

het ook in de tegenwoordige eeuw nog mogelijk is zich, geheel en al uit eigen kracht, door enthousiasme en taaie volharding in een in de jeugd gekozen lief-

hebberijrichting op te werken tot de hoogste posities in het wetenschappelijke en economische leven.

J. HEIMANS.

OVER DE FUNCTIE VAN EEN OPEN NESTINGANG BIJ ONZE GRAAFBIJEN EN GRAAFWESPEN

J. G. M. MARQUENIE.

Van oudsher heeft het wonderlijke vermogen van bijen en wespen, om van grote afstanden hun nest terug te kunnen vinden, de aandacht van de mens getrokken. De belangstelling van de bioloog voor het probleem, hoe deze dieren hiertoe in staat zijn, is dan ook niet van recente datum.

Een van de eersten, die zich hiermee bezighield, was Fabre (1921). Hij transporteerde een bij het nest gevangen snuittordoder (*Cerceris tuberculata* Klug), over een grote afstand, gaf het dier de vrijheid en bestudeerde de terugvluchten. Zonder uitzondering bleken zijn geel-zwarte vrienden de weg naar huis terug te kunnen vinden. Fabre verklaarde dit vermogen door een onbekende kracht aan te nemen, door middel waarvan het dier op grote afstand in contact met het nest zou staan. Bethe (1902) kwam, wat de Honingbij betreft, tot dezelfde conclusie. Von Buttel-Reepen (1900) en Wolf (1926, 1928) lanceerden een andere mening, waarbij zij aannamen, dat de Honingbij door middel van visueel waargenomen bakens de weg naar huis terug zou kunnen vinden. Met behulp van een sterk geheugen onthoudt zij de ligging van deze bakens ten opzichte van de korf. Wolf was degene, die de juistheid

van deze gedachtengang duidelijk kon bewijzen. Trouwens, wat de Honingbij betreft, mogen de proeven van Von Frisch (1951) bekend worden verondersteld.

De laatste 20 jaren vormen de zogenaamd solitaire Graafwespen een uitgebreid terrein voor onderzoek van de Leidse biologen. ¹⁾ Tinbergen, Kruyt, Van der Linden en Van Beusekom (1932, 1935, 1938, 1948) bestudeerden de eigenschappen van de bakens, die de Bijenwolf (*Philanthus triangulum* Fabr.) (fig. 1) voor haar terugkeer op het nest gebruikt. Baerends (1941) onderzocht de oriëntatie van onze Kleine rupsendoder (*Ammophila adriaan-sei* Wilcke), en tegenwoordig is het onderzoek bij de Harkwesp (*Bembex rostrata* L.) (fig. 2), dat verricht wordt door Van Iersel, Van den Assem en schrijver dezes, in volle gang.

Alle op dit gebied gedane proeven wijzen in dezelfde richting, nl. dat deze dieren in staat zijn een aantal objecten in de directe nestomgeving te leren kennen en als bakens te gebruiken; al verschillen de genoemde soorten daarbij aanmerkelijk in de details.

Het grove schema van de levensgeschiedenis van deze dieren — de ingewijde weet

¹⁾ Deze en de volgende genoemde onderzoekingen werden gedaan te Hulshorst.



Fig. 1. De Bijenwolf (*Philanthus triangulum* Fabr.) met haar prooi, de Honingbij, op haar nest; vlak voor het opengraven. Foto J. G. M. Marquenie.

hoe grof het is en hun, die er onbekend mee zijn, raad ik ten sterkste aan er eens een dosis vrije tijd aan te besteden, om er achter te komen hoe het van soort tot soort varieert — is het volgende :

Het bevruchte wijfje graaft een nest, meestal in de grond, ook wel in dood hout, braamstengels e.dgl., of gebruikt bestaande holtes of oude gaten ; vaak is het nest niet meer dan een gang met aan het eind een kamer. Als het klaar is, of reeds tijdens het graven, maakt het wijfje een aantal rondvluchten boven het nest en de omgeving. Deze kunnen zich tot op een grote afstand uitstrekken. Het is voor bovengenoemde soorten bewezen, dat ze dienen om de plaats van het nest, in verband met daaromheen liggende bakens, in het geheugen te prenten. Zodra de dieren hun „huisnummer” kennen, start de broedzorg in engere zin.

