

bewerkt en in overeenstemming gebracht met de nieuwste gegevens, in één werk verzameld.

Maar naast de 143 inlandse soorten zijn er liefst 192 adventieve in Nederland aange troffen, van ouds vooral bij meelfabrieken, graan- en lijnzaadsilo's en op losplaatsen, de laatste jaren ook vele soorten bij wol-fabrieken. Hoewel het opnemen van deze adventieven een aanzienlijke verzwaring van de determinatie-tabellen met zich brengt, is het zonder meer al uit dit grote aantal duidelijk, dat deze in een floristisch-systematisch werk over de Nederlandse grassen niet mogen ontbreken. Natuurlijk zijn de beschrijvingen korter dan die van de indigene soorten, maar door het scherp tegenover elkaar stellen van de karakteristieke kenmerken in de met grote deskundigheid samengestelde en goed doorwerkte determinatie-tabellen komt iedere soort toch zeer goed tot zijn recht.

Het is gevaarlijk, bij dit uitstekende werk te wijzen op enkele geslachten die de aandacht trekken door hun bewerking, omdat daardoor misschien de gedachte gewekt kan worden, dat de niet genoemde geslach-

ten op minder hoog peil staan, wat zeker niet het geval is. Toch wil ik met name noemen de buitengewoon goede bewerking van het moeilijke geslacht *Puccinellia*, moeilijk ook omdat de soorten zo gemakkelijk bastaarderen. Van deze bastaarden zijn er alleen al 4 voor het eerst door Dr Jansen herkend en beschreven, die daarmee een zeer belangrijke bijdrage tot de kennis van dit geslacht geleverd heeft, — afgezien nog van het onderscheiden van enige andere niet-indigene soorten van dit genus. Om kort te blijven noem ik alleen nog maar de geslachten *Agropyron*, *Poa* en *Bromus*, en de geheel of overwegend adventieve geslachten *Eragrostis*, *Aegilops* en *Vulpia*, stuk voor stuk voorbeelden van zeer geslaagde bewerkingen.

Wij kunnen de waarde van het werk van Dr Jansen moeilijk hoog genoeg aanslaan, en ongetwijfeld zal het voor de Nederlandse Gramineëën-litteratuur nog zeer lange tijd een onmisbaar standaardwerk blijven, absoluut nodig voor ieder, die op enigerlei wijze met de studie van deze in vele opzichten zo belangrijke en interessante familie te maken heeft.

HET BOUWINSTINCT DER SOCIALE WESPEN

B. J. J. R. WALRECHT.

X. *Hoe ontstaan de zeshoekige cellen in wespennraten en welke principes liggen aan de bouw daarvan ten grondslag.*

Dat de vraag in de titel nog steeds niet bevredigend is beantwoord ligt enerzijds aan het grote aantal factoren, waarmee rekening moet worden gehouden, wil men de kans hebben het juiste antwoord te vinden; anderzijds heeft men m.i. de waarde

van de reeds gevonden factoren in een verkeerde verhouding tegen elkaar uitgewogen en daardoor verwarring gesticht. Herbestudering van elk onderdeel is hier dus op zijn plaats.

In de samenvatting van Maidl over de bouw der cellen worden de vier bouwprincipes genoemd, die Wachs heeft aange- wezen als de principes, waarop de zes- hoekige vorm zou berusten.

1. De bouw begint met de „cellule nucléale van Janet” (centrale groep van vier cellen).
2. De nieuwe cellen verschijnen in de hoeken door de bestaande cellen gevormd.
3. De gemeenschappelijke (oorspronkelijk gebogen) celwanden worden bij het hoger opbouwen der cellen tot rechte.
4. De celbodems worden uitgebouwd tot cellen van $\pm$ gelijke grootte.

