

## HOOFDSTUK 5 SOCIAAL GEDRAG BIJ BIJEN

FRANK VAN DER MEER

Bij de meeste bijensoorten verloopt het leven van een vrouwtje na de paring in eenzaamheid. Het vrouwtje draagt in haar eentje zorg voor de nestbouw en voedselvoorziening voor haar nageslacht. Sociale bijen doen dit anders. Zij werken samen met andere vrouwtjes bij de broedzorg. Een bekend voorbeeld is natuurlijk de honingbij, waarbij het sociale gedrag uitzonderlijk sterk is ontwikkeld. Daarnaast zijn er nog diverse andere bijensoorten die in meer of mindere mate sociaal gedrag vertonen. Dit hoofdstuk beschrijft welke vormen van socialiteit bij bijen voorkomen.

### INLEIDING

Bij de overgrote meerderheid van de insectenordes is de voortplanting een solitair gebeuren waar – afgezien van de paring – slechts een enkel vrouwtje bij betrokken is. Er zijn echter belangrijke uitzonderingen op die regel. In enkele ordes komen (groepen van) soorten voor waarvan de levenscyclus is gekenmerkt door een zekere mate van samenwerking tussen volwassen individuen bij de nestbouw en de verzorging van het broed.

In *De wespen en mieren van Nederland* (PEETERS ET AL. 2004), de voorganger van dit boek, werd het voorkomen van socialiteit bij insecten ook besproken. De nadruk lag daarbij op de evolutionaire ontstaansgeschiedenis van sociaal gedrag bij angeldragende insecten en de mogelijke voorwaarden voor het ontstaan hiervan. Voor een beschouwing van die onderwerpen verwijzen we dan ook naar het hoofdstuk *Van solitair naar sociaal* in dat boek (VELTHUIS 2004). Ook het huidige hoofdstuk heeft als rode draad ‘Van solitair naar sociaal’: een steeds toenemende complexiteit van samenwerkingsvormen in en buiten het bijennest en de daarbij behorende toenemende mate van specialisaties, in

gedrag, in fysiologie en in uiterlijk. Een herhaling van de verschillende soorten samenwerkingsvormen is daarom onvermijdelijk. Nu ligt echter de nadruk op de bijen. Dit hoofdstuk is meer beschrijvend dan verklarend bedoeld, al wordt nu en dan stilgestaan bij de mogelijke oorzaken van het ontstaan van diverse gedragingen in de loop van de evolutie.

Diverse genera en afzonderlijke soorten komen voor het voetlicht ter illustratie van de variaties op ons thema. Dan komt bepaald niet onze hele inlandse bijenfauna langs: slechts enkele genera vertonen echt sociaal gedrag. Dat we eindigen bij de honingbij zal niemand verbazen!

### VAN SOLITAIRE NAAR SOCIALE BROEDZORG

Tabel 1 laat zien welke typen of – zo men wil – niveaus van samenwerking in de bijenwereld te vinden zijn. Volgens Wilson (1971) voldoen eusociale (de hoger ontwikkelde sociale) insecten aan de volgende drie kenmerken:

- individuen van dezelfde soort werken samen bij het grootbrengen van de jongen;
- er is een arbeidsverdeling, waarbij min of meer steriele individuen werk verrichten ten behoeve van de zich voortplantende individuen;
- er zijn minimaal twee overlappende generaties die arbeid verrichten ten behoeve van de kolonie, zodanig dat de tweede generatie de ouder(s) assisteert gedurende een deel van hun leven.

Er zullen ook soorten voorkomen die slechts één of twee van deze gedragingen vertonen, en dan ‘lager’ op de sociale ladder staan. ‘Lager’ staat tussen aanhalingstekens; het is namelijk de vraag of de ladder recht op gezet moet worden. Elke leefwijze moet immers ook en vooral worden gezien in het licht van aanpassing aan de omgeving.



**Tabel 1**

Niveaus van sociale organisatie bij bijen en hun kenmerken (naar MICHENER 1974). Plus- of mintekens duiden op al dan niet voorkomen van een eigenschap bij het betreffende niveau van socialiteit. Een ‘plusminus’-teken geeft aan dat de betreffende eigenschap bij sommige taxa wel voorkomt en bij andere niet.

Niveau/type	Meerdere adulte vrouwtjes maken gebruik van één nest	Progressieve bevoorrading	Samenwerking bij de celbouw	Nestgemeenschappen met adulte dieren van twee generaties (matrifiliaal)	Kasten en onderlinge werkverdeling (specialisatie)	♀ structureel niet identiek; gynen kunnen zonder hulp niet overleven	Voorbeelden van genera en soorten
solitair	-	-	-	-	-	-	<i>Andrena</i> (gedeeltelijk), <i>Anthidium</i> , <i>Anthophora</i> , <i>Chelostoma</i> , <i>Colletes</i> , <i>Dasygaster</i> , <i>Halictus</i> (gedeeltelijk), <i>Hoplitis</i> , <i>Hylaeus</i> , <i>Lasioglossum</i> (gedeeltelijk), <i>Megachile</i> , <i>Melitta</i> en <i>Osmia</i> .
communaal	+	-	-	-	-	-	<i>Andrena agilisissima</i> , <i>A. ferox</i> , <i>A. carantonica</i> , <i>Panurgus calcaratus</i>
subsociaal	+	+	-	-	-	-	<i>Halictus quadricinctus</i> (mogelijk)
semisociaal	+	±	+	-	+	-	<i>Halictus scabiosae</i> (alleen in de voorjaarsfase van het nest)
primitief-eusociaal	+	±	+	+	+	-	<i>Bombus</i> (exclusief subgenus <i>Psithyrus</i> ), <i>Halictus</i> (gedeeltelijk), <i>Lasioglossum</i> (gedeeltelijk)
volledig eusociaal	+	±	+	+	+	+	<i>Apis mellifera</i>

Volgens deze criteria gelden de eerste drie niveaus van socialiteit in tabel 1, solitair, communaal en subsociaal, dus niet als eusociaal.