Afhankelijk van de soort wordt nu pro-

viand voor de larve aangebracht. De Graafwespen (*Sphegidae*) brengen dierlijke prooi aan ; men denke slechts aan de Rupsendoders (*Ammophila* en *Psammophila*), Vliegendoders (*Mellinus*), Snuit- en Graafbijendoders (*Cerceris*), Bijenwolf (*Philanthus*), Sprinkhanen- en Kakkerlakkendoders (*Tachysphex*), Cicaden- en Wantsendoders (*Gorytes* en *Crabro*), wier namen een overduidelijke taal spreken. Zo is het ook met de Spinnendoders (*Pompilidae*), waarvan alle soorten spin- nen vangen. Samen omvatten deze twee families een 200 inlandse soorten. Daarnaast is er nog een uitgebreide familie, de Bijen (*Apidae*), waarvan de solitaire, d.w.z. niet in staten samenlevende soorten, er een soortgelijke levensgeschiedenis op na houden. Zij worden meestal samengevat onder de naam van Graafbijen. Deze dieren zijn vreedzamer en verzamelen alleen stuifmeel en honing. Voorbeelden



Fig. 2. De Harkwesp (*Bembex rostrata* L.) met haar prooi, een zweefvlieg, landt op haar nest. De gesloten opening bevindt zich rechts onder. Foto J. G. M. Marquenie.

hiervan zijn de Pluimvoetgraafbijen (*Dasy-poda*), Behangersbijen (*Megachile*) (fig. 3), Zijdebijen (*Colletes*), Groefbijen (*Halictus*), Dikpootbijen (*Melitta*), Roetbijen (*Panurgus*), Langhoornbijen (*Eucera*), Metselbijen (*Osmia*), Wolbijen (*Anthidium*) etc.

Op de verzamelde proviand wordt een ei gelegd en de uitgekomen larve consumeert de opslag om dan te verpoppen en soms reeds hetzelfde jaar, doch meestal eerst het volgende als imago te voorschijn te komen. Enkele soorten blijven de larve tot aan het verpoppen bijvoeren; de meeste sluiten ei en voorraad af en kijken er niet meer naar om, maar vele daaronder starten in hetzelfde nest een nieuwe cyclus, door in de buurt van de oude kamer een nieuwe te graven.

Juist die soorten, die langer gebruik maken van één en hetzelfde nest en regelmatig met voedsel of prooi op het nest terug-

keren, zijn uitermate geschikte objecten om het oriëntatievermogen aan te bestuderen. Het is wel aardig er even op te wijzen welk een terrein hier nog braak ligt. Feitelijk zijn van alle bovengenoemde soorten de Bijenwolf, de Kleine rupsendoder en de Harkwesp de enige, die goed onderzocht zijn, wat hun biologie en hun oriëntatievermogen betreft. Van alle andere soorten is onze kennis nog maar zeer summier en fragmentarisch.

