

afhankelijk van het klimaat wezen moet. Door de werking van de opeenvolgende associaties wordt immers de bodem toch steeds zó veranderd, dat gegeven het klimaat een bepaalde eindtoestand, de klimax, wordt bereikt.

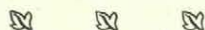
Voor de terreinen met het grondwater vlak bij de oppervlakte geldt dit echter niet, hier is de aard van het grondwater beslissend over de aard der associatie, die er uiteindelijk op groeien zal, ten minste grotendeels.

Dit voor juist aannemende, wordt het ook in verband met wat in het begin over de zuurgraad in de bodem van de beukenplantages werd gezegd, duidelijk dat een *Fagetum* met sterke dominantie van de beuk in ons klimaat over het algemeen niet de klimax in ons land zijn kan; hoogstens kan dit het geval zijn op sterk kalkhoudende bodem of een bodem met sterk kalkhoudend grondwater, dus wat CLEMENTS een sub-klimax genoemd heeft. In het *Querceto-carpinetum* en zijn subassociaties speelt de beuk een meer of minder ondergeschikte rol, behalve in het *Q.C. stachyetosum* met kalkrijk grondwater.

In vroeger tijd kan dat anders geweest zijn; wanneer bijv. het onderzoek van de venen aantoonde, dat er in oudere lagen procentisch veel stuifmèlkorrels van de beuk voorkomen en met de methoden van de pollenanalyse, waarover ik hier nu niet uitvoerig behoef te spreken, geconstateerd wordt, dat de beuk erin domineert, dan kan dit wijzen op een ander klimaat dan het tegenwoordige. Zo valt het begin van de zgn. beukentijd, waarin blijkens de pollenanalyse veel beuken in West Europa groeiden, volgens WEBER, BLYTT en SERNANDER samen met een droger klimaat¹⁾.

Wordt vervolgd.

TH. WEEVERS.



HOE KOMT HET, DAT DE LARVEN VAN GRAAFWESPEN EN GRAAFBIJEN ZICH VOOR HET VERPOPPEN STEEDS ZÓ LEGGEN, DAT DE KOP NAAR DE NESTINGANG IS GEKEERD?

Vele soorten van solitaire bijen en wespen, bijv. *Osmia*, *Odynerus*, *Trypoxylon*, e.a. nestelen gaarne in rietpijpjes. Zij maken daarin, door telkens tussenschotten te plaatsen, een rij van cellen. Deze worden één voor één afgewerkt, d.i. van larvenvoeder voorzien, waarop een ei wordt afgezet en daarna afgesloten.

Het is duidelijk, dat de uitkomende imago's elkaar niet kunnen passeren. Bovendien is de gekozen nestruimte vaak zo gering, dat de volwassen dieren er niet in kunnen keren. Om het ei te leggen, begeeft het moederinsect zich *achterwaarts* in zulk een rietstengel. Hieruit volgt, dat de diepstliggende larven, die het eerst zullen uitkomen, omdat hun ontwikkeling het vroegst begon, zullen moeten wachten op de andere, die de toegang tot de nestuitgang afgesloten houden.

Maar reeds Spinola (1807) merkte op, dat de diepstliggende larven in de regel het *laatst* tot volwassen insect uitgroeiden. Hij meende, dat de nabijheid van de *buitenlucht*, het uitkomen van de larven bevorderde, zodat de laatstgevormde cellen het eerst een volkomen insect bevatten.

Fabre ontdekte, dat de diepstliggende cellen meestal ♀♀ insecten leverden, terwijl de verder naar de ingang liggende cellen voor ♂♂ waren bestemd. Daar de metamorfose der ♂♂ korter is, dan die der ♀♀ begreep men, dat de invloed der buitenlucht hier niet in 't spel was.

De besproken nesten bieden bovendien een probleem, dat Fabre niet heeft kunnen oplossen. De larven keren zich nl. vóór het verpoppen steeds met de kop naar de nestuitgang. De betekenis voor de larve is duidelijk. Het volwassen insect kan slechts in één richting het nest verlaten. Bij omgekeerde ligging is het ten dode gedoemd.

1) Zie o.a. RUDOLF, Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte N. Europa's.

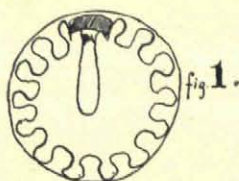
Op het vijfde internationale congres voor Entomologie te Parijs (1932) refereerde E. T. Nielsen, Deens bioloog over bovenstaande problemen. In dit referaat werd o.a. getracht een antwoord te geven op de vraag in de titel van dit artikel vervat.