### Solitair

Solitair zijn die bijensoorten waarbij het vrouwtje zonder enige hulp een nest met broedcellen aanlegt, deze van stuifmeel en nectar voorziet, in deze cellen een ei legt en ten slotte het nest, direct of na enige tijd, verlaat en zich daarna niet meer met het nakomelingschap bemoeit.

Driekwart van de Nederlandse bijensoorten is solitair. Hieronder zijn er echter vele die in aggregaties nestelen. Dit komt vooral voor bij soorten waarvoor geschikte nestplaatsen dun gezaaid zijn. Dood hout bijvoorbeeld is vaak ruim voorhanden, maar als dit in de schaduw staat of ligt is het voor de in hout nestelende bijen niet geschikt omdat de temperatuur te laag blijft, zodat de larven zich niet kunnen ontwikkelen. Een heideveldje dat klimatologisch en qua vegetatiestructuur uitstekend voldoet zal in het voorjaar geen zandbijen aantrekken als er in dat jaargetijde te weinig geschikte nectar- en stuifmeelvoerende planten in de buurt zijn, zoals wilgen of bremsoorten.

Het is daarom niet verwonderlijk dat veel bijen in aggregaties nestelen op de schaarse plekken waar de omstandigheden wél goed zijn. Een zonbeschenen berm van een zandpad op de Veluwe, met wat geschikte wilgen in de buurt, kan doorzeefd zijn van de nestgaten van de grijze zandbij *Andrena vaga*. De tientallen door u uitgeoorde kunstmatige nestgangen in een op het zuiden opgehangen nestblok in een tuin vol composieten kunnen binnen twee jaar volledig bezet zijn door tronkenbijen *Heriades truncorum*.

Het is hier onjuist om te spreken van kolonies. Die term heeft een sociale connotatie en wordt in de literatuur soms gebruikt om echte sociale nestgemeenschappen, zoals van hommels, aan te duiden.

De term 'solitair' houdt hier dus niet in dat solitaire bijen niet héél dicht bij elkaar kunnen leven.

Een voordeel van het nestelen in aggregaties is dat een partner gauw gevonden is. Eén van de nadelen is het gebrek aan risicospreiding. Zo kunnen de nestaggregaties van de grijze zandbij *Andrena vaga* sterk geïnfecteerd zijn met larven van de wolzwever *Bombylius major*, zelfs zodanig dat deze de populaties lokaal nadelig beïnvloeden (zie soorttekst *Andrena vaga*).

### Communaal

Bij sommige bijensoorten maken verschillende individuen (neststichtsters) gebruik van één nestingang, maar ze leggen ieder hun eigen broedcel aan en helpen elkaar onderling niet. Bij de meidoornzandbij *Andrena carantonica* kunnen wel honderden exemplaren van één nestingang gebruik maken, en het komen en gaan van de bijen tijdens de provianderingsfase doet dan denken aan het reilen en zeilen van de nesten van sociale wespen. De individuen bemoeien zich echter niet met elkaar.

Wel is duidelijk dat de omstandigheden voor de stap naar een volgend niveau, het samen bouwen aan een cel of het provianderen van de gereedgekomen cel door meerdere individuen nu niet zo groot meer is. Immers, aan één van de voorwaarden die geassocieerd zijn met het ontstaan van

sociale evolutie bij bijen, zoals samengevat door Michener (1974), is nu in enige mate voldaan: de onderlinge tolerantie van individuen van dezelfde soort in het nest.

Bij de vierbandgroefbij *Halictus quadricinctus* is vastgesteld dat in een nest dat door slechts enkele vrouwtjes werd gebruikt één enkele grote cluster van meer dan 30 broedcellen met een holte daaromheen werd gebouwd (GROZDANIĆ 1966). Het is dan zeer waarschijnlijk dat bij de aanleg en isolatie van het cluster door deze vrouwtjes werd samengewerkt. We spreken dan van 'quasi-sociale' samenleving.

### Subsociaal

Bij de vierbandgroefbij *Halictus quadricinctus* komt vermoedelijk ook subsociaal gedrag voor. In sommige gevallen houden vrouwtjes broedcellen, waarin de jonge larven zich ontwikkelen, open. Wellicht inspecteert het vrouwtje de cellen op de voedselsituatie en voert bij wanneer dit noodzakelijk is. Van samenwerking van moeders en dochters bij de zorg voor het broed is nog geen sprake.

