

het doel dat wij ons stelden bereikt.
We mogen tenslotte niet onvermeld laten, dat dit artikel wel geheel op eigen waarneming van de auteurs berust, maar dat veel van de merkwaardige vondsten te danken zijn aan wijlen Joh. Jansen, en dat

ook een broer van de laatstgenoemde auteur, B. Reichgelt, een uiterst belangrijk aandeel in onze ontdekkingen aan de rivieroeveren gehad heeft.

Bogor
Nijmegen.

Maart 1950.

HET BOUWINSTINCT DER SOCIALE WESPEN

B. J. J. R. WALRECHT.

VIII. *Nestschema's en wat ze ons leren.*

Toen mijn eerste artikel van enige omvang over wespennesten verscheen (D.L.N. jg. 43 afl. 3), meende ik er goed aan te doen, naast een foto van een nest van *V. germanica* een doorsnede te moeten plaatsen van dit nest. Dit vooral om de inwendige bouw van het nest beter te doen uitkomen. Dit bleek een gelukkige greep, want die doorsnede moest om duidelijk te zijn schematisch worden verwerkt. Janet leverde indertijd wel doorsneden van nesten, maar hij tekende de cellen, alsof ze geheel ledig waren. In mijn eerste schema tekende ik niet alleen de celcomplexen, maar gaf ook aan in welke toestand de cellen zich bevonden, nl. of zij open waren of gesloten en tevens ongeveer de grootte van de larven in de open cellen.

Het voordeel van een dergelijke schematisering sprong onmiddellijk in het oog, toen ook het probleem aan de orde kwam, dat het aantal cellen, doordat vele van hen meer dan éénmaal kunnen worden gebruikt, niet het aantal in het nest geboren individuen aangeeft, maar daar verre bij achterstaat. Voor een klein gedeelte wordt dit later gecompenseerd, daar de laatste cellen door het ontbreken van een voldoende aantal voedsterwespen (werksters) in de eindperiode van het nest, geen wespen meer kunnen leveren.

Nu valt het aanzetten van de tweede raat ongeveer samen met het uitkomen van de eerste werksters in het centrum van de eerste raat. Deze cellen worden zeer spoedig met eieren belegd, terwijl daaronder de nieuwe raat eveneens met eieren belegd, langzaam wordt vergroot.

Komen de nieuw gelegde eieren in de eerste raat uit, dan is eigenlijk een tweede generatie ontstaan, waartoe ook behoren de larven uit het centrum van de tweede raat, die ongeveer tegelijkertijd moeten uitkomen. Bij het nest in zijn geheel bekeken, moeten (aldus redenerend) de centra van al de raten ongeveer in gelijke ontwikkeling zijn en telt het nest zoveel generaties als er raten worden gebouwd. Een groot aantal raten zou dan duiden op een gunstig wespennjaar.

Bekijkt men nu de groei per raat, dan ziet men dat deze steeds straalsgewijze vanuit het centrum vordert. De randcellen zijn het laatst gebouwd en de ontwikkeling van de eieren tot larven kan dus ook worden gevolgd vanaf het centrum van de raat tot de rand. Gesteld dat in het centrum van een grote raat eieren zijn gelegd, dan sluiten zich daaromheen aan de cellen met poppen, die zo dadelijk zullen uitkomen. Deze cellen maken deel uit van een brede ring van cellen, die alle gesloten zijn, maar waarvan de buitenste zo juist ingesponnen

larven bevatten. Daarnaast zitten spinnende larven en naar de rand neemt de grootte van die larven steeds af tot we weer komen bij cellen, die pas met eieren zijn belegd, daarnaast ledige cellen en dan weer (al of niet) een serie gesloten cellen met larven, die op uitkomen wachten.

Breed uitgebouwde raten met meer dan één ring gesloten broed zouden dus ook al duiden op een gunstig wespenjaar. Van de ene ring met gesloten broed tot de andere past precies één generatie. Als zich twee van die generaties in één nest bevinden, zijn die juist even oud, de cellen, waarin ze liggen, hebben echter een ouderdom, die juist één generatie verschilt.

