

HOOFDSTUK 6 DE HONINGBIJ

THEO M.J. PEETERS

De honingbij is een van de meest bestudeerde diersoorten, samen met bijvoorbeeld 'de muis' en 'de fruitvlieg'. Hoewel de honingbij door sommigen niet tot onze wilde bijenfauna wordt gerekend, mag ze ons inziens in een boek over bijen in Nederland niet ontbreken. De honingbij speelt een belangrijke rol in agrarische en natuurlijke ecosystemen en in onze cultuur. Ze is overal in Nederland te vinden omdat ze door veel imkers wordt gehouden en een groot vliegbereik heeft. Dit hoofdstuk gaat vooral over de levenswijze van 'onze' honingbij, maar ook de diversiteit en de verspreiding van uitheemse soorten honingbijen komen kort aan bod.

EEN KONINGIN MET EEN VOLK VAN WERKSTERS EN DARREN

Wereldwijd worden momenteel circa tien soorten honingbijen onderscheiden (zie kader 'Diversiteit en verspreiding van honingbijen'), waarvan bij ons alleen de westelijke honingbij *Apis mellifera* voorkomt, verder kortweg honingbij genoemd. Honingbijen leven in permanente volken en zijn eusociaal. Dat wil zeggen dat ze samenwerken bij de productie van hun nakomelingen, dat ze een duidelijke arbeidsverdeling hebben en dat de generaties elkaar overlappen. Eén vrouwtje legt de eieren (de koningin of moer) terwijl de andere vrouwtjes hun hele leven of een groot deel ervan steriel zijn (de werksters). Voor meer informatie over sociale broedzorg bij bijen, zie hoofdstuk 5. Morfologisch zijn binnen een volk drie kasten te onderscheiden: koninginnen (fig. 1), werksters (fig. 2) en mannetjes (darren) (fig. 3). Kenmerkend voor de werksters, de honingbijen die men het meest in het veld tegenkomt, zijn onder andere: de verbrede achterpoten met een corbicula (of 'korfje', een pollendragende structuur op de achterpoten, ook wel 'stuifmeelbroekje' genoemd) voor het verzamelen van stuifmeel, het ontbreken van tanden op de kaken, een rechte angel met weerhaakjes, het bezit van wasklieren en een heel arsenaal aan klieren die onder andere stoffen afscheiden voor het voeden van larven, en een krop om nectar te verzamelen. Werksters planten zich doorgaans niet voort, maar kunnen wel onbevuchte, en dus haploïde eieren leggen waaruit darren komen.

Koninginnen zijn groter dan werksters en hun achterlijf is meer uitgerekt kegelvormig. Ze hebben geen corbicula aan hun achterpoten, geen klieren om was en larvenvoedsel te produceren en ze missen de krop voor nectaropslag. Hun angel heeft geen weerhaken en is ietwat gekromd. Andere kenmerken van de koningin zijn zeer grote ovaria, een spermatheca (zaadblaas voor de opslag van sperma) en diverse klieren waarvan de secreten darren en werksters op haar aanwezigheid wijzen.



▼ **Figuur 1**
Een honingbijkoningin (lang achterlijf) met enkele werksters op een honingraat. De rode verf op het borststuk van de koningin is door de imker aangebracht.

Darren (mannetjes) zijn ongeveer even groot als koninginnen en herkenbaar aan de grote ogen en de korte tong. Ze ontstaan uit onbevuchte eieren. Zowel koninginnen als werksters kunnen darren produceren. Voor zover bekend is de enige functie van darren het paren met jonge koninginnen. Het genitaal van de darren is sterk gereduceerd en bestaat, uitgestulpt, vooral uit een enorme penis (endophallus) en wijkt daarmee sterk af van dat van de overige bijen. Naast deze morfologische kenmerken onderscheiden honingbijen zich van andere bijen ook door een aantal

◀◀ **Figuur 2**
Een honingbijwerkster.

▼ **Figuur 3**
Een dar. De ogen van darren zijn duidelijk groter dan die van werksters en boven op de kop met elkaar verbonden.



DIVERSITEIT EN VERSPREIDING VAN HONINGBIJEN

Uiterlijk

Honingbijen *Apis* zijn donkerbruine, vaak deels bruin-oranje tot rood gekleurde, matig behaarde en vrij slanke bijen met behaarde ogen. De voorvleugels hebben een kenmerkende langwerpige radiaalcel en de achterschenen dragen geen sporen.

Binnen de honingbijen kunnen we, gelet op de grootte, drie groepen onderscheiden: dwerghoningbijen, middelgrote honingbijen en reuzenhoningbijen. De middelgrote groep wordt ook wel de holbewonende groep genoemd, omdat deze soorten in holten nestelen. De lengte van de voorvleugel en de lichaamsgrootte van de werksters worden als een maat voor de grootte genomen. Onze honingbij *A. mellifera* valt binnen de middelgrote groep met een voorvleugellengte van 7,5-10 mm en een lichaamslengte van 10-15 mm. De dwerghoningbijen hebben een voorvleugel kleiner dan 7 mm en een lichaamsgrootte kleiner dan 10 mm. De reuzenhoningbijen hebben een voorvleugellengte van meer dan 11 mm en een lichaamsgrootte van meer dan 16 mm (KOENIGER ET AL. 2011A).

Diversiteit en verwantschappen

Apis is het enige genus van de tribus Apini (subfamilie Apinae, familie Apidae s.s.). Wegens het bezit van een corbicula (korfje) worden ze tot de korfdragende bijen ge-

rekend (zie hoofdstuk 17). Binnen de korfdragende bijen onderscheidt men vier groepen (zie tabel 1), die op de orchideebijen na alle een hoog-sociale levenswijze hebben.

Tot op de dag van vandaag is er nog veel discussie over het aantal te onderscheiden soorten honingbijen. Engel (1998, 1999) onderscheidt zeven soorten, verdeeld over drie subgenera. Arias & Sheppard (2005) onderscheiden op grond van DNA-onderzoek tien *Apis*-soorten. Lo et al. (2010) onderscheiden 11 soorten en in het meest recente overzicht van de Aziatische honingbijen worden negen soorten onderscheiden (RADLOFF ET AL. 2011).

De oudste fossielen van honingbijen stammen uit het Oligoceen in Europa en zijn naar schatting 25 miljoen jaar oud. Er zijn tot op heden negen fossiele honingbijsoorten beschreven (ENGEL 2006B, ENGEL ET AL. 2009). De diversiteit van fossiele soorten suggereert een westelijke (Europese) oorsprong van honingbijen met een daaropvolgende invasie en radiatie in Azië (RADLOFF ET AL. 2011).

Verspreiding van het genus *Apis*

Alle levende soorten van het genus *Apis* komen oorspronkelijk alleen voor in Eurazië en Afrika. De twee meest verbreide soorten zijn 'onze' honingbij *A. mellifera* en de Aziatische honingbij *A. cerana* (zie fig. 6). Door versleping door de mens is *A. mellifera* inmiddels een kosmopoliet. De ove-



Figuur 4

Een werkster van de Aziatische honingbij *Apis cerana*.



Figuur 5

Een werkster van de reuzenhoningbij *Apis dorsata*.



opvallende gedragingen. Een aantal daarvan, zoals de nestbouw, polyandrie (paren met meerdere mannen), zwermgedrag en enkele vormen van communicatie zullen hieronder aan de orde komen.

HET NEST

Nestplaats

In het wild levende honingbijvolken geven voor het bouwen van hun nesten de voorkeur aan holten die op het zuiden gelegen zijn, met een kleine ingang onder in de nestholte en op een gemiddelde hoogte van 6,5 m boven de grond en een volume van gemiddeld 40 l. Zulke holten zijn bijvoorbeeld te vinden in holle bomen en rotsspleten. De aanwezigheid van oude raten van een vertrokken volk maken een nestplek

aantrekkelijker (SEELEY 2010). Deze nestplekken maken het volk beter bestand tegen koude winters en predatoren. De nestplaatsvoorkeur van honingbijen verschilt vermoedelijk per regio, in samenhang met factoren als de lokale ondersoort, lokale predatoren en het klimaat. Deze factoren en de beschikbaarheid van nestelplaatsen bepalen de lokale dichtheid van honingbijenvolken. De nestdichtheid kan variëren van enkele (kunstmatige) nesten per km² in Duitsland en Ierland tot meer dan negen wilde volken per km² in Zuid-Afrika (JAFFÉ ET AL. 2010).

