

Individualisme bij bloembezoekende insecten op *Commelina*

N. B. M. BRANTJES

Plantensystematiek, Universiteit van Groningen

Bloembologisch onderzoek kan gemakkelijk in een kleine tuin gedaan worden, als men maar de moeite neemt goed te kijken en de bloembezoekende insecten te leren kennen. Nu er zulke handzame determinatietabellen van de KNNV en de NJN zijn, is ook dat laatste goed mogelijk.

Een goede tuinplant om te bekijken is de gewone *Commelina* (*Commelina communis*

L.) die mooie blauwe bloemen met felgele meeldraden heeft. Eind augustus, begin september 1979 zag ik een groepje planten in de Hortus 'de Wolf,' de botanische tuin van de Universiteit van Groningen. Dat was een goede gelegenheid om het insectengedrag eens nader te bestuderen. *Commelina* is niet inheems en de bloemen bieden geen nectar. Daarom leek het interessant te zien hoe Ne-

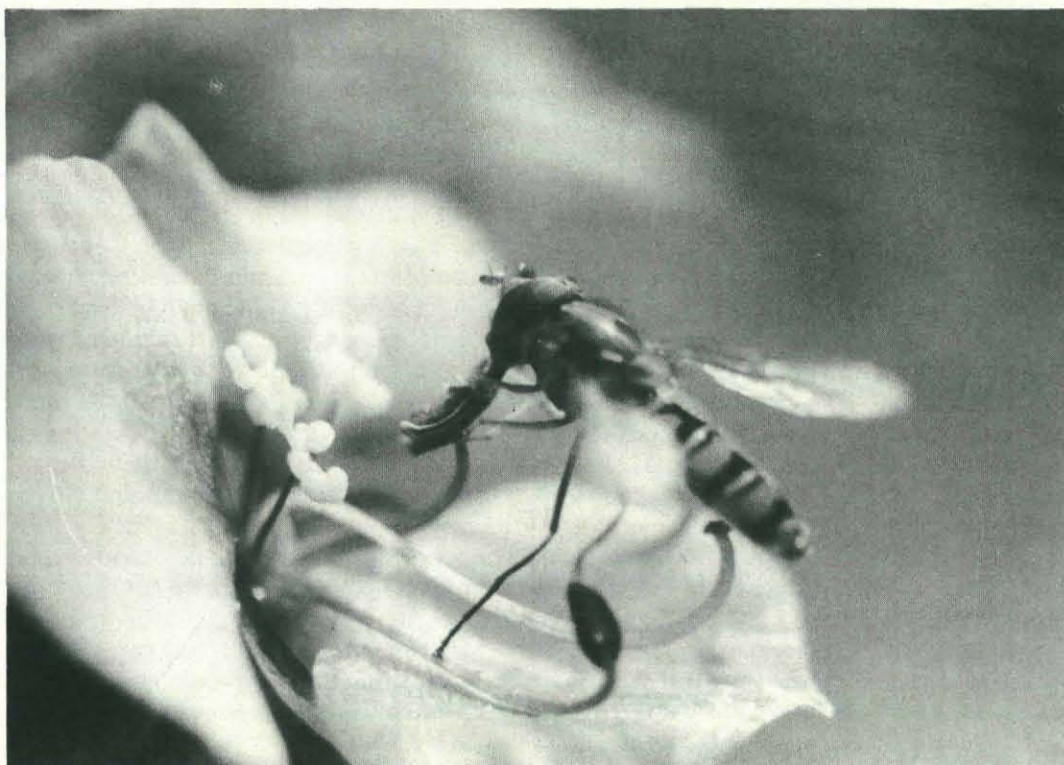


Fig. 1. Bloem van *Commelina communis* L. met *Episyrphus balteatus* (Deg.) die aan de korte blauwe meeldraad likt. Links daarvan staan de drie gele meeldraden met vergrote connectieven. Beneden de zweefvlieg is een lange meeldraad zichtbaar. De stempel raakt de onderkant van het achterlijf.

derlandse insecten op de bloemen reageren. Hierbij bleek hoe groot de verschillen in gedrag kunnen zijn, ook bij bezoek aan één soort bloem. Niet alleen de insectensoorten toonden verschil in gedrag maar ook de afzonderlijke individuen van één soort. Gelukkig voor de plant waren er naast die verschillen ook constante gedragselementen. En juist die hebben het voor de plant wenselijke resultaat: bestuiving.

