

University of Groningen

Massale hommesterfte onder lindes. Giftige nectar of hongerdood door voedselconcurrentie?

Kleefsman, Willemien

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2002

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Kleefsman, W. (2002). Massale hommesterfte onder lindes. Giftige nectar of hongerdood door voedselconcurrentie?

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

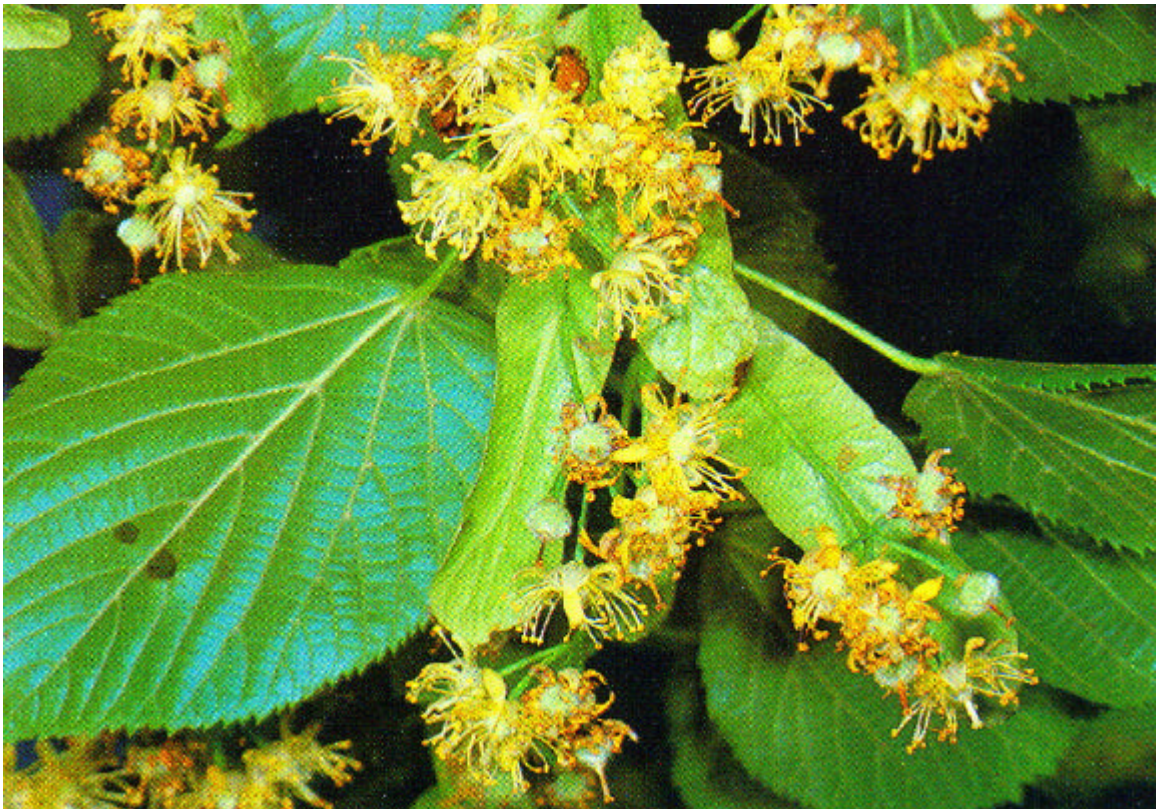
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

RUG

Massale hommelssterfte onder lindes

**Giftige nectar of hongerdood door
voedselconcurrentie?**



Willemien Kleefsman

Wetenschapswinkel Biologie
Rapport 57
ISBN 90 367 1613 6

Massale hommelsesterfte onder lindes

Giftige nectar of hongersdood door
voedselconcurrentie?

