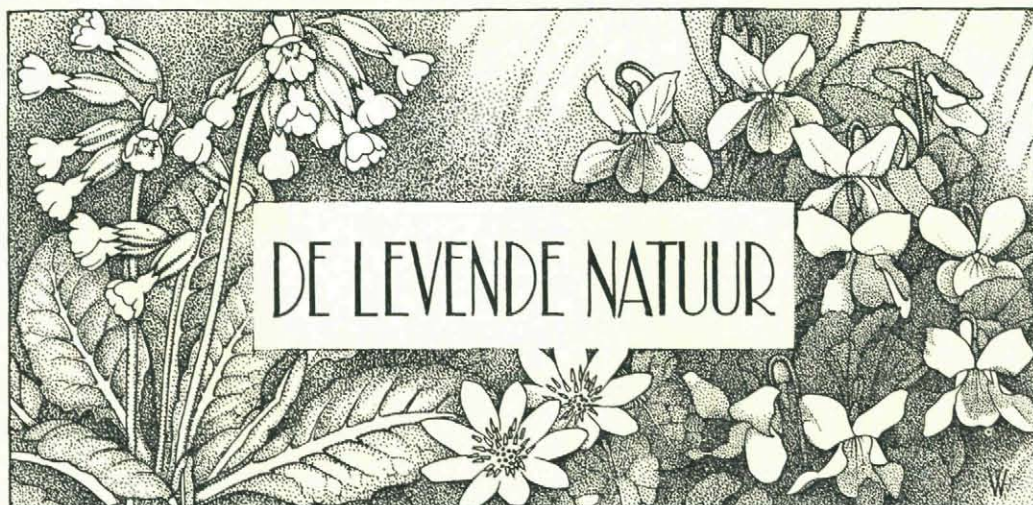


JANUARI 1958

JAARGANG 61, AFL. 1



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS jr EN JAC. P. THIJSSE

OVER DE „HONINGMERKEN” VAN BLOEMEN

N. TINBERGEN.

Sprengel, die in zijn beroemde boek „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen” in 1793 de gedachte uitsprak, dat de kleuren en geuren der bloemen er niet zijn om ons Heren der Schepping te behagen, maar dat zij insecten lokken, die „in ruil” voor nectar en stuifmeel voor de bestuiving zorgen, heeft ons ook het begrip „honingmerk” aan de hand gedaan. Hij schrijft: „Wenn nun ein Insekt, durch die Schönheit der Krone, oder durch den angenehmen Geruch einer Blume gelockt, sich auf dieselbe begeben hat, so wird es entweder den Saft sogleich gewahrt, oder nicht, weil dieser sich an einem verborgenen Ort befindet. Im letzten Fall kommt ihm die Natur durch das Saftmaal (= honing-

merk, N. T.) zu Hülfe. Dieses besteht aus einem oder mehreren Flecken, Linien, Tüpfeln oder Figuren von einer anderen Farbe, als die Krone überhaupt hat, und sticht folglich gegen die Farbe der Krone schwächer oder stärker ab. Es befindet sich jederzeit da, wo die Insekten hineinkriechen müssen, wenn sie zum Saft gelangen wollen.”

Iedereen kent natuurlijk voorbeelden van lijn- of vlekpatronen op bloemen, die gewoonlijk als honingmerken beschouwd worden: de straalsgewijs verlopende strepen op een Driekleurig viooltje, de oranje vlekken op de onderlip van een Vlasbekje, de ronde vlekken in de bloemen van Vingerhoedskruid.

