De Levende Natuur 76 (3):64-70 (1973)

Het voorkomen en gedrag van de Bijenwolf in Nederland

R. T. SIMON THOMAS en A. M. J. SIMON THOMAS-HEIJMANS

De Bijenwolf *(Philanthus triangulum* (F.), Sphecidae, Hymenoptera) dankt zijn naam aan het feit dat de vrouwtjes (fig. 1) van deze graafwespesoort Honingbijen vangen. Zij verlammen deze met een gif dat uitsluitend de voortbewegingsspieren buiten gebruik stelt. De spieren van hart en darm blijven functioneren, zodat de bij wel in leven blijft maar zich niet meer kan bewegen. Het vrouwtje van de Bijenwolf brengt de verlamde bijen in haar broedhol en legt er een ei op. De larf die hieruit komt, voedt zich met de lichaamssappen van de bij en heeft tijdens haar ontwikkeling zodoende voortdurend vers voedsel.

De mannetjes van de Bijenwolf (fig. 2) zijn ongeveer half zo groot als de vrouwtjes en kunnen niet steken. De mannetjes en vrouwtjes zijn gemakkelijk aan de koptekening te onderscheiden (fig. 3).

De Bijenwolf heeft een grote verspreiding; de soort komt van Noord-Europa tot Zuid-Afrika voor en van de Atlantische-Oceaankust tot in Azië. In de warme streken van dit areaal komt de soort altijd voor. De noordelijke rand van het verspreidingsgebied ligt echter niet steeds op dezelfde plaats maar wisselt. Dit hangt samen met de zomertemperatuur. In een reeks warme zomers verplaatst de grens zich naar het noorden; gedurende een reeks koude zomers verschuift de grens naar het zuiden. Dit houdt in dat er aan de noordgrens, dus Noord-Europa, in sommige perioden wel en in andere geen Bijenwolven te vinden zijn. In bepaalde perioden is de Bijenwolf zelfs in Denemarken en Zuid-Zweden waargenomen. In Engeland heeft de soort zich daarentegen nooit kunnen vestigen. Slechts tweemaal werd een enkel exemplaar aan de zuidkust aangetroffen, in een periode waarin de Bijenwolf algemeen voorkwam in Noord-Frankrijk, België en Nederland. Het Kanaal is blijkbaar een natuurlijke barrière voor deze wespesoort.

In de perioden waarin de Bijenwolf talrijk is, kan deze graafwesp een ware slachting onder de Honingbijen houden en als zodanig een plaag voor de bijenstand vormen. In 1880 werd de Bijenwolf zeer schadelijk genoemd; daarna is de soort minder talrijk geweest en in 1900 daarentegen weer algemeen. Tussen 1930 en 1935 wordt hij weer als schadelijk vermeld. Tinbergen (6) telde in het Hulshorsterzand een kolonie van ongeveer 1500 stuks. Van 1940 af neemt de soort in ons land steeds meer in aantal af en na 1964 werd door mij geen exemplaar meer gevonden, hetgeen natuurlijk niet wil zeggen dat er absoluut geen enkele Bijenwolf meer in Nederland voorkwam. In 1970 werden voor het eerst weer enige Bijenwolven gemeld uit Tienray (8). Ook elders in ons land werd door verzamelaars een enkel exemplaar gezien.

Als oorzaak van deze recente tijdelijke verdwijning van de Bijenwolf uit Nederland, wordt wel het toenemend gebruik van insekticiden aangenomen. Het totale verdwijnen van de grote populatie uit het Hulshorsterzand kan hier echter niet het gevolg van zijn, daar in dit gebied nooit wordt gespoten, terwijl ook in het omringende gebied zeer weinig gif wordt gebruikt. De schommelingen in populatiedichtheden in vroegere jaren kun-



Fig. 1. *Vrouwtje van de Bijenwolf, 3×.*

nen vanzelfsprekend evenmin een gevolg van bespuitingen met insekticiden zijn, daar deze stoffen toen nog niet werden gebruikt. Als oorzaak van het verdwijnen van de Bijenwolf uit Nederland komt veel eerder het klimaat in aanmerking.