Nestbouw

Een nest bestaat uit meerdere verticaal hangende raten (fig. 7, 8) met aan de zijkanten open verbindingen om van

rige honingbijsoorten zijn vrijwel beperkt tot Zuidoost-Azië (fig. 6); *A. florea* heeft zich naar het westen uitgebreid.

Verspreiding en rassen van de westelijke honingbij *Apis mellifera*

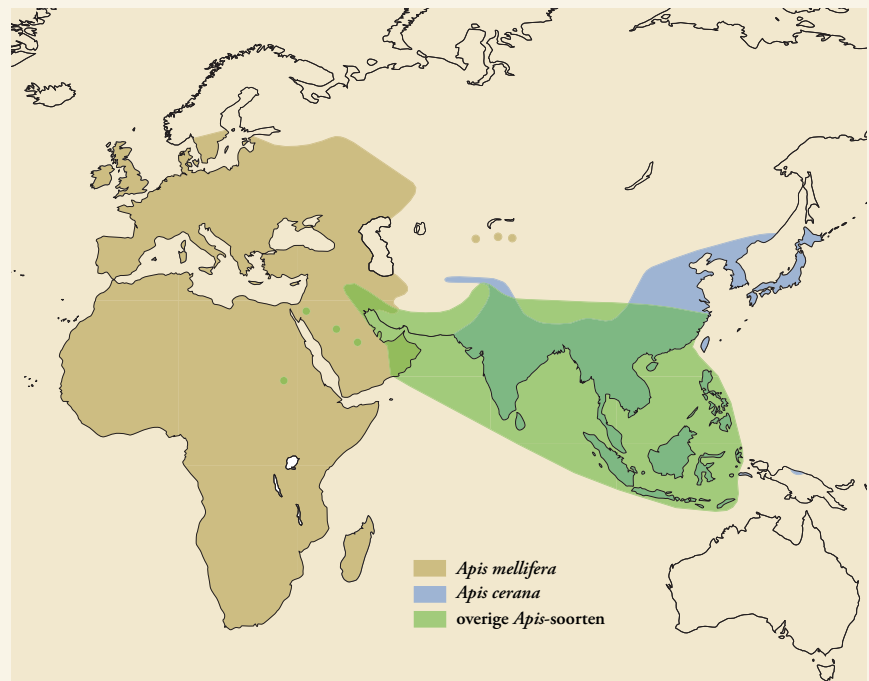
Het natuurlijke verspreidingsgebied van *Apis mellifera* omvat Afrika, grote delen van Europa en een deel van westelijk Azië. Zij komt voor in zeer uiteenlopende biotopen. In de loop van de tijd hebben populaties van honingbijen zich aanpast aan de regionale omstandigheden en ontstonden rassen (soms ook ondersoorten genoemd) met verschillen in morfologie en gedrag. Onderzoekers onderscheiden in het verspreidingsgebied van *A. mellifera* inmiddels zo'n 26 verschillende rassen die waarschijnlijk behoren tot een vier- of vijftal verwantschapslijnen (DE LA RÚA ET AL. 2009, MEIXNER ET AL. 2011, RUTTNER 1988, 1992).

Door recent DNA-onderzoek is inmiddels ook meer bekend over de afkomst en verspreiding van de verschillende rassen van *A. mellifera*. Tot voor kort werd aangenomen dat *A. mellifera* zich vanuit het Midden-Oosten naar Europa en Afrika heeft verspreid (GARNERY ET AL. 1992), maar dat blijkt onjuist. 'Onze' honingbij stamt oorspronkelijk uit Afrika en heeft zich ten minste tweemaal naar Eurazië verbreid, resulterend in populaties in Oost- en West-Europa die geografisch dicht bij elkaar liggen maar genetisch duidelijk verschillend zijn. Een zeer recente verbreiding vindt plaats van Zuid- naar Noord-Amerika, waar de rassen van de geïmporteerde 'Europese honingbij' worden vervangen door nakomelingen van de in 1956 in Brazilië geïmporteerde Afrikaanse honingbij *A. mellifera scutellata* (WHITFIELD ET AL. 2006).

Verspreiding in Nederland

In Nederland komt de honingbij over het gehele land voor. Er is regelmatig discussie over de vraag of honingbijen tot

de oorspronkelijke, inheemse fauna behoren. De term inheems kent uiteenlopende definities en kan beter worden vermeden (NOORDIJK ET AL. 2010). In het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl) heeft de honingbij momenteel de status 'Oorspronkelijk', wat wil zeggen dat de soort op eigen kracht ons land heeft bereikt en zich minimaal tien jaar achtereen heeft voortgeplant. Uit het wild zijn in Nederland wel honingbijvolken bekend (zie o.a. DE ROND 2005), maar hoeveel van deze volken langer dan tien jaren achter elkaar zelfstandig hebben overleefd is niet bekend.



▼ **Figuur 6**

Verspreiding in de Oude Wereld van de nu levende *Apis*-soorten (naar HEPBURN & RADLOFF 2011, RUTTNER 1988 en SHEPPARD & MEIXNER 2003). De uitbreiding naar het westen van de overige *Apis*-soorten komt op rekening van *A. florea*.

| Tribus | Nederlandse naam | Aantal genera (wereldwijd) | Aantal soorten (wereldwijd) | Referentie |
|------------|------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Apini | honingbijen | 1 | 7-11 | Engel 2006b, Lo et al. 2010 |
| Meliponini | angelozee bijen | 61 | 600 | Rasmussen & Cameron 2010 |
| Bombini | hommels | 1 | 250 | Williams et al. 2008 |
| Euglossini | orchideebijen | 5 | 195 | Ramírez et al. 2010 |



Tabel 1
Diversiteit van korfdragende bijen in de wereld.

de ene naar de andere raat te kunnen lopen. Een raat bestaat uit twee lagen van zeshoekige cellen die met de achterzijde tegen elkaar aan liggen. De cellen liggen vanaf de basis naar het uiteinde iets schuin omhoog zodat de honing er niet uitloopt. Ze worden gemaakt van was, die door de werksters wordt afgescheiden.

De nestcellen hebben verschillende functies. Er zijn broedcellen voor werksters, koninginnen en darren en opslagcellen voor honing en stuifmeel. Broedcellen voor darren zijn iets groter dan die voor werksters en ze liggen meestal in de periferie van de broedzone (zie onder). Koninginnen worden grootgebracht in speciale koninginencellen, die in vorm doen denken aan de omhulsels van pinda's. Ze bevinden zich meestal niet in de raten

maar hangen aan de onderkant van een raat met de opening naar beneden. Broedcellen blijven open om de larven tijdens de ontwikkeling doorlopend te kunnen voeden. Wanneer de larve volgroeid is sluiten de werksters de broedcel met een dekseltje van was. De verpoping vindt plaats in de gesloten cel. Opslagcellen zijn gelijk aan de broedcellen voor werksters, maar ze worden gevuld met honing of met stuifmeel. Nestcellen kunnen afwisselend als broed- en opslagcel gebruikt worden. Opslagcellen voor stuifmeel liggen meestal in een krans om de buitenste broedcellen heen. Bij groei of krimp van de broedzone worden de opslagcellen verplaatst. Hetzelfde geldt voor de honingopslagzone, die boven de stuifmeelopslagzone ligt.

Figuur 7
Een raat in een verlaten honingbijennest in een holle boom.



De koningin begint met de eileg in de cellen in het midden van een raat. Zo ontstaat de broedzone. De honing wordt opgeslagen in een brede band van cellen op de top of soms ook langs de zijanten van de raten (de honingzone). De opslagzone van het stuifmeel vormt een smalle band tussen honing en broed. Deze stuifmeelopslagcellen worden niet afgesloten, in tegenstelling tot opslagcellen voor honing, die wél met was worden afgesloten.

Temperatuurregeling in het nest

Om te kunnen vliegen moet het borststuk van honingbijen een temperatuur van ten minste 27°C hebben. De bijen kunnen deze temperatuur zelf verhogen door de vliegschieren te activeren, waardoor warmte wordt geproduceerd, zonder dat de vleugels bewegen. Dit mechanisme kunnen ze ook in het nest gebruiken als daar de temperatuur te laag wordt.