### Semisociaal

Als volwassen vrouwtjes niet alleen samenwerken bij allerlei taken in een nest maar ook een arbeidsverdeling kennen, vaak met een dominant vrouwtje dat de eileg voor haar rekening neemt, dan is er sprake van semisociaal gedrag. Ook deze samenwerking kan natuurlijk geen doel op zich zijn, maar ontstaat bijvoorbeeld doordat de kans van een vrouwtje om genen door te geven door zelf van voortplanting af te zien ten gunste van de hulp aan een sterk verwant, meer dominant vrouwtje, groter kan zijn dan de kans om zelf met succes een eigen broed groot te brengen. In ons land komen vermoedelijk alleen soorten voor waarbij semisocialiteit slechts een vroege fase is van een uiteindelijke (later in het seizoen) (primitief-)eusociale nestgemeenschap. Bij diverse (sub)tropische soorten van de genera *Augochloropsis* en *Pseudaugochloropsis* (Halictidae) lijkt een semisociale samenleving de permanente organisatievorm in een nest te zijn (MICHENER 1974).

In Nederland kent alleen de nestgemeenschap van de breedbandgroefbij *Halictus scabiosae* dikwijls een semisociale fase. De sociale organisatie ondergaat bij deze soort in het voorjaar opmerkelijke veranderingen. Hoe gaat dit in zijn werk? Enkele vrouwtjes van de geslachtelijke generatie overwinteren in het geboortenest en gebruiken datzelfde nest in het volgende voorjaar. Dit wordt een 'polygyne neststichting' genoemd, een samenwerkingstype in het vroege voorjaar dat bij een aantal Halictidae is aangetoond. Het grootste vrouwtje zal nu driekwart van haar tijd besteden als wachter in de nestopening. Ze neemt daarmee, min of meer letterlijk, een dominante positie in en bepaalt wie of wat het nest mag betreden. Dit vrouwtje zal ook de eileg voor haar rekening nemen. Haar zusters, die toch ook tot de geslachtelijke generatie van het vorige jaar behoren en veelal bevrucht zullen zijn, worden nu 'gedegradeerd' tot werksters, en wel in de rol van stuifmeelverzamelaars. Naarmate het seizoen vordert, maakt het dominante vrouwtje het de met stuifmeel beladen terugkerende werksters steeds moeilijker het nest binnen te gaan. Ten slotte zal ze deze definitief uit het nest weren, ondanks dat deze

werksters voor zoveel proviand voor de nakomelingen van de koningin hebben gezorgd.

Observaties in de Franse Dordogne toonden aan dat een groot deel van de verdreven ‘hulpvrouwtjes’ eigen nesten stichtten of met geweld nesten van de groefbij *Lasioglossum nigripes* overnamen (KNERER & PLATEAUX-QUÉNU 1967).

### Primitief-eusociaal

#### *Kenmerken van socialiteit bij eusociale bijen*

Wat is eusociaal? ‘Eu’ is Grieks voor ‘goed’ of ‘echt’ en in die zin worden de bijen pas ‘echt sociaal’ genoemd als er nestgemeenschappen met volwassen dieren uit twee generaties met elkaar in een nest leven. In de meeste gevallen gaat het dan om een koningin en haar – dikwijls functioneel steriele – dochters. Volledige eusocialiteit (zoals bij de honingbij en bij mieren) wordt pas bereikt als de taakverdeling tussen koningin en werksters (dochters) zo extreem is doorgevoerd dat de koningin fysiologisch en morfologisch dermate van de werksters verschilt dat ze niet zonder deze kan overleven.

Michener (1974) beschreef de kenmerken van eusocialiteit onder andere in de vorm van een stelsel variabelen waarmee de mate van socialiteit in een bijennest kan worden bepaald (zie tabel 2). Het is hier misschien van belang er nog eens op te wijzen dat samenwerking en zelfs altruïstisch gedrag bij deze dieren niets anders zijn dan het resultaat van evolutionaire selectie van die gedragingen die de beste kans bieden op de reproductie van de eigen genen (DAWKINS 2006).

Een hoge mate van socialiteit is ook pertinent niet de beste strategie voor alle insecten, waar als de evolutie maar lang genoeg de kans zou krijgen alle soorten op den duur op uit zouden uitkomen. Het is zelfs niet de beste strategie voor alle populaties van een enkele soort, zoals nog zal blijken. Een toenemende graad van socialiteit, gemeten aan een aantal variabelen, moeten we slechts beschouwen als een toenemende mate van organisatie en efficiëntie die zichtbaar bij de betreffende soorten op dit moment en in deze omstandigheden het beste past in de strijd om het voortbestaan van de genen. Als altijd moeten we ervoor waken om hierin de uitdrukking van een of ander teleologisch (doelgericht) proces te zien.

Als voorbeeld van een primitief-eusociale levenscyclus wordt hieronder de jaarcyclus van een groefbij uit het genus *Lasioglossum* beschreven. Een dergelijke cyclus komt bij een vrij groot deel van de onderzochte primitief-eusociale soorten voor.