In principe kan het klimaat op verschillende wijzen zijn invloed op een insektenpopulatie uitoefenen, zoals door daglicht, regen en temperatuur. Voor zover bekend zijn er nog geen metingen gedaan omtrent de invloed van de daglengte of de lichtintensiteit op de Bijenwolf. De hoeveelheid regen kan mijns inziens weinig effect hebben op dieren die hun broed- en slaapholen in de grond hebben. De regen gaat over het algemeen in ons land samen met koud weer, zodat de temperatuur als laatste en, zoals zal blijken, de belangrijkste factor overblijft. Om een duidelijk beeld van de temperatuursinvloed te krijgen, zullen ook gegevens van buiten Nederland worden gebruikt. Waarnemingen in de Ardennen zouden erop kunnen wijzen dat na een strenge winter het aantal Bijenwolven in de daaropvolgende zomer minder is (1). Dit lijkt mij onjuist. De Bijenwolf komt soms namelijk zelfs in Finland voor (7), hetgeen wil zeggen dat deze wespesoort zeer strenge winters kan doorstaan. De Bijenwolf overwintert in het laatste larvestadium in een stevige cocon vrij diep in de grond. Het is waarschijnlijk dat de bepalende factor de temperatuur in de zomer tijdens de voortplantingsperiode is.

In de jaren 1968, 1969 en 1970 werd een uitgebreid onderzoek gedaan naar het verband tussen het gedrag van de Bijenwolf en de verschillende klimatologische invloeden in Zuidwest-Frankrijk (3). Uit dit onderzoek bleek dat niet zozeer de temperatuur op een bepaald ogenblik of de maximum temperatuur van een dag van belang was, maar de hoeveelheid warmte gedurende een hele dag. Dit leidde tot begrip warmte-inhoud. Onder de warmte-inhoud van een dag wordt verstaan de som van het aantal graden Celsius boven de 15°C, eenmaal elk uur gemeten tussen 8.00 uur 's ochtends en 8.00 uur 's avonds. Wanneer we nu de warmte-inhoud van een dag vergelijken met het gemiddeld aantal bijen dat de vrouwtjes die dag hebben buitgemaakt, blijkt er een rechtlijnig verband tussen beide factoren te bestaan. Hoe groter de warmte-inhoud hoe meer bijen er worden binnengebracht. Ditzelfde verband werd ook in Nederland gevonden (fig. 4). Er blijkt een minimum te bestaan waar beneden geen bijen meer worden gevangen. Bij lage temperaturen staat de drang tot broedzorg dus geheel stil. In een „slechte zomer" met veel koude dagen wordt dus weinig of geen voedsel voor de larven aangevoerd en het volgend jaar zijn er zodoende minder Bijenwolven.

We zien dus dat de temperatuur in de zo-

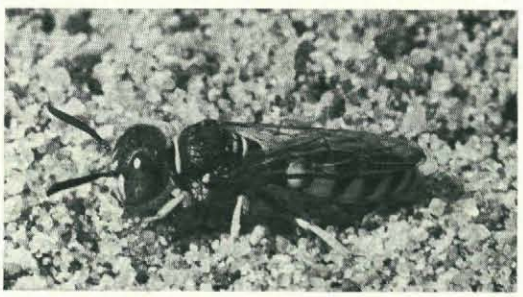


Fig. 2. *Mannetje van de Bijenwolf, 4×.*

mer van groot belang is. Daar in Midden- en Oost-Europa een landklimaat heerst, zal de warmte-inhoud in de zomer in het noordoosten gelijk kunnen zijn aan die in het zuidwesten. De grenslijn van de verspreiding loopt dan ook zuidwest-noordoost. Gedurende de warme zomers van 1970 en 1971 nam de Bijenwolf in Tienray (Limburg) in aantal toe. In 1972 telde de populatie reeds enkele honderden vrouwtjes.

