

## HOOFDSTUK 4 BIJEN EN BLOEMEN

MANJA M. KWAK

**Bijen en bloemen: iedereen weet dat ze iets met elkaar te maken hebben, maar weinigen weten er het fijne van. Bijen blijken in lichaamsbouw en levenswijze volledig aangepast aan het verzamelen van stuifmeel. Omgekeerd zijn veel bloemen ingericht op het aantrekken van insecten, waaronder bijen. Soms is de relatie heel specifiek en zijn bepaalde bijen gebonden aan bepaalde bloemen maar vaker is de voorkeur van plant en bij minder sterk. Waardoor worden zulke verschillen veroorzaakt? De antwoorden blijken te vinden in zaken als tonglengte en nectar- en stuifmeel eigenschappen.**

### INLEIDING

Bijen houden van bloemen en bloemen houden van bijen. Dat is zeker waar, maar het is slechts een deel van de werkelijkheid. Er zijn namelijk veel meer insectensoorten die van bloemen houden. Bijen moeten de producten die bloemen leveren, met name nectar en stuifmeel, delen met andere insecten. Daardoor is de voor bijen beschikbare hoeveelheid nectar en stuifmeel afhankelijk van hoeveel bezoeken andere soorten insecten aan bloemen brengen.

Ongeveer 80% van de Nederlandse plantensoorten wordt door insecten bestoven (KWAK 1994B), de overige door wind of water, of de plant produceert zaad na zelfbestuiving. Bijen vormen samen met vliegen de belangrijkste bloembezoekers en bestuivers van de Nederlandse flora. Kevers, wantsen, mieren en vlinders spelen slechts een kleine rol als bestuivers (HOFFMANN 2005). Het belang van insectenbezoek voor de voortplanting van planten is duidelijk. Het omgekeerde, het belang van bloeiende planten voor insecten, in het bijzonder voor bijen, is veel groter. Dat komt doordat bijen geen alternatieve voedselbronnen hebben: zij zijn volledig afhankelijk van bloemproducten. Verreweg de meeste plantensoorten ontvangen bezoek van meerdere soorten bestuivers; bovendien kan een aantal plantensoorten zich op een andere manier voortplanten (zelfbestuiving, ongeslachtelijke voortplanting) waardoor ze niet totaal afhankelijk zijn van bestuiving door één of meerdere insectensoorten. Voor een langlevende plantensoort is het geen ramp om gedurende een jaar weinig of geen zaad te produceren. Van veel plantensoorten ligt in de grond een hoeveelheid niet gekiemd zaad, de zaadbank, die afhankelijk van de soort na kortere of langere tijd kan kiemen (KWAK & BEKKER 2006).

Wat maakt bijen nu zo bijzonder juist in relatie tot planten? Bijen zijn voor het volbrengen van hun levenscyclus volledig afhankelijk van twee plantaardige producten: nectar (energie voor zowel larve als volwassen individu) en stuifmeel (eiwitten, vooral van belang voor de larven). Bijen zijn bij het bloembezoek meestal gericht op zoek naar stuifmeel en/of nectar om daarna het verzamelde materiaal naar het nest te brengen. Dat betekent dat hun actieradius beperkt is; zij moeten immers steeds heen en weer vliegen tussen bloemen en nestelplaats. Voor andere bloembezoekende insecten zoals zweefvliegen, waarvan de larven van ander voedsel leven dan stuifmeel of nectar, geldt dat niet. Hoe kleiner de bij, hoe korter die afstand is

(GATHMANN & TSCHARNTKE 2002, GREENLEAF ET AL. 2007). Een kleine bij als de ranonkelbij *Chelostoma florissomme* vliegt 150 m vanaf het nest, een middelgrote bij zoals de asbij *Andrena cineraria* vliegt tot 300 m. Een grote bij zoals een hommelt overbrugt enkele honderden meters tot enkele kilometers tijdens het foerageren (KWAK ET AL. 1991, 1998). Aardhommels *Bombus terrestris* bleken tot 1750 m van het nest te foerageren maar moshommels *B. muscorum* tot 200 m (WALTHER-HELLWIG & FRANKL 2000). Een uitzondering op de relatie tussen lichaamsgrootte en vliegafstand vormt de honingbij. Hiervoor zijn afstanden tot 10 km gemeten (BEEKMAN & RATNIEKS 2000). De meeste kans om veel bijensoorten aan te treffen is wanneer de omgeving van de nestplaats bloemrijk is met veel voor insecten aantrekkelijke plantensoorten. De rijkdom aan dergelijke planten blijkt een goede voorspeller te zijn voor het aantal bloembezoekende insecten (BATÁRY ET AL. 2010, FRÜND ET AL. 2010, HOFFMANN 2005). Deze voorspelling komt goed uit bij bijen: hoe meer plantensoorten des te meer verschillende typen bloemen en des te meer verschillende bijensoorten (HOFFMANN & KWAK 2008, KOHLER ET AL. 2008). Hoe langer er plantensoorten bloeien, hoe meer soorten insecten gedurende het seizoen voedsel kunnen zoeken.

Bijen maar ook andere bloembezoekers worden door bloemen aangetrokken door middel van vorm, kleur, geur en voelbare kenmerken (DÖTTERL & VERECKEN 2010). Bijen hebben veelal een behaard lichaam, met haren (parasitair levende bijen uitgezonderd) waar stuifmeel gemakkelijk aan blijft hangen, wat gunstig voor bestuiving is. Ook zweefvliegen kunnen behaard zijn, maar bij hen is de beharing meestal minder dicht en zijn de haren onvertakt. Bijen zijn ijverige bloembezoekers; ze gaan van bloem naar bloem en verdoen onderweg weinig tijd. Ook dit gedrag komt de bestuiving ten goede.

De relatie bij-bloem wordt sinds Sprengel (1793) (zie PROCTOR ET AL. 1996, WASER 2006) beter begrepen. De complexiteit en fragiliteit van relaties tussen planten en hun bestuivers wordt tegenwoordig algemeen onderkend maar in Nederland nauwelijks onderzocht. Onderzoek in het verleden richtte zich op één plantensoort met zijn bloembezoekende insecten; denk aan het Verkade-album *De bloemen en haar vrienden* (THIJSSSE 1934). Het afgelopen decennium is er steeds meer aandacht gekomen voor de planten- en diergemeenschap als groter geheel. Zowel planten als hun bestuivers leven niet geïsoleerd. Planten moeten hun bestuivers delen en bloembezoekers moeten voedselplanten delen met andere insecten (voedselwebben).

In dit hoofdstuk wordt bloembezoek door bijen zowel vanuit de bij als vanuit de plant besproken.

### BIJEN OP BLOEMBEZOEK

#### Nectar verzamelen

Bijen zijn er in allerlei maten: van 3-4 mm (*Hylaeus*, *Lasioglossum*) tot 2,5 cm (de blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea*). De tonglengte in combinatie met de lichaamsbouw en -grootte bepaalt op welke bloemen de bij kan foerageren. Met een slanke kop en een korte tong kan een bij toch nog diep in de bloem komen. Een brede kop komt vaak

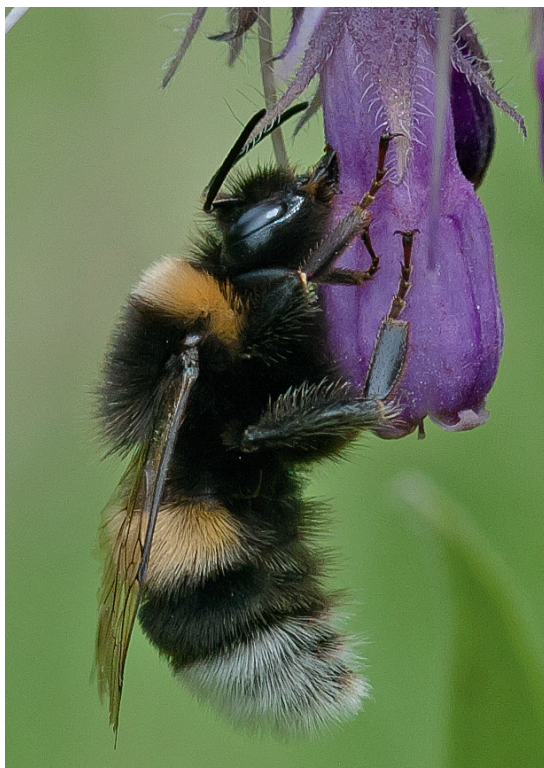


▲ **Figuur 1**  
Deze werkster van de weidehommel *Bombus pratorum* klapt haar tong uit voordat ze landt op de bloemen van witte rapunzel.