Tot voor kort wist men echter maar

weinig met zekerheid over de manier waarop de bloembestuivende insecten op deze honingmerken reageren. Sinds Von Frisch' werk was de aandacht voornamelijk gevestigd op de betekenis van kleuren en geuren van bloemen in hun geheel. Enige indirecte evidentie was er wel: Knuth had in een lijvig handboek allerlei bijzonderheden over bloemen en hun bestuivers gegeven, en hieruit had Kugler in 1930 een lijst gemaakt, waarin hij vergeleek bij welke soort bloemen honingmerken het best ontwikkeld zijn, bij regelmatige (bv. ster-vormige), of bij symmetrische bloemen. Het idee was, dat het voor insecten moeilijker moet zijn, bij symmetrische bloemen zoals bv. Labiaten de plaats te vinden waar de honing verschaft wordt dan bij regelmatige bloemen, en dat er dus, als de honingmerken-theorie juist was, vooral bij symmetrische bloemen honingmerken moesten voorkomen. Kugler vond, dat van 177 soorten met regelmatig gevormde bloemen 1/7 (nl. 24) honingmerken hadden, terwijl van 179 symmetrische bloemen 1/3 (nl. 60) honingmerken bezat. Sprengel zelf bracht een ander argument naar voren: honingmerken zijn zeldzaam op bloemen die pas in de schemering opengaan. Beide feiten pleiten wel voor de gedachte. Maar indirecte gegevens zoals deze zijn moeilijk te beoordelen; de vlekken op symmetrische bloemen kunnen daar best om heel andere redenen zijn. Een direct bewijzende proef is gedaan door Knoll. Hij plakte bloemen van Vlasbek en papieren imitaties ervan achter glas, en zette daarbij de oranje vlek op de onderlip op abnormale plaatsen, en nam toen waar op welke plaatsen Mee-krapvlinders deze bloemen en modellen met hun roltong aanraakten. Dat bleek altijd op de oranje vlek te zijn. Maar deze proef stond voorlopig alleen, en meer observaties met andere planten en andere

bestuivende insecten waren gewenst.

Later heeft Kugler een groot aantal proeven met hommels gedaan. Hij gelooft op grond van zijn resultaten niet, dat honingmerken aan insecten de plaats wijzen waar de honing te vinden is, of waar de ingang van de bloem is. Zijn hommels vonden namelijk zelfs zonder honingmerken het centrum van allerlei bloemen en bloemmodellen, ja hij vond geen verschil in dit opzicht tussen modellen met en zonder honingmerken. Dat is dus met Knoll's proef in tegenspraak. Wel gelooft Kugler, dat honingmerken de bloem als geheel aantrekkelijker maken, althans waren zijn hommels meer geneigd neer te strijken op een model met dan op een zonder honingmerk. Kugler's proeven zijn echter niet zo erg bewijzend. Hij hield bv. zijn hommels in kleine kooien, waar ze geen ruimte hadden om van enige afstand op de bloemmodellen af te vliegen — wat ze wel doen wanneer ze normaal de ruimte hebben. Het was dus de moeite waard om de kwestie nog eens opnieuw te onderzoeken. De diepere achtergrond van zulk soort werk is natuurlijk, antwoord te krijgen op de vraag: hebben die eigenaardige kleurpatronen op bloemen eigenlijk een biologische functie, en zo ja, welke? Een antwoord op deze vraag is weer essentieel om te kunnen beoordelen of natuurlijke teeltkeus bij de ontwikkeling van zulke structuren een rol gespeeld kan hebben. Maar zelfs geheel afgezien hiervan is het van belang te weten hoe insecten zich gedragen, en wat zij kunnen waarnemen.

Mijn medewerker Aubrey Manning heeft zich in de laatste paar jaren hiermee bezig gehouden, en hij is tot conclusies gekomen die enigszins van die van Kugler afwijken. Manning deed ook deze waarnemingen in het bos van Wytham, niet ver van Ox-

ford. Allerlei hommelse soorten zijn daar talrijk; voor zijn proeven gebruikte hij *Bombus agrorum* (Akkerhommel), *B. pratorum* (Weidehommel), *B. lapidarius* (Steenhommel), *B. terrestris* (Aardhommel) en *B. lucorum* (Vroege aardhommel). De proeven gaven geen verschil in gedrag tussen de vijf soorten te zien, en ze worden dus hier gezamenlijk besproken.

