

„TAKJESGEDRAG" BIJ HYMENOPTERA

B. J. J. R. WALRECHT.

Bij het in de avond afnemen van een tegen een afdak gebouwd nest van de Duitse wesp (*Paravespula germanica*) in een periode, dat er veel mannetjes en jonge koninginnen in het nest aanwezig waren, trof het mij, dat de wespen, die in groten getale op de grond vielen, zich niet uit de omgeving van het nest verwijderden. Niet alleen werden vele gevallen van copulatie op de grond waargenomen, maar ook liepen de mannetjes over de grond tegen de vele reeds bladerloze takjes van de opslag van een sering op, om voor zover deze plaats niet reeds was bezet door een vroeger opklimmende seksegenoot aan het uiterste topje te blijven rusten. Een schetsje van het geval is te vinden op blz. 37 van De Levende Natuur van 1952. Ook de avond van de volgende dag bleken nog (weer?) een groot aantal wespen op de toppen van de seringetakjes aanwezig te zijn. Daar dit gedrag uitermate veel leek op de bekende geschiedenis van het gezamenlijk gaan slapen van *Halictus*-mannetjes, beschouwd als één der mogelijke voorstadia op de weg naar het „sociaal-worden", en als zodanig ook opgenomen in het beroemde boekje van Prof. von Frisch „Aus dem Leben der Bienen", in het Nederlands vertaald onder de titel „De Honingbij", werd onze speurzin geprikkeld.

Sindsdien hebben wij onze aandacht extra bepaald bij dit verschijnsel, wat meer neutraal aan te duiden als „slaapgedrag-buiten-het-nest". Al spoedig bleek, dat deze gedragsverschijnselen voorkwamen over een zeer breed terrein en dat het zowel wespen als bijen betrof, sociaal zowel als solitair, inlands zowel als tropisch. Om

een richtlijn bij de studie te hebben, besloten we het te onderzoeken gedrag voorlopig aan te duiden met „takjesgedrag".

Het voordeel van een dergelijke, meer neutrale, benaming kwam vooral uit, toen we al heel gauw tot de conclusie moesten komen, dat wanneer we het slaapgedrag gingen bestuderen, dit tot een ongewenste beperking van het gezichtsveld zou leiden. Nu is het ongetwijfeld juist, dat in het algemeen de bekende uitspraak: „In de beperking toont zich de meester" nog steeds van kracht is, maar... daarnaast geldt evenzeer, dat men om een verschijnsel te kunnen begrijpen, zo ruim mogelijk behoort georiënteerd te zijn over alle mogelijke aspecten van het te bestuderen fenomeen. Dit betekende in ons geval, dat het bekijken van het slaapgedrag een andere instelling vergt dan de bestudering van het takjesgedrag. Bij het laatste zijn ongetwijfeld ook andere dan slaapgedragingen betrokken. Zouden we bv. een betrekking kunnen aangeven tussen het geheel en het onderdeel, tussen takjesgedrag en slaapgedrag, dan lag hier een kans, dat niet alleen de beide verschijnselen beter werden begrepen, maar ook, dat er misschien zijdelings enig licht zou vallen op het probleem van het sociaal-worden. We zijn er ons volkomen van bewust, dat een en ander van weinig waarde is, zonder de bijbehorende experimenten. We vergeten echter niet, dat bekende biologen als Tinbergen en Baerends er met nadruk op hebben gewezen, dat veldbiologie vaak vooraf gaat aan het experiment, omdat de veldbiologie aan frisse nieuwe ideeën helpt, die richtlijn kunnen worden voor voortgezet onderzoek.

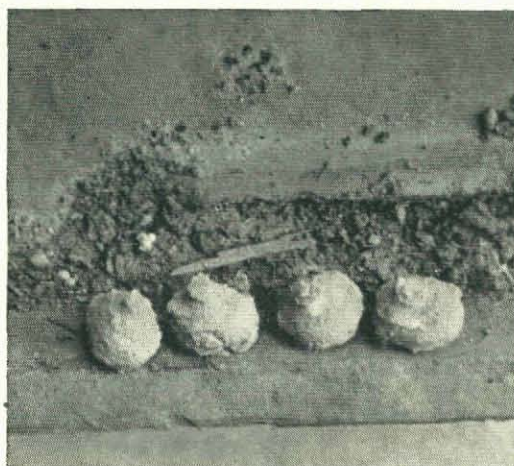


Fig. 1. Nest van *Eumenes* (in holte) onder dakpan. Biezelingse.

Wij menen nu a's merkwaardig voorbeeld van takjesgedrag, niet behorend bij slaapgedrag, te moeten aanvoeren het nestelen van een der metselwespsoorten van het geslacht *Eumenes*. Deze kiest in tegenstelling tot andere soorten een heiplant om daartegen haar urnvormige leemnestjes te hechten. Deze wesp vertoont dus takjesgedrag, alhoewel het hier gaat om het wijfje en om heel iets anders dan slapen.