Willemien Kleefsma

Haren, oktober 2002

Projectbegeleiding

Dr. Manja M. Kwak
Laboratorium voor Plantenoecologie
E-mail: m.m.kwak@biol.rug.nl

Drs. Attie F. Bos
Wetenschapswinkel Biologie
E-mail: a.f.bos@biol.rug.nl

Wetenschapswinkel Biologie
Biologisch Centrum (RUG)
Kerklaan 30/Postbus 14
9750 AA Haren
Telefoon: 050 363 2385
Telefax: 050 363 5205
www.biol.rug.nl/biowinkel

Samenvatting

Ieder jaar, aan het eind van de zomer, kan men een groot aantal dode en stervende insecten onder zilver- en krimlindes aantreffen. De meeste van deze insecten zijn hommels. Ook honingbijen worden gevonden, zij het in veel mindere mate. Lange tijd werd gedacht dat de nectar van de lindes de suiker mannose bevatte die giftig is voor hommels en honingbijen. Onderzoek toonde aan dat het massale sterven van hommels niet komt doordat zilver- en krimlindes giftige nectar produceren, maar doordat veel insecten tegelijk op de bloesems foerageren waardoor de concurrentie erg groot wordt. Hommels kunnen de concurrentie niet aan en nemen daardoor minder energie op dan ze uitgeven. Het gevolg hiervan is dat ze tenslotte sterven. Het is echter niet duidelijk waarom hommels zoveel vaker het slachtoffer zijn dan honingbijen. Daarom zijn in deze studie een aantal verschillen in leefwijze, foerageergedrag, nectarvoorkeur, communicatie en anatomie tussen hommels en honingbijen op een rij gezet. Het belangrijkste verschil is dat hommels meer energie moeten steken in het opwarmen van hun vliegspieren dan honingbijen. Door het energietekort, dat ontstaat is door de grote concurrentie, lukt het opwarmen niet meer en kunnen de hommels niet meer vliegen om elders voedsel te halen. Met het laatste restje energie proberen ze lopend van bloem tot bloem nog nectar te verzamelen, tot ze tenslotte uit de boom vallen. Honingbijen hebben niet alleen minder hoge vliegcosten dan hommels, maar zij kunnen ook terugvallen op een grotere voedselvoorraad in de kast. Er zijn aanwijzingen dat hommels te laat zijn met het signaleren van een energietekort, terwijl honingbijen daarentegen op tijd stoppen met foerageren op zilver- en krimlindes en dan nog genoeg reserve hebben om naar een andere voedselbron te vliegen. Hommels en honingbijen verschillen enigszins in de voorkeur voor nectar, maar welke samenstelling ze prefereren is niet bekend. Het is mogelijk dat hommels in zeer sterke mate worden aangetrokken door lindes, omdat de suikersamenstelling van de lindenectar aan hun voorkeur voldoet. Verder verschillen hommels en honingbijen in de wijze waarop zij onderling communiceren, hetgeen uiteindelijk nadelig kan zijn voor de energiehuishouding van hommels. Door het aanplanten van plantensoorten of bomen die in de nazomer bloeien en vooral hommels aantrekken, zou er meer keuze zijn en zou de voedselconcurrentie minder groot worden, waardoor massale sterfte kan worden voorkomen. De concurrentie zou nog verder kunnen worden verkleind door plantensoorten uit te zoeken waarvan de nectar diep in de bloemen zit. Hommels kunnen hier beter bij dan honingbijen omdat ze een langere tong bezitten. Dit is ook de reden dat hommels van grote betekenis zijn voor de bestuiving van bepaalde wilde planten. Meer onderzoek is nodig naar de wijze waarop hommels communiceren, naar de nectarsamenstelling van zilverlindes en naar de voorkeur van hommels voor nectarsamenstelling.