De levenscyclus van veel *Lasioglossum*-soorten ziet er als volgt uit. Een in de nazomer geboren en geïnsemineerd wijfje overwintert en graaft in de lente een nieuw nest. Ze verzamelt stuifmeel, bevoorraadt de broedcellen hiermee en legt hierin voornamelijk bevruchte eieren. Als de broedcellen gesloten zijn wordt ze een tijdje inactief. Na enkele weken verschijnt in de voorzomer een nieuwe generatie, die vrijwel geheel uit vrouwtjes bestaat, die dikwijls functioneel steriel zijn. Deze dieren functioneren als werksters voor hun moeder, die daarmee de rol van koningin op zich neemt. Nieuwe broedcellen worden nu aangelegd, vaak wat dieper in de grond dan de cellen uit het voorjaar. De werksters nemen de taak van het stuifmeel verzamelen

over van de koningin, die zich vooral bezighoudt met eieren leggen. Midden in de zomer komt weer een generatie tevoorschijn, die nu geheel uit geslachtelijke dieren bestaat, mannetjes en vrouwtjes; de sex-ratio (de verhouding tussen het aantal mannetjes en vrouwtjes) is vaak 1:1. De mannetjes komen uit onbevruchte eieren, de vrouwtjes uit bevruchte eieren. Deze dieren vliegen uit en paren met geslachtelijke dieren uit bijvoorbeeld naburige nesten. Daarmee begint weer een nieuwe cyclus.

Een ‘vreemde eend in de bijt’ in het genus is *Lasioglossum marginatum*, een niet-inheemse soort (onder andere bekend uit Duitsland) die binnen het genus een unieke levenscyclus vertoont.

Eén nest wordt gesticht door een enkel vrouwtje, de toekomstige koningin. De levensduur van de kolonie die zij sticht in dit nest bedraagt maar liefst vijf tot zes jaar. In het eerste jaar zal de koningin een nestgang uitgraven, cellen aanleggen en deze van stuifmeelbolletjes voorzien en er een ei in leggen. De uit de eieren komende larven ontwikkelen zich erg langzaam, de ontwikkeling van ei tot adult neemt liefst twee maanden in beslag. In die eerste herfst zal het nest dan behalve de koningin enkele (niet meer dan 2-6) werksters bevatten, die met hun moeder in het nest blijven om te overwinteren. In het volgende jaar zullen de werksters nieuwe cellen uitgraven en deze provianderen. De koningin doet nu voor de rest van haar leven (dat dus wel zes jaar kan duren!) niets anders meer dan eieren leggen. De werksters leven ook lang, tot 12-14 maanden, hoewel de actieve periode waarin ze met de cellen en proviandering daarvan bezig zijn hooguit anderhalve maand beslaat. Zolang de larven zich ontwikkelen blijft het nest gesloten. Er is een duidelijke taakverdeling, maar vreemd genoeg is er weinig verschil in grootte tussen de koningin en de werksters.

Ieder jaar ziet nu één nieuwe generatie van werksters het levenslicht. De kolonie groeit en groeit totdat ze in het laatste jaar soms meer dan 400 individuen bevat. In dat jaar, het vijfde of het zesde, wordt een geslachtelijke generatie met zowel mannetjes als vrouwtjes geproduceerd. De nesten gaan ten slotte open in september van dat jaar en de mannetjes gaan op zoek naar andere nesten en paren daarin met de geslachtelijke vrouwtjes. De bevruchte vrouwtjes overwinteren en stichten het volgende jaar een nieuw nest.

#### *Sociale flexibiliteit binnen de soort*

De mate van sociaal gedrag is niet zo strikt en definitief vastgelegd in de genetische code van een bij als wellicht wordt verondersteld. Fylogenetisch onderzoek suggereert al dat sociaal gedrag in de loop van de evolutie meerdere malen moet zijn ontstaan en dat er ook meerdere malen een omkeer is geweest naar een solitaire levenswijze (zie kader ‘Groefbijen en het onderzoek naar de evolutie van sociaal gedrag’). Sterker nog, bij enkele bijen is gevonden dat populaties van één soort, al naar gelang de geografische locatie waar de populaties werden bestudeerd, sociaal óf solitair gedrag vertoonden. Bij de roodpotige groefbij *Halictus rubicundus* bleek die sociale flexibiliteit zelfs binnen een populatie op te treden. De sociale gedragingen van deze Holarctische soort zijn vooral in Noord-Amerika

### GROEFBIJEN EN HET ONDERZOEK NAAR DE EVOLUTIE VAN SOCIAAL GEDRAG

Aan de vraag naar het hoe en waarom van het ontstaan van socialiteit besteedde Velthuis (2004) al uitvoerig aandacht in *De wespen en mieren van Nederland*. De studie naar de evolutie van sociaal gedrag is noodzakelijkerwijs tot een klein aantal insectengroepen beperkt. Eusocialiteit bij mieren, honingbijen en hommels is vermoedelijk al in het Krijt ontstaan (146 tot 66 miljoen jaar geleden). Verwante solitaire taxa zijn uitgestorven. Dit maakt het lastig om bij deze insectengroepen onderzoek te doen naar de evolutie van sociaal gedrag.