Wanneer nu aandacht wordt besteed aan het gedrag van de Bijenwolf moet onderscheid worden gemaakt tussen het gedrag van de vrouwtjes en dat van de mannetjes. Allereerst zullen de vrouwtjes worden besproken. Om het individuele gedrag van de wespen te kunnen volgen, werden de dieren met enamel (verf voor plastic modellen) gemerkt (2). De verf werd steeds op de rugzijde van het borststuk aangebracht. Door verschillende kleuren te combineren kon een groot aantal wespen individueel worden herkend.

Elke Bijenwolf overnacht in een eigen, gesloten hol in de grond. Het hol van het vrouwtje bestaat uit verschillende delen (fig. 5). De hoofdgang loopt eerst enigszins schuin en daarna steiler omlaag. Het derde deel is een horizontale gang waar aan weerszijden de broedcellen worden aangelegd. Al naar gelang er meer broedcellen nodig zijn, wordt dit deel van de gang verlengd. Tinbergen (6) vond in het Hulshorsterzand meestal niet meer dan drie tot vier broedcellen per hol. In Frankrijk ligt dit aantal vermoedelijk hoger; een uitgegraven hol vertoonde 10 broedcellen.

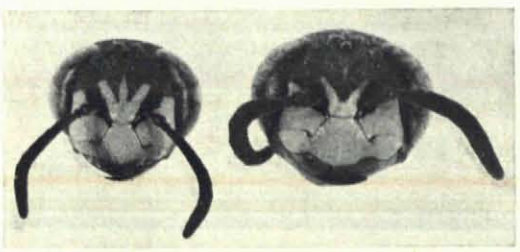


Fig. 3. *Onderscheid in sekse; links kop ♂ en rechts kop ♀ .*

We zullen nu een bijenwolfvrouwtje bij al haar werkzaamheden op een warme dag volgen (fig. 6, onderste balk). 's Ochtends is het eerste teken van activiteit het langzaam opengaan van de holingang, waarna het vrouwtje meestal even „uitkijkt". Soms komt zij vrij gauw naar buiten, maar op koude dagen duurt dit veel langer. Eenmaal buiten, gaat ze eerst graven. Onder graven wordt verstaan het verplaatsen van zand vóór de ingang van het hol. Het vrouwtje staat tijdens deze bezigheid hoog op haar middelste en achterste poten en gooit met de voorpoten het zand met grote snelheid onder zich door. In droog zand gaan deze handelingen zo snel dat achter de wesp een constante zandstraal zichtbaar is.

Na het graven kan het vrouwtje weer enige tijd in het hol verdwijnen. Wanneer zij er tenslotte opnieuw uit komt om weg te vliegen, sluit zij het eerst zeer zorgvuldig af. Zij werpt op de ingang vaak zoveel zand dat er door al dit zandverplaatsen tegenover de ingang soms een kuiltje ontstaat. Op het effect van dit kuiltje zal later nog worden teruggekomen. Ook Tinbergen (5; 6) constateerde in het Hulshorsterzand dat de vrouwtjes de holen bij hun vertrek sloten. Daarna vliegt het vrouwtje weg. Bij dit wegvliegen voert zij vaak een oriëntatievlucht uit. Deze bestaat uit een achtvormige vlucht waarvan het knooppunt juist boven de holingang ligt. Het vrouwtje stelt zich bij het vliegen zo op dat ze tijdens het passeren van het knooppunt in de richting van de holingang kijkt. De achtvormige lussen worden geleidelijk hoger en wijder. Hierdoor prent het vrouwtje zich de beelden van verder afgelegen objecten in. Bij thuiskomst oriënteert zij zich eerst op verafgelegen en daarna op dichter bij het hol gelegen objecten om de ingang van het hol terug te vinden (5).