Volken van honingbijen hebben strikte temperatuurregels voor de ontwikkeling van hun broed. De optimale nesttemperatuur van het centrale broedgedeelte van het nest (broedzone) is 34,5 (33-36)°C. Volken kunnen deze temperatuur (met een schommeling van minder dan 1 graad) handhaven bij buitentemperaturen van -40 tot +40°C. Afhankelijk van de buitentemperatuur vertonen de werksters een aantal gedragingen om de optimale temperatuur te handhaven.

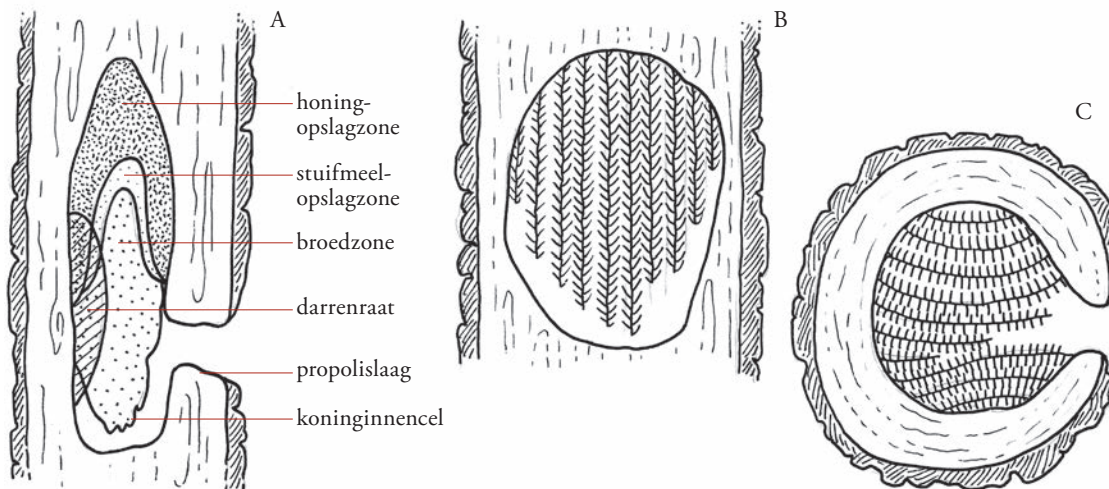
Bij lage temperaturen, met name in de winter, gaan honingbijen in een tros zitten. De bijen in het centrum van de tros genereren warmte met hun vliegschieren, de bijen aan de buitenkant van de tros functioneren als een buffer tussen deze warmtebron en de buitentemperatuur. Af en toe wisselen de bijen van plaats. Honingbijen zijn in staat om zelf de temperatuur van het broed te meten. Indien nodig gaan de bijen op de broedraten dicht opeen zitten en bedekken ze de broedcellen met hun lichaam om deze te verwarmen.

Op warme dagen daarentegen verspreiden ze zich zo veel mogelijk over de raten en als de temperatuur desondanks toeneemt, brengen ze water naar binnen, strijken een dun laagje water over alle raten en bevorderen de verdamping daarvan door met hun vleugels te waaieren. Ook door het constant uitsteken en intrekken van de monddelen, die een druppel water tot een waterfilm trekken, wordt verdamping gestimuleerd. Door de verdamping van het water daalt de temperatuur van de broedcellen. Indien de temperatuur nog verder blijft stijgen, verlaten groepen werksters het nest en clusteren samen op een schaduwrijke plek in de buurt (SEELEY 1985).

Voedsel, water en hars

In principe hebben alle dieren dezelfde soorten voedingsstoffen nodig: brandstoffen (vetten en koolhydraten, zoals suikers) en bouwstoffen, zoals eiwitten. Bij honingbijen worden deze stoffen door de werksters verzameld in de vorm van nectar en stuifmeel. Nectar is rijk aan suikers en levert de bijen energie. Stuifmeel is eiwitrijk en levert de voor de groei onontbeerlijke bouwstoffen. Zowel de nectar als het stuifmeel worden op bloemen verzameld. Honingbijen zijn extreem polylectisch (zie hoofdstuk 4). Ellis & Ellis-Adams (1993b) noemen 443 plantensoorten

Figuur 8
A Onderdelen van een honingbijennest in een holle boom (naar SEELEY & MORSE 1976).
B Verticale doorsnede dwars op de raten (naar TOFILSKI 2012).
C Horizontale doorsnede (naar TOFILSKI 2012).



waarop bloembezoek door honingbijen is waargenomen, meer dan door welk ander insect ook in Noordwest-Europa. Honingbijen zuigen de nectar met hun tong op en via de slokdarm komt deze terecht in de honingmaag in het achterlijf. Als de bij hongerig is wordt de honingmaag geopend en vloeit een deel van de nectar in de darm. Daar wordt het verteerd en opgenomen voor eigen gebruik. Als de honingbijen thuiskomen, wordt het grootste deel van de inhoud van de honingmaag opgebraakt en opgeslagen voor het volk. Van de nectar wordt honing gemaakt die wordt gebruikt om de larven te voeden en de winterperiode te overbruggen. Honing is door actieve verdamping sterk ingedikte nectar waaraan door de werksters enzymen zijn toegevoegd die de structuur van de suikers veranderen. Deze bewerkingen zorgen ervoor dat bacteriën en schimmels geen kans krijgen zich te ontwikkelen en de honing niet bederft. Naast nectar en stuifmeel zijn ook water en hars van belang voor het volk. Water wordt verzameld voor het afkoelen van het nest op warme dagen en om de honingvoorraden te verdunnen die bestemd zijn als voedsel voor de larven. Harsen worden verzameld van allerlei planten. Na vermenging met andere ingrediënten, zoals was en stuifmeel, wordt de substantie 'propolis' genoemd. Dit wordt gebruikt om de nestholte te bekleden en de opening van de nestholte te vernauwen. Naast deze mechanische functie speelt propolis ook een rol in de verdediging tegen schimmels, bacteriën en virussen. Indringers zoals muizen die zijn gedood maar te groot zijn om uit het nest te verwijderen, worden volledig ingekapseld met propolis.

FOERAGEREN

Wanneer foeragerende honingbijen ('haalbijen') een gunstige plek hebben gevonden om voedsel te verzamelen, voeren ze bij terugkeer in hun nest een soort dans uit die andere werksters ertoe aanzet om die gunstige voedselplek op te zoeken. De haalbijen geven met de bijendans de richting en afstand tot de voedselbron aan (zie kader 'Dansende bijen'). Ook geven ze de geur van de bloemen door aan de werksters die haar volgen. Als de hulpbron niet ruikt zoals water, een nieuwe nestplek of weinig geurende bloemen, zullen de bijen op die plek geuren uit hun Nasonovklieren (gelegen onder de laatste tergiet) achterlaten die de andere werksters helpen bij hun oriëntatie.

De foerageeractiviteiten worden gespreid over een vast gebied rond de nestplek van het volk, met een oppervlakte tot meer dan 100 km² (VISSCHER & SEELEY 1982). Goede foerageerplekken vormen samen een mozaïek dat steeds verandert. De foerageerplekken worden gedurende een beperkte periode (ongeveer zeven dagen) gebruikt. Een honingbijenvolk dirigeert haar haalbijen zoveel mogelijk naar een aantal hoogproductieve voedselbronnen binnen haar vliegbereik. Meestal foerageren honingbijen binnen 3 km van het nest, maar in bepaalde landschappen kunnen ze foerageertochten tot 10 km ondernemen (BEEKMAN & RATNIEKS 2000). Het aantal bijen dat wordt ingezet voor het binnenhalen van het voedsel wordt vooral bepaald door de behoeften van het volk.

Individuele honingbijen specialiseren zich op één bloemplant. Het overgrote deel (95-99%) van de pollenkorrels op

een honingbij bestaat uit pollen van één plantensoort. Door deze bloemvastheid leren de bijen hoe ze het beste nectar en pollen kunnen verzamelen en daardoor neemt de efficiëntie van het bloembezoek toe.