In verband met de eerste probleembegrenzing: slaapgedrag-buiten-het-nest valt dan op, dat merkwaardig genoeg het takjesgedrag van deze *Eumenes* moeilijk als buiten-het-nest uitgeoefend kan gelden. Dit takjesgedrag heeft zeer bepaald iets met het nest te maken. Onmiddellijk aansluitend aan deze gedachte, valt ons dan tevens op, dat *Eumenes* behoort tot de wespen, die de eigenaardige ééncellige nesten vervaardigen, die echter wat de bevoorrading betreft en bij nadere beschouwing ook voor de andere details (niet behorend tot de bouw) niet noemenswaard verschillen van die van bepaalde andere metselwespen van het geslacht *Odynerus*, die gewoon zijn méércellige nesten te ver-

vaardigen. Het ei wordt opgehangen in de ledige urn van leem, daarna worden de rupsjes binnengedragen en aangestuwd, alsof het ééncellige nestje inderdaad een „cel” en geen „nestje” voorstelt. Wij hebben op 14 mei 1941 te Biezelingse een viertal nestjes van dezelfde *Eumenes* (determinatie gecontroleerd) gevonden tussen twee opstaande richels onder een dakpan, de vier nestjes een lengte beslaande van 5 cm, dus zéér dicht bijeen (fig. 1). Kort daarop vonden we onder dezelfde situatie en op hetzelfde dak nog twee groepen nestjes, één van vier (alle gesloten) en één van drie (nog niet geheel afgewerkt). Deze waren dus alle „in een holte” gebouwd, op dezelfde wijze, al was de holte iets ruimer, als *Odynerus callosus* haar leemcellen aanlegt in een stengel. Het geheel deed dus sterk denken aan een méércellig nest. Terugkerend tot het heidestruikje, waaraan *Eumenes* meestal ook een groepje van vier urntjes hecht, ontkomen we niet aan de indruk, dat, al hangen deze urntjes wat verder van elkaar, het groepje toch eigenlijk ook één nest voorstelt, een curieus „méércellig nest”. Ja het lijkt er wel wat op of *Eumenes* ons hier demonstreren wil, dat er met onze definities van wat een nest en wat een cel is, iets niet geheel in orde kan zijn. Ook het metselbijtje *Osmia rufa* uit ons artikel in De Levende Natuur van augustus 1956 gaf ons zulk een aanwijzing, toen het schijnbaar „nestbouw” en „cellenbouw” dooreen haalde; en gaven ook de laatstverschenen artikelen over de hommels ons niet meermalen gelegenheid dergelijke verwisselingen van de begrippen nest en cel op te merken? Daar we ons hier reeds diep in het probleem van het sociale nest bevinden, schijnt een verscherpte waakzaamheid geboden.

Intussen is door onze opmerkingen over het nest van *Eumenes* onze eerste indruk

bevestigd, dat we bij het takjesgedrag van het *Eumenes*-wifje moeilijk kunnen spreken van een gedrag buiten-het-nest (als bij het slaapgedrag van de *Halictus*-mannetjes); ja, we gaan er zelfs toe neigen het takje als een wezenlijk bestanddeel (onderdeel) van het (méércellige) nest te zien, nl. als verbinding tussen de cellen onderling. Daar deze gedachte als consequentie inhoudt, dat we ons vermoedelijk geheel verkeerd hebben ingesteld op de „bouwhandelingen” van *Eumenes*, en we ons herinneren, dat het zich anders kunnen instellen ten opzichte van de instinctarbeid der insekten een lang gekoesterde wens is van vele bekende biologen, lijkt het de moeite waard deze gedachte niet maar zo over boord te gooien, maar liever eens nader kennis te maken met verdere consequenties er van. We zien dan, dat een en ander er toe leidt de gecompliceerde bouw van *Eumenes* op de heiplant terug te brengen tot het vervaardigen van een „vertakt” nest, waarbij het takje (op nog onbekende gronden) de „nestgang” van een in de bodem nestelend insekt *vervangt*. Het kan niet dan aanmoedigend heten, dat we de geheime samenstelling van het hommelnest konden benaderen, nadat ons was gebleken dat het hommelnest ook aanvangt als een „vertakt” nest, met een „echte” gang en cellen, terwijl de wat meer „vrije” bouw in experimenteel aangeboden holten wel voortgang kan vinden, maar ons de juiste sleutel tot de geheimen onthoudt. Verder putten wij sterke steun uit de naar voren gebrachte gedachte, omdat deze onmiddellijk verband schijnt te houden met het optreden van alle vormen van „vrije” bouw naast bouw in gegraven en gevonden holten. Indien bij *alle* „vrije” bouw een substituuat aanwezig is voor de corridor, die in, of bij de cellen eindigt, zou er een stevige brug zijn geslagen tussen de sterk