Daar de ringen gesloten broed door de blankheid van het spinsel en hun aaneengesloten witte kleur sterk opvallen, vertellen ze ons veel over de ontwikkeling van het nest. Dat doen ze al in de raten van het nest, wanneer ze los naast elkaar worden gelegd, maar nog veel meer, wanneer ze in een schema worden samengevoegd. Bekijkt men zo'n serie aaneengelegde raten uit een in volle ontwikkeling zijnd nest, dan lijkt dat op het eerste gezicht een rij wonderlijke schietschijven, de een al aardiger gefantaseerd dan de andere (fig. 1).

In elkaar gepast tot schema klaart de horizon opeens op en ziet men, dat die vreemde schijvengeschiedenis in elkaar sluit als een bus. De witte ringen en schijven rijen zich aaneen tot wat ik bolschillen heb genoemd en wanneer men ze van beneden af (*de laatste generatie in haar originele cellen*) gaat aanduiden met de letters z, y, enz. kan men de generaties volgen tot in de nok van het nest. Want een weinig hoger ligt opnieuw een ring, die tot boven in het nest is te volgen (de generatie y dan in cellen, die voor de tweede maal zijn gebruikt, enz.).

Zoals men ziet spreken de schijven opeens

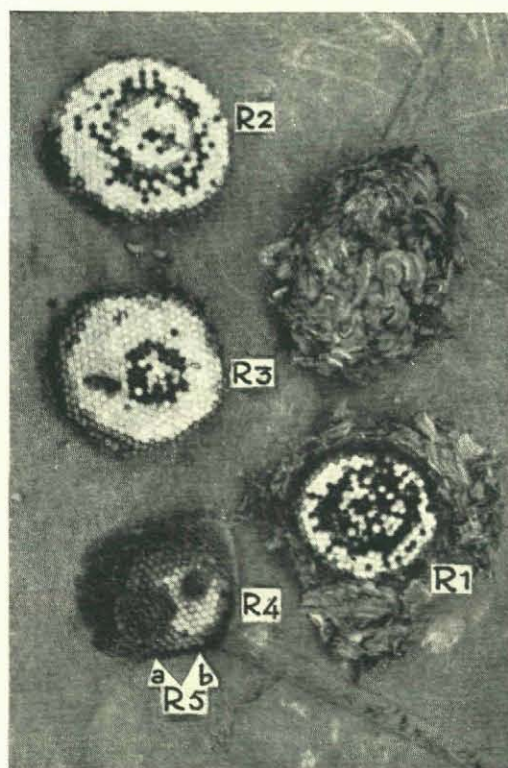


Fig. 1. *Halfvolwassen nest van V. germanica*, Kapelle 1951; 5 raten (raat 5 in 2 delen, a en b, grote cellen), op raat 3 de koningin.

een duidelijke taal. Treft men in de onderste raat met gedekt broed slechts één ring of centrum daarvan aan; hoger op vindt men al gauw twee, nog hoger drie (en soms vier?) van die witte ringen in de top. Zo ligt in zo'n schema de gehele ontwikkeling van een nest gefixeerd. Het vertelt ons van de snelle vorderingen, die het nest tegen de voltooiing maakt, maar ook het langzaam vorderende begin is nog duidelijk uit het schema af te lezen.

We zien er uit, hoe (wat we wel moesten vermoeden) de raten met kleine cellen in de top van het nest nog tot het laatst toe worden uitgebreid met *kleine cellen*, hoewel in het benedendeel van het nest reeds *grote cellen* worden gebouwd.

Als we in de periode zijn, waarin de gesloten cellen mannetjes doen geboren worden, zien we, dat ze evengoed uit de kleine, als uit de grote worden geboren.

Maar de koninginnen zien steeds het levenslicht in het onderste nestdeel, dat geen bolschil met kleine cellen kan bereiken, ze worden alleen uit grote cellen geboren.