Bischoff had enkele proeven gencmen om te zien of de „wandbeschaffenheit” der cellen van invloed kon zijn op deze merkwaardige oriëntatie. Proeven met glasbuisjes van normale celbreedte, waarin tussen twee wattenproppen een soort van kunstcel werd gebouwd, gaven negatief resultaat. Ook hier oriëntering naar de open zijde van het buisje. B. vermoedt, dat de larve zich oriënteert naar de buitenlucht, die dan door de poriën der tussenschotten moet binnenkomen; evenwel twijfelt hij aan de waarheid van deze veronderstelling.

Nielsen neemt nu het onderzoek over de juistheid van dit vermoeden met grote nauwkeurigheid ter hand. Aan de hand van een micro-ademhalingsapparaat en met buisjes, welke door wattenproppen in cellen zijn verdeeld, tracht hij achter de waarheid te komen. De buisjes zijn hier aan beide zijden open; aan de ene zijde treedt zuurstof toe, van de andere zijde kan geen zuurstof toetreden. Positieve resultaten verkrijgt Nielsen evenwel niet (1932), evenwel meent hij te moeten besluiten, dat de buitenlucht de definitieve factor is voor de oriëntering.

Intussen was dit probleem reeds sedert 1913 opgelost door den heer P. Haverhorst (zie aflevering 4 van de 37e jrg. 15 April 1913 van het tijdschr. „De Natuur”), later herhaald in nr. 199 der Ent. Ber. van 1 Sept. 1934.

Die oplossing luidde: „De larven vinden bij hare verpopping de richting voor het keeren van den kop naar den nestingang in den convex-concaven vorm van den scheidingswand der cellen. Keert men die scheidingswanden om, alvorens de larven zich gaan verpoppen, dan verpoppen deze zich zoodanig, dat de kop van de nestopening is afgekeerd en dus naar het blinde einde van het nest wordt gericht”.



Waar nu ter enerzijde gezegd wordt, dat de celwand geen invloed heeft op de richting der larven (Bischoff), anderzijds, dat het de frisse lucht is die invloed heeft op de oriëntering (Nielsen), terwijl door een

derde onderzoeker met een eenvoudige proef is toegelicht, dat een gedeelte van de celwand, nl. het hol-bolle achtertussenschot, de oriëntatie bepaalt, blijft er voor mij gelegenheid over, dit probleem, dat mijn volle interesse heeft, aan een nader onderzoek te onderwerpen.

Zonder twijfel zullen Bischoff en Nielsen, zowel als Haverhorst hun waarnemingen juist hebben medegedeeld. Waar schuilt nu de factor, die foutief deed besluiten?

Volgens mijn waarnemingen is de oplossing van Haverhorst de juiste.

Mag men na zijn ontdekking echter nog wel spreken van een „oriëntering naar de nestuitgang?” Het is toch minstens „enigszins zonderling”, dat de oriëntering dan geschiedt naar de zijde, waar niet de uitgang van het nest ligt.

Dat ook buiten de cel het tussenschot een sterke aantrekkingskracht voor de larve bezit, blijkt uit fig. 1. Een klein pillendoosje werd voorzien van een reepje geribd karton, waartussen een tussenschot werd geklemd. Zuurstof kon hoogstens toetreden over de opstaande rand van het doosje, dus van boven. De larve hechtte de cocon echter normaal aan het tussenschot. (Proefdier: larve van *Trypoxylon figulus* L.). Had bij de keuze het materiaal een rol gespeeld? Koos het in dit geval *klei* inplaats van *karton*? Maar bij de proeven van Haverhorst kon het kiezen tussen *klei* en *klei* (vóór en achterwand). Het koos daar de holle kromming.

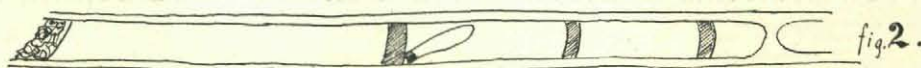
En in fig. 3 (zie verder beneden), waar in een lucifersdoosje primitieve kunstcellen werden gebouwd met een reepje papier, kozen de larven ook in dit materiaal voor de holle achterzijde van de kunstcel.

Vanwaar die voorkeur voor de concave aanhechtingsplaats?

Ter oplossing van dit probleem, moeten wij m.i. vergelijkingen maken tussen de verschillende wijzen van cellenbouw, die wij bij de hymenopteren, die een angel dragen (de hymenoptera aculeata), vinden.