De groefbijen (Halictidae) vormen in dit opzicht een bijzondere groep bijen waarbinnen vrijwel het volledige spectrum van sociaal gedrag voorkomt (MICHENER 1974, VELTHUIS 2004). Enkele soorten vormen gedurende een deel van de levenscyclus een primitief-eusociale gemeenschap, de hoogste trap van socialiteit bij deze groep. Met name bij enkele soorten in het genus *Lasioglossum* is deze socialiteit zo ver ontwikkeld dat er een hoge graad van kaste-differentiatie bestaat in het vrouwelijke geslacht. Overigens is nog slechts een fractie van de Europese *Halictus*- en *Lasioglossum*-soorten op sociaal gedrag onderzocht. Vanwege deze variatie in de mate van socialiteit – tussen soorten, binnen soorten en zelfs binnen een populatie – en het bestaan van allerlei overgangsvormen, staan de Halictidae al decennialang in de belangstelling van evolutiebiologen. Men stelt zich, om slechts één voorbeeld te noemen, de vraag langs welke weg de primitief-eusociale gemeenschappen in de *Lasioglossum*-nesten kunnen zijn ontstaan: via een monogyne stichting van een nest, waarbij uiteindelijk de nestbouwer de rol van koningin aanneemt te midden van haar dochters, of via polygyne nesten, waarbij de route langs een semisociale samenwerkingsvorm van volwassen dieren loopt (VELTHUIS 2004). In de Halictidae (waarbij eusocialiteit vermoedelijk ‘pas’ in het Tertiair is ontstaan) en dan met name in het genus *Lasioglossum*, komen zoals gezegd zowel puur solitaire als primitief-eusociale soorten voor, alsmede allerlei overgangstadië daartussen. Danforth et al. (2003) reconstrueerden de onderlinge verwantschappen van een

groot aantal soorten uit diverse subgenera van *Lasioglossum*. Vervolgens kenden zij aan deze soorten een van de volgende vier strategieën toe, die socialiteit of het ontbreken daarvan aanduiden: solitair, eusociaal, sociaal polymorf en sociaalparasitair.

Sociaal polymorf zijn die soorten die op sommige locaties overwegend eusociaal zijn, op andere locaties (bijvoorbeeld klimatologisch minder gunstige) solitair. Voorbeelden zijn de gewone geurgroefbij *Lasioglossum calceatum* en de roodpotige groefbij *Halictus rubicundus*. Bij sociaalparasieten dringt een vrouwtje het nest van een verwante soort binnen en maakt voor cellen en proviand ten behoeve van de eigen larven gebruik van de diensten van het werksterbroed van de gastvrouw. Zulke sociaalparasieten komen onder de Nederlandse groefbijen niet voor. De Noord-Amerikaanse soort *Lasioglossum (Dialictus) asteris* is hier een voorbeeld van.

Deze vier sociale strategieën werden vervolgens op het cladogram (de ‘stamboom’) van het genus *Lasioglossum* gelegd. Hierbij kon worden vastgesteld dat er in de evolutie van *Lasioglossum* minimaal negenmaal een overgang was opgetreden van de ene strategie naar de andere. Er was slechts eenmaal een evolutionaire sprong van solitair naar eusociaal, terwijl er viermaal een ‘terugval’ van eusociaal naar solitair kon worden vastgesteld. Voor de overgang van solitair naar sociaal moeten vrouwtjes dan ook niets minder dan het vermogen ontwikkelen om: 1 de sex-ratio van de nakomelingen te variëren gedurende de loop van het seizoen; 2 de grootte van de dochters te beïnvloeden; en 3 werkersgedrag te stimuleren bij de dochters van het eerste broed, door zelf op bepaalde manieren haar eigen dominantie duidelijk te maken. Lastig genoeg, en blijkbaar wordt eusocialiteit gemakkelijker verloren dan verkregen. Hierbij speelt ook een rol dat in de vroege fase van de levenscyclus een aantal belangrijke gedragingen dat bij solitaire verwanten voorkomt, zoals de stichting van een nest, uitgraven van de gangen, celbouw, foerageren en provianderen, bij de koninginnen van de eusociale soorten behouden blijft.

goed onderzocht. Yanega (1993) bestudeerde populaties van deze bij, waarbij zowel solitaire als sociale nesten optraden. Hij vond een correlatie tussen het percentage mannetjes in het eerste broedsel en de gemiddelde temperatuur in de maanden april en mei. Er bleek ook een verband te bestaan tussen het percentage geproduceerde mannetjes en daglengte. En hij toonde aan dat hoe groter het percentage mannetjes in het eerste broedsel was, des te groter het aantal gynes (geslachtelijke vrouwelijke dieren) in vergelijking met de non-gynes (werksters) (YANEGA 1989, 1992). De gynes gingen vroeg in diapauze.

Samenvattend vond Yanega dat abiotische factoren het percentage mannetjes beïnvloedden en dit percentage beïnvloedde op zijn beurt de kaste van de vrouwtjes (werkster of gyne) en daarmee de socialiteit. Hij benadrukte dat moeilijk is in te zien waarom nu juist in relatief warme lenten er meer mannetjes worden geproduceerd en dus de socialiteit

wordt onderdrukt. Voorts meende hij dat de daglengte, via de tussenstap van de relatie hiervan met het aandeel van de mannetjes in het geproduceerde broedsel, indirect een doorslaggevende invloed had op al of niet sociaal gedrag bij *H. rubicundus*. Op locaties waar het seizoen vroeg start, zal eileg immers al plaatsvinden in de periode waarin de daglengte nog relatief gering is. Er zullen nu vrijwel alleen vrouwtjes worden geproduceerd, die nog niet of nauwelijks mannetjes tegenkomen en dan als ongepaarde werksters een tweede broedsel zullen helpen grootbrengen. Op locaties waar het seizoen pas veel later begint (in het noorden of hoog in de bergen) zal de eerste eileg pas plaatsvinden in een periode waarin de zon op zijn hoogst staat. Het aandeel van de mannetjes is dan veel groter, en meer vrouwtjes zullen nu paren en in vroege diapauze gaan.