Er is echter nog één verschil tussen de diverse soorten, dat hier van belang is. De meest gespecialiseerde soorten, als de Bijenwolf, de Harkwesp en de Rupsendoders sluiten of spitten hun nestingang dicht als zij het nest verlaten; de minder ontwikkelde soorten als de Snuittordoders, Graafbijendoders en *Crabro's* en bijna alle Graafbijen laten hun nestingang open achter (fig. 4). Dit laatste nu lijkt onbegrijpelijk. De gelegenheid maakt de dief, en een

betere gelegenheid dan een open deur is nauwelijks denkbaar. De dieven zijn er dan ook; op plaatsen nl., waar deze Graafwespen en -bijen talrijk zijn — en dat zijn ze nogal gauw — zien we ook hun parasieten rondscharrelen. Meestal zijn dit dieren, die tot dezelfde grote groep van Angeldragers behoren en die aangeduid worden met de verzamelnaam van Koekoekswespen en -bijen. Die naam zegt al genoeg. Bij de wespen zijn het de Goudwespen (*Chrysididae*) en bij de Bijen de Wesp-bijen (*Nomada*), Rouwbijen (*Melecta*), Kegelbijen (*Coelioxys*) en nog veel meer soorten. En bleef het daar nog maar bij; er zijn echter ook nog vliegensoorten, die er eenzelfde duistere praktijk op nahouden. Zo zijn er kleine vliegjes (*Miltogramma*), die bij Graafbijen en Graafwespen parasiteren, zelfs bij de Harkwesp, welke notabene vliegen vangt voor haar eigen larve! Bijna al deze parasieten vliegen in schichtige banen laag over de grond en het is duidelijk te zien, dat zij daarbij een bijzondere belangstelling aan de dag leggen voor allerlei donkere vlekjes en voorwerpen,

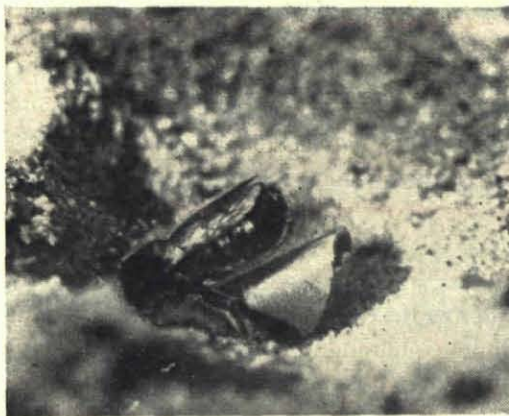


Fig. 3. De Behangersbij (*Megachile maritima* L.) gaat met een stukje berkenblad haar nest binnen.

Foto J. G. M. Marquenie.

zoals houtskoolstukjes, zwarte steentjes en verdroogde topjes van haarmos, mits deze maar voldoende contrasteren met een lichte ondergrond. Ook allerlei natuurlijke putjes worden snel bezocht. Wordt echter op die manier een open nestingang van een Graafwesp of -bij gevonden, dan slippen ze daar naar binnen en fluks wordt beneden een ei op de voedselvoorraad gelegd, die eigenlijk voor de larve van de rechtmatige eigenaar bestemd is. Nu moeten deze en de larve van de parasiet van dezelfde voorraad eten en het resultaat is een kleinere nakomeling (voedingsmodificatie) van de rechtmatige eigenaar, of alleen naar een nieuwe parasiet. Uit dit oogpunt kan een open nestingang niet erg bevorderlijk zijn voor de soort.

De afgelopen jaren bleek echter, dat de open nestingang bij een paar soorten toch wel degelijk een functie vervult. Parallel met het verschijnsel van een open of een gesloten nestingang loopt nl. de manier van terugvinden van het nest.

De dieren, die hun nestingang sluiten, weten van grote afstanden direct, zonder enige aarzeling, het nest te vinden. Ze schieten op topsnelheid op de juiste plaats af; er treedt niet de minste desoriëntatie op (fig. 2).