In punt 3 ligt opgesloten, dat door de combinatie der cellen, de cellen tot zeshoeken worden. Het vraagstuk blijkt hier al ingewikkeld, vooral sinds Verlaine de theorie omverstiet door het vinden van een raatje van vier cellen, waarvan de middelste twee reeds hoeken vertoonden.

Tijdens mijn studies aan wespenraten is gebleken, dat met kleine wijzigingen de vier principes van Wachs kunnen worden gehandhaafd; dat Janet's gegevens zeer wel bruikbaar zijn, dat de vondst van Verlaine, wel verre van de theorie omver te werpen, juist in het bouwsysteem past en dat zelfs De Saussure niet helemaal heeft misgezien.

Maar ook bleek, dat aanvulling en zelfs algehele omwerking nodig zou zijn om tot een volledige oplossing van het probleem te geraken.

Naar ik hoop zal, wat in de volgende bladzijden wordt gezegd, een welkome aanvulling van de benodigde gegevens en een stap nader tot de oplossing van het vraagstuk betekenen.

Hoewel ik zal trachten de vier bouwprincipes elk afzonderlijk te bespreken, zal blijken, dat daarbij telkens ook de andere in de bespreking moeten worden betrokken.

1. De „cellule nucléale” van Janet.

Reeds enige malen kwam in deze artikelen-serie de zg. „cellule nucléale” van Janet ter sprake. Daar deze groepering van vier

cellen, de centrale groep van elke raat, de sleutel van het geheim van de architectuur der sociale wespen bevat, moet een aparte bespreking in de eerste plaats aan de orde komen. Om straks met zo weinig mogelijk woorden de ingewikkelde materie zo duidelijk mogelijk te kunnen samenvatten is het van het grootste belang de eigenschappen van deze merkwaardige celgroep te kennen.

„Cellule nucléale”. Een eenvoudige term voor een samengesteld begrip. Ziehier de oorsprong. Het woord is van De Saussure, die er de eerste cel van de raat mee bedoelde, waaromheen zich, naar zijn mening, zes cellen zouden vlijen, waardoor dan tevens de eerste cel zeshoekig wordt. Neen, zegt Janet, niet één cel, maar een groep van vier cellen vormt de „cellule nucléale”. De eerste cel ligt naast het midden van de raat en pas om deze cellule nucléale van vier cellen als centrum legt zich een contour (fig. 1 a en b). Is deze contour gesloten dan zijn elk der beide eerste twee cellen omgeven door zes andere. (De Saussure's stelsel is maar niet zonder meer te verwerpen, zoals aan het slot van dit artikel zal blijken. Om de eerste cel vlijen zich werkelijk zes cellen en dat wel op een zo regelmatige manier, als dat met geen enkele cel in de raat plaats heeft).

Het systeem van De Saussure scheen begrijpelijk, al vraagt ieder al spoedig: waarom komen er precies zes cellen om die eerste cel? Janet's mededeling daarentegen deed zeer vreemd aan, al viel er niet aan te tornen. Het raadsel van de zeshoekige cel werd er, gezien de vierdeling van Janet's centrum, echter des te groter door. Tot heden is er dan ook niemand in geslaagd de dwingende noodzaak aan te tonen, dat om elke volkomen ingesloten cel, zes, en niet meer of minder, andere cellen liggen.

Wij stellen ons nu tot taak de „cellule nucléale” (voortaan aangeduid met c.n.) zo te bezien, dat hij zijn geheimen prijs geeft.

Janet's aandacht na zijn ontdekking vestigde zich vooral op de ontwikkeling van de raat rondom de c.n. De consequentie van zijn vondst was een tweezijdig symmetrische raat met 2 assen, in tegenstelling met de gevolgen van de zienswijze van De Saussure, de alzijdig symmetrische raat met 6 assen.

Janet brengt ons eensdeels dicht bij de waarheid, maar leidt overigens op een zijspoor. Wij keren daarom naar de oorsprong terug.