COMMUNICATIE BINNEN EEN BIJENVOLK

Honingbijen kennen allerlei vormen van communicatie (HÖLLDOBLER 1977, DE WILDE 1956). De meest opvallende uitingen zijn communicatie door middel van dans, chemische signalen (feromonen) en geluiden c.q. vibraties (honingbijen kunnen niet horen zoals wij maar wel vibraties opvangen). De meest bekende vorm van communicatie tussen (werksters van) honingbijen, de bijendans, wordt besproken in het kader 'Dansende bijen'. Het grote belang van chemische signalen in de communicatie tussen de leden van een volk blijkt bijvoorbeeld uit de koninginnengeurstoffen. Een bijenvolk wordt voortdurend door chemische signalen geïnformeerd over de aanwezigheid van de koningin. Zij scheidt onder andere met haar kaakklieren verschillende feromonen af (VELTHUIS 1970). Buiten het nest functioneren bepaalde componenten als seksferomonen die darren aantrekken en spelen ze een belangrijke rol bij het zwermen. Binnen het nest worden de darren er niet door beïnvloed, maar hebben ze een sterke uitwerking op de fysiologie en het gedrag van de werksters. De koninginnengeurstoffen bevorderen tevens de onderlinge samenwerking tussen koningin en werksters, onderdrukken de rijping van eieren bij de werksters en remmen hun neiging om koninginnencellen te bouwen (WINSTON 1987).

De koninginnengeurstoffen kunnen op verschillende manieren doorgegeven worden. Dat kan via de lucht of via lijfelijke contacten, zoals met de antennen of via wederzijdse voedseluitwisseling (trophallaxis). Zo wordt bijvoorbeeld de koningin steeds omringd door een groepje van 8-10 werksters, de zogenaamde hofhouding. Deze werksters hebben contact met de koningin via de antennen en likken haar bij het verzorgen. Vervolgens lopen ze ongeveer een half uur door het volk terwijl ze met hun antennen veel contact maken met andere werksters, waarbij waarschijnlijk geurstoffen worden uitgewisseld. Wanneer een volk haar koningin verliest is dit binnen vijf tot zes uur in de gehele gemeenschap bekend. Alle remmingen vallen dan weg, cellen met zeer jonge larven erin worden omgebouwd tot koninginnencellen en als alles goed gaat leveren deze tijdig nieuwe koninginnen. Gewoonlijk wordt de koningin die dan het eerst uit de cel tevoorschijn komt de opvolgster van de oude koningin; de overige worden door haar of door de werksters gedood.

Bijen kunnen geluid produceren door hun vleugelspijeren te laten trillen. Wanneer de vleugels daarbij opgevouwen blijven, veroorzaakt dat een luid gezoem. Overigens zoemen honingbijen ook onder het dansen en vliegen. Hoewel we nog weinig weten van de betekenis van akoestische signalen, spelen deze in vergelijking met chemische signalen waarschijnlijk een bescheiden rol in de communicatie van de honingbij. Toch kennen we ook hiervan opmerkelijke voorbeelden. Zo is al eeuwen bekend dat jonge koninginnen voortdurend 'kwaak'- en 'tuut'geluiden uitwisselen. De kwaakgeluiden worden gemaakt door de nog niet uitgelopen jonge koninginnen in de koninginnencellen.

**Figuur 9**

Stertselende werksters van de honingbij. Bij dit gedrag komt de Nasonovklier, hier te zien als een gele strook voor het uiteinde van het achterlijf, bloot te liggen.



DANSENDE BIJEN

De communicatie tussen honingbijen bestaat uit een reeks complexe gedragingen in en buiten het nest, die nog lang niet geheel in kaart zijn gebracht. Onderdeel hiervan zijn de zogenaamde bijendansen. Deze werden ontdekt door Karl von Frisch in de eerste helft van de twintigste eeuw en behoren tot de best onderzochte communicatievormen bij dieren. De dansende bijen informeren elkaar over een rijke nectar- of stuifmeelbron, een plek om water of propolis te verzamelen of een nieuwe nestplek.

terug te vliegen. Dat proces herhaalt zich een aantal keren, waarbij de heen- en terugweg steeds sneller worden afgelegd. Wanneer de bij na ongeveer tien vluchten eenmaal de snelste weg heeft gevonden, begint ze aan haar dans in het nest. De twee bekendste bijendansen zijn de rondedans en de kwispeldans.

De rondedans (fig. 10) wordt uitgevoerd om voedselbronnen aan te duiden die tot zo'n 70 m van het nest af liggen. De haalbij loopt op de raat in cirkeltjes rond, waarbij ze steeds de richting van de draai verandert. Een rondedans kan een paar seconden tot een minuut duren. Deze dans verschaft weinig informatie: de danser geeft met haar geur aan waarnaar de dansvolgsters moeten zoeken en dat de bron zich dicht bij het nest bevindt.

De kwispeldans (fig. 11) wordt uitgevoerd om voedselbronnen die verder van het nest liggen aan te duiden. Deze dans dankt zijn naam aan het deel van het dansgedrag waarin de bij haar achterlijf ongeveer 15 keer per seconde heen en weer 'kwispelt'. Aansluitend daarop loopt de bij in een cirkel naar het uitgangspunt van de kwispelbeweging terug, herhaalt het kwispelen en loopt dan langs de andere kant opnieuw naar het uitgangspunt. Een complete danscyclus duurt slechts enkele seconden en speelt zich af op een oppervlak van 2-4 cm. De vliedsieren van de bij produceren hierbij een zoemgeluid en trillingen die via de poten op de raat worden overgedragen en die dienen om nestgenoten te lokken en te informeren.

In tegenstelling tot een rondedans geeft een kwispeldans tevens de richting en afstand tot een doel aan. De dansende bij gebruikt de zon als oriëntatiepunt. Als de zon niet te zien is kan het bijenoog, dat ook het ultraviolette deel van het licht kan zien, de stand van de zon afleiden uit

**Figuur 10**

De rondedans van de honingbij wordt gebruikt om voedselbronnen dicht bij het nest aan te duiden (naar SEELEY 1985).

Bijen worden niet geboren als dansers maar leren het vak pas aan het einde van hun leven. Ze bereiden zich voor op hun leven als speur- of haalbij door oriëntatievluchten rondom het nest te maken en zo te leren hoe de omgeving eruit ziet. Om het terugvinden van het nest makkelijker te maken, stellen oude bijen zich met opgeheven achterlijf voor de nestopening op terwijl ze met hun vleugels wapperen. Zo verspreiden ze een geurstof uit de Nasonovklier aan het eind van hun achterlijf. Dit gedrag noemen we stertselen (fig. 9). Ervaren haalbijen helpen nieuwelingen eveneens bij het zoeken van voedselbronnen of water door geurstoffen uit de Nasonovklier af te scheiden die als bakens voor de oriëntatie van de nieuwelingen kunnen dienen.

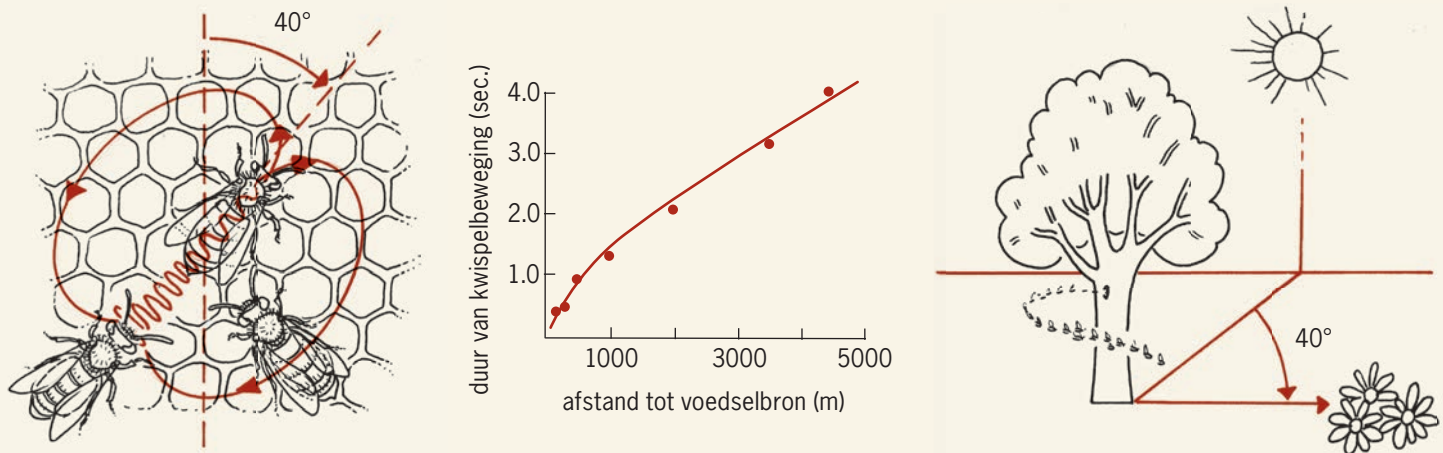
Als een haalbij een voedselbron heeft ontdekt, keert ze met wat nectar naar het nest terug, draagt de nectar over aan 'aanneembijen' en verlaat het nest om naar dezelfde bron



Pas uit hun cel gekropen jonge koninginnen 'tuten'. Dit tuten van de koningin kan eindigen met het slaan van het achterlijf op de raat. Door het tuten verstijven de werksters van het volk en wordt de aanwezigheid van de koningin aan de werksters en de andere koninginnen medegedeeld. Het lijkt erop dat deze akoestische communicatie en vibraties ervoor moeten zorgen dat de jonge koninginnen niet uitlopen voordat de eerst uitgelopen jonge koningin met een deel van de werksters uit het nest vertrokken is ('nazwerm') (KIRCHNER 1993).