Iets anders is het gesteld met de andere groep, waarvan ik uit eigen ervaring de Snuittordoder, Groefbijen, Behangersbijen en Pluimvoetgraafbij vrij goed ken. Het zijn, wat betreft het snelle terugvinden van het nest, een stel klungels. Boven de plaats gekomen, waar zich het nest bevindt, blijven ze een geruime tijd rondtoeren in allerlei lussen, kleine afgewisseld met grotere verder weg, om spoedig weer terug te keren. Het gehele gedrag wekt de indruk, of ze wel in staat zijn van verre de weg naar huis te vinden, maar dat ze, zodra ze dichterbij gekomen zijn, niet meer weten

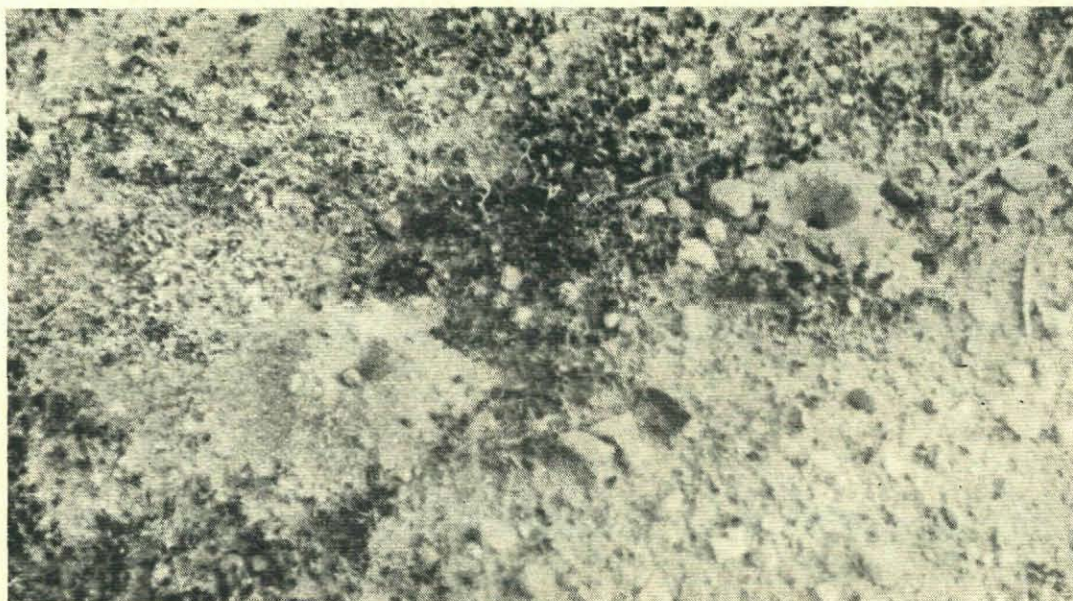


Fig. 4. Twee nestingen van de Groefbij (*Halictus spec.*). De rechter is open, de linker is gesloten met een zandprop. Alleen voor het overnachten in het nest wordt de opening gesloten.
Foto J. G. M. Marquenie.

waar het precies ligt. Duurt het rondtoeren erg lang, wat bij deze dieren geen uitzondering is, dan treedt hetzelfde gedrag op als boven bij de parasieten beschreven werd. Ze laten zich pardoos van zeer geringe hoogte in ieder gaatje of op ieder donker plekje vallen. Het geheel wekt de indruk alsof het open nestholletje een zeer belangrijk optisch oriëntatiekenmerk voor het dier is, met behulp waarvan de preciese plaats van de nestingang wordt gevonden. Tinbergen toonde dit al aan voor de Pluimvoetgraafbij. Hij stopte de eigenlijke nestingang dicht en stak in de buurt hiervan met een potlood een gaatje in de grond. Prompt liet het diertje zich foppen door zich in de kunstingang te laten vallen!

Het toeval wilde, dat bij mijn oriëntatieproeven zich in 1952 in een proefopstelling, bestemd voor en aangelegd bij een Harkwesp, een Behangersbij (*Megachile*

maritima L.) vestigde en in 1953 in een dergelijke proefopstelling een Groefbij (*Halictus spec.*) woonde. De gelegenheid was te mooi om niet even, naast het andere werk, iets te weten te komen over de oriëntatie van deze dieren.