Commelina communis L. is interessant omdat deze bloemen speciaal gevormde meeldraden bezitten (fig.1). Van de zes meeldraden zijn er drie blauw: twee lange, iets uiteenstaand en naar beneden gebogen, een kortere in het midden staand. Aan de omhooggebogen uiteinden dragen de meeldraden blauwe helmhokjes. Omdat de drie kroonbladeren ook blauw zijn vallen deze meeldraden niet op. Drie andere meeldraden zijn kort en dragen zeer grillig gevormde, opvallende gele connectieven die in het midden van de bloem staan. De gangbare verklaring voor het verschil tussen de meeldraden is dat ieder type voor verschillende functies gespecialiseerd is (4). De gele meeldraden vormen de attractie voor bestuivers, die stuifmeelers zijn, terwijl de blauwe meeldraden het stuifmeel voor de bestuiving zelf leveren. Doordat ze blauw zijn en met de helmhokjes aan de rand van de bloem staan zullen de stuifmeelers ze niet makkelijk ontdekken. De camouflage beschermt hun stuifmeel tegen vraat. Een extra aanwijzing voor de bestuivingsfunctie van de blauwe meeldraden is de plaats van de stempel: ook aan de rand van de bloem, tussen de twee bestuivingsmeeldraden in.

Hoe aannemelijk deze verklaring ook is, er bestaat geen gepubliceerde verificatie aan de hand van gedragswaarnemingen voor. Prof. Dr. L. van der Pijl raakte zijn aantekeningen in de oorlog kwijt. In Haren kreeg ik de kans het gedrag van de bloembezoekers eens goed te bestuderen. Alle waarnemingen zijn tussen 9 en 10 uur in de ochtend gedaan, want de bloemen gaan vroeg open; na 10 uur vermin-

dert het insectenbezoek en rond 11 uur begint de verwelking al. De plant is vaak als sierplant in tuinen te vinden. Iedereen kan er dus makkelijk studie van maken.

Bloembezoekers en hun gedrag

De hommels die op de bloemen afkwamen, verzamelden stuifmeel door vibratie. Men kon zien, dat de hommel zich boven op het groepje gele meeldraden zette en deze met alle poten vastgreep. Dan was er even een zomend geluid te horen waarna de hommel naar de volgende bloem vloog. Als men nauwkeurig toekeek, leken tijdens het zomen de omtreklijnen van de vleugels onscherp. Deze trilden enigszins maar bleven wel over de rug van de hommel gevouwen. Een dergelijk trillen ontstaat doordat de hommel tegelijk de strekspieren en de buigspieren van de vleugels spant, zodat deze vleugels nauwelijks bewegen terwijl het lichaam wel gaat trillen. Door deze vibratie komt het stuifmeel uit de meeldraden en in de hommelvacht. Deze methode van stuifmeelverzamen door trillen is karakteristiek voor hommels en sommige bijensoorten. Ze doen het op allerlei bloemen onder andere op die van toorts (geslacht *Verbascum*), nachtschade (geslacht *Solanum*) en ratelaar (geslacht *Rhinanthus*). Ook vibreren hommels zo als het koud is, om zich op te warmen voordat ze gaan vliegen. Voor de blauwe meeldraden van *Commelina* hadden de hommels nooit aandacht (zie tabel). Begrijpelijk, want daarop kunnen ze niet blijven zitten. De hommels kwamen nooit tegen de stempel en dus bestoven ze de bloemen niet. De honingbij (*Apis mellifera* L.) verzamelde het stuifmeel door met de voorpoten over de helmhokjes te krabben en er met de kaken in te bijten. Het zo verzamelde stuifmeel werd altijd tijdens het vliegen opgeborgen in de korfjes in de achterpoten. Bijenkenners spreken van 'husselen' als de middenpoten de voorpoten schoonkammen en daarna tussen de achterpoten weer worden afgekrabd, waarna de achterpoten langs elkaar gewreven worden. Bij dit wrijven wordt

Tabel 1. Voorkeuren voor meeldraadtypen bij pollenverzamelen.