niet verder dan de bovenste helft van de bloembuis. Je zou denken dat insecten met een lange tong op alle bloemsoorten te vinden zijn, maar dit is niet zo. Er bestaat een relatie tussen lichaamsgrootte en tonglengte (onderzoek aan allerlei soorten bloembezoekende insecten): hoe langer de tong, hoe groter het lichaam. Soorten met een korte tong kunnen zowel een klein als groot lichaam hebben (STANG ET AL. 2006). Een lange tong kan op een bloem met een korte bloembuis juist in de weg zitten. Bijen bezitten een uitklaptong en in geval van een lange tong moet deze voor de landing uitgeklaapt worden (fig. 1). Planten die weinig bloemen maken, bevatten over het algemeen veel nectar per bloem. Bloemen met veel nectar zijn doorgaans dieper dan bloemen met weinig nectar, zodat hun bezoekers een lange tong moeten hebben om de nectar te bereiken of er helemaal in zouden moeten kruipen, maar dit gebeurt

▶ **Figuur 2**  
Inbraak: een aardhommel *Bombus terrestris* zuigt nectar door een gaatje dat gemaakt is in de bloembuis van een smeerwortelbloem.

▶▶ **Figuur 3**  
Inbraaksporen: bloemen van smeerwortel vertonen bijtgaatjes van aardhommels *Bombus terrestris*.



niet. Er zijn veel minder bijensoorten met een lange dan met een korte tong. Het gevolg is dat hoe beter bereikbaar de nectar is, des te meer insectensoorten de plant bezoeken; plantensoorten waarbij de nectar diep verborgen ligt worden door een beperkt aantal insectensoorten bezocht (STANG ET AL. 2007).

Soms zit nectar diep in (de spoor van) een bloem. Om daar bij te kunnen bijten aardhommels een gat in de bloembuis of spoor (fig. 2, 3). Ze komen zo bij de nectar zonder de stempel of meeldraden aan te raken; door Thijsse (1934) werd dit 'diefstal met inbraak' genoemd. Hommels die een gat bijten worden primaire dieven genoemd. Secundaire dieven zijn insecten die op hun beurt gebruik maken van een dergelijk gat (verschillende hommelssoorten, honingbij). De toename van het aantal gaatjes in bloemen gedurende het seizoen loopt in Nederland gelijk met de toename van het aantal aardhommels. Plantensoorten waarop de bijtgaatjes gemakkelijk waargenomen kunnen worden zijn grote ratelaar, smeerwortel, akelei en dophei (KWAK & TIELEMAN 2000). Diefstal zonder inbraak wordt gepleegd door insecten die zonder de bloem te beschadigen en zonder de meeldraden en stempel aan te raken toch nectar zuigen. Vlinders kunnen soms hun lange dunne roltong toch in de bloembuis krijgen van bloemen die anders door insecten 'geopend' moeten worden, bijvoorbeeld met behulp van hun gewicht (fig. 4).

#### Stuifmeel verzamelen en transporteren

De meeste bijensoorten zijn harig, waardoor stuifmeel gemakkelijk blijft hangen. Door een bloem te bezoeken raakt een bij de helmhokken van de meeldraden aan en blijven de stuifmeelkorrels tussen de haren hangen. Dit passieve verzamelen van stuifmeel treedt meestal op bij bloembezoek omwille van de nectar. Er vindt ook bloem-







bezoek plaats waarbij het stuifmeel actief verzameld wordt; de bij heeft dan een bepaald gedrag waardoor stuifmeelkorrels uit de helmhokken loskomen. Dit gedrag kan bestaan uit het snel rondjes draaien in een bloem (bv. de pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes*). Hommels hangen in een tomatenplant of komkommerkruid met de kaken vastgebeten aan een bloem terwijl ze vibreren met de vliegspieren (dit is te horen als een sissend geluid en wordt in Engelstalige literatuur 'buzz pollination' genoemd). De bijtsporen zijn aan de bloem te zien als bruine vlekjes. Hommelwerkers schrapen actief stuifmeel met de poten bij elkaar, hangend aan de bloem van zwartblauwe rapunzel. Het stuifmeel dat tussen de haren van een bij terechtkomt kan tijdens het bezoek aan een volgende bloem dienen voor de bestuiving. Het wordt dan afgezet op het stempeloppervlak als de bij daar 'toevallig' langskomt.

Sommige bijensoorten (maskerbijen *Hylaeus* en ertsbijen *Ceratina*) transporteren het stuifmeel door het eerst samen met nectar op te eten. In de maag wordt het dan naar het nest gebracht. Door de beperkte omvang van de maag kan niet veel stuifmeel tegelijkertijd getransporteerd worden. De meeste in Nederland voorkomende bijensoorten hebben een beharing die uitwendig transport van grote hoeveelheden stuifmeel mogelijk maakt.

Het meeste stuifmeel wordt met de poten bij elkaar geveegd en getransporteerd naar een 'transportplek' op het lichaam. Honingbijen en hommels bezitten hiertoe een korfje (corbicula) aan de achterste poten. De zijkanten van de schenen zijn voorzien van lange haren die een 'korfje' vormen. De schenen hebben een centrale haar waarmee het stuifmeel geplakt wordt. Aan het stuifmeel wordt een klein beetje nectar toegevoegd; soms wordt daardoor de kleur donkerder (fig. 5) (zie verder hoofdstuk 15). Buikverzamelaars zoals behangersbijen *Megachile* transporteren stuifmeel in de haren aan de buikzijde van het achterlijf (in de zogenaamde buikschuier), pluimvoetbijen *Dasygaster* tussen de lange haren van de schenen en dijen van de achterpoten. Bij zandbijen *Andrena* zijn schenen, dijen én heupen voorzien van speciale haren voor het transporteren van stuifmeel (fig. 6). Bijen van het genus *Melitturga* (niet in Nederland voorkomend, wel in Duitsland) bevochtigen het stuifmeel en kneden het in ringen om de achterpoten.

Alleen stuifmeel dat niet bevochtigd is met nectar kan dienen voor bestuiving van bloemen.

Bijen die op zoek zijn naar nectar poetsen vaak lange tijd achtereen hun lijf niet en zien er dan bepoederd uit. Dit geldt bijvoorbeeld voor mannelijke hommels (fig. 7) en werksters van de honingbij (fig. 8). Parasitair levende bijen drinken nectar voor hun eigen energiebehoefte waardoor ze ook voor bestuiving kunnen zorgen; ze verzamelen echter niet actief stuifmeel en hebben ook geen speciale voorzieningen om stuifmeel te transporteren. Parasitair levende bijen zoals koekoekshommels kunnen onder het stuifmeel zitten en/of pollinia dragen (fig. 9). Over de betekenis van koekoeksbijen als bestuivers is weinig bekend.

#### Vliegtijden

De meeste bijensoorten vliegen in juni en juli (fig. 10), wanneer veel Asteraceae (soms nog met de oude naam composieten aangeduid) bloeien. De vliegtijd van solitair levende bijen is kort, een paar weken (PEETERS ET AL. 1999, zie hoofdstuk 3). Op enkele uitzonderingen na is er één gene-



◀◀  
**Figuur 4**

Werkster van de akkerhommel *Bombus pascuorum* op veldsalie. Door hun gewicht zijn hommels in staat om bloemen te openen die voor lichtere bloembezoekers gesloten blijven. Twee meeldraden raken de rugzijde van de hommel aan doordat deze met haar kop tegen de vergroeiende basis van de meeldraden aanduwt op zoek naar nectar.

◀  
**Figuur 5**

Een werkster van de aardhommel *Bombus terrestris* heeft stuifmeel verzameld op brem. Door het bevochtigen met nectar is het stuifmeel in het korfje iets anders van kleur dan het droge stuifmeel op het borststuk.