DISPERSIE DOOR ZWERMEN

De honingbij kan als individu niet overleven. Nieuwe koninginnen kunnen niet zelfstandig de wijde wereld in trekken om zich te verbreiden, zoals bijvoorbeeld hommels dat wel kunnen. Ze moeten omringd worden door werksters. Honingbijen lossen dit op door te zwermen, het volk deelt zich in tweeën. De voorbereiding hiervan, die 2-4 weken in beslag neemt, begint in mei als de werksters aan de onderrand van de raten een aantal koninginnencellen (moerdoppen) bouwen en hierin een aantal jonge konin-



de polarisatie (de trilrichting) van de lichtgolven. In het duister van het nest, waar de dans plaatsvindt op een verticaal hangende raat, vormt de zwaartekracht een vaste referentie. Een vliegende bij ziet waar de zon zich bevindt. De bij toont nu de hoek die de te volgen route naar de voedselbron maakt ten opzichte van de zon door voor het kwispelgedeelte van de dans dezelfde hoek te maken ten opzichte van de richting van de zwaartekracht. De kwispeldans geeft de honingbij ook informatie over de afstand tussen nest en doel. De kwispelbeweging op het rechte gedeelte van de dansfiguur duurt langer naarmate de afstand van nest naar doel groter wordt. Bij afstanden tot enkele honderden meters neemt de duur van de kwispelbeweging ongeveer recht evenredig met de afstand toe. Echter, bij grotere afstanden stijgt de duur nog maar nauwelijks waardoor de afstands-informatie steeds onnauwkeuriger wordt. Tussen twee en drie kilometer, doorgaans de grens van het gebied waarbinnen het merendeel van de bijen voedsel verzamelt, maakt de dans nauwelijks nog onderscheid. Door onderzoek waarbij bijen werden getraind om door een tunnel te vliegen, waarbij de tunnelwand kon worden gemanipuleerd, en door experimenten in het veld werd tevens duidelijk dat bij een egaal landschap dezelfde vliegafstand leidt tot een kortere kwispelfase dan bij een landschap met een complexere structuur. De optische kilometer-teller van de bijen levert dus geen absolute afstand (TAUTZ 2009).

Bijendansen vinden vrijwel uitsluitend plaats op een klein gebiedje dicht bij de ingang van het nest, een plek die bijen waarschijnlijk herkennen aan de geur. Op deze dansvloer

komen de dansbijen samen met elk maximaal een tiental haalbijen die in hun boodschap geïnteresseerd zijn. Tijdens de kwispelfase staan de volgsters met uitgestrekte antennen zo dicht mogelijk bij de dansbij om de boodschap te kunnen lezen. Bij een zwerm die op zoek is naar een nieuwe nestplek wordt gedanst op de buitenkant van de tros bijen. Aangezien het nogal eens voorkomt dat vele speurbij succes hebben met het vinden van een geschikte nieuwe huisvesting, zie je soms meer dan 20 bijen op de tros dansen die ieder een verschillende richting en afstand aangeven. De bijen gaan nu kijken welk van de aangeboden nestplaatsen het meest geschikt is. Het duurt enkele uren, soms zelfs enkele dagen, voor zij het daarover eens zijn geworden.

Bij aanwezigheid van voldoende voedselbronnen ontwikkelen bijenvolken zich ook normaal als de danscommunicatie wordt verhinderd, omdat alleen al door toeval of dankzij de lokroep van bloemengeuren voldoende bloemen worden gevonden. De bijendans is echter zeer belangrijk voor sociale bijen in tropische bossen waar geschikte voedselbronnen en nestplaatsen sterk verdeeld zijn over de ruimte. Deze plekken worden door speurbij gezocht en kunnen vervolgens door middel van dans aan elkaar worden medegedeeld en zodoende efficiënter worden benut. Dit geeft honingbijvolken een duidelijk voordeel ten opzichte van angelloze bijen (NIEH 2004) en hommels (DORNHAUS & CHITTKA 2004).

Voor meer informatie over de dansen van bijen zie Dyer (2002), Von Frisch (1967), Seeley (1995, 2010) en Tautz (2009).

▲ **Figuur 11**
Kwispeldans van de honingbij, zoals deze wordt uitgevoerd op de verticaal hangende raat in het nest. De grafiek in het midden geeft aan hoe de duur van de kwispelbeweging aangeeft hoe ver de voedselbron is. De richting wordt aangeduid ten opzichte van de stand van de zon: de afwijking die de 'as' van de dans heeft ten opzichte van de richting van de zwaartekracht komt overeen met de hoek die de richting van de voedselbron maakt ten opzichte van de zon, gezien vanuit de uitgang van het nest. Naar Seeley (1985, 2010).

ginnen grootbrengen. De werksters voeden deze vrouwelijke larven met koninginnengelei (larvaal voedsel dat overvloedig bij deze larven wordt aangebracht), waardoor ze tot koninginnen opgroeien. De oude koningin maakt zich klaar om het nest te verlaten. Terwijl de dochterkoninginnen zich ontwikkelen verandert de fysiologie en het gedrag van de oude koningin, die elke dag minder gevoerd wordt door de werksters. Haar eiproductie loopt terug en haar achterlijf krimpt sterk in. De werksters beginnen aan haar te duwen en te trekken en dwingen haar om door het

nest te gaan lopen. Nadat de eerste broedcel van de nieuwe koninginnen is afgesloten, vliegt de moederkoningin weg in een zwerm ('voorzwerf') met iets meer dan de helft van de werksters van het volk. De aanzet hiertoe komt van de werksters, die zich in grote aantallen voor de vliegopening van het nest concentreren en zich plotseling als een wolk van door elkaar vliegende bijen in de lucht verheffen. Aanvankelijk vliegt de bijenzwerm slechts enkele tientallen meters ver weg. De zwerm verzamelt zich bijvoorbeeld aan een boomtak en vormt rondom de oude koningin een



▲ **Figuur 12-13**
Zwermen honingbijen, met ergens in het midden de koningin, kunnen op allerlei onverwachte plekken neerstrijken.

compacte tros (fig. 12, 13). Terwijl deze tros aan de boomtak hangt, zijn speurbijen druk aan het uitkijken naar een geschikt nieuw onderkomen. De speurbijen rapporteren geschikte locaties, zoals een holle boom, door middel van kwispeldansen op de zwermtros. Dit proces kan enkele dagen duren. Als de speurbijen consensus hebben bereikt over een nieuwe nestplaats brengen de speurbijen de zwerm weer in beweging en wijzen, met een snelheid van 5-12 km/h, de zwerm de weg naar de nieuwe woning.

In het oude nest zijn de achtergebleven bijen nu hun koningin kwijt. Na enkele dagen komt echter een jonge maagdelijke koningin te voorschijn. Wanneer het zwermen het oude volk sterk heeft gedecimeerd accepteren de werksters dat de jonge koningin alle andere jonge koninginnen (haar zusters) doodt. Als het volk sterk genoeg is bewaken de werksters de koninginnencellen tegen vernietiging door de eerst uitgelopen jonge koningin en beginnen ook aan

deze koningin te duwen en te trekken om haar aan te zetten om te gaan zwermen. Dit leidt tot een 'nazwerm' en dit proces kan worden herhaald totdat het volk zo sterk is afgezwakt dat verdere splitsing niet wordt ondersteund. Als zich nu nog meerdere koninginnen in het nest bevinden vechten die tot slechts één koningin overblijft.