De proefopstelling was die, welke Tinbergen en Kruyt (1935) ook bij de Bijenwolf gebruikt hadden (fig. 5A en 6). We leggen rond het nest van het te bestuderen dier een krans bestaande uit een aantal elementen (fig. 5A). De helft van de elementen verschilt in één eigenschap van de andere helft en om beide groepen van elementen dezelfde kansen te geven, leggen we ze om en om. Zo kunnen wij bijvoorbeeld een krans samenstellen uit voorwerpen, die een gelijke vorm, kleur, bovenoppervlakte etc. hebben, doch alleen verschillen in de hoogte. Het zal zo straks duidelijk worden, waarom we de krans op deze manier samenstellen. Deze krans

laten we enige dagen liggen om het dier de gelegenheid te geven, de nieuwe situatie te leren kennen. We zien hierbij dan ook hernieuwde oriëntatievluchten optreden. Om te controleren of het dier de krans gebruikt, leggen we de krans links of rechts van het nest neer als het dier uit is. Gaat het dier dan bij thuiskomst toch in de krans zitten, dan mogen we zeggen, dat deze gebruikt wordt bij de oriëntatie. De volgende stap is nu, uit te maken welk

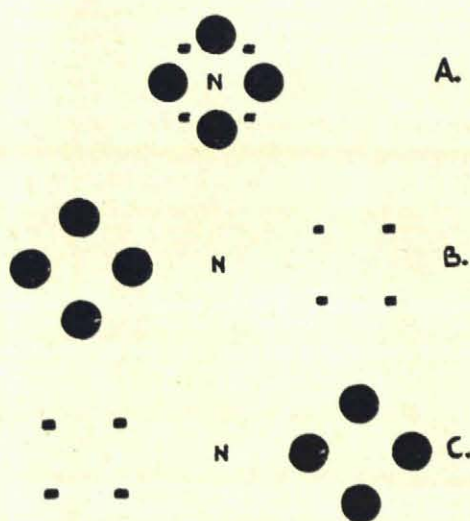


Fig. 5. Schema van een proefopstelling. N is het nest, A. is de normale opstelling, B. en C. zijn de keuzesituaties.

element het meest gebruikt wordt. Dit bereiken we door de krans uiteen te leggen, een krans van elementen links en een krans van de andere elementen rechts van het nest (fig. 5B en fig. 7). En nu mag het dier kiezen; zodra het dier zit, jagen we het op en laten het opnieuw kiezen. Als nu een duidelijke voorkeur optreedt voor een van de kransen, dan kunnen we besluiten, dat het dier zeer speciaal let op de eigenschap, waarin beide kransen van elkaar verschillen en we concluderen dan, dat in

de normale oriëntatie die eigenschap voor het dier ook een doorslaggevende rol zal spelen om een bepaald natuurlijk baken als belangrijk punt voor het terugvinden van zijn nest te kiezen.

We moeten daarbij echter niet vergeten, dat het dier niet alleen de krans gebruikt, maar, zoals voor de Harkwesp aangetoond is, ook de krans in verband met verderweg gelegen objecten. Wanneer nu in de keuze twee kransen aangeboden worden, bestaat de mogelijkheid, dat de ligging van een van de kransen, bv. de linker t.o.v. die objecten beter klopt met de normale situatie dan die van de rechter. Dit vertroebelt de waarneming: het dier zal dan meer de linker krans kiezen. We noemen dit „plaatsvoorkeur voor links”. Dit is uit te schakelen, door de kransen steeds te wisselen (fig. 5B en C) en in iedere situatie een gelijk aantal keuzen toe te laten. Bij optimale plaatsvoorkeur zullen beide kransen evenveel gekozen worden, maar dan alleen als ze of aan de linker of aan de rechter kant van het nest liggen. Deze methode kan ons vrij nauwkeurig inlichten omtrent de door dieren gebruikte bakens. De dressuuropstelling, waarin nu „mijn” Behangersbij woonde, bestond uit halve bolletjes met een doorsnede van 4 cm en platte platen met een doorsnede van 15 cm: dus het element „hoog” tegen „plat”. De Harkwesp geeft dan de voorkeur aan de grote platte platen; de Bijenwolf daarentegen aan de halve bolletjes (fig. 6).