◀  
**Figuur 6**

Een vrouwtje van de knautiabij *Andrena hattorfiana* verzamelt stuifmeel op beemdkroon. Het verzamelde stuifmeel is als donkerroze massa zichtbaar aan de achterpoten.



► **Figuur 7-8**  
Bijen die op zoek zijn naar nectar slaan vaak geen acht op het stuifmeel dat tijdens het bloembezoek op het lichaam achterblijft, zoals deze mannelijke hommelmelk (fig. 7) en honingbijwerkster (fig. 8) op zwartblauwe rapunzel.



► **Figuur 9**  
Deze koekoekshommel draagt aan de voorzijde van de kop zogenaamde pollinia: stuifmeelpakketjes van orchideeën.



ratie per jaar. Individuen van sociaal levende soorten leven ook maar enkele weken, maar de soort is met steeds weer jonge individuen gedurende een groot deel van het jaar aanwezig en deze kunnen de later bloeiende bloemen bezoeken.

De vliegtijd van een solitair levende, specialistische bijensoort moet samenvallen met de hoofdbloei van haar favoriete plantensoort. Maaien kan herbloei stimuleren, maar ten tijde van de herbloei zijn de eerste bijen vaak al weer verdwenen, waardoor de bezoekersfauna tussen de twee bloeitijdstippen aanzienlijk kan verschillen.

Een aantal plantensoorten opent en sluit de bloemen op bepaalde tijdstippen van de dag (bloemenklok), waardoor deze niet de hele dag toegankelijk zijn voor bijen. Ook zonlicht beïnvloedt het openen van bloemen. Sommige soorten bijen laten zich insluiten in de bloemhoofdjes van bepaalde Asteraceae en overnachten daar. Ook de bloemen van klokjes worden door bijen vaak als schuilplaats gebruikt.

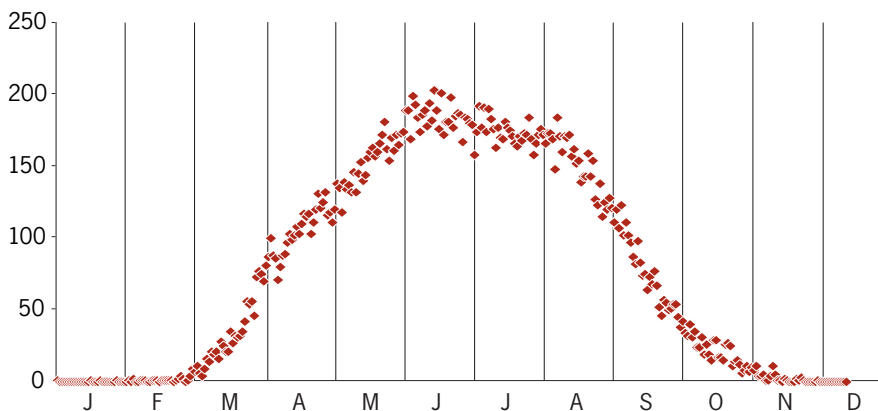
De bloeiduur van individuele bloemen wordt sterk beïn-

vloed door de hoeveelheid bezoek per tijdseenheid. Hoe meer bezoek, des te korter de bloem bloeit (PRIMACK 1985); bij klaprozen is dit gemakkelijk waar te nemen. Klaprosbloemen gaan 's morgens vroeg open. Hommels (vooral de aardhommel *Bombus terrestris*) en de snorzweefvlieg *Episyrphus balteatus* zijn de eerste bezoekers, gevolgd door honingbijen. Om 12.00 uur kan al het stuifmeel verdwenen zijn en vallen de rode kroonbladen af; de bezoekers moeten dan op zoek naar andere voedselplanten. Dus hoewel een bijensoort zich gedurende langere tijd kan specialiseren op een bepaalde plantensoort (bloemvastheid), dwingt het bloeiverloop van de plant de bij om op een andere soort over te stappen.

#### Bloemvastheid

Al naar gelang het aantal plantensoorten dat bezocht wordt, worden bijen verdeeld in polylectische (veel plantensoorten bezogend uit veel families), oligolectische (weinig plantensoorten bezogend behorende tot een paar families, de bezochte plantensoorten en -geslachten liggen vast) en monolectische (de bezochte plantensoort en -geslacht ligt vast) bijensoorten (CANE & SIPES 2006). Sommige polylectische bijensoorten zijn bloemvast: ze vliegen langere tijd op één bepaalde plantensoort. Dit kan komen doordat er geen andere bloeiende planten in de omgeving zijn of doordat de bij individuele keuzes maakt die tijdelijk zijn. Hoe minder plantensoorten per vlucht bezocht worden, hoe groter de kans is dat de bloem met soorteigen stuifmeel wordt bestoven. De bloemvastheid is vast te stellen aan het gedrag van de bij in het veld en aan de samenstelling van het stuifmeel tussen de haren of in de korfjes (fig. 11). Niet alleen bijen kunnen zich beperken tot een of enkele plantensoorten, ook plantensoorten kunnen afhankelijk zijn van

▼ **Figuur 10**  
Aantal bijensoorten dat per dag van het jaar in Nederland is aangetroffen (over de jaren heen bij elkaar opgeteld). Het hoogste aantal (203 soorten) is gevonden op 10 juni. Bron: databestand EIS-Nederland.





slechts één of enkele insectensoorten, waaronder bijen. Een plantensoort die bestoven wordt door een of enkele insectensoorten noemen we een specialist. Een plantensoort bestoven door vele soorten insecten is een generalist. Het belang van een bijensoort voor de bestuiving van een plantensoort hangt af van de talrijkheid van de bijensoort (aantal exemplaren), de vliegduur per dag, het aantal bezochte bloemen per tijdseenheid en de bloemvastheid. Honingbijen kunnen in vergelijking met hommels met veel exemplaren aanwezig zijn, een kortere werkdag hebben, minder bloemen per minuut bezoeken en een grote bloemvastheid hebben. Ze vliegen graag met zonnig weer, hun bezoeksnelheid is hoog en de kans op afzetten van soorteigen stuifmeel op de stempel is groot. Specialistische bijensoorten zijn vaak niet de meest voorkomende insectensoort op een plant; de meeste plantensoorten worden ook door andere insectensoorten bezocht. Slechts weinig plantensoorten zijn zo gespecialiseerd dat ze door slechts één bijensoort bezocht worden (zie tabel 1). Het analyseren van de stuifmeelsamenstelling op stempels geeft het resultaat van alle bezoekers tezamen. In Frankrijk bleken de stempels van duifkruid (bezocht door de specialistische pluimvoetbij *Dasygaster argentata*; niet in Nederland voorkomend) nauwelijks andere soorten stuifmeel te bevatten. Hoe verder naar het noorden (tot en met een kunstmatige populatie in de proeftuin in Haren) des te minder de soort door pluimvoetbijen bezocht werd, maar meer door zweefvliegen, honingbijen en hommels. Bovendien bleek er meer soortvreemd stuifmeel op de stempels aanwezig te zijn (KWAK & VELTEROP 1997). Om snel de betekenis van insecten voor de bestuiving van een plant te bepalen voldoet in veel gevallen het vaststellen van het aantal bloembezoekers per insectensoort. De talrijkste is vaak de belangrijkste bestuiver, ondanks het feit dat insectensoorten in bestuivings-efficiëntie kunnen verschillen.

#### EIGENSCHAPPEN VAN PLANTEN

##### Nectar

Bloemen produceren nectar in het nectarium, dat meestal gelegen is op de bloembodem. Nectar bevat vooral in water opgeloste suikers, met name fructose, glucose en sacharose. Die suikers kunnen worden omgezet in energie, bijvoorbeeld om te kunnen vliegen. Daarnaast kan nectar aminozuren, vitamines, eiwitten, antioxidanten en nog veel meer voedingsstoffen bevatten (BAKER & BAKER 1983). Planten verschillen sterk in de hoeveelheid, concentratie en samenstelling van hun nectar. De meeste planten produceren nectar in concentraties van 10-40% suiker. Net aangemaakte nectar heeft een lagere suikerconcentratie en is daardoor minder stroperig dan nectar die al langer in de bloem aanwezig is. Heel stroperige nectar is voor bijen lastig op te nemen. Daar staat de hoge energie-inhoud van deze nectar tegenover. De bij moet voortdurend een keuze maken en dit geldt speciaal voor nectar verzamelende honingbijen en hommels; zij leggen een grote of kleine voorraad nectar aan, wat andere soorten niet doen. De bij staat bij het verzamelen voor een dilemma: een groot volume met een kleine energie-inhoud of een klein volume met grote energie-inhoud. Wat een bij beslist zal mede afhangen van de afstand tussen foeragegebied en nest of kolonie.