Men kan er een aardig idee uit verkrijgen van het aantal mannetjes tegenover de vrouwelijke dieren, indien men slechts weet, dat de *eerste grote cel* een mannetjes-wesp levert. Want..... de *grote cellen* leveren of mannetjes of koninginnen maar nooit *werksters*. En met behulp van deze schema's kan men zich ongeveer een oordeel vormen hoe deze beide categorieën in de grote cellen over de raat zijn verdeeld.

Met de bolschillen als gidslijnen kan men de productie aan manlijke wespen bepalen, als men maar weer onthoudt, dat de bolschil van de koninginnen in zo'n gelijkmatig nest *nooit* de kleine cellen bereikt.

Maar het schema leert nog meer.

Zoals we reeds zeiden troffen we in de raten, meestal om de ander, in het centrum een open gedeelte aan tegenover een gesloten cellen-complex in het volgende. Dit strijdt met wat we straks theoretiserend over het ongeveer gelijktijdig beleggen van de boven elkaar liggende centra schreven.

Nu is *gelijktijdige* belegging uit anderen hoofde juist *onverklaarbaar*. De koningin kan nl. niet overal tegelijk zijn om haar eieren af te zetten. En... de leeggekomen cellen moeten eerst behoorlijk worden schoongemaakt. Uit de volgorde van de intermitterende groepen valt in ons schema te lezen, dat de nieuwe cellen de voorkeur hebben boven de oude. Dit is als volgt duidelijk te maken.

Stellen wij dat een nieuwe raat (we nemen

de onderste) slechts open cellen heeft, met in het midden kleine larfjes en dat daarboven een centrum ligt met gedekte (volwassen) larven.

Zijn die gedekte cellen nu vóór of achter in ontwikkeling? Ze zijn natuurlijk *achter*, want om de regelmaat in de belegging der celcomplexen, die tot in de top van het nest is te volgen, komen we ten slotte uit bij de eerste raat, waar het leggen van het ei vooraf ging aan de ontwikkeling tot volwassen larf. We moeten dus concluderen, dat de koningin de *nieuwe* cellen voorkeur geeft bij het beleggen boven de reeds gebruikte cellen.

Eén feit helpt ons nog daarbij. Het hoornachtig gevormd begin van de nieuwe cel is als geschapen om te worden betast door het puntige achterlijf van de koningin ten einde het juiste punt van vasthechting van het ei te vinden: de tophoek.

De gebruikte cellen, waarvan de mond loodrecht staat en die blijkens de stand der eieren tegen de zijwand (niet op de bodem) te diep is voor het achterlijf van de koningin en tevens over de hele lengte gezien, te smal voor het met eieren gevulde lichaam van de koningin (uit de cel kwam een *werkster*!), past niet geheel bij het instinct van het eierleggen, zoals het *vanaf de aanvang* in het primaire raatje geschiedt.

De stand der eieren in nieuwe raten is zo, dat de koppen der larven *ALLE naar het midden* zijn gericht; in gebruikte raten is de stand onregelmatig, daar de celhoeken halfweg als hechtplaats worden gebruikt en... er zo zes, dus zes standen mogelijk zijn.

Daar we het voederen der larven al eenmaal te hulp moesten roepen bij de verklaring van het verspringen van de centrale as in onregelmatige nesten (art. VI), ligt het voor de hand ook bij het vorige daarvoor aandacht te hebben. Welnu..... de