Inhoud

Samenvatting

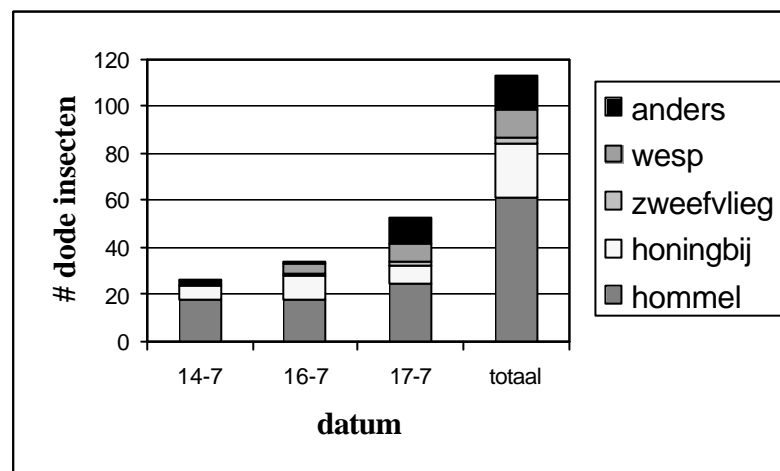
1.	Inleiding	5
2.	Situatieschets	7
3.	Historisch overzicht	10
4.	Leefwijze in de kolonie	12
	4.1 Leefwijze van hommels	12
	4.2 Leefwijze van honingbijen	13
	4.3 Verschillen in kolonieontwikkeling	14
	4.4 Verschillen in voorkomen	15
	4.5 Leeftijdsverschillen	15
5.	Anatomie	16
	5.1 Algemene anatomie	16
	5.2 Opwarmen van de vliegsperen	17
6.	Nectar	19
	6.1 Voorkeur voor suikers	19
	6.2 Lindenectar	19
	6.3 Reactie op variatie in aanbod	20
7.	Communicatie	21
	7.1 Communicatie in het nest	21
	7.2 Communicatie op de voedselbron	24
	7.3 Verschillen in communicatie	25
8.	Discussie	26
9.	Conclusies en aanbevelingen	29
	9.1 Conclusies	29
	9.2 Aanbevelingen	30

Literatuur

1. Inleiding

In de nazomer komt het regelmatig voor dat opmerkelijke voorbijgangers een groot aantal dode hommels en andere insecten onder lindebomen zien liggen. Zo signaleerde iemand in augustus 2001 talrijke dode hommels onder lindes op een begraafplaats in de stad Groningen. Omdat het om zo'n groot aantal hommels ging en de oorzaak van de sterfte vragen opriep, werd de Wetenschapswinkel Biologie (Rijksuniversiteit Groningen) om opheldering gevraagd.

Ook de deelnemers van het zomerkamp van de NJN (Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie) viel het aantal dode hommels op. Zij besloten een klein onderzoek te doen in Luxemburg, langs de Sûre in de maand juli (Molegraaf, 1994). Gedurende drie dagen werden alle insecten onder 4 lindes verzameld. De insecten werden gedetermineerd en geteld naar soort (fig. 1). Twee dingen vielen in het bijzonder op. Allereerst het grote aantal dode insecten, meer dan 113 in vier dagen tijd. Ten tweede het grote aantal dode hommels, meer dan 50 % van het totaal. Toch waren hommels niet de belangrijkste foerageerders op de bomen. Dat waren vooral zweefvliegen en andere vliegen. Bovendien waren honingbijen meer aanwezig dan hommels.



Figuur 1. Aantal dode insecten dat op drie dagen onder 4 lindes gevonden werd (Molegraaf, 1995).

Hommels zijn dus vaak het slachtoffer, zeker als rekening wordt gehouden met het aantal hommels en honingbijen dat überhaupt aanwezig is. Honingbijen hebben namelijk veel grotere kolonies dan hommels. Het zou dus te verwachten zijn dat er meer honingbijen dan hommels onder de lindes zouden liggen.

Waarom zijn hommels veel vaker slachtoffer dan honingbijen? Baal *et al.* (1994) verklaarden dit aan de hand van verschillen in verzamel- en bevoorradingsstrategieën tussen hommels en honingbijen. Hommels nemen in tegenstelling tot honingbijen nauwelijks voedselreserves mee bij het verlaten van het nest. Bij weersverslechtering of het aanbreken van de nacht blijven hommels vaker buiten het nest, hetgeen op een voedseltekort zou kunnen duiden. Daarbij komt nog dat hommels meer energie moeten steken in het opwarmen van de vliegsperen dan honingbijen, voor ze weer op kunnen stijgen. Al met al hebben hommels dus weinig reserves bij zich als ze beginnen met foerageren. Als ze dan ook nog door grote concurrentie weinig nectar op kunnen nemen, kost het foerageren meer dan het oplevert. Ze verzwakken en zijn dan een makkelijke prooi voor vogels en andere predatoren (Baal *et al.*, 1994).