Om hommels op zo natuurlijk mogelijke wijze tot bezoek van bloemen en bloemmodellen te krijgen, zette Manning een „bombarium” op: hij groef hommelnesten uit en bracht ze in hun geheel over in hommelnestkastjes (model volgens Dr. J. Wilcke), die in een rij op een plank in een klein paviljoentje gezet werden. Ieder kastje stond met een korte plastic buis in verbinding met de buitenwereld; het van buiten zichtbare deel van elke buis was blauw of geel gekleurd, om de hommels in deze onnatuurlijk opeengedrongen „stad” het terugvinden van het eigen nest te vergemakkelijken. De hommels (die binnenin, voor andere doeleinden, door een glazen deksel waargenomen konden worden) konden vrij af- en aanvliegen. Gewoonlijk fourageerden zij vrij in de omgeving, maar voor het doen van proeven zette Manning een vliegkooi (van ongeveer 2.5 bij 1.2 bij 1.2 meter) voor het vlieggat. Binnenin de kooi zette hij ze dan zijn proeven voor. Sommige hommels deden niets anders dan tegen het gaas bonzen in vergeefse pogingen om verder uit te vliegen, maar er waren er ook die rustig binnen de kooi bleven en geregeld de modellen bezochten en, na zich volgezogen te hebben, regelmatig naar huis gingen. Manning's eerste proef bestond daaruit dat hij de hommels suikerwater bood in een klein glazen schaalje in het centrum van een 10 bij 15 cm metende blauwe papieren rechthoek. Wanneer ze eenmaal

regelmatic kwamen fourageren, verving hij de opstelling door drie figuren, uit blauw papier gesneden, in (zie fig. 1) stervorm, cirkelvorm, en zoiets als een Primulavorm. De modellen waren flink groot: 12



Fig. 1. Bloemmodellen van verschillende vorm.

cm in doorsnede. Hij bood nu geen suikerwater, zodat de eventuele reacties van de hommels alleen de papieren modellen betroffen. Nu ging hij na, hoe vaak de hommels bij de verschillende modellen op het centrum van de vorm reageerden. De hommels kwamen op alle drie modellen af, maar streken er niet op neer, omdat er geen suikerwater was. Ze zweefden er echter boven, op ongeveer 2 cm hoogte, en maakten af en toe een snelle „dip” omlaag, waarbij ze de papieren bloem haast aanraakten. Het bleek nu, dat de hommels vrijwel altijd naar de rand van de modellen „dipten”, en maar heel af en toe naar het centrum. Maar het centrum werd bij de ster of de Primula niet vaker bezocht dan bij de cirkel. In één proef bv. zag hij 22 dips tegen de rand van de ster en 1 tegen het centrum; 66 tegen de rand van de cirkel en 5 tegen het centrum; 36 tegen de rand van de Primula en 2 tegen het centrum. Bij een stervormige bloem is het dus voor een hommel niet gemakkelijker om het centrum te vinden dan bij een cirkelvormige bloem.

Manning voerde hierna zijn hommels een tijdlang op het hart van een stervormig model en ging in een proef met een nieuw model van dezelfde vorm nog eens na hoe

de hommels nu zouden reageren. Weer bood hij in de eigenlijke proef geen suikerwater. Nu kreeg hij 180 dips op de rand, en 43 op het centrum. De verhouding tussen bezoeken aan de rand en bezoeken in het centrum is wel iets veranderd, en de training op het centrum had dus wel enig



Fig. 2. Sterren zonder en met „honingmerken“ (deze modellen waren blauw met gele merken).

effect, maar de hommels bleven desondanks nog dikwijls op de rand reageren — hoewel ze toch „weten“ konden dat daar niets te halen was; ze waren immers altijd op het centrum gevoerd.

Nu voerde hij zijn hommels een tijdlang op een dergelijk stervormig model, maar van tevoren had hij er kunstmatige honingmerken op aangebracht (fig. 2). Eén model had zes radiaire gele strepen, een ander had een ronde gele vlek in het midden. Toen de hommels hieraan gewend waren, gaf hij ze dezelfde modellen zonder suikerwater. Nu kreeg hij 103 dips op de rand, en 172 op het midden. De honingmerken hadden dus het centrum aantrekkelijker gemaakt dan de rand — een eerste aanwijzing dat honingmerken de hommels werkelijk „gidsen“. Toen hij echter deze op honingmerken gedresseerde hommels weer het stermodel zonder honingmerken voorzette, kozen ze 103 maal de rand, 15 maal het centrum.

Bij een volgende proef (met nieuwe hommels) vermeed Manning het, om de hommels eerst op een honingmerk te dressereren. Hij voerde ze op het centrum van een

model zonder enig honingmerk, en zette ze toen het model met honingmerk voor — weer zonder suikerwater. Ook nu weer dipten de hommels meer keren op het midden dan op de rand. Het lijkt dus of ze zich door honingmerken laten leiden ook zonder dat ze (althans deze speciale) honingmerken hadden leren kennen. Bij hun vrije vluchten konden ze natuurlijk wel met allerlei andere honingmerken kennisgemaakt hebben.