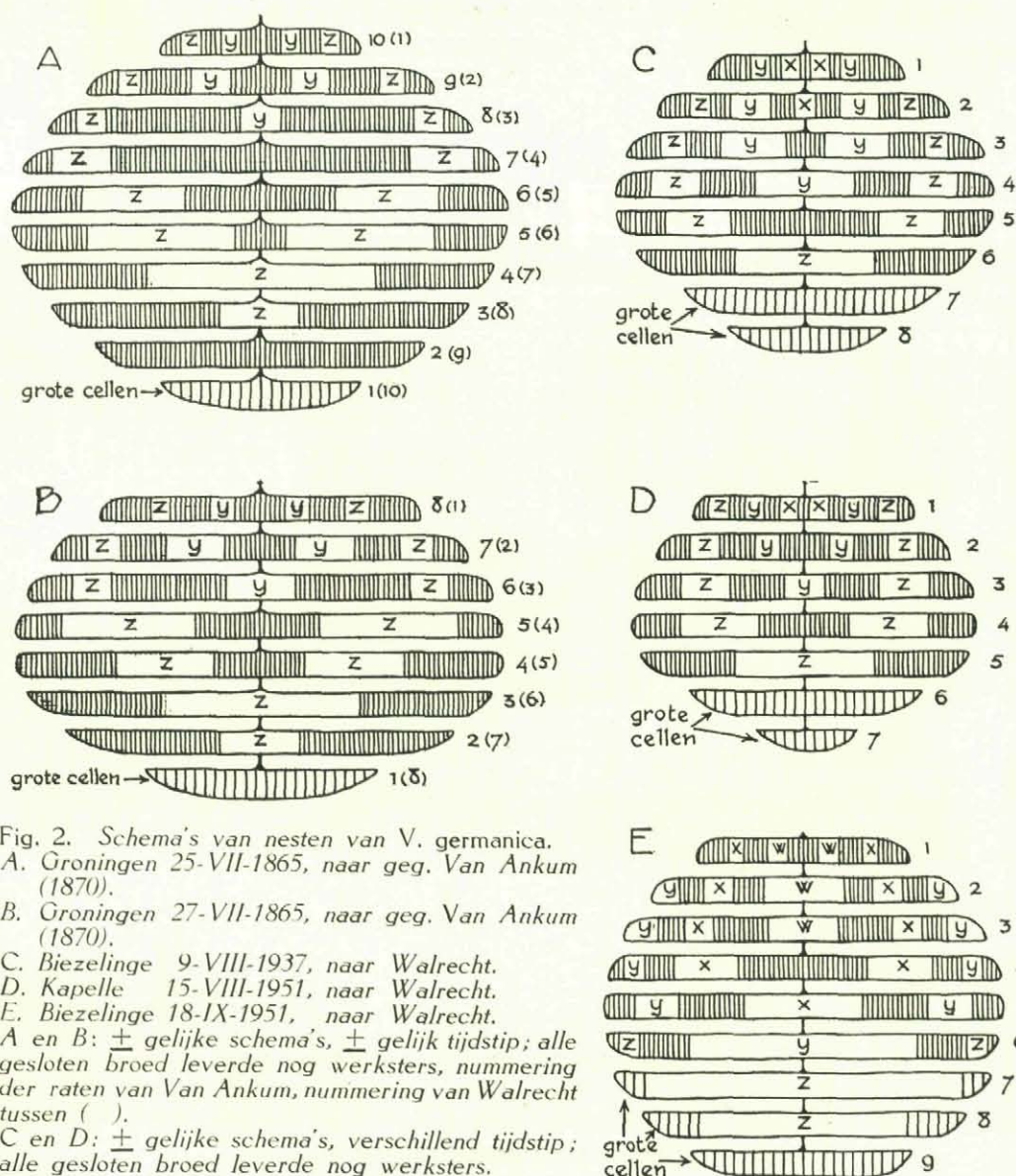


Fig. 2. Schema's van nesten van *V. germanica*.
 A. Groningen 25-VII-1865, naar geg. Van Ankum (1870).
 B. Groningen 27-VII-1865, naar geg. Van Ankum (1870).
 C. Biezelinge 9-VIII-1937, naar Walrecht.
 D. Kapelle 15-VIII-1951, naar Walrecht.
 E. Biezelinge 18-IX-1951, naar Walrecht.
 A en B: $\pm$ gelijke schema's, $\pm$ gelijk tijdstip; alle gesloten broed leverde nog werksters, nummering der raten van Van Ankum, nummering van Walrecht tussen ().
 C en D: $\pm$ gelijke schema's, verschillend tijdstip; alle gesloten broed leverde nog werksters.
 E: gesloten broed in 4 generaties; z-periode zeer gunstig, gesloten broed levert mannetjes, raat 8 koninginnen.