In deze studie wordt nagegaan welke verschillen tussen hommels en honingbijen ertoe kunnen bijdragen dat hommels massaal sterven onder lindes en honingbijen niet. Hierbij wordt speciaal aandacht besteed aan de anatomie en het voorkomen van hommels en honingbijen, hoe ze leven in de kolonie, welke samenstelling van nectar ze prefereren en hoe hommels en honingbijen communiceren.

Hommels en honingbijen vallen beide onder de *Apidae*, de wetenschappelijke naam voor bijen. Als in dit rapport over bijen wordt gesproken, worden hiermee hommels en honingbijen bedoeld. Het gaat dan niet alleen over honingbijen, echter ook niet over alle *Apidae*.

2. Situatieschets

Jaarlijks liggen onder zilver- en krimlindes (en in mindere mate onder zomer- en winterlindes) een groot aantal dode en stervende insecten (tabel 1, Mühlen *et al.*, 1994). In 1922 werd hier al melding van gemaakt (Leuenberger in Mühlen *et al.*, 1994). Dit sterven is niet incidenteel, maar vindt ieder jaar plaats in zeer verschillende gebieden, waarbij vooral hommels en honingbijen het slachtoffer zijn (tabel 2, Donath, 1989). In 1990 tot en met 1992 hebben Mühlen *et al.* (1994) een onderzoek uitgevoerd en op een rijtje gezet welke insecten werden aangetroffen. Dit onderzoek vond plaats onder de zomer- (n=8), winter- (n=9), krim- (n=7) en zilverlinde (n=13). Onder deze 37 bomen lagen elke dag dode insecten. Midden in de bloeiperiode van de boom bereikte het verlies een maximum.

Tabel 1. Dode insecten onder de in 1990 onderzochte lindesoorten (Mühlen *et al.*, 1994, *Heimans *et al.*, 1983).

	Bloeitijd	Aantal dode insecten	Max. # dode insecten per dag
Zomerlinde <i>Tilia platyphyllos</i>	eerste helft van juni	373	60
Winterlinde <i>Tilia cordata</i>	aansluitend aan zomerlinde	534	42
Krimlinde <i>Tilia x euchlora</i>	juli*	983	138
Zilverlinde <i>Tilia tomentosa</i>	juli – augustus*	1637	223

Tabel 2. Dode insecten onder lindes (Donath, 1989). * Waarden van deze plaatsen zijn niet meegenomen in het gemiddelde percentage, omdat daar gericht op bepaalde insecten gezocht is.

Lindesoort/plaats	jaar	Honingbijen		Hommels		overige		Totaal #
		#	%	#	%	#	%	
Zilverlinde								
- Eberswalde*	1986	22	6,6	309	93,4			331
- Eberswalde	1987	389	19,4	1444	71,9	174	8,7	2007
- Berlin	1988	440	58,7	276	36,8	34	4,5	750
- Potsdam	1988	37	15,8	181	77,4	16	6,8	234
- Casel/ Gräbendorf*	1987			49	100			49
Krimlinde								
- Luckau	1987	72	26,4	175	64,1	26	9,5	273
- Erfurt*	1988	6	7,3	76	92,7			82
Totaal/ Gemiddeld percentage		966	30,4	2510	62,6	250	7,4	3893

Onder de zomer- en winterlinde stelden Mühlen *et al.* geen massaal sterven (dat is gemiddeld > 50 dode dieren per dag) vast, behalve bij een enkele laatbloeiende winterlinde. Bij de krim- en zilverlinde echter, werd na enkele dagen bloei het aantal van 50 dode dieren per dag al overschreden. Bij de zilverlinde liep in 1990 het aantal dode insecten op tot een maximum van 223 per dag (tabel 1). In de andere jaren werden soortgelijke aantallen gevonden.

De zilverlinde is één van de laatste bloeiende bomen van het jaar waar insecten veel nectar kunnen halen (Mühlen *et al.*, 1994). Het grootste verlies werd gevonden onder alleenstaande bomen. Het lijkt dus dat het massaal sterven van de hommels plaatsvindt onder de laatste bloeiende bomen van de bloeiperiode, vooral wanneer het solitair staande bomen betreft die veel nectarzoekende insecten aantrekken, bij gebrek aan alternatieven. Dit verklaart direct het feit dat er onder de zomer- en winterlinde geen massaal sterven plaatsvindt. Deze bomen bloeien vroeger in het jaar, wanneer er genoeg alternatieven aanwezig zijn.