Deze resultaten waren dus in overeenstemming met die van Knoll, maar tegengesteld aan die van Kugler: Manning's hommels lieten zich wel degelijk door honingmerken oriënteren.

Nu was het de vraag, van welke afstand de hommels deze honingmerken konden zien. Kugler had verondersteld, dat hommels de honingmerken al van vrij ver konden gewaarworden en door bloemen met honingmerken meer *aange trokken* werden dan door bloemen zonder. Om bepaalde redenen leek dit Manning onwaarschijnlijk, en hij deed daarom het volgende proefje: de hommels werden gevoerd op twee 12 cm grote cirkelvormige schijven, een met en een zonder honingmerk. Daarna werden beide modellen aangeboden zonder suikerwater. De hommels kwamen van betrekkelijk ver rechttoe-rechtaan op de modellen aangevlogen. Op ongeveer 60 cm van de opstelling kon Manning zien naar welke van de twee modellen ze toevlogen. Hij telde nu hoe vaak ieder model uitgekozen werd, en vond dat ze in honderden tests evenveel aandacht kregen! Manning gelooft dan ook, dat de hommels van die afstand niet eens kunnen zien, of zijn modellen een honingmerk hadden of niet. Kwamen ze echter dichterbij, dan bleek dat ze verschil maakten: ze dipten dan bij het model met honingmerk veel vaker op het centrum dan bij het uniform

gekleurde model. Daarbij was er ook nog een opvallend verschil tussen de eerste reactie van elke hommels en de latere dips. Bij elk bezoek aan een model dipte elke hommels eerst op de rand, zelfs al had dit model een honingmerk. Maar dikwijls dipte hij daarna nog een paar maal, en die volgende dips waren bij het model-met-honingmerk dikwijls op het centrum gericht. In één zo'n proef bv. kreeg het model met honingmerk 101 eerste reacties op de rand en 2 op het centrum. De „tweede enz.” dips waren 60 op de rand, 121 op het midden. Het uniform gekleurde model kreeg 142 eerste reacties op de rand, en geen op het midden, en toen 86 „tweede enz.” dips op de rand, en 26 op het midden.

Het jaar daarna deed hij deze proef nog eens, nu met hommels die in vorige proeven nooit iets anders dan de uniform blauwe cirkels gezien hadden. Eerste reacties op model-met-honingmerk: 128 op rand, 8 op centrum. Volgende dips: 45 op rand, 232 op centrum. Uniforme cirkels: eerste reacties 119 op rand, 3 op centrum. Volgende dips: 124 op rand, 58 op centrum.

De hommels begonnen dus altijd met op de rand van de modellen af te vliegen. Heeft de „bloem” dan een honingmerk, dan vindt hij al gauw het centrum. Heeft de „bloem” er geen, dan is het centrum veel minder aantrekkelijk, en blijft hij vooral op de rand zoeken.

Gedragen hommels zich nu tegenover werkelijke bloemen net zo? De meeste bloemen zijn kleiner dan Manning's modellen, en daar is meestal niet uit te maken, op welk deel de hommels zich eigenlijk richt; hij ploft dikwijls nogal onelegant neer. Maar wanneer je blik eenmaal tijdens zulke waarnemingen gescherpt is, zie je toch bij bezoeken aan iets grotere

bloemen heel duidelijk dat de hommels inderdaad op de rand neerstrijken. We hebben dit goed gezien bij bezoeken aan *Doronicum*, grote distels, *Knautia*, stokrozen, papavers, anjers en *Magnolia*. Bij de laatste was het effect buitengewoon opvallend: alle hommels probeerden op de rand en de toppen van de kroonbladen neer te strijken. Herhaald „dippend”, vonden de meeste van hen dan tenslotte het centrum, maar daar *Magnolia*-bloemen geen honingmerk hebben, kostte dat blijkbaar moeite, en verscheidene hommels vonden het midden helemaal niet en vlogen na lang zoeken weer weg.

