoedelijk is deze verklaring niet de juiste, maar moeten we haar zoeken bij wat van de honingbij bekend is, die immers zintuigphysiologies al zo grondig is onderzocht. Een honingbij gebruikt voor zijn oriëntatie graag voorwerpen, die „gegliedert” zijn, d.w.z. dat de vormen er van gedifferentieerd zijn, sterk gesplitst in kleinere vormen. Zo zou een bij zich niet zo graag richten naar een gewone gelijkmatige kleurenplaat, zoals ik voor *Philanthus* gebruikte, als naar een evengrote, gelijkgekleurde plaat, die met zwarte spikkeltjes en streepjes bezaaid is. Hierin zullen we dus vermoedelijk ook bij *Philanthus* de verklaring moeten zoeken voor het verschillende gedrag tegenover kleurenplaten en denneappelplaten.

Toen ik zover was, dat ik, in het geval, dat ik op deze mogelijkheid gekomen zou zijn hieraan zou kunnen verder werken, was de zomer en daarmee het Bijenwolvenseizoen ten einde. Ik mocht tevreden zijn, want ik had aan de wolven vele schone uren te danken, maar ik hoop toch, later nog eens hun achterkleinkinderen over deze kwesties aan de tand te kunnen voelen!

N. TINBERGEN.