variërende bouwwijzen binnen één geslacht. Het feit, dat we deze brug nog slechts in een dichte mist menen te bespeuren; dat we direct tientallen gevallen kunnen aangeven, die (oppervlakkig bekeken) het ontbreken van zulk een substituuat (bv. in de vorm van een takje) duidelijk demonstreren, mag er ons niet van weerhouden het nog maar flauw zichtbare spoor te volgen. Het zou immers tevens een brug vormen tussen het slaapgedrag van de *Halictus*-mannetjes buiten-het-nest en dat van andere mannetjes, die zich een slaapgang graven. En vervolgens ook nog tussen het slaapgedrag van de wifjes van de rupsendoders *Ammophila* buiten-het-nest (Baerends) en die van andere Hymenoptera er binnen. Misschien zelfs tussen het maken van ééncellige nesten bij *Ammophila*, van elkaar gescheiden of in serie (met gezamenlijke verzorging van een aantal van deze „nesten”), en de nestbouw van *Eumenes*. Een fraaie foto in Fabre toont ons hoe de mannetjes van de Langhoornbij (*Eucera*) precies dezelfde slaaphouding op een grashalm aannemen als de mannetjes van *Ammophila*. Dus misschien ook nog een brug tussen de grashalm en het takje? Voor wat het laatste betreft: wie de foto van de Hoornaar, voorkomend in dl. I van „De wonderen van het dierenrijk”, blz. 332, beziet, ontkomt niet aan de gedachte, dat het topje van de tak, waarop de wesp zich heeft opgesteld wel eens de „uitgang” van een nest, de „ingang” tot de (fictieve) „corridor van een nest” zou kunnen voorstellen, zo sterk maakt het geval de indruk van een wesp, die de wachtpost aan deze ingang heeft ingenomen.

Ontleden we nu eens de mogelijkheden, waaronder een wesp fysiologisch (of misschien psychologisch) de indruk zou kunnen krijgen in een nest bezig te zijn, dan

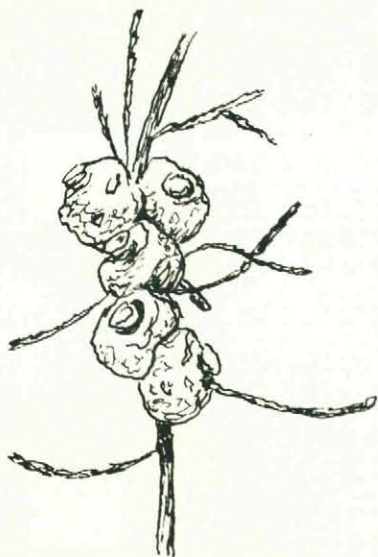


Fig. 2. „Exceptional cluster of cells” op Struikheide. Uit Step.

valt ons op, dat we inderdaad enkele karaktertrekken van een gang aan een takje kunnen terugvinden:

- a. De lichtsterkte om zulk een tak neemt af van de omtrek van de plant in de richting van het centrum.
- b. Het smalle en lange takje zou het smal en lang zijn van een gang kunnen nabootsen (substitueren).
- c. daar het „lopen” van het insect in de gang in het algemeen slechts een contact van de poten met de bodem voorstelt, kan fysiologisch gezien de mogelijkheid van een vervangprikkel voor dit contact, komend van de oppervlakte van het takje, niet buiten beschouwing blijven.
- d. De top van een takje vertegenwoordigt van buitenaf gezien het begin en van het centrum uit het einde van de in a t/m c genoemde kenmerken van de gang.

Van het centrum uit gezien eindigt de smalle weg over het takje als een weg van het donker naar het licht.