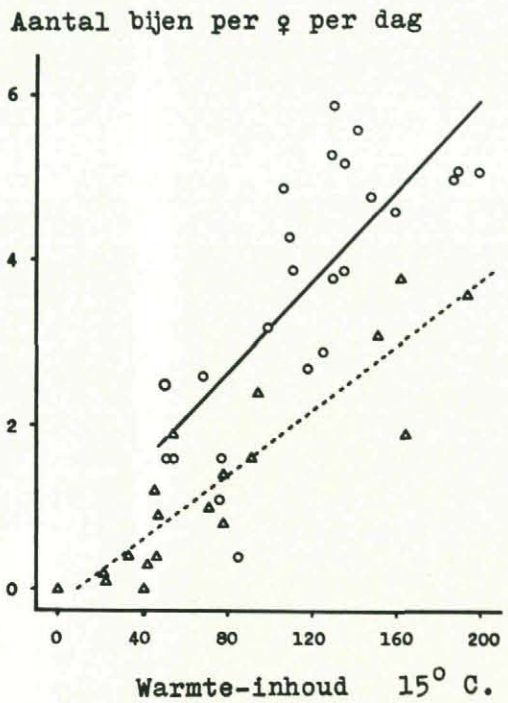


Fig. 4. *Verband tussen het aantal binnengebrachte bijen en de warmte-inhoud: getrokken lijn en o: waarnemingen Naboude (Frankrijk); streeplijn en △ : waarnemingen Tienray (Limburg).*

Tijdens deze eerste vlucht blijft het vrouwtje vaak langer weg dan gedurende de vluchten later op de dag. Tijdens deze eerste en lange afwezigheid voedt het vrouwtje zich op bloemen in de buurt. Meestal komt het vrouwtje na de eerste vlucht zonder bij thuis, maar soms brengt zij dan reeds haar eerste vangst naar het hol. Als men op de bloemen in de buurt de nectar-zuigende vrouwtjes observeert, is te zien hoe een vrouwtje opeens een bij in het vizier krijgt en verschalkt. Tijdens het vliegen wordt een bij echter primair op de reuk ontdekt en, na even in de lucht stil te hebben gestaan, zodat de bij ook optisch gelokaliseerd kan worden, schiet het wespevrouwtje op de bij af, pakt haar vast en verlamt haar met een bliksemsnelle steek van onderen in het borststuk. Tijdens de vlucht naar het hol houdt zij de bij met het middelste paar poten vast en wel buik tegen buik met de kop naar voren. Bij thuiskomst graaft zij eerst het hol open, waarna ze de bij overpakt met de achterste poten. Vervolgens sleept zij de bij achter zich aan naar binnen en sluit het hol meestal direct achter zich.

Het vangen van bijen herhaalt zich in de loop van de dag. Het maximaal aantal bijen dat wij een vrouwtje zagen thuis brengen, bedroeg tien stuks. De tijd tussen het binnen brengen van twee bijen kan sterk variëren, van enkele minuten tot vele uren. Bij de waarnemingen in Zuid-Frankrijk werd geconstateerd dat een vrouwtje het hol bij thuiskomst open laat wanneer zij weer spoedig zal uitvliegen om een volgende bij te gaan vangen. De holen bleven dus open als de perioden tussen het vangen van twee bijen kort waren. Bij lange tussenpozen bleken de holen altijd te worden gesloten. In 1972 werd het gedrag van de Bijenwolf ook in Nederland bestudeerd en wel in Tienray. Bij

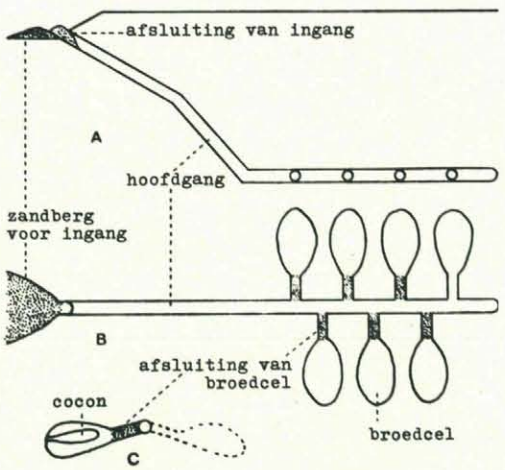


Fig. 5. *Geschematiseerd broedhol van de Bijenwolf; A. zijaanzicht; B. bovenaanzicht; C. dwarsdoorsnede door horizontaal gedeelte.*