Mühlen *et al.* verzamelden de dode insecten en stelden vast tot welke soort ze hoorden. Het grootste deel betrof hommels (88,9%) en honingbijen (10,4%, tabel 3). Ook enkele wespen waren het slachtoffer (0,3%). Het is niet bekend waarom wespen doodgaan. Het is mogelijk dat zij gedood zijn in een gevecht met hommels. Wespen vallen op lindes verzwakte hommels aan die vervolgens op de grond terechtkomen. De hommel verliest het gevecht en wordt leeggezogen (Alford, 1975). Mogelijkerwijs winnen hommels het gevecht soms, waardoor enkele dode wespen onder de linde liggen.

Van de hommels werd vastgesteld bij welke groep ze hoorden. Tweederde van de dode insecten waren werksters. Dit heeft negatieve gevolgen voor het aandragen van voedsel naar de kolonie. Ook veel jonge koninginnen gingen dood (zie tabel 4). Het gevolg hiervan is dat het jaar erop minder koninginnen aanwezig zullen zijn om nieuwe hommelskolonies te stichten. Daardoor kan de desbetreffende hommelssoort in aantal afnemen.

Tabel 3. Verlies aan insectensoorten onder de in 1990-1992 onderzochte lindes (Mühlen *et al.*, 1994).

Taxonomische indeling		Aantal	Percentage
Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam		
<i>Apis mellifera</i>	honingbij	532	10.4
<i>Bombus terrestris/lucorum</i>	aardhommel	4339	84.8
<i>Bombus hortorum</i>	tuinhommel	3	-
<i>Bombus hypnorum</i>	boomhommel	114	2.2
<i>Bombus lapidarius</i>	steenhommel	6	-
<i>Bombus pascuorum</i>	akkerhommel	20	0.4
<i>Bombus pomorum</i>	Limburgse hommel	4	-
<i>Bombus pratorum</i>	weidehommel	59	1.2
<i>Bombus sylvarum</i>	boshommel	1	-
<i>Bombus spec.</i>		2	-
<i>Bombus</i> totaal (zonder <i>terrestris/lucorum</i>)		209	4.1
<i>Psithyrus spec.</i>	koekoekshommel	9	-
<i>Vespidae</i>	wespen	14	0.3
Andere		14	0.3
Totaal		5117	100

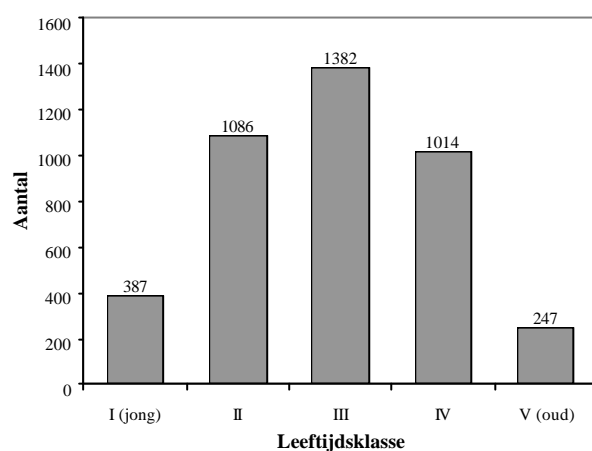
Tabel 4. Geslacht en groep van de in 1990-1992 gevonden hommels (n=4999, Mühlen *et al.*, 1994).

	Percentage
Werkster	62,1
Dar	34,4
Jonge koningin	3,5

Ook bepaalden Mühlen *et al.* de leeftijd van de gevonden hommels en honingbijen. De meerderheid van de dieren (85,3%) hoorde tot de middelste 3 leeftijdscategorieën (fig. 2), slechts 6% waren oude en 9,4% jonge dieren.

Veel van de hommels waren beschadigd door entomofagen. Van 1903 aardhommels werd de beschadiging vastgesteld. Bij 74% was het abdomen kapot, wat wil zeggen dat minstens de twee laatste segmenten misten. Meestal was het abdomen een lege huls, waaruit honingmaag en darmkanaal verdwenen waren. De thorax was bij 90,2% beschadigd.