Rijenvormige cellen door andere hymenoptera in de grond gebouwd, *Andrena*, *Anthophora*,

e.a. zijn eveneens door tussenschotten gescheiden. De eerste cel wordt aan het einde van een in de grond gegraven gang eivormig gebouwd (*brede einde achterwaarts gericht*). Na approviantering van deze cel, waarbij een ei is afgezet, wordt deze cel afgesloten en verbreedt de bij de



gang vlak daarvoor tot een nieuwe cel. De achterwand van de cel blijft concaaf, de open voorzijde wordt gevuld door een *prop* (zie fig. 5).

Wanneer een *Odynerus laevipes* cellen bouwt in een rietpijpje, vormt dit insect zulk een volledige kleicel daarbinnen in (fig. 6). Dit is ook het geval met *Pseudagenia carbonaria* Scop., hoewel zulk een nest zelden voorkomt.

Het holbolle tussenschot bij *Trypoxylon*, *Odynerus*, enz. doet dadelijk denken aan de achterwand van een kleicel. De zijwanden zijn vervangen door de wanden van de nestruimte. Alle hymenoptera, die cellen bouwen zijwaarts van de hoofdgang, geven daaraan ongeveer de eivorm. (zij het min of meer gevarieerd.) Zelfs mogen we onze honingbijen en onze sociale wespen wel in de vergelijking betrekken.

Er zijn slechts enkele uitzonderingen, als bijv. *Odynerus oviventris*, *Eumenes coarctatus* en vooral *Osmia*. Geen wonder, dat de instinctieve handelingen van de larven bij het spinnen verband blijken te houden met een *concave* achterwand.

(Janet in zijn „onzième note”, blz. 3 merkt op, dat de sociale wespen als *Vespa vulgaris*, haar eieren steeds plaatsen in de *conische concaviteit*, die ontstaat bij het toevoegen van een nieuwe cel aan de raat.)

Bij oriëntatie naar de achterwand van de cel komen de larven dus overal in de juiste richting te liggen, d.w.z. met de kop naar de uitgang van het nest.

De vondst van een abnormaal liggende cocon van *Trypoxylon figulus* in een normaal gevormd en onveranderd gebleven nest (fig. 2), deed mij verder speuren. Deze larve had dus de concave kromme tijdens het spinnen als factor uitgeschift, wat in normale nesten *zo goed als nooit* voorkomt (waarschijnlijk bracht een parasiet de storing in het instinct te weeg).

Maar nu rees voor mij de vraag: Kiest de larve misschien mechanisch de plaats, die zekere gemakken voor het spinnen biedt.

Het lucifersdoosje (fig. 3) met de primitieve kunstcellen moest dienen om enkele opgegraven larven van *Odynerus spinipes* te bewaren, waarmee ik verlegen was. De larven bleven leven en trachtten te spinnen; dit mislukte. Bestudering van deze mislukte (van boven open zijnde) cocons bracht aan 't licht, dat de concave einden van de cellen geheel van spinsel waren voorzien, ook de bodem van het doosje.

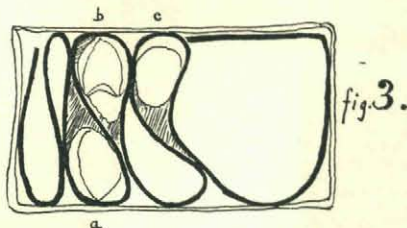
De cocon, die doo *Trypoxylon* in de gegeven omstandigheden (zie fig. 1) zou zijn voltooid, kon door *Odynerus* niet tot een goede vorm worden gebracht. Hier werkten de vasthechtingsinstincten door de breedte die te overspannen was, anders.

In een normale cel, zou de goede vorm zijn bereikt. Hier is ontwijfelbaar verband tussen de celvorm en het spinnen van de larve.

Na het voorgaande neem ik aan, dat de larven hun spinsel bevestigen *op de plaats, waar de beste aanhechting wordt verkregen*.

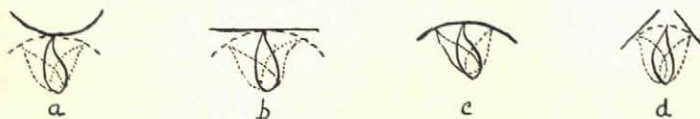
Dit zal duidelijk worden bij het bezien van fig. 4.