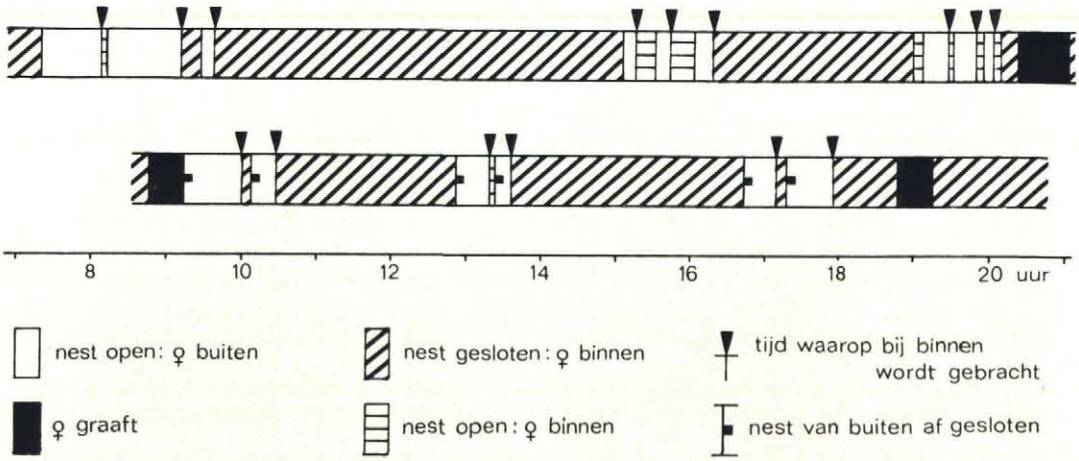


Fig. 6. *Gedrag van de Bijenwolf op een warme dag; bovenste balk gedrag van BY op 14-VII-69, Naboude (Frankrijk); onderste balk gedrag van WR op 21-VII-72, Tienray (Limburg).*

deze observaties bleek dat de holen bij thuiskomst altijd werden gesloten. Ook hier bestond er echter een duidelijk verschil tussen korte en lange tussenpozen. Uit de verdeling in korte en lange tussenpozen gedurende een hele dag valt op te maken dat de bijen in groepen worden binnengebracht. Dit houdt vermoedelijk verband met het vullen van de broedcellen in het hol. Ook hier werd weer verschil tussen de Franse en Nederlandse Bijenwolven gevonden. In Zuid-Frankrijk brachten de vrouwtjes hun vangsten overwegend in groepjes van drie bijen binnen en in Tienray in groepjes van twee (zie fig. 6). Het bijenhalen gaat de gehele dag door wanneer het warm genoeg is; er werd geen enkel verband met de tijd van de dag gevonden.

Tegen de avond gaan de meeste vrouwtjes weer graven en meestal zeer intensief. Een deel van de tijd is zo'n vrouwtje ondergronds bezig, maar haar activiteit is te zien aan de grote hoeveelheden zand die uit het hol naar buiten worden gewerkt. Als zij bovengronds graaft, loopt zij altijd eerst een eind achterwaarts vanuit de ingang van het hol, om dan druk gravend tot binnen de ingang terug te lopen. Daar zij niet steeds in dezelfde richting achteruit loopt, ontstaat er een waaiervormige zandberg voor de holingang.

Tijdens het graven, zowel 's ochtends als tegen de avond, worden soms verlamde bijen uit het hol naar buiten gesleept. Deze blijven dan op of half onder het zand voor de ingang liggen. Voor dit verschijnsel is voorlopig geen afdoende verklaring gevonden. Het is denkbaar dat deze bijen in de loop van de dag tijdens het vullen van de broedcellen zijn overgebleven en nu als ongewenste objecten worden verwijderd, maar dit is niet meer dan een vermoeden.

Na het graven laat in de middag, of in het begin van de avond, al naar gelang van de dagtemperatuur, worden de holen definitief van binnen uit met een zandprop gesloten en blijven dan tot de volgende ochtend dicht.