Entomofagen spelen een belangrijke rol bij het beschadigen van de insecten. Maar zij kunnen niet de veroorzakers van het massale sterven zijn, want dan zouden alle insecten beschadigd zijn geweest. Het aantal beschadigde hommels verschilde echter sterk per jaar en er waren ook bomen waaronder bijna geen beschadigde insecten werden gevonden. Logischer is dat de entomofagen juist die insecten pakken die ernstig verzwakt of al dood zijn. Voor de entomofagen zelf heeft dat als voordeel dat de kans gestoken te worden veel kleiner is.



Figuur 2. Leeftijdsstructuur van de gevonden hommels en honingbijen, verzameld van 1990-1992 (n=4116, Mühlen *et al.*, 1994).

3. Historisch overzicht

Sinds in 1922 (Leuenberger in Mühlen *et al.*, 1994) melding is gemaakt van het massale sterven van insecten onder lindes, is steeds weer onderzoek gedaan naar de oorzaken hiervan.

Aan het eind van het jaar sterven alle hommels, behalve de nieuwe koninginnen (Blom, 1996). Deze natuurlijke sterffase zou de reden kunnen zijn voor de massale sterfte. Dit is echter niet het geval. De meeste hommels die doodgaan onder lindes zijn aardhommels (*B. terrestris* en *B. lucorum*, Mühlen *et al.*, 1994). De kleine aardhommel vliegt tot eind augustus rond en de aardhommel zelfs tot midden oktober (Von Hagen, 1994). De zilverlinde bloeit in juli en augustus (Heimans *et al.*, 1983). Dat is vóór de sterffase van de meeste hommelsindividuen.

Lange tijd werd gedacht dat de nectar van de krim- en zilverlinde giftig was voor honingbijen en hommels, omdat de suiker mannose in de nectar aanwezig zou zijn. Staudenmayer (1939) toonde aan dat deze suiker giftig is voor honingbijen en hommels. Het bleek dat na de opname van mannose binnen een half uur verlamingsverschijnselen optraden. Na enige tijd waren de dieren dood. Hetzelfde beeld werd ook bij verhongerde dieren waargenomen. Mannose is een gif dat op enzymen van de spieren inwerkt. Uit mannose wordt mannose-6-fosfaat gevormd, dat giftig is voor bijen (Crane, 1977). Dit mannose-6-fosfaat kan door het enzym mannosefosfaatisomerase omgezet worden in fructose-6-fosfaat, dat niet giftig is. Van dit enzym is echter te weinig aanwezig in bijen, waardoor de giftige stof wel wordt gevormd, maar niet voldoende wordt afgebroken.

De kleinste hoeveelheid waarin mannose giftig is, ligt tussen de 0,4 en 0,5 mg mannose per bij (Staudenmayer, 1939). Bijen zijn in staat een hoeveelheid die maximaal 10 keer zo groot is te overleven, mits de suiker in lagere concentraties wordt toegediend.

Madel (1977) dacht met behulp van papierchromatografie aanwijzingen te hebben dat mannose in zilverlindenectar aanwezig is. Een hard bewijs hiervoor kon hij echter niet geven.

Baal *et al.* (1994) verwachtten door middel van gaschromatografie te bewijzen dat de nectar van zilverlindes mannose bevatte. Hij vond echter in de nectarmonsters alleen glucose, fructose en sucrose. Mannose of een andere giftige stof werd niet gevonden. Heimbach (1983 in Baal *et al.*, 1994) had ook geen mannose in de nectar gevonden. Hij was van mening dat de mannose in de hommels pas vrij kwam uit polysacchariden. Als dat het geval zou zijn, zou in de beschadigde hommels mannose te vinden moeten zijn. Deze suiker werd echter niet in hommels gevonden.