◀ **Figuur 11**  
Stuifmeelklompjes van hommels die gevangen zijn op zwartblauwe rapunzel. Zonerings wijzen erop dat de hommel gedurende enige tijd achtereen op één plantensoort stuifmeel heeft verzameld, en vervolgens op een andere. Het rapunzelstuifmeel is paars, het lichtgele stuifmeel is afkomstig van grote ratelaar.

Doordat planten verschillen in het dagritme van hun nectarproductie moeten bijen zich hieraan aanpassen. Sommige soorten kan de bij beter 's morgens vroeg bezoeken en een andere soort juist laat in de middag.

Niet alle plantensoorten produceren nectar. Door insecten bezochte soorten die geen nectar aanmaken zijn bijvoorbeeld klaproos, roos, lupine (fig. 12) en bitterzoet. Veel windbestoven planten, met uitzondering van bijvoorbeeld wilgen, maken ook geen nectar.

##### Stuifmeel

Stuifmeel wordt door bijen gebruikt als eiwitbron voor de larven. Sommige volwassen individuen eten zelf ook stuifmeel, zoals hommels in het voorjaar. Door de eiwitten in het stuifmeel ontwikkelen haar ovaria zich.

Afhankelijk van de plantensoort wordt er veel of weinig stuifmeel gemaakt. De kleur kan wit, bijna zwart, geel, groen, blauw, oranje of rood zijn, met alle nuances daartussen. De meeste soorten hebben geel, groenig of beige gekleurd stuifmeel. Een bijzondere kleur stuifmeel, donkerpaars bij zwartblauwe rapunzel (fig. 11) of vaal paars bij zandblauwtje, kan een handige bijkomstigheid vormen bij stuifmeelonderzoek, omdat zo direct vastgesteld kan worden op welke plant de bij stuifmeel heeft verzameld.



▼ **Figuur 12**  
Een aardhommel *Bombus terrestris* benadert de bloemen van lupine, een plant die alleen stuifmeel produceert, geen nectar. De antennen zijn sterk naar voren gericht om de aanwezigheid van stuifmeel aan de geur vast te stellen.

De grootte van stuifmeelkorrels varieert van 7 µm (bosvergeet-mij-nietje) tot 127 µm (middelste teunisbloem) (KIRK 1994). De meeste plantensoorten hebben stuifmeelkorrels van 20-50 µm groot. Of bijen een voorkeur voor een bepaalde grootte van stuifmeelkorrels hebben is onbekend. Het is wel opvallend dat honingbijen en hommels zelden stuifmeel verzamelen op bijvoorbeeld duifkruid, beemdtkroon of blauwe knoop, die grote stuifmeelkorrels

hebben, terwijl ze deze planten wel bezoeken als nectarbron. Genoemde plantensoorten hebben elk wel gespecialiseerde bijen die het stuifmeel verzamelen. Müller et al. (1997) meldden dat bijensoorten die bloemen met grote stuifmeelkorrels bezoeken, zoals Malvaceae en Dipsacaceae, ‘beenborstels’ hebben die ijel behaard zijn, met lange haren die weinig of niet vertakt zijn; de borstels van soorten die kleine stuifmeelkorrels vervoeren, bijvoorbeeld van

BARBARA GRAVENDEEL  
THOMAS PRZYBYLOWICZ

### BIJEN EN ORCHIDEEËN: WAAROM BEDRIEGEN ZO SLECHT NOG NIET IS

Een derde van alle soorten orchideeën produceert geen nectar. Desondanks blijven bijen en andere insecten hun bloemen bezoeken. Darwin en Sprengel verwonderden zich hier al over, omdat zij veronderstelden dat bijen over een zekere mate van intelligentie beschikken. Wat zij niet wisten, is dat orchideeën zich gedurende miljoenen jaren gespecialiseerd hebben in het succesvol bedriegen van bestuivers. Ze doen dit op verschillende manieren, waarvan het nabootsen van voedselplanten en seksuele deceptie het meeste voorkomen.

#### Nabootsen van voedselplanten

Sommige orchideeën bedriegen hun bestuivers door te lijken op voedselplanten die wel een beloning in de vorm van nectar aanbieden. Een voorbeeld is het rood bosvogeltje, dat bestoven wordt door klokjesbijen *Chelostoma* en glansbijen *Dufourea*. De vrouwtjesbijen verzamelen stuifmeel van klokjes, die in ultraviolet licht op het bosvogeltje lijken. Deze orchideeën doen de vorm en kleur van de klokjes na en bloeien in dezelfde periode als de klokjes. De naar voedsel zoekende vrouwtjesbijen zorgen voor stuifmeeloverdracht totdat ze leren de bedriegende orchideeën te ver-

mijden. Om dit leerproces te vertragen komen deze orchideeën in lage dichtheden voor. Ze bloeien alleen in het vroege voorjaar omdat bijen dan nog ervaring moeten krijgen in het herkennen van bedriegers. De bloemen van de Israëlitische orchis lijken om dezelfde reden op lelies van het genus *Bellevalia* (druifjes) en bedriegen verschillende soorten sachembijen *Anthophora*, hommels *Bombus* en langhoornbijen *Eucera*. Er zijn ook beloningloze orchideeën als de vlierorchis die bloemen in twee kleuren produceren en hun bestuivers, de steenhommel *Bombus lapidarius* en de boshommel *B. sylvarum*, zo nog wat langer aan het lijntje weten te houden.

#### Seksuele deceptie

Andere orchideeën imiteren de geur, beharing en vorm van vrouwtjesbijen. In tegenstelling tot voedselplantnabootsing, waar vooral het uiterlijk wordt nagedaan, is nu geur het belangrijkste. Feromonen, geurstoffen die geassocieerd worden met seksuele aantrekkingskracht, worden in de bloemen aangemaakt in veel hogere concentraties dan in de vrouwtjesbijen. Het resultaat is dat mannetjesbijen fanatiek proberen te paren met deze orchideeënbloemen. Bij het fysieke contact wordt stuifmeel overgebracht op de mannetjesbij, waarna bestuiving kan plaatsvinden wanneer deze een volgende orchidee bezoekt. Doordat elke individuele orchideeënbloem een ander geurenpalet produceert, duurt het wat langer voordat bijen leren om deze bedriegers te vermijden. Spiegelorchissen ontwikkelden dit syndroom met uitzondering van de bijenorchis, die zichzelf bestuift. Bij het vrouwen-schoentje glijden de op feromonen afkomende zandbijen *Andrena* en groefbijen *Lasiglossum* na het landen de bloem in doordat de lip spekglad is. De bijen moeten zich langs de pollinia en stempel wurmen om de bloemen weer te kunnen verlaten en zorgen zo voor bestuiving. Dit valkuilmechanisme is uniek voor de bloemen van vrouwen-schoentjes.

#### Voor- en nadelen

Bovenbeschreven bedrog lijkt nadelig voor bijen. De geïnvesteerde energie in voedselzoeken en paringen levert immers geen nectar of nageslacht op. Dafni (1984) voert echter aan dat deze visie niet klopt. De conditie van mannetjesbijen verbetert bijvoorbeeld door schijnparingen. De mannetjes worden zo aantrekkelijker voor vrouwtjes later in het seizoen. Deze – en mogelijk nog andere – voordelen zorgen er waarschijnlijk voor dat bijen zich blijvend in de luren laten leggen door orchideeën.

► **Figuur 13-14**  
Een akkerhommelwerkster *Bombus pascuorum* steekt haar tong in de bloem van een harlekijn, waardoor de pollinia van deze orchidee zich aan haar tong kunnen hechten. De harlekijn bedriegt zijn bestuivers met een mix van algemene voedselplantkenmerken zoals helder gekleurde bloemen met opvallend getekend bloemdek en een nectarloze spoor. Bestuiving vindt plaats doordat de pollinia zich tijdens het zoeken naar nectar in de spoor aan de basis van de tong van de hommel hechten en in een volgende bloem weer aan de stempel blijven plakken.





wilg, zijn dicht behaard met sterk vertakte haren.