Zwermgedrag komt niet uitsluitend voort uit de noodzaak tot reproductie en dispersie. Ook een tekort aan voedsel kan hiertoe aanleiding geven. Bij voedseltekort kunnen honingbijen van bepaalde Afrikaanse rassen migreren naar gebieden waar wel voldoende voedsel beschikbaar is. Een dergelijke migratie (aangepast aan tropische omstandigheden) komt bij de Europese rassen van de honingbij echter niet of nauwelijks voor.

In Nederland worden zwermen van honingbijen vaak snel opgemerkt en door imkers 'geschept'. Wanneer dit niet gebeurt, kan het soms gebeuren dat de zwerm op de plaats waar deze is neergestreken (vaak om een boomtak) raten gaat bouwen. Dit bouwgedrag in de open lucht moet meer als noodoplossing beschouwd worden, een verschijnsel van 'woningnood'.

VOORTPLANTING:

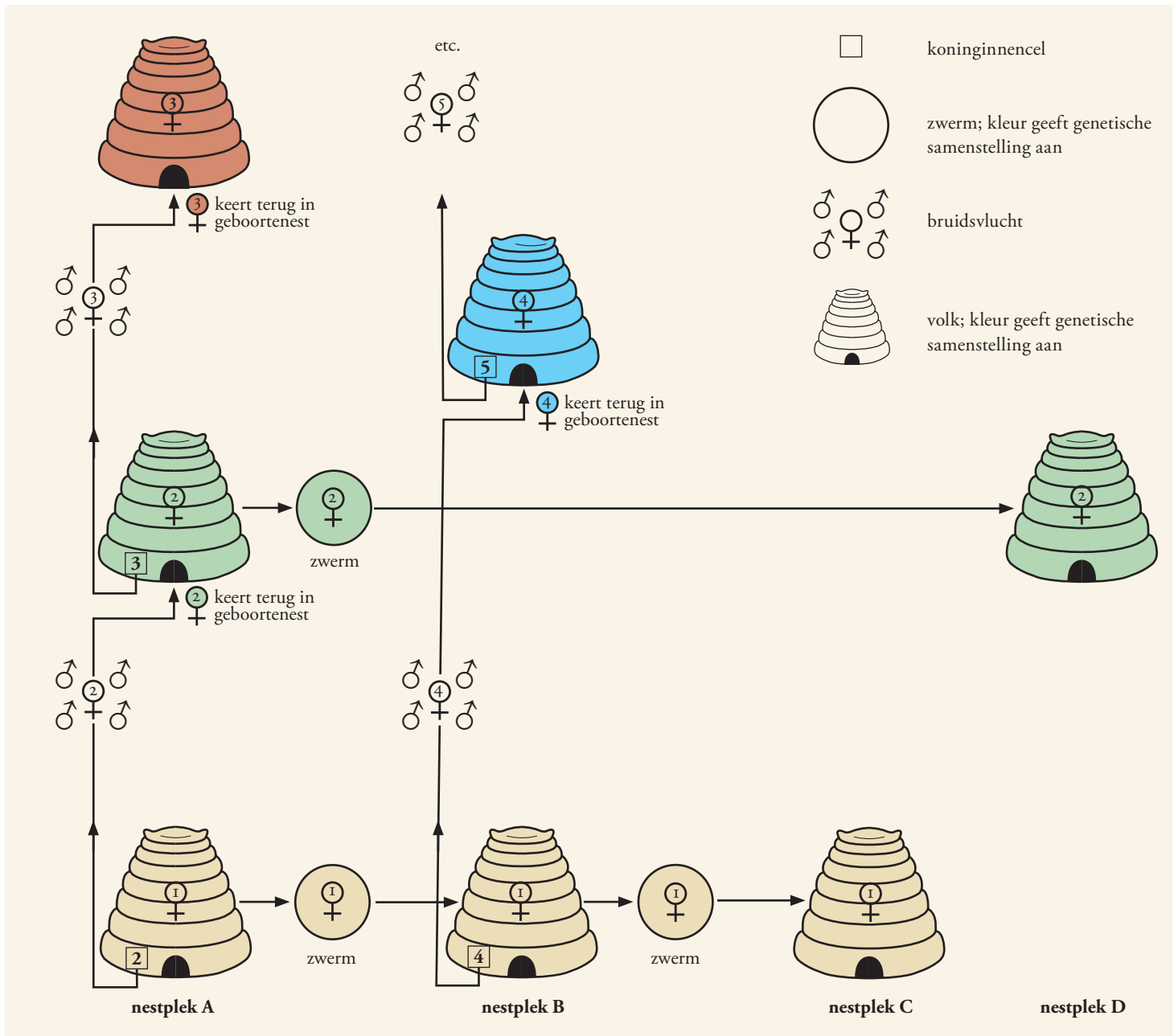
BRUIDSVLUCHT EN POLYANDRIE

Mannetjes en vrouwtjes van honingbijen moeten communiceren om elkaar te vinden. Vooral chemische communicatie speelt hierbij een grote rol. In het volk waarin de nog maagdelijke jonge koningin geboren wordt zijn er en der verspreid over de raten genoeg darren, maar beide seksen van een volk interesseren zich op dat moment niet voor elkaar.

Om te paren verlaat de koningin een week nadat ze haar koninginnencel heeft verlaten het nest en vliegt naar een darrenverzamelplek, een 'drone congregation area' (DCA). Dit noemen we de bruidsvlucht van een koningin. De duur van een bruidsvlucht is gemiddeld 18 minuten (variërend van 10 tot meer dan 30 minuten) (KOENIGER 1988). Soms maakt een koningin, nadat ze is teruggekeerd in het nest, nogmaals een of meerdere bruidsvluchten.

Een DCA is een tijdelijke verzamelplek van darren in het landschap die meestal vele jaren achter elkaar wordt gebruikt. Darren verzamelen zich boven open gebieden, gewoonlijk tot 5 km van het nest. Een darrenverzamelplek is doorgaans 30-120 m in diameter en de darren cirkelen hier op een hoogte van 5-30 m boven de grond. Op zo'n DCA kunnen zo'n 25.000 mannetjes van enkele honderden volken aanwezig zijn (PAGE 1986). Baudry et al. (1998) vonden met behulp van DNA-technieken, dat darren van 238 verschillende volken aanwezig waren op één DCA in Duitsland. Darren van honingbijen worden in het veld maar weinig waargenomen en meldingen van darrenverzamelplekken in Nederland zijn ons niet bekend.

Wanneer een koningin een DCA binnenvliegt wordt ze gedetecteerd door de darren. De darren zien haar en door een seksferomoon dat zij afscheidt ruiken ze haar. Ze ontmoet de darren op een hoogte van 5-30 m in de lucht. De darren achtervolgen de koningin in een komeetachtige groep, die met grote snelheid en in zigzagvlucht met plotselinge haken wegvliegt (GRIES & KOENIGER 1996). Directe



competitie tussen de darren is hierbij niet waargenomen. Het snelste mannetje paart het eerst. De paring zelf duurt minder dan vijf seconden (KOENIGER & KOENIGER 1991). De koningin paart, snel achter elkaar, met gemiddeld 12 (\pm 8) darren (KOENIGER ET AL. 2011B). Als een dar heeft gepaard scheurt zijn penis (endophallus) met accessoire klieren uit zijn lichaam en sterft hij. Dit 'paringsteken' blijft achter in de angelkamer van de koningin. Alle volgende darren brengen hun penis onder het paringsteken in, waardoor dit uit de koningin wordt getrokken. Gedurende de paring slaat de koningin het zaad van alle darren op in de oviducten. Pas nadat ze in het nest is teruggekeerd worden de zaadcellen van de oviducten naar de spermatheca getransporteerd, waarin ze jarenlang goed blijven (WOYKE 1960). Na de bruidsvlucht keert de geïnsemineerde koningin terug in haar nest. Door de productie van werksters vult ze haar volk weer aan tot de oorspronkelijke grootte. Het

volk gaat zich voorbereiden op de overwintering. Onder geschikte omstandigheden overleeft het volk en kan in een volgend jaar de gehele cyclus herhaald worden. Maar volken kunnen ook sterven door voedseltekort, predatie en ziekten, of mislukken in het vervangen van hun oude koningin.