De Saussure begint met de eerste cel (fout voor wat de conclusie betreft; wáar als feit). Janet toont ons het ontstane centrum van vier cellen, maar ziet het belang van de eerste cel, die, anders dan alle andere van de raat, *volkomen vrij* in de ruimte hangt, over het hoofd. (Hij ziet ook andere belangrijke punten over het hoofd).

Bezien wij eerst nauwkeurig deze eerste cel. Ze heeft de opvallende eigenschap, dat ze een *open cel* is, die zelfs *open blijft tot het einde* (al sluit de larve met een deel van haar spinsel die opening af).

Wanneer we nu de cellen der solitaire graafbijen en -wespen bezien, dan blijken dit daarentegen steeds te zijn: *door de moeder afgesloten ruimten, waarin zich de larven kunnen ontwikkelen*. Zelfs de sociale Honingbij sluit de cellen af met was. De sociale wesp is de sociale bij een stapje voor.

De eerste cel wordt, behalve de hechting aan de steunzuil, geheel vrij gebouwd en blijft open. Conclusie: Deze cel heeft een geheel eigen karakter.

Regel 32. *De primaire cel van een wespenraat wordt gebouwd als een wand, die een gedeelte van de vrije ruimte omgeeft.*

2. De vorming der nieuwe cellen.

Hoewel de bespreking van de „cellule nucléale” slechts in het beginstadium verkeert, zijn we genoodzaakt thans over te gaan tot toepassing van principe 2.

Algemeen heeft men aanvaard, dat bij de uitbouw van de raat de nieuwe cellen worden aangelegd als een gebogen overkapping *van de hoek* tussen twee celwanden, waarbij echter al dadelijk moet worden opgemerkt, dat in enkele gevallen niet één hoek wordt overbrugd, maar een tweetal, liggend in de ruimte tussen drie cellen. Dit is het geval bij de bouw van de cellen 9 en 10. (Zie fig. 1 c en e).

Dit leidt er toe, dat we nu reeds drie oorzaken hebben te geven voor het ontstaan van cellen in de raat: één voor cel 1, één voor de cellen, die over één hoek worden gebouwd en één voor de cellen, die twee hoeken overkoepelen. Tot onze schrik stellen we dan nog vast, dat cel 2 een vierde verklaring behoeft.

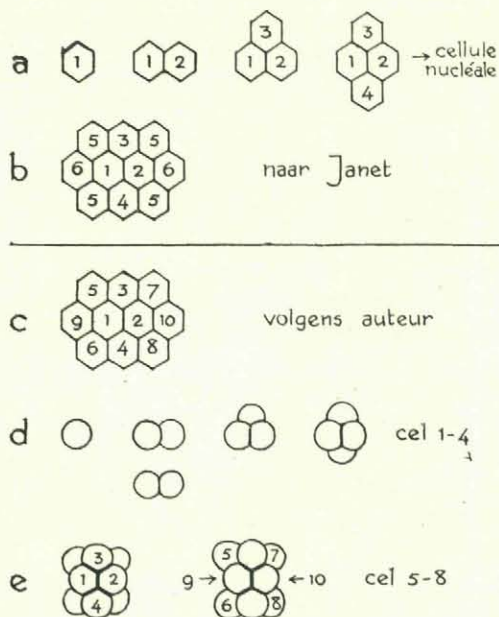


Fig. 1. Schema van het ontstaan der raten.

Dit alles is fnuikend voor het verkrijgen van een juist inzicht. We zullen dit hebben te ondervangen en tevens zullen we scherp moeten onderscheiden tussen de cel zelf en zijn aanhechting, opdat deze onderdelen in de verklaring niet dooreen gaan liggen.

Houden we regel 32 aan als principe voor alle cellen en stellen we voor de aanhechting een aparte regel op, dan houden we beide belangrijke begrippen uiteen, met de consequentie, dat we de wespen *geen contouren* laten bouwen als De Saussure en Janet, maar *losse cellen*. Elke cel is er één! Ze mogen zich verder vrijelijk rangschikken in contouren (een apart punt).