Het oppervlak van een stuifmeelkorrel kan glad zijn of voorzien van stekels of andere structuren. Bij sommige plantensoorten, zoals soorten uit de heifamilie, worden de korrels als 'tetraden' (vier korrels aan elkaar) verspreid. Teunisbloem en kaasjeskruid produceren stuifmeel waarvan de korrels aan elkaar gekleefd zijn tot draden: viscinedraden of stuifmeeldraden. Soms wordt dit stuifmeel door honingbijen verzameld maar later toch weer uit de kast gewerkt.

Bij orchideeën en zijdeplantsoorten wordt het stuifmeel als twee pakketjes afgeleverd: de pollinia. Deze pollinia worden afhankelijk van de plantensoort en de insectensoort op de kop, borststuk of achterlijf geplakt (zie kader 'Bijen en orchideeën'). Een insect heeft vaak grote moeite om pollinia weg te poetsen (fig. 9). Bij bezoek aan een volgende bloem (orchidee of zijdeplant) kan een deel of het gehele pollinium op de stempel worden afgezet waarmee bestuiving een feit is. Het is niet bekend of bijen pollinia als voedsel gebruiken.

Slechts een klein deel van het stuifmeel dat een bloem produceert komt daadwerkelijk op de stempel van een andere bloem terecht (0,01-2,9%; KWAK ET AL. 1998). Een groot deel wordt gebruikt als voedsel, maar een aanzienlijk deel gaat verloren tijdens het poetsen. Bijen halen niet al het aanwezige stuifmeel bij een bezoek uit de bloem; bij slangenkruid verwijderen hommels per bezoek 44% en de helft hiervan blijft aan de hommel hangen, de rest gaat verloren tijdens het poetsen en valt in de vegetatie of op de grond. Uiteindelijk komt bij door hommels bezocht slangenkruid slechts 0,15% van het geproduceerde stuifmeel op de stemfels terecht (RADEMAKER ET AL. 1997). Stuifmeel dat op het hommellijf terecht is gekomen wordt achtereenvolgens op meerdere bloemen afgezet. Dit wordt 'pollen carry-over' genoemd. Het aantal bloemen waarop stuifmeel wordt afgezet is afhankelijk van zowel het soort insect als de plantensoort. Voor slangenkruid is vastgesteld dat stuifmeel afkomstig van één bloem op ten minste 18 bloemen terecht komt (RADEMAKER ET AL. 1997). Voor veldsalie bedraagt de carry-over ten minste 19 (volgens het verloop van de curve tot 113 bloemen) en voor zwartblauwe rapunzel 15 bloeiwijzen (volgens het verloop van de curve 34) (Manja Kwak ongepubliceerde gegevens). Bij het rapunzelklokje bleek 3,7% van het geproduceerde stuifmeel te dienen voor bestuiving en 95,5% voor de voeding van de larven van de grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi*; slechts 0,8% van het stuifmeel bleef in de bloem ongebruikt achter (SCHLINDWEIN ET AL. 2005).

Bijenlarven gebruiken de inhoud van stuifmeelkorrels: het is een eiwitbron. De harde wand blijft na vertering intact. Aan de uitwerpselen van hommellarven, overgebleven in een akkerhommelnest in het gebied van de Drentsche Aa, werden de belangrijkste voedselplanten gedurende het seizoen (op grond van het aantal stuifmeelkorrels) vastgesteld (KWAK 1995). Stuifmeel van grote ratelaar was het talrijkst (46%), daarna kwamen vlinderbloemen (25%, zonder klaver en rolklaver) en roosachtigen (mogelijk framboos, braam en roos) met 18%. Stuifmeel van *Solanum*, mogelijk van bitterzoet, haalde nog 4%, ondanks dat de soort niet veel voorkwam. Doordat de wand van de stuifmeelkorrel niet verandert kan ook bij museumexemplaren van

bijen stuifmeelonderzoek verricht worden. Kleijn & Raemakers (2008) onderzochten de voedselplantkeuze van twee groepen hommels: hommels die vroeger algemeen waren en nu zeldzaam geworden zijn en hommels die vroeger en nu algemeen zijn. Zij vonden geen relatie tussen de achteruitgang van voedselplanten en de achteruitgang of verdwijning van hommelsorten die nu bedreigd zijn.

## RELATIES

### Generalisten en specialisten: bijen

Bloembezoekers worden onderverdeeld in generalisten en specialisten. Generalistische bijen zijn soorten die vele plantensoorten bezoeken om stuifmeel te halen (polylectische soorten); de honingbij is de koploper. Soorten die een lange vliegtijd hebben, zijn vanzelfsprekend generalisten. Individuen van generalisten kunnen zich tijdelijk wel specialiseren op één of enkele plantensoorten zoals wersters van de honingbij of van hommels.

Bijensoorten die gespecialiseerd zijn op één of enkele voedselplanten worden mono- of oligolectisch genoemd. Deze specialisatie betreft bijna altijd het verzamelen van stuifmeel door vrouwtjes en zelden van nectar (WCISLO & CANE 1996). De voedselplant wordt soms ook gebruikt voor balts en paring (LUNAU 2004). Bij gebrek aan de voorkeursplantensoort kan een nauwe verwant bezocht worden. Praz et al. (2008b) slaagden erin de larven van de oligolectische tronkenbij *Heriades truncorum* op te kweken met stuifmeel van andere dan de voorkeursvoedselplanten (Asteraceae). Eenmaal volwassen bleken de vrouwtjes toch weer naar Asteraceae te vliegen. Gespecialiseerde bijen hebben ook nectar nodig om te kunnen vliegen en dat kan niet altijd bemachtigd worden op de plantensoort waarop ze voor stuifmeel (of olie) gespecialiseerd zijn. De gewone slobkousbij *Macropis europaea* (fig. 15), die op grote wederik vliegt en daar olie en stuifmeel verzamelt (VOGEL 1986), is ook aan te treffen op enkele andere plantensoorten die in de buurt van grote wederik groeien, zoals wolfspoot, kattenstaart, watermunt en akkerdistel (HOFFMANN 2005).



**Figuur 15**

Een gewone slobkousbij *Macropis europaea* duikt in de bloem van grote wederik. Aan de achterpoten kleven klompjes olie gemengd met stuifmeel verzameld op deze plant.



Vrouwjes en mannetjes van een gespecialiseerde bijensoort kunnen in hun betekenis voor de bestuiving van de plant verschillen. Vrouwjes van de knautiabij *Andrena hattorfiana* zijn oligolectisch op beemdkroon (fig. 6), duifkruid en verwante soorten en zijn daardoor belangrijke bestuivers. De mannetjes blijken elders in Europa de bestuivers van de endemische orchidee *Ophrys aveyronensis* te zijn (PAULUS & GACK 1999).

Specialistische bijen verwijderen meer stuifmeel per tijdseenheid dan niet gespecialiseerde bezoekers (CANE & PAYNE 1988, STRICKLER 1979, THØSTENSEN & OLESEN 1996). Of die specialistische bijen nu ook de beste bestuivers zijn gemeten in aantal afgezette stuifmeelkorrels per tijdseenheid of in aantal zaden gevormd per bezoek is nauwelijks bekend (OLSEN 1997). Duidelijk is dat de lading meestal soortzuiver zal zijn (bv. bij het rapunzelklokje en de grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi* was 99,1% van het stuifmeel op de stempel inderdaad van het rapunzelklokje (SCHLINDWEIN ET AL. 2005).

#### Generalisten en specialisten: planten

Verreweg de meeste plantensoorten ontvangen bezoek van meerdere insectensoorten; dergelijke plantensoorten worden generalisten genoemd. De bezoekcombinatie bijenvlieg (vaak zweefvlieg) is het meest algemeen in de Nederlandse flora. Voorbeelden zijn boerenwormkruid, hertshooi en kattenstaart. Een klein aantal plantensoorten, specialisten genoemd, is aangewezen op bepaalde soorten of groepen bestuivers. Voorbeelden zijn grote ratelaar, lupine en kartelblad, alle aangewezen op bestuiving door hommels, of grote wederik, aangewezen op slobkousbijen *Macropis*.