Aantal bezochte bloemen waarop verzameld wordt
door ieder individu, van
blauwe, gele, gele en blauwe meeldraden

| | | | Bij-achtigen (Apidae): |
|----|----|---|--|
| | 4 | | Hommels (<i>Bombus</i> sp.) |
| | 5 | | |
| | 5 | | |
| | 10 | | |
| | 10 | | |
| | 6 | | |
| 10 | | | Honingbijen (<i>Apis Mellifera</i> L.) |
| 10 | | | |
| 3 | | | |
| | | 3 | |
| | 10 | | |
| | 10 | | |
| | | | Zweefvliegen (<i>Syrphidae</i>): |
| | 2 | 5 | <i>Eristalis</i> sp. (<i>E. abusivus</i> |
| 1 | 8 | 1 | Collin + <i>E. abustorum</i> L. |
| | 5 | | + <i>E. horticola</i> Degeer) |
| | 10 | | |
| | 7 | 3 | |
| | 10 | | <i>Helephilus</i> sp. (<i>H. hybridus</i> |
| | 10 | | Loew + <i>H. pendulus</i> (L.) + |
| | 10 | | <i>H. trivittatus</i> (Fabtr) |
| | 9 | 1 | |
| | 10 | | |
| | 10 | | |
| | 3 | | <i>Episyrphus balteatus</i> (Degeer) |
| 1 | 4 | | |
| 1 | 9 | 1 | |
| | 5 | | |
| | 10 | | |
| | 2 | 8 | |
| | 6 | 4 | |
| | 9 | 1 | |
| | 5 | 5 | |
| | 6 | 4 | |
| | 5 | 5 | |



Fig. 2. Een honingbij, *Apis mellifera* L., krabbelt aan de gele meeldraden (bovenste foto) en aan de blauwe meeldraden (onderste foto). De pijl wijst naar het stuifmeel.

het stuifmeel door een spleet tussen scheen en tarsen geperst en komt zo in het korfje. Er waren bijen die het stuifmeel uitsluitend verzamelden uit de lange blauwe meeldraden. De gele meeldraden werden dan niet bewerkt (zie tabel en fig. 2). Daarbij raakte het achterlijf pas de stempel, als de middelste van de drie blauwe meeldraden, meestal als laatste, aan de beurt kwam. Andere individuen leken zich gespecialiseerd te hebben op de gele meeldraden, waarbij slechts af en toe de korte blauwe meeldraad met de gele werd meegenomen. Omdat de bijen altijd netjes midden op de bloem landden, met de kop direct bij de gele meeldraden, stootte de bovenzijde van het achterlijf altijd tegen de lange, blauwe meeldraden en de bijen hadden op de punt van het achterlijf een vlekje aangekleefd wit stuifmeel (figuur 2, pijl). Ook de stempel werd op die plaats altijd geraakt, zo-

dat er goede bestuiving opgetreden zal zijn. Slechts één enkele bij bewerkte beide typen van meeldraden in dezelfde bloemen. De bijen bewerkten dus òf het ene, òf het andere meeldraadtype. De verklaring kan zijn, dat ieder individu, nadat het bij de eerste door hem bezochte bloem bemerkt heeft waar het stuifmeel zit, alleen op die meeldraden verder gaat. Zulk specialiseren op één alternatief wordt vaker bij dieren met leervermogen gezien. De gele en de blauwe meeldraden hadden een even grote kans om als eerste gevonden te worden. Vermoedelijk is er dus bij de bijen vooraf geen duidelijke voorkeur voor een bepaalde kleur.

Zweefvliegen

Zweefvliegen verzamelen uitsluitend pollen door het met hun snuit op te likken. Daarbij vertoonde iedere soort een karakteristiek ge-



Fig. 3. *Helophilus hybridus* Loew. snoept uit de gele meeldraden.



Fig. 4. *Episyrrhus balteatus* (Deg.) tijdens het wippen boven de bloem.

drag. *Eristalis*-soorten landden meestal bij de gele meeldraden en gingen daar uitgebreid aan likken. Na een tijdje draaiden ze zich wat en likten de kroonbladeren af. Mogelijk is dit om het uit de meeldraden gevallen stuifmeel op te likken. Hierna vlogen de meeste vliegen weg naar een volgende bloem, maar vaak liepen de vliegen tijdens het schoonlikken van de kroonbladeren naar opzij door, en kwamen bij de lange meeldraden, waaruit dan gelikt werd. De vliegen zaten nu achterstevoren op de bloemen, met de kop naar de blauwe helmhokjes en met het achterlijf naar de gele meeldraden. Dit lopende omdraaien deden alleen *Eristalis*-soorten, en ze doen het ook op andere bloemen, zoals bijvoorbeeld op *Parnassia* (*Parnassia palustris*)(pers. comm. R. Neef).

Eristalis at dus af en toe uit de blauwe helmhokjes, maar altijd pas ná dat van de gele meeldraden gesnoept was, met slechts één

uitzondering (zie tabel). Tijdens het eten uit de gele meeldraden stootten de *Eristalis* vliegen, net als de bijen, met de bovenkant van hun achterlijfspunt tegen de lange, blauwe meeldraden en de stempel. Er zat dan ook wit stuifmeel boven op die achterlijfspunt zodat we kunnen aannemen dat deze vliegen goede bestuiving uitvoerden.