Een heel ander facet van het gedrag van de Bijenwolven is het wisselen van holen, wat vooral in Tienray aan de orde van de dag was. Het blijkt namelijk dat vele vrouwtjes uit haar hol worden verdreven door andere naar een nestplaats zoekende vrouwtjes. De Bijenwolf komt tussen half juni en half juli

als volwassen dier uit de grond tevoorschijn. Vrijwel onmiddellijk gaan de vrouwtjes op zoek naar een goede plaats om een hol te graven voor de voortplanting. De dieren zijn erg kieskeurig en zoeken naar een plek in onbegroeid zand op een open terrein. Er is grote concurrentie voor de beste plaatsen. Hierbij trachten nieuwkomers reeds gevestigde vrouwtjes uit hun hol te verdrijven. Er ontstaat dan een gevecht en de sterkste wint. Het vrouwtje dat in het hol zit, is meestal in het voordeel ten opzichte van diegene die buiten staat, ook al is deze laatste de bewoonster. De maatregel om een hol bij het wegvliegen goed af te sluiten zodat de ingang moeilijk is te vinden, is dus niet voor niets. Het al eerder genoemde kuiltje, ontstaan tegenover de ingang door het uitgraven van zand voor het sluiten, vormt vaak het begin voor een hol van een nieuwkomer. Weliswaar wordt op deze wijze de eigenares niet verdreven, maar er ontstaan wel erg veel conflicten wanneer de beide vrouwtjes elkaar van zo dichtbij zien en dat komt tijdens het graven veel voor. In Tienray werd geconstateerd dat driekwart van de waargenomen vrouwtjes minstens éénmaal uit haar hol verdreven werd en enkele zelfs twee- of driemaal. In Frankrijk kwam het daarentegen maar zelden voor dat nieuwkomers een hol daadwerkelijk veroverden, ze probeerden het wel maar groeven tenslotte meestal een eigen hol op een andere plaats. Mogelijk speelde de beperkte ruimte waar de dieren in Tienray over konden beschikken een rol.

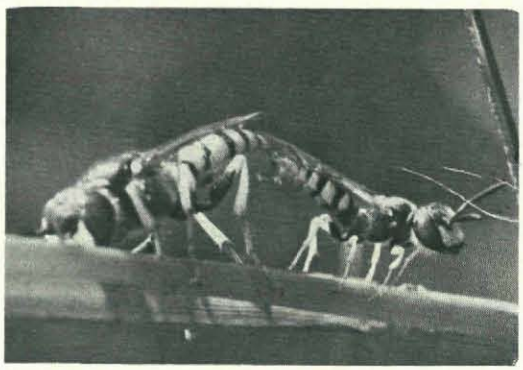


Fig. 7. *Copulatie paartje Bijenwolven.*

Vervolgens het een en ander over het gedrag van de mannetjes. Alle hier vermelde gegevens over dit onderwerp zijn afkomstig uit Naboude (Landes, Frankrijk) (4). In Tienray werden slechts enkele losse waarnemingen gedaan, die niet in tegenspraak waren met die uit Frankrijk.

De mannetjes overnachten in een slaaphol van slechts enkele centimeters diepte, dat van binnen uit gesloten wordt; zij keren elke avond naar hetzelfde slaaphol terug. Na het ontwaken gaan zij eerst langdurig foerageren en vaak treft men dagelijks hetzelfde mannetje op dezelfde groep bloemen aan. Daarna zoeken ze elk hun eigen territorium op. Dit zijn vaste plaatsen in het veld, die niets met voedselzoeken of rusten te maken hebben. De mannetjes zijn te vinden lopend langs hoge grashalmen of langs toppen van takken. Vaak wordt dit steeds maar op en neer lopen onderbroken door zigzaggend vliegen rond deze zelfde plaats. Het mannetje wil met zijn opvallend gedrag enerzijds vrouwtjes aantrekken en anderzijds andere mannetjes afschrikken. Wanneer een ander mannetje, dat nog geen eigen territorium heeft, dat van een reeds gevestigd mannetje binnendringt, tracht het territoriale mannetje de nieuwkomer te verjagen. Lukt dit niet dan begint de nieuwkomer ook te lopen of zigzaggend te vliegen, zodat het territorium nog meer opvalt. Met gemerkte mannetjes kon worden nagegaan dat zij vele dagen achtereen hetzelfde territorium bezet hielden. De territoria grensden niet aan elkaar, maar lagen verspreid en waren zodoende gescheiden door neutrale inter-territoriale ruimten. Wanneer een vrouwtje binnen een territorium komt pakt het mannetje haar beet en copuleert direct (fig. 7). In Tienray lag het hol