Het was uit deze proeven dus duidelijk, dat honingmerken althans onder bepaalde omstandigheden werkelijk richtend kunnen werken. Maken ze een bloem ook meer aantrekkelijk, zoals Kugler betoogt? Manning's proeven konden ook hierover iets zeggen, want hij had immers bij alle proeven het totaal aantal dips (eerste en volgende) geteld. In twee proeven, waarin hij uniform gekleurde cirkels naast cirkels-met-honingmerk had klaargelegd, dipten de hommels op het model-met-honingmerk in 103 bezoeken 284 maal (2.75 per bezoek), later bij 136 bezoeken 413 maal (3.1 per bezoek). Voor de uniforme cirkels was het aantal dips per bezoek 1.8 resp. 2.5 maal. Bij zulke cijfers is een beetje statistische hokus-pokus nodig; het bleek Manning dat de verschillen reëel moeten zijn.

De honingmerken maken dus de bloemen aantrekkelijker, maar hun effect is pas merkbaar wanneer de hommels vlakbij de bloemen zijn.

Bij al deze proeven bestonden de honingmerk-modellen uitsluitend uit gele vlekken of strepen op een blauwe „bloem”. Maar bij veel bloemen is een honingmerk niet zozeer een totaal contrasterende vlek of

lijn, maar een vlek in ongeveer dezelfde kleur als de rest van de bloem, alleen wat dieper van kleur. „Dieper” wil, zoals Knoll heeft aangetoond, dikwijls zeggen: meer verzadigd, minder flets, minder met wit licht gemengd. De kleuren van bloemen horen tot de meest verzadigde gereflecteerde kleuren die we kennen. Manning's methode maakte het mogelijk, ook de invloed van verzadigde kleurmerken nog eens in een modelproef te onderzoeken. Hij voerde zijn hommels op een uniform blauwe cirkelschijf, en legde in de proef dan een dergelijke schijf neer naast een schijf die naar het midden steeds dieper van kleur werd. Op de uniforme cirkel kreeg hij: eerste reacties 80 op rand, geen op midden. Tweede enz. reacties: 107 op rand, 32 op centrum. Op de cirkel met het dieper gekleurde centrum kreeg hij: eerste reacties 59 op rand, geen op centrum; tweede reacties: 65 op rand, 66 op centrum. Dus ook de diepere kleur leidde de hommels naar het centrum, hoewel ze op het andere model gedresseerd waren.

Keren we nu nog even terug naar het type honingmerk dat uit radiaal samenkomende lijnen bestaat. Hoe reageren de hommels nu precies op zo'n patroon? Gaan ze naar de plek waar al die lijnen samenkomen, met andere woorden, reageren ze op het ster-patroon als geheel? Of reageren ze, net als bij de keuze van de rand van de bloem, eenvoudig op een contrastlijn tussen twee verschillende kleuren, en volgen ze eenvoudig die contrastlijn? Dit laatste eenvoudige vermogen zou genoeg zijn, want het enige dat een hommel zou hoeven te doen nadat hij op de rand van de bloem was afgevlogen zou dan zijn: volgen van een van de lijnen, totdat hij zo dicht bij het midden komt dat hij bv. de honing ruikt. Manning bedacht een aardig simpel proefje. Hij nam een grote blauwe recht-

hoek: 40×30 cm. Midden in dit veld bracht hij drie convergerende gele lijnen aan, ieder 8 cm lang, en zó gerangschikt dat ze in een punt samenkwamen (fig. 3).

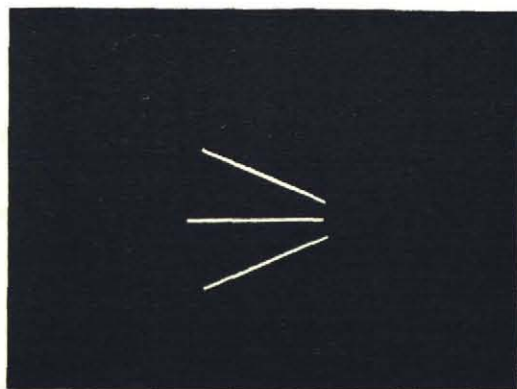


Fig. 3. *Blauwe rechthoek met kunstmatige honingmerken.*

De hommels dipten dikwijls op de uiteinden van iedere lijn, en ook vlogen ze de lijnen langs. Er waren (behalve dips op de rand) 147 dips op de plek waar de lijnen samenkwamen, en 152 op de drie andere uiteinden van de lijnen. De hommels vlogen verder langs een lijn van de „spits” van de figuur naar de vrije uiteinden 74 maal, en van de vrije uiteinden naar de spits 86 maal. Wat betekent dit? Niet meer dan dat de hommels de neiging vertonen op de uiteinden van een lijn te dippen, en dan langs de lijn verder te vliegen. Ze vlogen even vaak naar de spits toe als van de spits af. Toegepast op een bloem betekent dit: de hommels vliegen naar de rand, en als ze daar een lijn zien, volgen ze die naar binnen, en komen zo bij het hart van de bloem.