Soucy (2002) wees er echter op dat het percentage mannetjes dat Hogendoorn & Leys (1997) vonden in aggrega-

ties van *Halictus rubicundus* op Terschelling niet hoger was dan in andere bestudeerde populaties in de Verenigde Staten, die alle op veel zuidelijker breedtes gelegen zijn. De relatie tussen daglengte en het percentage mannetjes is dan niet absoluut geldig. Hogendoorn & Leys (1997) suggereerden zelf ook dat verder experimenteel onderzoek van de invloed van deze factor noodzakelijk is.

Michener (1990b) vermoedt dat het succes van *Halictus rubicundus* in de strijd om het bestaan, te meten aan het enorme (Holarctische) verspreidingsgebied, te danken is aan zijn grote sociale flexibiliteit.

Plateaux-Quénu (1993) vond bij *Lasioglossum albipes* eveneens verschillen in socialiteit tussen kolonies in de (warme) Dordogne en die in het noordoosten van Frankrijk. Haar experimenten in het laboratorium met deze soort (PLATEAUX-QUÉNU ET AL. 2000) toonden aan dat niet-eusociale vormen, gekweekt onder omstandigheden met dezelfde hoge temperatuur en daglengte als sociale vormen, hun solitaire gedrag (deels) behielden. De expressie van sociaal gedrag moet dan gedeeltelijk genetisch zijn vastgelegd.

Bij sommige sociale angeldragers vinden we een zekere mate van flexibiliteit in de bepaling van de verhouding van de seksen bij de nakomelingen, die beïnvloed wordt door de hierbij tegengestelde belangen van koninginnen en werksters. Het gaat hier om de theorie van verwantenselectie ('kin selection') van Hamilton (1964), de grondgedachte van Fisher (1930) dat selectiedruk automatisch een evenwicht begunstigt waarbij er evenveel exemplaren van beide seksen worden geproduceerd, en zaken als investeringsratio's en 'split sex-ratio's', zoals al nauwkeurig toegelicht door Velthuis (2004). Hier werd uitgelegd dat het bij de sociale aculeaten in het belang van de koningin is (ze is immers zowel aan zonen als aan dochters voor 50% verwant) om evenveel zonen en dochters te produceren. De werksters zijn echter voor 75% aan hun volle zusters en slechts voor 25% aan hun broers verwant (omdat vrouwtjes diploid en mannetjes haploid zijn), reden waarom een sex-ratio m:v = 1:3 van het nageslacht voor hen het gunstigst is. Althans, wanneer de koningin door één mannetje is bevrucht! Werksters van de wegmier *Lasius niger* schijnen te 'weten' of hun koningin door één of meerdere mannen is geïnsemineerd en passen hun strategie daarop aan (VAN DER HAVE ET AL. 1988).

Bij angeldragers met nestgemeenschappen die korter dan één jaar bestaan lijken de werksters veel minder mogelijkheden te hebben om hun eigen strategie tegen de koningin door te drukken dan bij gemeenschappen die langer in stand blijven. Zo bracht onderzoek naar de effecten van deze belangenstrijd bij de aardhommel *Bombus terrestris* op het niveau van kolonies binnen een populatie aan het licht dat hier een even grote investering in beide seksen plaatsvond, wat erop wijst dat op populatieniveau de sex-ratio wordt beheerst door de koningin en niet door de werksters (DUCHATEAU ET AL. 2004). Maar op kolonie- en cohortniveau werd wel degelijk een flexibiliteit aangetoond in de bepaling van de sex-ratio van het nageslacht: die was gerelateerd aan de lengte van de overwinteringsperiode van de koningin: als deze lang was werden meer mannetjes geproduceerd en weinig nieuwe koninginnen, bij een korte diapauze waren de verhoudingen omgekeerd.

#### *Aanleg van voedselvoorraden en klimaatbeheersing*

Hommels *Bombus* zijn in ons land naast de groefbijen het andere omvangrijke primitief-eusociale taxon, maar voegen aan de organisatie van de nestgemeenschap belangrijke elementen toe.

Veel over de hommels is te vinden in de genustekst (hoofdstuk 18). In deze paragraaf wordt dan ook alleen ingegaan op twee aspecten van de sociale organisatie die bij de groefbijen ontbreken en – weliswaar veel efficiënter doorgevoerd – ook aanwezig zijn bij de honingbij *Apis mellifera* (hoofdstuk 6). Hommels leggen namelijk voedselvoorraden aan en zijn in staat de temperatuur in de broedcellen enigszins te regelen. Ondanks deze twee eigenschappen moeten hommels worden gekwalificeerd als primitief-eusociaal. De hommelskoningin vertoont namelijk geen fysiologische of structurele verschillen met de werksters waardoor ze niet in staat zou zijn om zonder hulp te overleven. Dat kan ook niet, want in het voorjaar moet zij zichzelf in leven houden en bovendien op eigen kracht een nieuwe nestgemeenschap opbouwen. Het grootteverschil tussen de koningin en de werksters kan echter extreem zijn.