Het komt mij nl. gewettigd voor aan te nemen, dat de *spinbewegingen* van de (n.b.) pootloze larven inzetten met *zoekbewegingen* van de kop. Deze zoekbewegingen zullen dan tegelijkertijd *proefbewegingen* zijn. De kop beschrijft dan duidelijk slingerende bewegingen. De larve behoeft



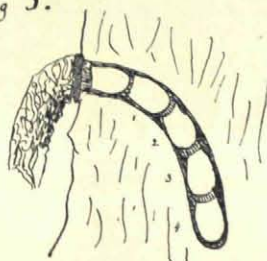
nl. meerdere aanhechtingspunten voor het eerste spinsel (steunweefsel). Deze punten zoekend langs de convexe sluitwand of de rechte zijwand in een rietpijpje, vindt ze slechts steun op één punt (fig. 4a en 4b), terwijl de kop, verder draaiend, zich van dat steunpunt verwijdt. Bij fig. 4c echter vindt de larve steunpunten in *alle* richtingen en het instinct voelt zich bevredigd.

fig. 4.



Slechts zó, kan men verklaren, dat de afwijkingen van de normale coconstand zo weinig voorkomen, en dat, wanneer ze voorkomen, men het spinsel vindt vastgehecht in de een of andere hoek (en dan liefst in de meest scherpe hoek). En slechts zó, kan men verklaren, dat men de larve kan laten spinnen in de stand, welke men te voren bepaalt, indien men slechts de celvorm verandert. Hoeken worden nl. gemakkelijk overbrugd (fig. 4d). De larve vindt hier *minstens* twee steunpunten op gemakkelijke wijze.

fig 5.



Nest in leem van *Anthophora parietina* T. (Naar Friesse).

Voortbouwend op de proeven van Haverhorst, is mij uit verschillende proeven, waarvan enkele der meestsprekende als foto zijn bijgevoegd gebleken:

a. Indien de larve met rust gelaten wordt, spint hij zich vast aan de achterste (concave) scheidingswand. (Nest V, T 4—10.)

b. Indien de larve wordt opgesloten tussen twee concave wanden, wordt willekeurig gekozen. (Nest I, O 2; II C 1 en C 3; III T 3; IV C 5.)

c. Indien de schotten worden verwisseld of beide worden omgedraaid, kiest de larve de *voorzijde* als aanhechtingspunt en ligt dan omgekeerd. (Nest I O 1; II C 2; zie verder opm. b.)

d. Tussen twee convexe schotten spint de larve in een der hoeken tussen celwand en scheidingswand, heel vaak zo, dat gesponnen wordt vanuit de hoek, waar deze drie grensvlakken (dus 3 aanhechtingspunten) heeft. Dan ligt de cocon dus schuin (op- of nederwaarts) door de cel. (Nest II C 4; III T 2.)

Deze opmerkingen blijken ook voor de larven van *Chrysis* (zowel *C. ignita* L. als *C. cyanea* L.) te gelden.

Zo is ook verklaard, waarom bijv. de pop van *Pseudogenia carbonaria* in vrij gebouwde cellen (rondom zuurstof) toch naar de afsluiting van de cel ligt gericht (zie mijn art. in De Lev. Nat. XLI, afl. 5), terwijl het volwassen dier naar alle zijden uitbrekt.

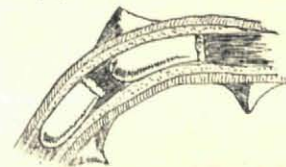
Zo vond ik bij rijenvormige cellenbouw van *Osmia* (*coerulescens*?), die veel minder nauwkeurig bouwt (met plantenspecie), de meeste larven schuin door de cellen liggen.

Wat in dit verband te zeggen van de proeven van Bischoff en E. T. Nielsen? Er kunnen onvoorziene omstandigheden in 't spel zijn geweest. De wattenproppen, waarmee kunstcellen in glasbuisjes zijn vervaardigd kunnen door aandrukken een concave vorm hebben gekregen, de tegenoverliggende prop een convexe.

De glazen kunstcellen in het micro-ademhalingsapparaat van Nielsen hadden zonder twijfel een concave achterwand.

Overigens kunnen ook andere, m.i. toevallige, factoren een rol spelen: misschien in fig. 2 de parasiet; in Nest I, T 1, van de foto, de grote lengte van de cel. Evenals in mijn andere

fig 6.



Leemcellen van *Odynerus laevipes*. (Naar André).

HOE KOMT HET, DAT DE LARVEN ENZ.