Zo zijn we dus door Manning's proeven iets meer over de werking van honingmerken te weten gekomen. Natuurlijk is dit pas een eerste begin. Op grond van deze resultaten zou men bv. verwachten,

dat honingmerken meer zouden voorkomen op grote bloemen dan op kleine. Dit is echter niet zo, en de prachtigste honingmerken worden soms gevonden op kleine bloemen: vergeetmijnet, ogentroost, ereprijs. Deze bloemen worden veel door vliegen bezocht; hoe zouden zulke vliegen reageren?

Verder: Manning heeft alleen proeven over visuele honingmerken gedaan. Hoe staat het met de geur van bloemen? We weten al dat de bloemen van bv. Kamperfoelie met hun geur bestuivers zoals pijlstaartvlinders van verre kunnen aanlokken. We weten ook, dat Honingbijen en hommels, die door de kleur van de bloemen worden aangetrokken, de geur als toetssteen gebruiken wanneer ze de bloem tot op een afstand van een paar cm genaderd zijn. Kunnen ze ook door geurprikkels naar het

centrum van de bloem geleid worden? Niet lang geleden heeft een leerlinge van Karl von Frisch, Dr. Lex, hierover heel belangwekkende waarnemingen gedaan. Zij vond, dat vele bloemen geur-honingmerken hebben. Kleine plekken rondom het centrum, of banen langs de middelste aders van een kroonblad, ruiken bij vele bloemen òf sterker òf anders dan de rest van de bloem, en Honingbijen reageren op zulke „geur-honingmerken”.

Hoe meer we ons in de merkwaardige symbiose tussen bloeiplanten en hun bestuivers verdiepen, hoe fascinerender dit gebied blijkt te zijn. Er valt hier nog veel te ontdekken, zowel door geduldige waarneming als door slimme proefjes. En veel van dit soort werk kan heerlijk in het vrije veld gedaan worden.

HYDROBIOLOGIE EN NATUURBEHOUD

P. LEENTVAAR.

R.I.V.O.N., Mededeling nr. 21.

Het R.I.V.O.N. stelt zich ten doel de rijkdom aan soorten, levensgemeenschappen en biotopen in Nederland te behouden door het verrichten van onderzoek dat nodig is om dit behoud te verwezenlijken. Voor het hydrobiologisch onderzoek is het in dit verband van fundamenteel belang zoveel mogelijk gegevens te verzamelen over de flora en fauna die in verschillende watertypen aanwezig zijn. Daarom worden inventarisaties gemaakt van kleinere en grotere min of meer afgesloten wateren, zoals vennen, wielen, oude rivierlopen, meren, plassen, poelen, duinplassen e.d. De gegevens worden zoveel mogelijk vergeleken met waarnemingen die in vroeger jaren gedaan zijn om te zien wat er veranderd is. Er wordt nagegaan of er ver-

ontreiniging optreedt in wateren die voor natuurbehoud van belang zijn. De biologische beoordeling van water is daarom een belangrijk deel van het hydrobiologisch onderzoek van het R.I.V.O.N. In dit opzicht kan het R.I.V.O.N. samenwerken met andere instituten voor wateronderzoek, zoals het R.I.Z.A. (Rijksinstituut voor Zuivering van Afvalwater).

Het R.I.Z.A. onderzoekt de verontreiniging van het water en tracht door adviezen te geven, die gericht zijn op waterreiniging (o.a. de bouw van rioolwaterreinigingsinstallaties), het openbare water zoveel mogelijk in zijn natuurlijke toestand te houden. Kennis van de flora en fauna is hierbij onmisbaar, hoewel in de regel om praktische redenen wordt volstaan met