Soorten van het geslacht *Helophilus* daarentegen hielden het achterlijf meestal meer opgeheven en kwamen daardoor zelden in contact met de stigmata. Bestuiven zullen ze daarom wel niet veel, ook al zat er wel enig stuifmeel op de poten. Een ander verschil met de *Eristalis* vliegen was dat *Helophilus* vliegen zich uitsluitend met de gele meeldraden bezighielden (fig.3). Slechts bij één op de zestig waargenomen bezoeken werd ook even aan een blauwe meeldraad gelikt.

Van een aantal andere zweefvliegen zag ik maar enkele individuen aan het werk op de

bloemen, en dat is eigenlijk te weinig voor uitspraken over hun gedrag. Het waren *Scaeva pyrastris* L., (2 maal); *Mellanostoma mellinum* L. (2); *Myatropa florea* L. (1); *Metasyrphus luniger* Mg. (1) en *Metasyrphus corollae* F. (1). Alle likten aan de gele meeldraden tijdens 10 bezoeken, en slechts *Metasyrphus luniger* liep over de bloemen naar de blauwe meeldraden om daaraan te likken.

Mellanostoma mellinum is een heel kleine zweefvlieg. Deze liep al likkend rond het groepje meeldraden, waarbij hij vaak op de kroonbladeren er boven kwam te zitten, met de kop omlaag. Contact met de lange meeldraden en de stempel was er niet, wegens de geringe omvang van de vlieg, die dus niet bestuiven kan.

Episyrphus balteatus (Deg.) landt op een heel karakteristieke wijze op de bloemen. Een centimeter boven de bloem gingen deze vliegen al vliegend even op en neer wippen. Daarbij graaiden de poten naar onderen. Op een dia die ik daarvan genomen heb is te zien dat de midden- en achterpoten daarbij contact met de meeldraden hadden (fig.4). De voorpoten hingen los. De betekenis van dit dansen is onzeker. Misschien proeft de vlieg met zijn poten aan de bloem. Van veel vliegen is bekend dat zij smaakzintuigen in de tarsen (voeten) hebben. Dansen deed alleen *Episyrphus balteatus*; het is daarvan ook op andere bloemen waargenomen. *Episyrphus balteatus* had ook weer een duidelijke voorkeur voor eten van de gele meeldraden (zie tabel). Enkele individuen landden soms eerst bij de blauwe meeldraden en liepen, na likken, door naar de gele meeldraden. Dus net als bij de bijen kan het gedrag van deze zweefvliegsoort per individu verschillen, vermoedelijk afhankelijk van hun vroegere ervaringen.

Anders dan *Eristalis* keerde *Episyrphus balteatus* nooit op de bloemen om. Tijdens het eten hield de vlieg het achterlijf een klein beetje naar beneden en daardoor veegde dit altijd met de punt over de lange, blauwe meeldraden en de stempel. In de lange haren onder aan de achterlijfspunt kleefden dan

ook vaak stuifmeelkorrels. Bestuiven doen deze vliegen waarschijnlijk dus wel.

Gedragsverschillen

Als we de insecten vergelijken, zien we dat er nogal grote verschillen zijn tussen de typen (bijen en zweefvliegen) maar ook binnen deze typen. Zelfs binnen de soort verschillen de individuen nog. De verschillen kunnen op diverse gedragselementen berusten, zoals: A. het landen, met of zonder wippen, en boven op de bloem bij de gele meeldraden of onderaan; B. het al of niet lopen over de bloem, van onder naar boven (honingbijen, *Episyrphus balteatus*-soorten) of rond de gele meeldraden lopen (*Mellanostoma mellinum*), of over de bloem rondraaien (*Eristalis*-soorten); C. het bestuiven waarbij stuifmeel boven op het achterlijf komt (honingbij, *Eristalis*-soorten) of er onder (*Episyrphus balteatus*), terwijl de andere vermoedelijk niet of nauwelijks bestuiven; D. de mate van leren die het gedrag modificeert, bij de honingbij en in zekere mate bij *Episyrphus balteatus*. Zulke grote verschillen binnen een op het eerste gezicht homogene groep als de zweefvliegen zijn een waarschuwing om voorzichtig te zijn met generalisaties. Ook wat betreft de voorkeuren voor bloemen zijn zweefvliegen onderling erg verschillend. Hierover schreef de heer P. Stelleman (3) een mooi artikel. Er is wel constantheid in het gedrag te zien. Alle zweefvliegsoorten richten zich voornamelijk op de gele meeldraden. Het camouflage-principe van de blauwe meeldraden werkt dus. De bloemen maken effectief gebruik van de sterke preferentie voor geel die alle vliegen hebben. Deze preferentie is slechts ten dele door ervaring te verminderen, zoals ik in een ander artikel besprak (1).