61

proeven kon hier de zuurstof aan beide zijden toetreden, toch ligt de larve gericht, ook zonder concave aanhechtingsplaats (tenzij de bodem als zodanig wordt aangemerkt.)

Hetzelfde nestje geeft in de beide diepste cellen een paar *Odynerus*-larven (sp.?), die het tot spinnen brachten, maar het spinsel niet voltooiden. Ze waren gastheer van enkele tientallen (*Melittobia*?-larven). Tijdens het spinnen ontdekte ik, dat ze hun gastheer overdeken, ze waren in korten tijd geheel geconsumeerd. De larven hadden hun spinsel vastgehecht aan de concave voorwand niettegenstaande ze door parasieten sterk waren geïnfecteerd, zodat ze zelfs de cocon niet konden voltooiën.

Bij O 2 ziet U één der groepjes parasiterende larven in de toestand van pseudonympe (waarin zij overwinteren). Ze zijn daar goed te zien, omdat ze bij het fotograferen uit de open cocon op de scheidingswand vielen.

In 1937 hoop ik de proeven voort te zetten, liefst met andere soorten van hymenoptera; met een larve van een *Pemphredon* (sp.) had ik reeds succes.

Biezeling, Nov. 1936.

B. J. J. R. WALRECHT.

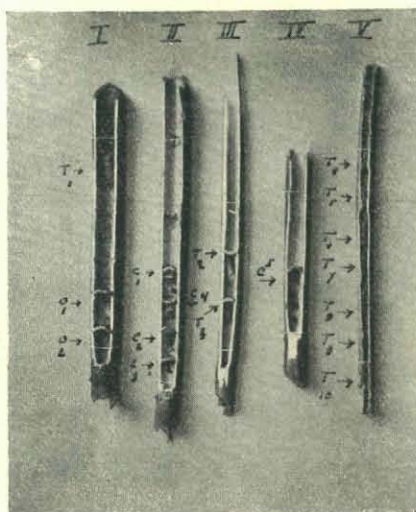


Fig. 7. I—IV. Proefnesten waarbij de scheidingswanden zijn vervangen door stukjes van de holle stengels V. Normaal nest van *Trypoxylon attenuata*. T: *Trypoxylon*. O: *Odynerus*. C: *Chrysis*.

JUNI.

De tijd van zonnewende, het einde van de tweede lente, de vereffening van het voorjaarsavontuur. Alles wat te laat of te vroeg bloeide en groeide raakt nu weer netjes in de orde van plaats en tijd en omstreeks midzomer gaat het dagboek weer haast volmaakt overeenstemmen met die van vorige jaren.

Weer vormen zich de zwermen van vogels die niet gebroed hebben of wier broedsel mislukt is, terwijl zij er niet toe kwamen, een nieuw te beginnen. Het zijn in 't binnenland vooral spreeuwen en Kievieten. Langs de stroom en stranden zwermen duizenden „overzomeraars” en we vinden er gelegenheid om al die „moeilijke” kleine strandloopers in prachtkleed te aanschouwen.

Jongen van vogels vragen overal onze aandacht en manen ons opnieuw om ter plaatse het „begin van den trek” te bestudeeren. Eerste, tweede, derde broedsels zijn nog in vollen gang en zodoende wordt voor den vogelvriend de Junimaand wel een der drukste van het heele jaar.

Ik had het daareven over de „vereffening”. De enorme regenval van het laatste halfjaar, de doorlopende lage temperaturen in die periode hebben wel enkele afwijkingen van het „gewone” veroorzaakt. Heel belangrijk is het wel, dat wij in Februari en Maart de stimulans van de „zomersche dagen” hebben gemist. Daarmede ging wellicht gepaard het laat „ontwaken” van verschillende insecten vooral vliegen, bijen, wespen en dat is een nadeel geworden voor de bloemen, die kruisbestuiving noodig hebben, die ongevoelig zijn voor zelfbestuiving. Let er maar eens op, hoe weinig vrucht de helmblomen gezet hebben. Mijn Sleedoorns hebben het er wellicht beter af gebracht, dank zij de onmiddellijke nabijheid van een bijenkast.

Nu moeten wij ook eens bijzonder letten op de vlinders, die nu hun trektijd hebben. Ziet ge een merkbare veelheid van *Atalanta*'s en Distelvlinders? En die beroemde kleine Pijlstaart, de Meekrapvlinder (*Macroglossa stellatarum*)? Tusschen twee haakjes, bestaat er voor dit veel-