In figuur 14 wordt de voortplanting en dispersie van de honingbij schematisch samengevat.

ONTWIKKELINGSSTADIA, WERKSTERTAKEN EN VLIEGTIJD

Honingbijen ontwikkelen zich, evenals andere bijen, via een aantal fasen tot volwassen dieren. In tegenstelling tot solitaire bijen zijn er bij sociale bijen, zoals honingbijen, interacties tussen broed en volwassen dieren. Deze relaties tonen ons diverse unieke aspecten binnen honingbijvolken (WINSTON 1987).

Figuur 14 Het zwermen van een koningin met een groep werksters (horizontaal in het schema) zorgt voor de dispersie (verbreiding), het vestigen van een volk op een nieuwe nestplek. De bruidsvlucht (verticaal) zorgt voor de geslachtelijke voortplanting. Na de bruidsvlucht keert de nieuwe koningin (2, 3, 4, 5) terug in haar geboortenest. Hierdoor verandert de genetische samenstelling van een volk op een nestplek. Het aantal koninginnencellen per volk (in dit schema steeds één weergegeven) is variabel.



▲ **Figuur 15**
Een honingbijraat met eieren en larven. Met cijfers is de leeftijd in dagen aangeduid (0 voor de eieren).

Ei, larve en pop

De eieren van de koningin zijn 1,3-1,8 mm groot en lijken in kleur en vorm op kleine rijstkorrels (fig. 15). Het ei wordt rechtop op de bodem van de broedcel vastgeplakt maar helt in de dagen daarna om totdat het op de bodem rust. Na drie dagen begint een kleine witte larve (fig. 15) uit het ei te kruipen die onmiddellijk in haar cel door de werksters van voedsel wordt voorzien (open broed). Binnen vijf tot zes dagen en na vijf vervellingen is de larve volgroeid. De werksters dekken de cel af met een zacht, bol dekseltje van was en de larve vormt onder dit wasdekseltje nog een dicht spinnel dat lijkt op de cocon van andere bijen. Het popstadium duurt, afhankelijk van de kaste, 7-14 dagen. Daarna wordt het deksel van de cel opengeboren en de volwassen gevleugelde honingbij komt uit haar cel tevoorschijn. De broedcellen waaruit de jonge bijen gekropen zijn worden schoongepoetst door werksters en door de koningin van nieuwe eieren voorzien.

Opvallend is de grote variatie in ontwikkelingsduur tussen de kasten. De popfase van een koningin duurt circa zeven dagen tegen 14 dagen voor darren. Waarschijnlijk heeft dit te maken met de hogere kwaliteit van het voedsel van de koninginnenlarven in vergelijking met dat van werkster- en darrenlarven, want of er uit een ei een werkster of een koningin (moer) ontstaat wordt bepaald door het voedsel dat de werksters geven. Koninginnenlarven krijgen gedurende hun gehele ontwikkeling een melkachtige vloeistof toegediend, afgescheiden door speciale speekselklieren. Deze vloeistof wordt 'koninginnengelei' genoemd. In deze gelei is een speciaal enzym aanwezig dat bepaalt dat een larve zich tot koningin ontwikkelt. Werksterlarven krijgen deze koninginnengelei weliswaar ook, maar alleen gedurende de eerste levensdagen en bovendien in minder grote hoeveelheden dan een koninginnenlarve. Als werksterlarven ouder worden verdragen ze grovere kost en krijgen ze naast koninginnengelei ook stuifmeel en honing.

Het leven van een werkster

Een opvallend verschijnsel bij honingbijen is de verandering van de taak van de werksters gedurende hun leven

(fig. 16). Het leven van een werkster valt in drie fasen uiteen en hangt nauw samen met de lichamelijke toestand gedurende de verschillende levensfasen. Hoe de aansturing van deze gedragsveranderingen precies plaatsvindt is onderwerp van studie.

- Van de eerste tot de tiende levensdag is de werkster als huisbij actief binnen het nest. Ze maakt cellen schoon, zit op de broedcellen om deze voor afkoeling te behoeven en verder doet zij hele perioden niets; ze zit of kuurt op haar gemak over de raten rond. Na enkele dagen beginnen de voedingsklieren in haar kop zich krachtig te ontwikkelen en wordt ze rijp voor haar belangrijkste taak in de eerste levensfase: werken als voedster. Tegen het eind van deze eerste levensfase verlaat de werkster voor het eerst het nest en maakt een oriëntatievlucht.
- Van de tiende tot ongeveer de twintigste levensdag komt er een einde aan de activiteit als voedster doordat de voedingsklier degenerereert. In plaats daarvan beginnen nu de was- en gifklieren zich sterk te ontwikkelen en gaat ze cellen bouwen. Andere taken worden het aannemen van nectar en het verwerken en in de voorraadcellen opbergen hiervan, het aanduwen van stuifmeel in de cellen en het schoonhouden van het nest door allerlei afval en dode soortgenoten uit het nest te verwijderen. Aan het eind van deze levensfase wijden veel bijen zich aan de taak van schildwacht bij de vliegopening. Iedere binnenkomende bij wordt met de antennen aan een onderzoek onderworpen, ze weren brutale wespen en andere honingdieven en voeren aanvallen uit op bijvoorbeeld mensen of paarden die te dicht in de buurt van het nest komen.
- Van de twintigste levensdag tot haar dood, als ze vier tot vijf weken oud is, is de werkster verzamelarster (haalbij). Ze haalt bij de bloemen nectar of stuifmeel. Deze stap wordt mogelijk gemaakt door veranderingen in de hersenen waardoor de werksters de geuren en bruikbaarheid van nectar en de locatie van zowel bloemen als het nest makkelijker kunnen leren en gemotiveerd zijn om het nest te verlaten. Het gevaarlijkste werk, waarbij het veilige nest regelmatig wordt verlaten, valt dus aan het eind van het leven van de werksters en zo ondersteunen ze hun moeder het langst.

Vliegtijd en overwintering

Honingbijen leven in permanente (meerjarige) volken die de hele winter intact blijven en beginnen dus in de vroege lente reeds op volle sterkte met hun bloembezoek. Juist dit vermogen om snel grote voedselbronnen te benutten vormt de speciale ecologische niche van de honingbij.

Het bijenleven is meestal maar kort. In voorjaar en zomer worden de werksters zelden ouder dan vier tot vijf weken. De winterbijen, die in de nazomer en herfst uit hun ei komen, bereiken een leeftijd van verscheidene maanden. Ze kunnen zich tegoed doen aan de reserves in het nest en de in hun lichaam opgeslagen reserves worden niet verbruikt omdat er in deze tijd van het jaar geen broed meer te verzorgen is. De darren vliegen vooral tijdens de periode met de grootste bloei, wanneer ook de jonge koninginnen worden geproduceerd. Ze vliegen gemiddeld zo'n 14 dagen en verlaten het volk twee- of driemaal per dag voor een periode van 16-31 minuten (DRESCHER 1969, RUEPEL ET AL.

2005). Het oudst wordt de koningin, die vier tot vijf jaar haar moederlijke taak kan blijven vervullen.

Gedurende de koudste periode van het seizoen zitten tienduizenden bijen dicht opeengepakt op een gedeelte van de raat waarin zich de voorraden honing en stuifmeel van de kolonie bevinden. In het midden zit de koningin, verwarmd door de omringende bijen, die honing eten en warmte opwekken door hun vleugelspijeren te bewegen. Wanneer de dagen weer langer worden, beginnen de bijen die zich in de directe omgeving van de koningin bevinden haar te voeren met koninginnengelei (zie hierboven in de paragraaf 'Ei, larve en pop'). Dit levert de eiwitten die ze nodig heeft om eieren te leggen.

VIJANDEN, ZIEKTEN EN VERDEDIGING

Vijanden van honingbijen kunnen zich richten op de bijen zelf (eieren, larven, poppen en volwassen dieren), op de voedselvoorraad (stuifmeel en honing) en op de was, waaruit de raat is opgebouwd. De mens en de beer (vroeger ook in onze streken) zijn echte honingstelers. Ook andere zoogdieren, zoals marterachtigen en knaagdieren, doen zich graag tegoed aan honing.