Nieuwsgierig waar haar voorkeur zou liggen gaf ik de Behangersbij de keuze. Er trad een gedesorienteerd vliegen op en plotseling liet ze zich met haar blaadje in haar eigen nestopening vallen, die ik intact gelaten had (fig. 3)! Ze was meteen verdwenen en kwam weer zonder blaadje naar buiten. Bij de volgende keuzen werden veelal de bolletjes gekozen, maar geen

enkele keer de platen. Het lijkt dus, alsof het element „hoog” de voorkeur had, maar dit is slechts betrekkelijk, daar de open nestopening van een verderop gelegen krans veel attractiever bleek en regelmatig gekozen werd. Bovendien werden allerlei gaatjes in de nabije omtrek bezocht. Wanneer ik nu de eigen nestopening dichtstopte en de beide kransen van „schijn-nestopeningen” voorzag, trapte de bij er onmiddellijk in en koos ineens meermalen ook de platen. Zodat een mogelijke voorkeur voor de bolletjes teniet gedaan werd door het attractieve gaatje in de platenkrans. De keuzen werden erg moeilijk gedaan, omdat het dier al haar tijd besteedde aan het afzoeken van allerlei donkere vlekjes, schaduwranden van de platen, stenen en stokjes, alweer een voorkeur dus voor de open nestingang.

De Groefbij, die ik in 1953 had, bevond zich in een andere opstelling, nl. een platte zwarte ring, van enkele tientallen centimeters doorsnede. Deze Groefbij was nauwelijks in staat om in de normale situatie haar nest te vinden; de belangstelling voor zeer kleine zwarte steentjes en verdroogde topjes van het haarmos, was opvallend groot. De Behangersbij beproefde meer de grote vlekjes, zwarte steentjes en gaatjes. Mogelijk speelt dus de grootte van het donkere plekje nog een rol. Verplaatsing van de ring haalde niets uit; alles werd systematisch afgezocht en kleine door mij met een potloodpunt gemaakte gaatjes werden intensief onderzocht.

Een andere Groefbij, wier nestopening bij het inzetten van een proefopstelling bij de Harkwesp verloren was gegaan, zocht gedurende enkele uren naarstig alle zwarte vlekjes af. Helaas heb ik door ander werk niet kunnen constateren, of ze haar nest gevonden heeft.

De attractie van de open nestingang op

deze dieren is dus wel duidelijk en het lijkt of ze zonder open hol het nest helemaal niet terug kunnen vinden.

Mogelijk is de oriëntatie met behulp van een open holletje de meest primitieve — en de meest schadelijke — vorm van oriëntatie. Deze gevoeligheid voor een open nestingang treedt bij de meer gespecialiseerde vormen alleen dan op, wanneer er een drempelwaardeverlaging aanwezig is en de dieren, doordat ze te lang van hun nest afgehouden zijn, „graafziek” worden, d.w.z. overal en nergens gaan graven. Ook dan wordt de plaats van het graven bepaald door allerlei gaatjes en donkere vlekjes. Wanneer ze echter zonder enige

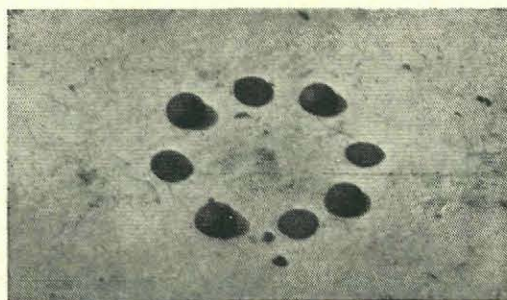


Fig. 6. Een krans, bestaande uit halve bolletjes en ronde platte plaatjes rond het nest.
Foto J. G. M. Marquenie.