De hommelskoningin construeert in het vroege voorjaar een broedkamer of cel, die met was overdekt wordt. De was die wordt gebruikt – voor de cel en ook voor voorraadpotjes waarin nectar wordt opgeslagen – is gemengd met stuifmeel. In de broedkamer worden verscheidene eieren bijeen gelegd. Hommels zijn te verdelen in 'pollenstorsers' en 'pocket-makers' (zie genustekst in hoofdstuk 18). Bij de 'pollenstorsers' zal de koningin de larven actief bijvoeren door van bovenaf een pollenkraak, die uit speciaal daarvoor gemaakte stuifmeelpotjes is opgenomen, in de broedkamer uit te braken. De koningin verwarmt de eieren door een soort broedgedrag: ze zit daartoe boven op de broedkamer. Een dergelijk gedrag ontbreekt bij de groefbijen, ook al omdat de broedcellen en de geringere afmetingen van de koninginnen daar in het geheel niet geschikt voor zijn.

Als de jonge hommelswerksters tevoorschijn komen, zullen ze de koningin helpen met de verdere uitbouw van de nestgemeenschap. Uiteindelijk, als het aantal werksters een hoogtepunt bereikt, zal een geslachtelijke generatie geproduceerd worden. In deze opzichten verschilt de uitbouw van de nestgemeenschap en de productie van nieuwe generaties niet van die van de sociale groefbijen.

De hommelskolonie verschilt niet van die van de honingbij, in die zin dat de onvolwassen stadia zich dicht bij elkaar bevinden en niet omgeven zijn door de celwanden die gemaakt zijn van aarde. Hierdoor wordt klimaatbeheersing vergemakkelijkt. Echter, voor wat betreft het efficiënt gebruik van de broedruimte, en dus in de maximalisering van het aantal nakomelingen, wint de honingbij het gemakkelijk van de hommels: de broedcellen van de laatste zijn bolvormig, en vaak wanordelijk geplaatst.

#### **Volledig eusociaal**

De honingbij *Apis mellifera* is de enige Nederlandse bijensoort die voldoet aan alle criteria in tabel 1 voor het niveau 'volledig eusociaal'. Voor een uitgebreide beschrijving van de levenswijze van de honingbij, zie hoofdstuk 6.

In tegenstelling tot onze andere sociale bijengenera is de honingbij erin geslaagd een mate van organisatie te bereiken die haar in staat heeft gesteld als volk de winter door te komen. Het voordeel daarvan is duidelijk: de energie en tijd die koninginnen van andere sociale bijen – en ook van sociale wespen – ieder jaar opnieuw in de opbouw van een grote nestgemeenschap moeten steken om nakomelingen te produceren, zijn dan niet meer nodig. De volken kunnen zodra het weer in het voorjaar het toelaat beginnen met de productie van grote aantallen nakomelingen.

De honingbij is een succesvolle soort; zij is wereldwijd verspreid. Een honingbijenvolk is dermate goed georganiseerd dat het reusachtig groot kan worden, met maximaal 100.000 dieren. Dergelijke aantallen kunnen in een beperkte ruimte alleen worden geproduceerd als de celbouw zeer georganiseerd plaatsvindt. De honingbij heeft de in dat opzicht meest ideale celvorm gevonden; de hexagonaal. De cellen laten zich daarmee perfect in verticale raten stapelen; de aanwezige ruimte wordt zo het meest efficiënt gebruikt. Hoe komt een volk de koelere jaargetijden door? Ook hier is de grote mate van sociale organisatie doorslaggevend. Als het weer kouder wordt, zullen zich tussen de raten grote clusters van bijen vormen. Hiermee wordt warmte geconserveerd en bij een verdere daling van de temperatuur wordt door spierbewegingen extra warmte gene-

reerd. Om de energie op peil te houden wordt ook opgeslagen voedsel geconsumeerd. De normale levensduur van werksters die in voorjaar en zomer volwassen worden is ongeveer zes weken. Werksters die overwinteren hebben uiteraard een veel langere levensduur, anders komt het volk de winter niet door.

Bij groefbijen en hommels vormt de maximale grootte van de nestgemeenschap meteen de bovengrens van het aantal individuen afkomstig van die gemeenschap in dat jaar. Bij honingbijen ligt dat anders. Het volk kan zich splitsen door het zogenoemde 'zwermen'. De oude koningin zal de nestruimte met een groot aantal werksters verlaten en elders een nieuwe kolonie stichten. Een jonge gyne in het oude nest zal paren en zich ontwikkelen tot de nieuwe koningin en met de achtergebleven werksters de gemeenschap in de oorspronkelijke kolonie verder uitbouwen. Dit zwermen is dus een vorm van sociaal gedrag dat het aantal reproducerende vrouwtjes verder maximaliseert.

De koningin bezoekt zelf geen bloemen om voedsel te verzamelen. Tijdens de eilegperioden is ze geheel afhankelijk van voedsel dat de werksters haar verschaffen, de zogenoemde koninginnengelei. Ook fysiologisch zijn er grote verschillen met de werksters; ze is bijvoorbeeld niet in staat om was te produceren. De afhankelijkheid van de werksters is totaal; zonder hen kan ze niet overleven.