voordeligste plaats tot voederen der larven is vanuit het centrum der raat, vanwaar naar alle kanten voedsel kan worden rondgedeeld. In de nieuwe raten zitten de larven (door de geringe diepte der cellen) in zulk een centrum iets gunstiger, waardoor

ook de ontwikkeling sneller zal verlopen. Dat de oude cellen hierbij niet méer achter raken, vindt zijn oorzaak in het feit, dat in verhouding elke nieuwe periode een groter aantal nieuwe cellen wordt aangezet, zodat het groter aantal te verzorgen larven in de

nieuwe raat enigszins opweegt tegen het kleiner aantal minder bevoorrechte in de oude raten.

We zeiden al, dat het schema ons allerlei kan leren over het optreden van gunstige perioden in de ontwikkeling. Ook hier is de werkelijkheid anders dan de studie der losse raten ons scheen te leren.

Wat wij in het begin van het artikel vertelden over raten *met meer ringen*, blijkt in het schema niet geheel te passen. Men treft de dubbele en drievoudige ringen immers slechts aan in de *top* van het nest. De *bredere* raten in het midden zullen over het algemeen *niet* het grootste aantal naast elkaar liggende generaties bevatten. De gunstige perioden tekenen zich in het schema heel anders.

Om hier iets met zekerheid te kunnen zeggen is het nodig een groot aantal, liefst bolvormige (= regelmatig gebouwde) nesten midden in hun ontwikkeling buit te maken. Men kan hier niet wachten, tot het gevaar is geweken en alle wespen zijn uitgevlogen. Neen, men moet de nesten opgraven, als de wespen volop vliegen en liefst in de periode tegen het einde van het seizoen als de volken het grootst zijn. Dan heeft men een groot aantal raten en de broedringen tekenen zich door het gehele nest heen af.

De naar deze nesten getekende schema's zullen dan verschillen vertonen.

Bij de uitleg van de schema's moeten we vooral letten op drie dingen.

Ten eerste moeten we rekening houden met de *tijd* van opgraven: Hoe later een nest wordt gevonden, zoveel te groter het aantal raten.

Ten tweede moeten we laten wegen *het jaar*, waarin het nest werd buitgemaakt: Nesten in hetzelfde jaar en op $\pm$ dezelfde tijd gevonden, zullen de grootste kansen bieden, ze in eenzelfde mate van ontwikkeling te vinden. Indien we nesten vergelijken *in verschillende jaren gebouwd*, kunnen de schema's ons iets vertellen over het meer of min gunstige van die jaren voor de bouw der nesten. Hoe later een zelfde ontwikkelingsstadium werd bereikt, hoe ongunstiger het jaar.

Ten derde moeten we ook de *omstandigheden*, waaronder het nest werd gevonden, laten wegen. Een *grondnest* zal kleiner omvang hebben dan een vrij gebouwd nest, al kan het schema relatief dezelfde ontwikkeling vertonen. Een nest met een belemmerde regelmaat in de bouw, zal een afwijkend schema geven.

(Wordt vervolgd).

Dr Ir A. W. KLOOS Jr

Alweer heeft de dood een zwaar verlies toegebracht aan de gemeenschap van Nederlandse veldbiologen en daarmee ook aan ons tijdschrift De Levende Natuur.

Voor enkele maanden verloren wij Prof. Weevers, wiens leiding in de strijd voor natuurbescherming vooral zo node wordt gemist. Nu is Ir Kloos van ons heengegaan.

de grootste kenner van de Nederlandse flora, in het bijzonder ook van de aangevoerde soorten.

Als leider van de floristen in de Kon. Nederl. Botanische Vereniging heeft Dr Ir Kloos ook een belangrijk aandeel gehad in het werk van het Instituut voor Vegetatieonderzoek in Nederland, dat de inventari-