Regel 33. *De cellen in nesten van sociale wespen worden gebouwd als een wand, die een deel der vrije ruimte omgeeft.*

Regel 34. *Het begin van de cel (de celbodem) wordt gebouwd op de daartoe meest geëigende plaats.*

Nu is het begrip „de meest geëigende plaats” zeer ruim gehouden. De bestudering er van kan ons menig détail verschaffen over kleine instinct-verschillen bij wespen van verschillende geslachten en soorten. Zo zal de meest geëigende plaats voor het bouwen van cel 1 kunnen zijn (voor onze sociale wespen): de plaats op de primaire zuil gelegen, met een bepaalde afstand van het overweldigend omhulsel in zijn onvolkomen toestand. Welnu, het koepelvormig begin van vooral de eerste raten in *Vespa*-nesten is een opvallende demonstratie van een voortzetting van dit beginsel ook voor de cellen vlak om cel 1 gegroepeerd (de vroegere regel van het regulerend omhulsel, regel 2).

Nog iets scherper gesteld en daardoor ook te gebruiken voor andere wespesoorten geven we

Regel 35. *De meest geëigende plaats voor het bouwen van een nieuwe celbodem is de plaats, waar met het beschikbare materiaal*

het gemakkelijkst de benodigde celruimte wordt verkregen.

Ingevolge regel 35 zal de tweede cel niet worden gehecht aan de zuil zelf, maar aan de (bredere) celwand van de eerste cel (hoe onvolledig deze ook nog is). Bij de bouw van de derde en vierde cel zullen ingevolge regel 35 de hoeken de voorkeur hebben (meer ruimte aldaar onder het omhulsel). Zo ontstaat de eerste groep van vier cellen (*cellule nucléale* van Janet) *dwingend, als consequentie van één regel* voor het instinct.

De c.n. bevat vier omliggende hoeken, dwingt alweer tot aanleg van vier cellen, zodat er thans 8 zijn.

Merkwaardig: $2 \times$ het getal 4 (of 4×2 ?). Er blijven nu twee merkwaardige ruimten over, in het oog vallend gunstig voor celbouw volgens regel 35.

Maar elk van deze twee ruimten heeft twee hoeken: zie tussen 5 en 6 en tussen 7 en 8. Hielden we Wach's principe 2 aan, dan moesten op die plaatsen twee cellen komen, over elke hoek één. Zeg niet te spoedig, dat dit niet mogelijk is, omdat het nooit gebeurt. In nest 72 (*V. saxonica*) heb ik het lang gezochte geval gevonden, dat zich op één der beide aangewezen plaatsen werkelijk twee celbodems bevinden. Dit moet zo gebeuren, indien omstandigheden er toe leiden, dat voldoende ruimte wordt verkregen, door het daar overkappen van één hoek. De oorzaak, dat deze mogelijkheid in nest 72 aanwezig was? Een vervorming door een belemmering van het primaire raatje van 8 cellen. De consequentie: bij voltooiing een verstoring van de regelmaat in de celvorm: niet alle cellen zeshoekig.

Bij toepassing van bouwprincipe 2 van Wachs is dit afwijkende geval normaal, terwijl het gewone geval uitleg behoeft. Met toepassing van regel 35 is het gewone

geval normaal en het tweede verklaarbaar. Regel 35 moet dus de voorkeur hebben boven de redactie van Wachs.

Intussen is de eerste contour om de „cellule nucléale” geheel voltooid met het plaatsen van de cellen 9 en 10.