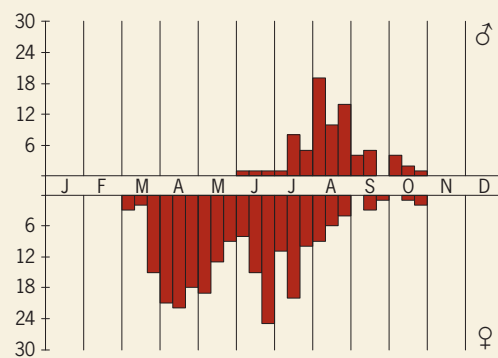
#### SOCIAAL OF NIET SOCIAAL? HET BELANG VAN VLIEGTIJDDIAGRAMMEN EN MUSEUMEXEMPLAREN

Van een groot aantal van de in dit boek beschreven soorten zijn door de jaren heen zoveel records verzameld dat aangenomen mag worden dat de vliegtijddiagrammen een getrouw beeld geven van de vliegtijd van de soort, zowel voor de mannetjes als voor de vrouwtjes. Bij aandachtige beschouwing blijkt dat in een aantal gevallen bij de Halictidae het voorkomen van een zomerbroed, en daarmee van een eusociale fase in de levenscyclus, uit het vliegdiagram kan worden afgeleid of tenminste vermoed. Het bestuderen van museumexemplaren geeft nog meer aanwijzingen.

Als voorbeeld is in figuur 1 het vliegtijddiagram van de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum* afgebeeld. De vliegtijd van de vrouwtjes duurt bijna onafgebroken voort van maart tot in september. De eerste piek valt in april; deze valt samen met de top in activiteit van de neststichtsters. Hierna is een tweede piek te zien in de late lente en de voorzomer; er verschijnt nu ook een zeer gering aantal mannetjes. Het is duidelijk dat een nieuw broed is uitgekomen, maar de verhouding mannetjes: vrouwtjes is veel kleiner dan 0,5. Dit wijst op een generatie die vooral uit vrouwtjes bestaat en waarbij de eigen

voortplanting niet primair van belang is, anders zou de sex-ratio veel meer in evenwicht zijn.

Onderzoekt men nu de museumcollecties van deze soort, dan blijken de vrouwtjes die in juni of juli gevlogen hebben gemiddeld een stuk kleiner te zijn dan die uit het voorjaar en uit de nazomer. Het grootteverschil is zelfs zodanig dat deze zomerdieren vroeger als een aparte soort (*Lasioglossum longulum*) werden beschouwd. De voor de hand liggende hypothese is dat er een 'extra' generatie van kleinere vrouwtjes opgroeit.



► **Figuur 1**  
Vliegtijddiagram van de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum*.

Nr.	Kenmerk/gedraging	→ toenemende socialiteit →				
		Kenmerkstatus				
1	maximum aantal ♀♀ per nest	1	2-19	20-199	200-1999	> 1999
2	percentage ♂♂ vroeg in het jaar	50	0<<50		0	
3	hoeveelheid ♀♀ die zelf geen nakomelingen krijgen	geen	weinig tot veel		alle, behalve koninginnen	
4	sociale dimorfie vrouwtjes / werksters en koninginnen	geen	aanwezig (grootte), maar overlap	volledig (grootte)	volledig, qua grootte én morfologisch	
5	boventallige gynen	n.v.t.	worden gedood door andere gynen		worden gedood door werksters	
6	specialisatie ontwikkeling ovaria bij koningin	zoals bij verwante solitaire soorten	> bij verwante solitaire soorten	>> bij verwante solitaire soorten	>> bij verwante solitaire soorten; veel meer ovariolen aanwezig	
7	levensduur koningin (of enkele gyne)	< 1 jaar	~ 1 jaar		meerdere jaren	
8	voedsel van de larven	vooral nectar en stuifmeel	klieruitscheiding van adult is belangrijke component		klieruitscheiding van adult is grootste component	
9	eieren en larven in cellen die afgesloten blijven	ja	nee			
10	progressief voeren van de larven door de adulten	nee	ja			
11	voedselopslag voor volwassen dieren	geen			goed ontwikkeld	
12	voedseluitwisseling tussen volwassen dieren	geen	alleen via broedcellen	via 'opslagvaten'	direct tussen dieren zelf, maar komt weinig voor	direct tussen dieren zelf, komt veel voor
13	mate waarin celwand is opgebouwd van materiaal afkomstig van klieruitscheiding	niet	alleen binnen(st) laagje	belangrijke component, gemengd met stuifmeel of hars	geheel	
14	hergebruik van cellen	geen	geregeld, maar niet het deel wat door klieruitscheiding is gevormd	al het materiaal wordt hergebruikt, maar cellen worden opnieuw gebouwd	cellen voortdurend hergebruikt	
15	stadium waarin de kaste wordt bepaald	adult	laat in het larvestadium, of vooral voedselhoeveelheid	vroeg in het larvestadium, voedselkwaliteit	zygote	
16	communicatie inzake voedselbronnen	niet bekend	onder andere geur	geurspoor; vóórgaan (leiden)	gedeeltelijk leiden	dans
17	onvolwassen stadia in clusters of kamers bijeen die controle van omgevingsfactoren mogelijk maken	nee	ja; celwanden van substraatmateriaal, dik	ja; celwanden van substraatmateriaal, dun	ja; celwanden niet van substraatmateriaal	ja; celwanden afwezig of meerdere larven per cel
18	klimaatbeheersing (koeling)	geen	onder andere door vleugelwaaieren		onder andere door vleugelwaaieren en aanvoer van water	
19	klimaatbeheersing (verwarming)	geen	broedgedrag, individueel of groepsgewijs		groepsgewijze verwarming van groot volume	
20	alarmferomonen	niet bekend, vermoedelijk geen			aanwezig	



Tabel 2

Kenmerken en gedragingen van bijen als sociale variabelen (bewerkt naar MICHENER 1974).