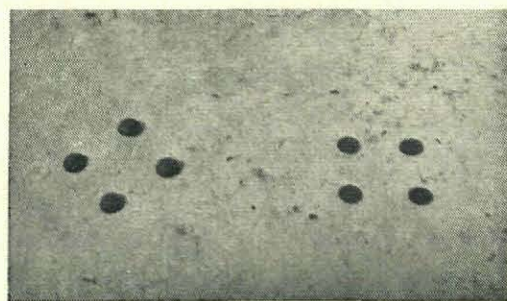


Fig. 7. Dezelfde elementen als in fig. 6, maar nu in de keuzesituatie. Het nest bevindt zich tussen de twee kransen.

Foto J. G. M. Marquenie.

storing naar huis kunnen terugkeren, is een open of gesloten nestingang van weinig waarde. Hun normale oriëntatie is veel ingewikkelder.

Maar voor we verdergaande conclusies kunnen trekken omtrent de ontwikkeling

van de oriëntatie bij onze Graafbijen en -wespen, dienen we eerst eens wat meer te weten over de oriëntatie van een veel groter aantal soorten. Ik kan een ieder dan ook niet genoeg aanraden zich eens met deze interessante groep bezig te houden.

Litteratuur.

- Fabre, J. (1921), Souvenirs entomologiques. Séries 1, 2, 3, 4, Paris, 23e éd.
- Baerends, G. P. (1941), Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. Tijdschr. Entomol. 84 : 68-275.
- Bethe, A. (1902), Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, zum Teil nach neuen Versuchen. Biol. Zentr. bl. 22 : 193-215.
- Beusekom, G. van (1948), Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr. Behaviour I, 195-225.
- Buttel-Reepen, H. von (1900), Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Zentralbl. 20 : 97-109, 130-144, 177-193, 209-224, 289-304.
- Frisch, K. von (1951), De honingbij, haar leven, eigenschappen en vermogens. Assen.
- Tinbergen, N. (1932), Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.) I. Z. vergl. Physiol. 16 : 305-344.
- (1935), Id. II, Die Bienenjagd. Z. vergl. Physiol. 21 : 699-716.
- en W. Kruyt (1938), Id. III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. Z. vergl. Physiol. 25 : 292-334.
- en R. J. van der Linde (1938), id. IV. Heimflug aus unbekanntem Gebiet. Biol. Zentralbl. 58 : 425-435.
- Wolf, E. (1926), Das Heimkehrvermögen der Bienen. I. Z. vergl. Physiol. 3 : 615-691.
- (1928), id. II. Z. vergl. Physiol. 6 : 221-254.

MATTENBIEZEN

D. BAKKER en A. C. BOER.

Onder mattenbiezen worden verstaan de echte Mattenbies (*Scirpus lacustris* L.) en de Ruwe bie (*Scirpus tabernaemontani* Gmel.), waarvan de gedroogde stengels reeds van ouds voor het vervaardigen van stoel- en vloermatten worden gebezigd. Bovendien zijn zij uit een oogpunt van vegetatiekunde en landaanwinning belangwekkend, daar biezen grote invloed uitoefenen op het verloop van de verlanding van open water en de aanslibbing van zandplaten. In verschillende delen van

Nederland, zoals op het Kampereiland, in de Biesbos en het Hollands Diep, heeft men dan ook het ontstaan van biesvelden bevorderd door wortelstokken van deze soorten uit te planten. Hoewel door dit ingrijpen van de mens de natuurlijke ontwikkeling van de vegetatie wordt verstoord, zijn dergelijke begroeiingen toch een niet te verwaarlozen onderdeel van ons natuurbesit. Immers deze biezen vormen in plas- en meren en aan de kusten van ons waterrijke land begroeiingen, waarin tal