van één vrouwtje binnen het territorium van een mannetje. Elke keer dat het vrouwtje haar hol in- of uitging, probeerde het mannetje met haar te paren. In de gevallen dat de broedholen van de vrouwtjes ver van de mannetjes-territoria af waren gelegen, werd nooit een mannetje nabij de vrouwtjesholen gezien.

Hoewel er reeds het een en ander over de Bijenwolf bekend is, blijven nog vele vragen over de aanwezigheid en het gedrag van de Bijenwolf in Nederland onbeantwoord. Om verdere gedragstudie te kunnen uitvoeren, is het nodig meer vindplaatsen van deze wespesoort te kennen. Het is belangrijk na te gaan of de gevonden verschillen met de Franse populaties incidenteel zijn of inderdaad op geografische raskenmerken berusten. Schrijvers dezes zullen het zeer op prijs stellen om van alle vindplaatsen (geïsoleerde vangsten of kolonies) een opgaaf te ontvangen, zodat nog dit jaar een oriënterend onderzoek ter plaatse kan worden gedaan. Bij voorbaat dank! Adres: Mythsteelaan 32 te Nunspeet; tel. 05771-397, b.g.g. 05771-293.

Litteratuur:

1. Leclercq, J., 1944. Fluctuations du degré d'abondance récemment observées chez certains Hyménoptères aculéates. Bull. Soc. Roy. Sc. de Liège 13: 262-267.
2. Simon Thomas, R. T., 1970. Het individueel merken van Philanthus triangulum (F.). Entom. Ber. 30: 149-152.
3. Simon Thomas, R. T. & A. M. J. Simon Thomas, 1972. Some observations on the behaviour of females of Philanthus triangulum (F.) (Hymenoptera, Sphecidae). Tijdschr. Entom. 115: 123-139.
4. Simon Thomas, R. T. & E. P. R. Poorter, 1972. Notes on the behaviour of males of Philanthus triangulum (F.) (Hymenoptera, Sphecidae). Tijdschr. Entom. 115: 141-151.
5. Tinbergen, N., 1932. Über die Orientierung von Philanthus triangulum Fabr. Z.f. vergl. Physiologie 16: 305-334.
6. Tinbergen, N., 1933. Uit het leven van de bijenwolf (Philanthus triangulum Fabr.). De Levende Natuur 38: 1-6 & 39-45.
7. Valkeila, E., 1952. Drei seltene Wespenfunde (Hym. Sphecidae). Ann. ent. fenn. 18: 48.
8. Zonderwijk, P., 1971. Philanthus triangulum Fabricius (Hym. Sphecidae). Entom. Ber. 31: 79.

Interpretatie van een drama met happy end

J. G. S. OVERMAAT

Jaren geleden deed ik, wandelend met enkele vrienden, een ervaring op die me nog lange tijd daarna heeft beziggehouden. Niet zozeer omdat het incident waarom het gaat zo'n sensationeel karakter droeg; mogelijk dat een ervaren duinwachter er nauwelijks aandacht aan zou hebben geschonken. Wat me geïntrigeerd heeft zijn vooral de psychologische vragen, opgeroepen door een reeks van gedragshandelingen. Vragen waarop ik tenslotte zelf een geheel sluitend antwoord heb trachten te vinden, zonder de pretentie dat dit het enig mogelijke en juiste zou zijn. We liepen in een met thijm begroeide, grazige vlakte die zich golvend voortzette temidden van verspreide boomgroepen en struikformaties, een landschap dat vele van onze binnenduinen zo bijzonder aantrekkelijk kan maken.

Plotseling werden we opgeschrikt door een heftige beweging van een groep struiken vóór ons; het leek alsof een krachtige wervelwind het bosje door elkaar schudde. Zeer nieuwsgierig naar de oorzaak van dit, welis-