Fig. 1 c geeft niet de juiste toestand van het raatje weer, de cellen 9 en 8 zijn kleiner dan 5 en 6, die ouder zijn en dus meer gebogen (verwijd). De c.n. is oorzaak, dat de cellen 3 en 4 iets meer uitsteken, zodat de contour van de raat daar meer de cirkelboog nadert (fig. 1 e), wat de hoeken vlakker maakt. Daardoor dwingt regel 33 tot plaatsing van cel 9 en 10 tussen 5 en 6 (iets ouder en sterker gebogen) en tussen 7 en 8.

De vorm van de „cellule nucléale” is dus in zichzelf de dwingende noodzaak, dat zich eerst om cel 1, daarna om cel 2 de ring van zes cellen sluit. Ik zei reeds, dat het geheim van de architectuur lag in de c.n. en gaf zo juist aan waar de noodzaak tot de totaalgroep van 10 cellen gevonden wordt, het iets meer uitspringen van de cellen 3 en 4.

We komen nu tot het hoofdprincipe van de c.n. Wat een celgroep van twee of drie cellen niet heeft en in dit geval niet kan hebben, doet zich voor in de groep van vier, zoals de wespen die vormen. In deze groep kunnen de cellen 3 en 4 elkaar namelijk niet bereiken. Er is geen gemeenschap tussen de cellen 3 en 4, dan de gemeenschappelijke celwand tussen 1 en 2, die ze verbindt. Het is deze celwand, die de besproken verbreding van het raatje veroorzaakte; het is deze wand, die het eerst bij het verhogen der celwanden wordt recht getrokken (bouwprincipe 3 van Wachs); in beginsel de eerste der zes rechte wanden van de eerste zeshoekige cel. (Later hierover meer).

Direct na de voltooiing van de c.n. komt

een derde eigenschap van de c.n. naar voren. Immers elke cel na de vierde cel gebouwd (fig. 1 e.) vormt met de drie dichtstbijliggende cellen een nieuwe „cellule nucléale”. Telkens kunnen twee cellen elkaar niet bereiken en is er een nieuwe rechte wand in wording. We kunnen voor deze groepen de term „cellule nucléale” niet meer gebruiken, we noemen ze „ruitvormige celgroep”.

In de praktijk gaat de vorming der rechte wanden en hoeken veel sneller dan boven is aangegeven.

Er is dus nog iets dat niet klopt. We stellen daarbij vast, dat ook in andere wespen-geslachten nesten met zeshoekige cellen voorkomen, waarbij in sommige gevallen zulk een cel niet ligt en ook nooit komt te liggen binnen een ring van zes andere.

Dit sluit dus aan bij de mededeling van Verlaine over het raatje met de vier cellen (de c.n. van Janet). Ook zijn randcellen gevonden in *Vespa*-raten, die hoewel nog onvoltooid, zes hoeken vertonen.

Was ons betoog van zoëven, precies 6 cellen om de c.n. overbodig? Of leren de wespen al bouwend steeds sneller zeshoeken vormen. Instinctbinding of leerproces? (Zie polemiek Verlaine-Thomas).

In elk geval zes cellen om één is niet vereist voor het ontstaan van de zeshoek. Hier zijn de principes 3 en 4 van Wachs nodig tot verdere uitleg.

Maar de weg is gebaad tot beter begrip van wat nog moet komen.

Een vierde eigenschap van de c.n. van Janet in nesten van *Vespa* is, dat de volgorde der nieuw te bouwen cellen gebonden is aan de rangnummers van de bestaande. Zo zal, daar de „meest geëigende” plaats bij voorkeur moet gezocht worden tegen oudere (d.i. beter ontwikkelde) cellen, de nieuwe cel gebonden zijn aan het laagste rangnummer in de combinatie van twee

cellen, waartegen ze wordt geplaatst. Rekenkundig kan men zelfs de eerste cel daarin betrekken. Cel 1 komt tegen 0; cel 2 tegen 1; 3 tegen 1-2, evenals cel 4. Dit laatste is zeer belangrijk in verband met wat in het volgende artikel zal worden gezegd over nestvorm bij wespen, die een andere volgorde hebben in hun c.n. Want theoretisch kan cel 4 ook geplaatst worden in de hoeken 1-3 of 2-3. Gebonden aan het laagste rangnummer moet cel 4 echter komen in de hoek 1-2. In fig. 1 c kan de rest worden gecontroleerd. Over de factoren die hierin verandering kunnen brengen spreek ik liever bij de behandeling van bouwprincipe 4 van Wachs.