#### Combinaties van specialisatie plant-bij

De combinatie generalistische plantensoort met generalistische bijensoort komt het meest voor (zie tabel 1). Veel plantensoorten hebben een aantal soorten insecten als bezoekers en die bezoekers kunnen weer meerdere

plantensoorten bezoeken. Een voorbeeld van een echt generalistische bijensoort is de honingbij, een voorbeeld van een generalistische plantensoort is wolfsfoot met als bezoekers (zweef)vliegen, vlinders, mieren, hommels en honingbijen (HOFFMANN 2005). Een generalistische plantenfamilie is die der Asteraceae; deze familie bevat soorten die door veel insectensoorten bezocht worden maar ook geslachten die door een beperkt aantal soorten bezocht en bestoven worden.

De combinatie van één gespecialiseerde bijensoort op één gespecialiseerde plantensoort is in Nederland zeldzaam, net als elders op de wereld (DÖTTERL & VEREECKEN 2010, WASER 2006). Grote wederik met slobkousbijen *Macropis* is daar een voorbeeld van. Op grote wederik is de slobkousbij de specialist en de plant schijnt daarop aangewezen te zijn voor bestuiving (VOGEL & WESTERKAMP 1991).

Van de combinatie gespecialiseerde bijensoort en generalistische plantensoort zijn in Nederland ongeveer 70 voorbeelden bekend. De gespecialiseerde bijensoort moet zijn voedselbron delen met een of meerdere insectensoorten.

Klokjes komen in Nederland in het wild voor met acht soorten (verwilderde tuinplanten niet meegerekend), waarvan het grasklokje het meest algemeen is. Op klokjes kunnen negen soorten bijen waargenomen worden, waaronder drie soorten klokjesbijen *Chelostoma* en de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*, maar ook hommels. In aanwezigheid van klokjesbijen werden hommels niet waargenomen als bezoekers en andersom (HOFFMANN 2005).

De combinatie gespecialiseerde bijensoort en generalistische plantensoort komt veel voor bij Asteraceae (18 soorten specialistische bijen) en vlinderbloemen (14 soorten specialistische bijen). Op Asteraceae foerageren onder andere vier soorten zandbijen *Andrena*, vier soorten zijdebijen *Colletes* en vier soorten metselbijen *Osmia*. Boerenwormkruid krijgt bezoek van een groot aantal insectensoorten waaronder de wormkruidbij *Colletes daviesanus*, die bij



Tabel 1

Voorbeelden van specialisatie in relaties tussen planten en bijen in Nederland.

Plant	Bij Mono- en oligolectische bijen (specialisten)	Polylectische bijen (generalisten)
<b>Specialist</b>	wederik – slobkousbijen <i>Macropis europaea</i> , <i>M. fulvipes</i> (één plantengenus)	dauwnetel – tuinhommel <i>Bombus hortorum</i> , akkerhommel <i>B. pascuorum</i> ratelaar – hommels <i>Bombus</i> kartelblad – hommels <i>Bombus</i> zwartkoren – hommels <i>Bombus</i> vlasbekje – hommels <i>Bombus</i> (ca. 100 plantensoorten)
<b>Generalist</b>	klokjes – klokjesbijen <i>Chelostoma</i> , sommige zandbijen <i>Andrena</i> , en glansbijen <i>Dufourea</i> (totaal negen bijensoorten) zandblauwtje – zandblauwtjesglansbij <i>Dufourea halictula</i> heggenrank – heggenrankbij <i>Andrena florea</i> ogentroost – ogentroostdikpoot <i>Melitta tricincta</i> beemdkroon – knautiabij <i>Andrena hattorfiana</i> wilg – grijze zandbij <i>Andrena vaga</i> , zwart-rosse zandbij <i>Andrena clarkella</i> struikheide – heizijdebij <i>Colletes succinctus</i> , heidezandbij <i>Andrena fuscipes</i> (70 plantensoorten)	honderden plantensoorten en tientallen bijensoorten bv. honingbij op vele plantensoorten akkerhommel op vele plantensoorten



voorkeur deze plant bezoekt, maar ook andere Asteraceae. In Drenthe zijn op stijf havikskruid en vertakte leeuwentand respectievelijk 36 en 31 insectensoorten waargenomen, inclusief de specialistische pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes*. Deze bijensoort draagt respectievelijk slechts 6 en 9% bij aan het totaal aantal bezoeken (VAN DER MUUREN ET AL. 2003) en is lang niet de talrijkste bezoeker. Fluitenkruid is een schermbloem die vele soorten insecten ontvangt, waaronder de fluitenkruidbij *Andrena proxima*, maar deze specialistische bij is veel minder talrijk op fluitenkruid dan vliegen. Andere voorbeelden van gespecialiseerde bijen op generalistische planten zijn de heizijdebij *Colletes succinctus* op struikhei, de knautiabi *Andrena hattorfiana* op beemd-kroon en de heggenrankbij *Andrena florea* op heggenrank. Voorbeelden van de combinatie generalistische bijensoort en gespecialiseerde plantensoort zijn planten met grote bloemen die alleen succesvol bestoven worden door een bepaalde groep insecten. Hommels zijn de beste bestuivers voor een aantal soorten ratelaar, kartelblad en hengel, maar ook voor dauwnetel. Geschat wordt dat van dit type planten ongeveer 100 soorten in Nederland voorkomen.

#### BEHOEFTE VAN DE BIJ

##### Hoeveel stuifmeel nodig voor de ontwikkeling van een larve?

De larven van bijen worden gevoerd met stuifmeel dat door de moeder of bij kolonievormende soorten door de zussen wordt verzameld.

Voor bijen en andere bloembezoekende insecten zijn grotere populaties voedselplanten gunstiger omdat dan minder energie besteed wordt aan heen en weer vliegen. Maar kleine populaties kunnen toch ook een rol spelen. Natuurlijk speelt de soort een rol: een forse, bloeiende wilgenboom levert veel meer dan een bloeiende plant beemd-kroon.

Vogel & Westerkamp (1991) beschrijven dat een dichte populatie van 20 planten van grote wederik voldoende is om de lokale populatie van de oligolectische gewone slobkousbij *Macropis europaea* te onderhouden. Verlaging van de populatiedichtheid leidde ertoe dat de planten niet meer bezocht werden. De laatste jaren wordt meer bekend over de behoefte aan stuifmeel van gespecialiseerde bijen. Lokale omstandigheden zoals het weer gedurende de vliegperiode zullen van grote invloed op de beschikbare hoeveelheid stuifmeel zijn. De gegevens in tabel 2 laten zien hoeveel bloemen er nodig zijn voor de groei van een individuele bij. Factoren die van grote invloed zijn op de hoeveelheid stuifmeel die bijen voor de larven kunnen verzamelen zijn hierin niet meegenomen: de aanwezigheid van andere soorten bloembezoekers en het verlies van stuifmeel tijdens het verzamelen en transport. Een derde factor, het feit dat bloemen op een plant niet allemaal tegelijkertijd hun stuifmeel afgeven, is ook niet meegenomen. Worden deze drie factoren meegerekend dan is het benodigde aantal bloemen veel groter. Het aantal benodigde planten is sterk afhankelijk van de bloemproductie;



**Tabel 2**

Hoeveelheid stuifmeel en bloemen nodig om een larve tot bij op te laten groeien. De tijd nodig voor het maken van het nest is niet meegerekend.