De diverse insecten die de honingbij belagen, zoals bijenwolven en wasmotten, komen aan bod in hoofdstuk 8. Er wordt een honderdtal mijtensoorten geassocieerd met honingbijen (EICKWORT 1994). De meeste hiervan zijn niet schadelijk. De varroamijt *Varroa destructor*, afkomstig van de Aziatische honingbij *Apis cerana*, vormt echter al vele jaren een serieuze plaag voor de Europese honingbij. De mijten tasten het broed en de overwinterende werksters aan en verspreiden tevens diverse virussen (CORNELISSEN ET AL. 2010).

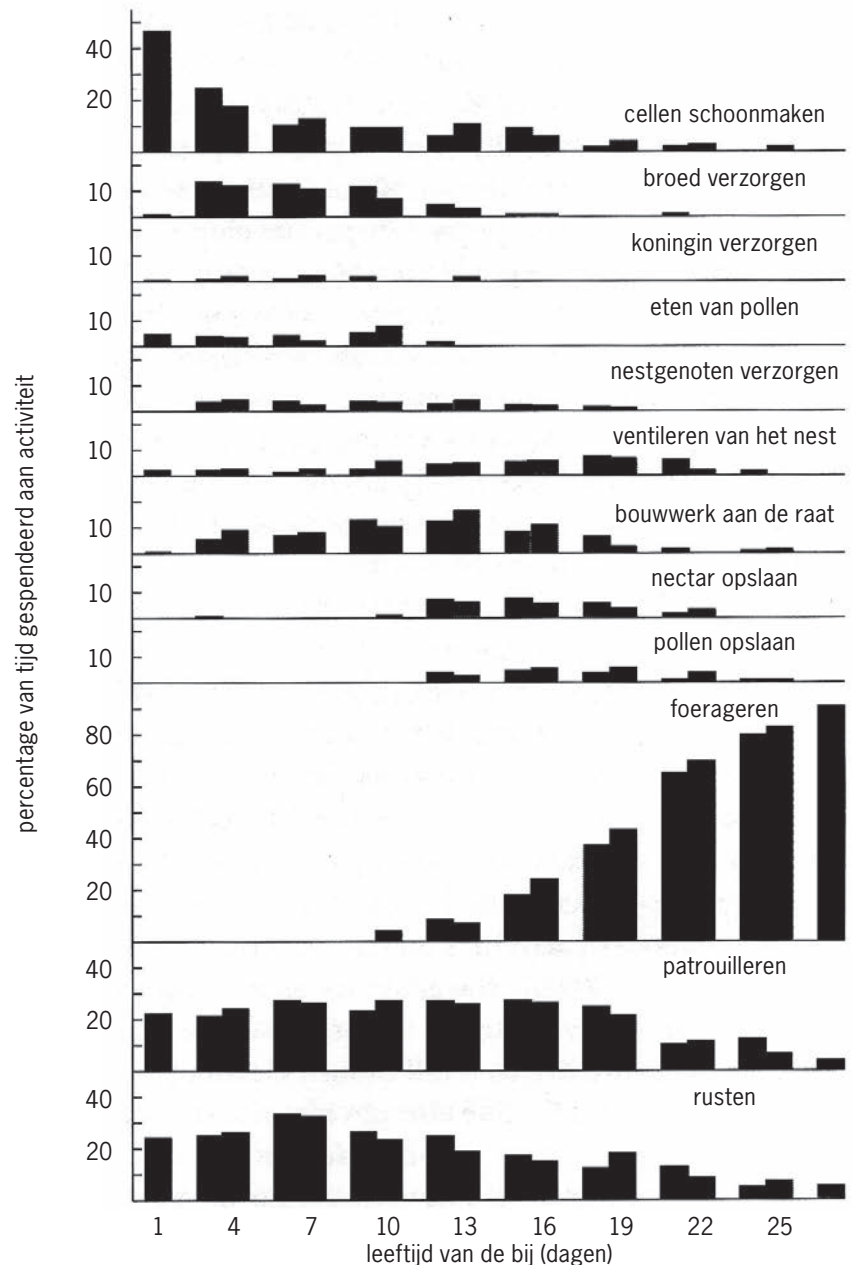
Vooral de larvenstadia van de honingbij zijn gevoelig voor allerlei microscopisch kleine ziektenverwekkers, zoals virussen, bacteriën en schimmels. Berucht is de bacterie die de ziekte 'vuilbroed' veroorzaakt.

De raadselachtige verdwijnsziekte 'colony collapse disorder' (CCD) is vanaf november 2006 weer opgedoken in de Verenigde Staten. Dit verschijnsel, waarbij in de winterperiode hele volken van *Apis mellifera* verdwijnen, is al langer bekend maar naar de oorzaak kunnen we tot op heden slechts gissen. Ook in Nederland heeft de berichtgeving over de verdwijnsziekte onder de naam 'bijensterfte' een grote vlucht genomen. Het onderzoek naar de oorzaken hiervan is nog in volle gang en zorgt voor veel discussie. Zie voor meer informatie de websites van de Bijenstichting (www.bijenstichting.nl), de Universiteit Utrecht (www.bijensterfte.nl) en Wageningen Universiteit (www.bijen.wur.nl).

Defensie

Honingbijen proberen hun vijanden voor te zijn door bijvoorbeeld nestplaatskeuze, wachtbijen bij de nestingang, herkenning van nestgenoten, volkgrootte, propolis (op takken waaraan de raat wordt bevestigd of rond de invliegopening en voor het inkapselen van indringers zoals muizen en motten), hygiëne van het nest (dode bijen worden naar buiten gebracht, er wordt niet gepoept in het nest, ook niet tijdens de overwintering) en poetsgedrag van de werksters onderling. Daarnaast zijn er diverse meer directe vormen van verdediging.

Indien nodig wordt overgestapt op een robuustere defensie



Figuur 16
Gedragsveranderingen van honingbijenwerksters naarmate ze ouder worden. Op de x-as staat de leeftijd van de bij in dagen, op de y-as is voor verschillende typen gedragingen aangegeven hoeveel procent van de tijd per dag de bij eraan besteedt. Naar Seeley (1985).

door het aanvallen en steken van de indringer. Bijen op de buitenkant van de raat of wachtbijen bij de ingang van het nest openen hun kaken en tonen hun angel waarbij alarmferomonen worden verspreid. Predatoren worden vooral met de ogen gelokaliseerd. De aanval wordt echter door feromonen gestuurd. Alarmferomonen zorgen voor verhoogde waakzaamheid bij de nestingang maar zijn onbelangrijk om een aanvaller te lokaliseren. Voor het afgeven van alarmferomonen neemt de werkster een karakteristieke houding aan, met de kop omlaag en het achterlijf gestrekt omhoog geheven waarbij de gifkamer wordt geopend waaruit het feromoon vrijkomt dat vervolgens door het waaieren met de vleugels wordt verspreid. Beweging, kleur en trilling van de aanvaller zijn het belangrijkste bij de activering van defensieve reacties. De alarmferomonen geven de werksters waarschijnlijk geen informatie over de plaats (oriëntatie) van de indringer.

In tegenstelling tot een veelgehoorde opvatting sterven werksters van de honingbij die gestoken hebben en daarbij hun angel verloren hebben niet direct, maar blijven soms de aanvaller achtervolgen en rond zijn hoofd vliegen (CUNARD & BREED 1998). Honingbijen die hun angel verloren hebben gaan wel binnen enkele uren of dagen dood. De meeste achtervolgers (75%) steken niet maar kwellen de aanvaller om deze te intimideren waardoor de meeste predatoren verjaagd worden.

Een opmerkelijk voorbeeld van defensief gedrag is het vormen van 'vuurballen' ('heat balling'). Dit gedrag is vooral bekend van de Aziatische honingbij *Apis cerana*. Of het ook

bij onze honingbij voorkomt is onzeker. Vijandelijke insecten zoals hoornaars *Vespa* die in direct contact komen met honingbijnesten worden door een groep werksters ingesloten, waarna de werksters door middel van hun vliegsieren de temperatuur van hun borststuk verhogen tot boven de 45°C, heet genoeg om de aanvaller te doden. Soortgelijk gedrag zien we ook als werksters een koningin doden.

De intensiteit van het verdedigingsgedrag van honingbijen wordt beïnvloed door genetische componenten, maar ook door omgevingsfactoren zoals een hoge luchtvochtigheid, hoge temperatuur en een gebrek aan nectar die de prikkelbaarheid verhogen.