Ook Janets schetsjes vertonen al vroeg afwijkingen. M.i. hangen hiermee samen de hutvormige ingangen van koningin-nestjes als afgebeeld in Van Ankum pl. I fig. 2 (m.i. geen kenmerk van een soort). De zuivere „cellule nucléale van Janet” met omgeving kan men zowel bij koningin-neraatjes, als bij het begin van latere raten aantreffen (o.m. nest 85 — *V. saxonica*, derde raat — 9 cellen + onvolledige celbodem van 10).

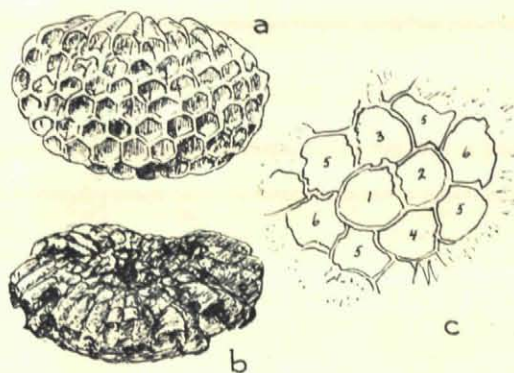


Fig. 2. Nestje van *Polistes bimaculatus* Fourcroy. a. Het nestje in normale stand; onregelmatige zeshoeken en nog gebogen randcellen. b. Achterzijde; onregelmatige bouw der jongste cellen. c. Cellule nucleale met omgeving (naar foto).

Afwijkingen kunnen voorkomen wanneer een der cellen door omstandigheden sterker vergroot wordt ten koste van een ander. Bv.: volgt de aanleg van cel 5 snel op de aanleg van cel 4, dan kan die omstandigheid gunstig zijn voor het bouwen van 6 tegen 2-3, in voorkeur boven 1-4, daar cel 4 dan nog heel klein is.

Het bestuderen van de c.n. en de verrassende resultaten, deed ook bij andere wespen i.c. *Polistes* een binding aan deze belangrijke groepering verwachten.

Na enige vergeefse pogingen om een nestje van *Polistes* te verkrijgen, waarmee ik zou mogen experimenteren, ontving ik van Dr Jean Leclercq (Luik) twee nestjes van twee *Polistes*-soorten. Het ene toonde al dadelijk de c.n.; het andere moest het geheim worden ontworpen door een coupe te maken juist onder de primaire (enige) steunzuil. Wil men nl. de gevolgen van de bouwprincipes 3 en 4 van Wachs vermijden dan moet men een snede maken door de celbodem. De oorspronkelijk gebogen wanden komen dan weer voor de dag en de hechtingen aan reeds bestaande wanden vertonen zich in de oorspronkelijke staat (fig. 2 a, naar niet clichéerbare foto).

Deze schets zegt meer dan lange zinnen. Het bevestigt al weer, dat de cellule nucléale slechts één der bouwprincipes is (al is het een zeer belangrijk). Want..... in de nesten van *Polistes* kunnen zeer onregelmatig gevormde cellen voorkomen.

Een bezoek aan het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden bracht een ongezochte gelegenheid een onderzoek in te stellen naar de primaire bouw in de nesten van andere wespen die zeshoekige cellen bouwen. Dit leidde tot de ontdekking van op andere wijze gebouwde, primaire ruitvormige celgroepen, met overigens meest gelijke eigenschappen. Daarover in het tweede deel van dit artikel.

(wordt vervolgd)