Relatie*	Bijensoort	Plantensoort	Aantal stuifmeelkorrels per bloem geproduceerd	Aantal stuifmeelkorrels nodig voor opgroei van één individu	Aantal bloemen nodig voor opgroei van één individu	Aantal voedselvluchten	Referentie
Sb-Gp	knautiabi <i>Andrena hattorfiana</i>	beemd-kroon			12 hoofdjes, 2 planten	11 (= 12,1 uur)	Larsson 2005
Sb-Gp	knautiabi <i>Andrena hattorfiana</i>	beemd-kroon			3,2 hoofdjes, 3,2 planten		Müller et al. 2006
Sb-Gp	duifkruidbij <i>Andrena marginata</i>	blauwe knoop	672 (56.448 per hoofdje)	120.494	2,13 bloemen, 0,3 plant	14 (= 17,3 uur)	Larsson 2006
Sb-Gp	duifkruidbij <i>Andrena marginata</i>	blauwe knoop			0,9 hoofdje, 0,2 plant		Müller et al. 2006
Sb-Sp	grote klokjesbij <i>Chelostoma rapunculi</i>	rapunzelklokje	82.935	4.851.336	59 bloemen, 1,7 plant	niet beschikbaar	Schindwein et al. 2005
Sb-Sp	klokjesdikpoot <i>Melitta haemorrhoidalis</i>	grasklokje			66,3 bloemen, 16,6 planten		Müller et al. 2006
Sb-Gp	grote wolbij <i>Anthidium manicatum</i>	bergandoorn			1005,2 bloemen, 5,3 planten		Müller et al. 2006
Gb-Sp	hommel <i>Bombus vosnesenskii</i> (niet in Nederland)	divers	divers	430 mg (koningin), 100 mg (mannetje)	7020 bloemen voor koningin, 1950 bloemen voor mannetje	20 vluchten voor koningin (= ± 2 werkdagen), 5 vluchten voor mannetje (<1 werkdag), 9 vluchten per dag	Heinrich 1979
Gb-Gp	honingbij <i>Apis mellifera</i>	divers	divers	125-187,5 mg	2041-3656 bloemen	3,4-6,1 uur bij 10 bloemen per minuut	Grassnigg & Crailsheim 2005 in Brodschneider & Crailsheim 2010

\*S = specialist, G = generalist, b = bij, p = plant

**Figuur 16**

De verhouding in zaadproductie tussen afgedekte bloemen en open bestoven bloemen van zes plantensoorten, alle door hommels bezocht. Hoe dichter de waarde van de verhouding bij 1 ligt, hoe minder afhankelijk de plantensoort van insectenbezoek is.

zr = zwartblauwe rapunzel  
 ww = wilde weite  
 mk = moeraskartelblad  
 hk = heidekartelblad  
 gr = grote ratelaar  
 kr = kleine ratelaar

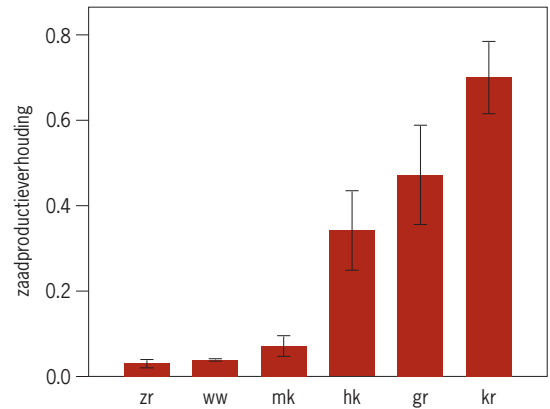
in tabel 2 is een schatting gebruikt, gegeven door de vermelde auteurs. Müller et al. (2006) hanteren een factor 2,5 voor een realistische schatting voor het aantal benodigde bloemen. Uit tabel 2 blijkt dat voor de knautiabij *Andrena hattorfiana* twee tot drie planten voldoende zouden zijn voor de groei van een larve. Voor een bijenpopulatie van twee vrouwtjes die elk vijf larven voeden is een populatie van ten minste 20-30 beemdkroonplanten nodig. Veldonderzoek in Zuid-Limburg wees uit dat de knautiabij aanwezig is op 90% van de groeiplaatsen met 50 of meer beemdkroonplanten. Bij 25 of minder planten bedroeg dit percentage slechts 30% (REEMER ET AL. 2008A).

De benodigde hoeveelheid nectar, voor het vliegen en verzamelen voor de larven, is buiten beschouwing gelaten. De functie van nectar voor de larven is nog onbekend. Gedacht wordt dat de aanwezigheid van nectar de pollenverteerbaarheid vergroot doordat de kieming van de stuifmeelkorrels geïnduceerd wordt. Dit zou een belangrijkere factor zijn dan de voedingswaarde van nectar (DOBSON & PENG 1997, ROULSTON & CANE 2000).

### BEHOEFTE VAN DE PLANT

#### Wilde plantensoorten

Planten kunnen volledig óf in zijn geheel niet afhankelijk zijn van bijenbezoek voor hun zaadzetting. In figuur 16 staan een paar voorbeelden van plantensoorten die door hommels bezocht worden. Wilde weite (eenjarig) geldt als zeer afhankelijk van insectenbezoek (door hommels met een middellange tot lange tong). Voor deze plantensoort geldt: geen bezoek van hommels, dan ook geen zaadproductie. De combinatie slobkousbij *Macropis* op wederik, die overigens ook vegetatieve voortplanting heeft d.m.v. uitlopers), wordt beschouwd als een specialistische bij op een specialistische plantensoort, maar toch blijken ook zweefvliegen regelmatige bezoekers van wederik te zijn: 10-40% van de bezoeken worden door zweefvliegen gebracht (KWAK & BEKKER 2006). Het aandeel van zweefvliegen in de bestuiving is nog onbekend en wordt zelfs door Vogel (1986), die een uitgebreide studie maakte van wederik en slobkousbij, niet besproken. Specialistische bijen hebben waarschijnlijk een vrij zuivere stuifmeellading op hun lijf en zetten dus weinig soortvreemd stuifmeel af. Vaak zijn specialistische bijen niet de enige bezoekers. In een onderzoek bij de pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes*, gespecialiseerd op Asteraceae, bezocht deze soort vijf plantensoorten maar op geen van deze was het de belangrijkste bezoeker (VAN DER MUUREN ET AL. 2003). Voor de pluimvoetbij *Dasygaster argentata* is gevonden dat de vrouwtjes verreweg de meeste korrels per tijdseenheid afzetten op de voedselplant duifkruid, vergeleken met zweefvliegen, honingbijen, hommels en vlinders (KWAK 2012, KWAK & VELTEROP 1997). In het algemeen geldt dat het aantal individuen van een insectensoort een goede maat is om de bestuivingswaarde van die soort voor een plant te bepalen. Het aantal bezoeken per insectensoort is een nog betere benadering, ervan uitgaande dat het insect van de ene plant naar de andere van dezelfde soort vliegt. Bijen worden in vergelijking met (zweef)vliegen en vlinders belangrijker als deze maat gehanteerd wordt voor grasklokje en grote wederik (fig. 17) (HOFFMANN 2005). Op echte valerian komen wel veel bij-individuen



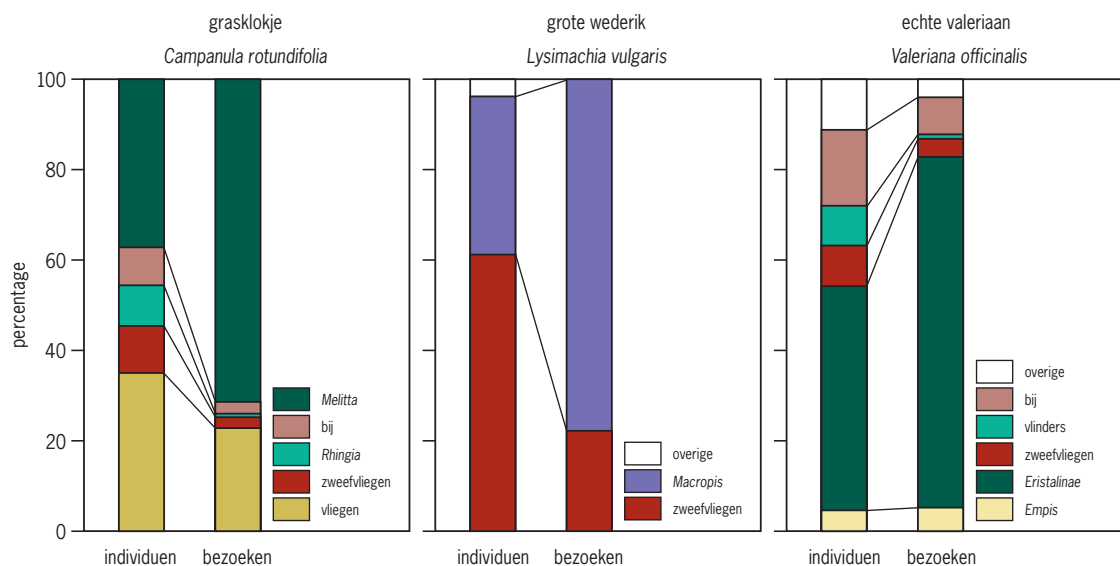
langs, maar ze bezoeken maar weinig bloemen van de soort.