Bij de bij-achtigen ligt dat anders. Honingbijen zijn op alle kleuren te dressereren. En hier bleek ook dat er even veel individuen een voorkeur hadden voor zowel blauwe als gele meeldraden. Van hommels is bekend dat ze een voorkeur hebben voor blauw boven wit.

Hoe het met geel zit is nog niet bekend. Maar de proeven over kleurvoorkeuren van hommels werden altijd gedaan ten aanzien van het nectar-drinkgedrag. Bij het stuifmeelverzamen zou de voorkeur wel eens heel anders kunnen zijn dan bij drinken, want het is bekend, dat bij insecten, en ook bij andere dieren, ieder gedrag verschillend door zintuigelijke waarnemingen gestuurd kan worden. Een sterke voorkeur voor geel bij het stuifmeelverzamen zou mede kunnen verklaren waarom de hommels uitsluitend de gele meeldraden uitmolken.

De meeldraden

De meeldraden van *Commelina* hebben hun taken bij de bestuiving netjes verdeeld. De bezoekende insecten richten zich meestal op de gele meeldraden, die daarom de eetmeeldraden genoemd worden, en nemen daarbij een gunstige positie in voor de bestuiving vanuit de blauwe meeldraden. Verder krijgen de blauwe meeldraden minder aandacht, zodat er niet teveel stuifmeel verloren gaat door consumptie. De eetmeeldraden vormen een soort bliksemafleider, en dat is nodig omdat de bloemen voor hun bestuiving juist van stuifmeelers afhankelijk zijn. De bloem moet met stuifmeel betalen voor de diensten van het insect. Bij het aanbieden van eetstuifmeel overdrijven de gele meeldraden, door hun gele connectief en de gelobde vorm. Ook als het weinige echte stuifmeel op is blijven de meeldraden daardoor de indruk wekken dat ze nog vol zitten. Dit type meeldraden noemt men 'stuifmeel nabootsende'

meeldraden, die in feite een milde vorm van bedrog plegen (4). Helemaal zonder stuifmeel kunnen deze meeldraden niet zijn en zijn ze ook niet, want dan zouden de bezoekers er na enkele bezoeken al mee ophouden. Iets dergelijks is ook mooi te zien aan het Kaaps viooltje (*Ramonda pyrenaica*), waar de helmhokjes ook nog mooi geel zijn als ze allang leeg zijn. Het geel-blauw contrast komt trouwens zeer algemeen voor bij bloemen die door pollenverzamelaars worden bestoven. Ook andere Commelinaceae bezitten twee verschillende meeldraadtypes. Bijvoorbeeld bij *Tripogandra grandiflora* (Donnell-Smith) Woodson zijn de voedingsmeeldraden lang en met oranje connectieven en de korte, witte meeldraden zijn voor bestuiving. Hier is het voedingsstuifmeel zelfs steriel (2). Over de bestuiving in de natuurlijke groeiplaatsen, in China, van *Commelina communis* L. is helaas nog geen zekerheid. Vermoedelijk zullen zweefvliegen een belangrijke rol spelen, omdat ze ook hier effectief bestuiven. De hommels kwamen niet in contact met de stempel en lijken daarom ook weinig kans op bestuiving in het veld te bieden. Bijen kunnen ook bestuiven, maar zijn voor de plant minder geschikt, omdat zij zich niet door de kleuren van de meeldraden laten foppen. De blauwe meeldraden werden net zo veel leeggehaald als de gele. En daarmee verwijderen de honingbijen ook veel van het bestuivingsstuifmeel. Uiteindelijk zullen we op de natuurlijke groeiplaats van de plant moeten gaan kijken om zekerheid te krijgen over de werkelijke bestuivers.

Literatuur:

1. Brantjes, N.B.M., 1979. Bloemenkleur bij zonneschijn. Vakblad voor Biologen 59, 396-402.
2. Moore, H.E., Jr., 1960. *Tripogandra grandiflora* (Commelinaceae). *Baileya* 8, 77-83.
3. Stelleman, P., 1979. Insecten en windbloeiërs. Vakblad voor Biologen 59, 264-269.
4. Vogel, S., 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: Richards, A.J. (ed.) *The pollination of flowers by insects*. Academic Press, London, p. 89-96.