Met te sterker waarschijnlijkheid dringt dit

spel tussen het voor ons fictieve, maar voor het insect misschien reële, zich aan ons op, indien we ons herinneren, dat de wespen uit het in de aanvang van dit artikel genoemde *germanica*-nest (wegens de vallende avond) in een psychologische (fysiologische) toestand verkeerden, die hen bellette weg te vliegen, ze daarentegen dwong te lopen, een betrekkelijk lange weg te lopen, tot ze de top van een seringetakje hadden bereikt. Blijkbaar hield ook daar de dwangtoestand niet op. Daarnaast schreven we reeds in De Levende Natuur van 1948 in afl. 5 en 9 over de vreemde geschiedenis van de lopende Hoornaars over een zoldermuur, waar niet-vliegen alleen begrijpelijk werd, indien we veronderstelden, dat de wespen het lopen tussen het vlieggat in de muur en de toegangsopening tot het nest (nestingang) instinctief ervoeren als een „zich bevinden in de nestholte”, waar zowel bijen als wespen steeds gewoon zijn te lopen. Een zeer eigenaardige dwangtoestand, tevens inhoudende, dat de insecten dan niet denken aan aanvallen. De aanvalshandelingen bleken vooral gebonden aan het vlieggat en wel in een richting van binnen naar buiten (de wacht dienst). Iets nauwkeuriger gesteld, zouden dus de in de schemering uit het nest gevallen wespen van het *germanica*-nest er via hun gedrag blijk van hebben gegeven, dat zij zich, hoewel buiten het nest (en zonder a a n w i j s b a r e b e g r e n z i n g van een nestholte) toch fysiologisch (psychologisch) binnen de nestholte waanden. De wesp aan de top van een takje gezeten zou zich dan, al naar zij een donkerder of een sterker belichte plaats tegemoet ging, in het diepst van de nestholte (het niet verder kunnen) of wel vlak voor de „uitgang van de nestholte” moeten bevinden, d.w.z. op de plaats van de wacht dienst, eventu-

eel „gereed om uit te vliegen”. Waarbij het laatstgenoemde in verband met slaapgedrag als misschien gebonden aan een fictief nest merkwaardig goed in de gevolgde redenering past. Voor wat de wijfjes (werksters blijken in menig opzicht duidelijk wijfjes te zijn) betreft, is het bepaald verrassend in te zien, dat de sociale bijen geheel hetzelfde gedrag vertonen, wanneer men ze als opgedoekte zwerm voor een kast uitstort, om ze te laten „inlopen”. In elk geval komt daar zoiets als het verliezen van een „nestholte” aan te pas, die door een andere wordt vervangen, we zien daar de bijen inderdaad naar het diepst van de „nestholte” trekken. Was de zwerm in de schepkorf gebleven, dan had ze daar ongetwijfeld een begin van bouw gemaakt, zelfs ongeacht het feit, dat zo’n schepkorf totaal ongeschikt is om een bijennest tot behoorlijke ontwikkeling te doen komen. En weer zeer sterk in de richting van het door ons besproken takjesgedrag hebben wij gezien, hoe een bijenzwerm die te Halsteren (N. Br.) in een dennenbos op de bodem was terechtgekomen, zich op een buntpol had samengegroeid en daar in het „diepst van de (toch wel zeer fictieve) nestholte” op de halmen (brug tussen takje en halm) cellen was gaan bouwen.

Met al deze (en nog veel meer, hier onmogelijk alle aan te halen) details tezamen genomen luidt dus onze op veldbiologie steunende conclusie, dat het hoofdverschil tussen „vrije bouw” en bouw in allerlei soorten „holten” schijnt te berusten op een per orde, geslacht of soort veranderde (wijzigbare) instelling op de grote variatie in lichtsterkten, waaronder de dieren (nog) met toepassing van een als algemeen

erfgoed ontvangen „basis-bouw-instinct” kunnen werken (en leven).

Wij hopen te bestemde tijd gelegenheid te krijgen dieper op deze kwestie in te gaan; ze is fascinerend rijk; houdt onder meer verband met de zeer gevarieerde mogelijkheden rondom de bouw van de Honingbijen, o.a. die in de vrijhangende zwerm. Meer direct in contact met onze hoofdstudie, de bouw van de sociale wespen, stelt deze gedachte ons in de gelegenheid onze aandacht te bepalen bij de vele soorten van sociale wespen, die takjes kiezen om daaraan hun hulselloze nestjes op te hangen, alsof zich daar hun toekomstige, voor ons fictieve „nestholte” bevond. Daarnaast zullen we echter niet vergeten, dat onze oude liefde, de solitaire bijen en wespen, ons sleutelposities heeft verraden, waarvan we nu dankbaar gebruik mogen maken om ook hun fictieve en reële nestholten aan een nader onderzoek te onderwerpen. Zie ook fig. 2 met geheel aaneengesloten cellen van *Eumenes* (in fictieve holte).

De grote winst van onze voorlopige conclusie schijnt ons toe te zijn, dat de experimentator er op verdacht moet blijven bij het opstellen van zijn experimenten rekening te houden met het verstoren van een fysiologisch (psychologisch) gebonden kunnen of niet-kunnen van het insect, zoals het (voor ons soms volkomen irreële) „zich bevinden in de nestholte”, bv. door het geven van ongeschikte substraten, het toepassen van ongeëigende belichtingen, enz. enz. wat gelijk kan staan met het wegnemen van kenmerken van de nestholte. Het schijnt ons toe, dat vele kunstmatige teeltmethoden hun mislukking daaraan hebben te wijten.