De minimale levensvatbare populatiegrootte voor planten is op grond van theoretische modellen bepaald op 50 individuen (OUBORG 1988). Op basis van gegevens van het reproductief succes van vier plantensoorten in het veld komen Oostermeijer et al. (1998) tot de conclusie dat dit aantal zeker 200 planten zou moeten zijn om de problemen van kleine plantensoorten (zoals te geringe genetische variatie) te vermijden. Dergelijke kleine plantensoorten kunnen voor de lokale entomofauna zeer belangrijk zijn (zie het voorbeeld van de slobkousbij onder 'Hoeveel stuifmeel nodig voor de ontwikkeling van een larve?').

### HONINGBIJEN EN ANDERE BLOEMBEZOEKERS

Bij bestuiving van planten denken de meeste mensen aan bijen en dan met name aan honingbijen. Hoffmann (2005) komt in zijn onderzoek naar de bezoekers van planten in wegermen tot de conclusie dat honingbijen weliswaar van veel plantensoorten bloemen bezoeken, maar dat ze slechts voor een handjevol soorten ook daadwerkelijk als belangrijk bestempeld kunnen worden. Van de 58 soorten die onderzocht werden had alleen struikheide de honingbij als belangrijkste bezoeker. Voor boerenwormkruid, braam, wilgenroosje, echte koekoeksbloem en hondsdrif bedroeg het aandeel honingbij-individuen minder dan 40% van het totale aantal individuen. Van honingbijen is bekend dat ze op 'grote drachten' (massaal bloeiende voedselplanten) vliegen; de genoemde plantensoorten kunnen als grote dracht beschouwd worden en hebben ook nog een klonale groeiwijze waardoor voortplanting via zaad niet de enige manier is (KWAK & BEKKER 2006). Dijkstra & Kwak (2007) concluderen dat een aan- of afwezigheid van honingbijen voor tien zeldzame en 47 algemene soorten van de 453 onderzochte plantensoorten effect zou kunnen hebben op de zaadzetting. Wordt de bestuivingsefficiëntie bepaald dan blijkt dat honingbijen vaak minder stuifmeel per tijdseenheid afzetten dan andere soorten bijen (KWAK 1980, WESTERKAMP 1991). Honingbijen zijn net als veel andere soorten insecten bloembezoekers, en moeten het voedsel dat de planten leveren dus delen met andere soorten. Als er nectar wordt weggehaald, vult de bloem dit meestal binnen een bepaalde tijd aan tot een bepaald volume. Deze vers aangemaakte nectar heeft een lagere suikerconcentratie dan de net weggehaalde nectar waardoor de bloem mogelijk even minder aantrek-





**Figuur 17** Bloembezoek door verschillende insecten op drie verschillende planten. Het aantal individuen (gemeten gedurende transect-waarnemingen) en het aantal bezoeken van insecten (bezoeken geteld gedurende 10 minuten aaneengesloten op een geteld aantal bloemen). De plantensoorten met bijen zijn: grasklokje met klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*, slobkousbij *Macropis* op grote wederik en echte valeriaan met hommels *Bombus* en honingbijen *Apis mellifera* (naar HOFFMANN 2005).

kelijk is. Als het stuifmeel uit de helmhokken verdwenen is, wordt dit niet aangevuld. Honingbijen zijn behalve op zoek naar nectar (die als wintervoorraad wordt opgeslagen in de vorm van honing) ook op zoek naar stuifmeel. Wilde bijen zijn primair op zoek naar stuifmeel en in mindere mate naar nectar, omdat zij geen voorraad hiervan aanleggen. Honingbijen en wilde bijen hebben dezelfde belangen maar verschillende capaciteiten. Honingbijen kunnen drachtplanten op grote afstand van de kast ontdekken, elkaar hierover informeren en deze planten vervolgens bezoeken tot op een afstand van 10 km (BEEKMAN & RATNIEKS 2000, SEELEY 1985). Een gebied met een straal van 2,5 km wordt het meest bevlogen (GOULD & GOULD 1992). De afstand waarover solitaire bijen zich verplaatsen is beperkt tot 200 m (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002, GREENLEAF ET AL 2007). Hun voedselplanten moeten dus in de buurt van de nestplaats staan. Hommels gaan iets verder, maar ook hun actieradius is duidelijk beperkter dan die van honingbijen. Wanneer honingbijen in een bepaald gebied gebracht worden brengt dit een (tijdelijke) verstoring van de bloembezoekende insectenfauna met zich mee. Een gezond honingbijenvolk bevat 50.000 individuen, waarvan ongeveer de helft bloemen bezoekt. Of de plant met zijn nectarproductie de vraag kan bijhouden en of er voor alle insecten voldoende stuifmeel aanwezig is, is cruciaal om te kunnen vaststellen of er genoeg is voor alle individuen. Dit alles nog afgezien van het feit dat een veel groter aantal bloemen 'bezet' zal zijn door honingbijen en de verlaagde foerageerefficiëntie (de hoeveelheid voedsel die per tijdseenheid verzameld kan worden). Over directe confrontaties tussen honingbijen en andere soorten insecten (botsen, verjagen) is weinig gepubliceerd. Evertz (1993) nam waar dat wanneer er veel honingbijen vlogen, de zijdebijen onrustig waren, snel vlogen en slechts korte tijd op de bloem doorbrachten. Ook constateerde hij dat zijdebijen vluchtten zodra er een honingbij naderde. Wanneer een bloem bezet is door een hommels en de honingbij wil diezelfde bloem bezoeken dan verlaat de hommels de bloem (MK eigen waarneming).

Wetenschappers en imkers beoordelen de waarde van

onderzoek naar de mogelijke concurrentie tussen honingbijen en de lokale insectenfauna verschillend (BLACQUIÈRE ET AL. 2009, VAN DER SPEK 2012). Steeds weer verschijnen er artikelen, maar echt onderzoek wordt er niet naar verricht; veelal is het een herhaling van wat al eerder bekend was (bv. CORNELISSEN & VISSER 2011). Voor natuurgebieden in Nederland wordt nu ten aanzien van het plaatsen van honingbijen een terughoudend beleid gevoerd. Hieraan voorafgaand is een discussie gevoerd (BRUGGE ET AL. 1998, SMEEKENS 1998) die nog steeds niet afgesloten blijkt te zijn (VAN DER SPEK 2010). Een imker die met zijn volken reist bezoekt gedurende het seizoen wilg, koolzaad, fruit, linde, witte klaver en heide. Het merendeel van zijn bijen zal ook daadwerkelijk op de bedoelde dracht vliegen, maar er zijn altijd bijen die op iets anders vliegen, mogelijk zijn deze als verkenners daadwerkelijk op zoek naar een andere voedselbron. Zowel op de hoofddracht als op die andere plantensoorten komen andere bloembezoekers voor.

Corbet et al. (1995) zagen het probleem van competitie om nectar als een samenspel tussen drie factoren: de temperatuur, de diepte waarop de nectar bereikbaar is (tonglengte van de bijen speelt dus een rol) en de hoeveelheid suiker per bloem. Dit laatste speelt een rol bij de energiekosten die een bezoekend insect heeft, onder andere afhankelijk van het lichaamsgewicht. Aan de hand van deze factoren wordt meer duidelijk over competitie tussen honingbijen en andere bloembezoekers. Een gezamenlijk gebruik van bronnen is mogelijk wanneer er ongelimiteerd nectar aanwezig is. Gezien de nectarproductiecapaciteit en de ritmiek in nectarproductie is te verwachten dat er omstandigheden zijn waaronder competitie optreedt. Bovendien is de hoeveelheid stuifmeel niet als variabele meegenomen, alleen nectar. Stuifmeel wordt niet dagelijks opnieuw geproduceerd dus hiervoor geldt: op is op. Voor solitaire bijen is de hoeveelheid stuifmeel eerder een beperkende factor dan de hoeveelheid nectar. De bloemkeuze van insecten is een proces van afwegen van de behoefte aan nectar en stuifmeel tegen de kosten. Die afweging verschilt per soort, per individu en per locatie.