Vervolgens experimenteerden Baal en zijn medewerkers met hommels (*B. terrestris*) die met lindenectar werden gevoerd. De hommels werden vergeleken met controlehommels die werden gevoerd met een standaard suikeroplossing. De lindenectar werd net zoveel gedronken als de standaard suikeroplossing. Geen van de hommels vertoonde beschadiging en in geen van de hommels was mannose aanwezig. Ook in overlevingsduur werd geen verschil gevonden. Een derde groep hommels kreeg dezelfde standaard suikeroplossing als de controlegroep, alleen was hieraan nog 0,1-0,3 mol/l mannoseoplossing toegevoegd. De hommels uit deze groep gingen allemaal dood en in hun lichaam werd wel mannose gevonden. De gezamenlijke resultaten laten duidelijk zien dat mannose giftig is voor hommels, maar dat in de onderzochte lindesoorten geen mannose of andere giftige stoffen aanwezig waren. Vergiftiging van de insecten door de nectar van deze bomen moet daarom worden uitgesloten.

Uit een analyse van de bijna dode hommels onder zilverlindes bleek, dat deze in vergelijking met goed doorvoedde hommels weinig suiker in darm en hemolymfe hadden. Ze hadden nog 6,9 μmol aan energiereserve (tabel 5), wat gelijk is aan 1,25 mg hexose. Dit levert 21,25 J op (er van uit gaande dat 1 g hexose 17 kJ oplevert). Ter vergelijking: hommels die buiten vliegen verbruiken 0,074 J/s (Wolf *et al.*, 1999). Op 1,25 mg hexose zouden ze nog een kleine 5 minuten kunnen vliegen, mits alle suikers voor het vliegen worden gebruikt. De hommels moeten echter eerst hun vliegspieren opwarmen. Volgens Surholt (1991) kost opwarmen over een temperatuurverschil van ongeveer 12°C 44 keer zoveel als vliegen. Dat betekent dat opwarmen 3,256 J/s kost. De hommels zou dus met 1,25 mg hexose aan reserves 6 à 7 seconden aan opwarmen kunnen besteden, terwijl opwarmen over een temperatuurverschil van 12°C ruim 10 minuten duurt. Kortom, de energiereserve van stervende hommels zou bij lange na niet genoeg zijn om zowel op te warmen als weg te vliegen. Ellington

(persoonlijke communicatie) heeft nooit een verschil gevonden in energiekosten van opwarmen en vliegen. In dat geval kunnen hommels evenveel tijd besteden aan opwarmen als ze aan vliegen hadden kunnen besteden, dus een kleine 5 minuten. Tijdens opwarmen blijft de eerste 4 minuten het temperatuurverschil 0-1° C, daarna begint de temperatuur pas te stijgen. De hommels zouden tijdens de vijfde minuut de thorax nog met ongeveer 2 graden kunnen opwarmen, wat bij veel buitentemperaturen niet genoeg is. De hommels kunnen hun vliegspieren dus niet opwarmen en kunnen niet meer foerageren. Dit kan maar tot één conclusie leiden: de dieren stonden op het punt de hongerdood te sterven. Deze conclusie wordt ondersteund door de in alle gevallen succesrijke pogingen om de dieren met zilverlindenectar of suikeroplossingen weer te reactiveren.

Tabel 5. Energiereserves van hommels op zilverlindes in juli 1991 en 1992 (Baal *et al.*, 1994).

	Hommels die van bloeiende zilverlindes vielen	Hommels die actief nectar op zilverlindes verzamelden
Aantal hommels	68	51
Beschadigingen	ja	Nee
Glucose (µmol/dier)	3,9 ± 2,8	8,4 ± 3,1
Fructose (µmol/dier)	1,3 ± 2,2	5,4 ± 3,4
Sacharose (µmol/dier)	0,5 ± 0,5	1,1 ± 1,2
Trehalose (µmol/dier)	0,4 ± 0,4	1,0 ± 1,0
Totaal (µmol/dier)	6,9 ± 5,4	17,9 ± 13,0

Het is duidelijk dat de voedingstoestand van de hommels die onder lindes worden aangetroffen zeer slecht is. De dieren verhongeren. Wat is de reden voor het tekort aan voedsel tijdens late bloeiperiodes? Er zijn twee hypothesen (Baal *et al.*, 1994):

1. De geur van de lindebloesem lokt de insecten sterk aan. Er wordt echter bijna geen nectar gevormd in deze bloemen in vergelijking met eerder bloeiende lindes. De boom is een geurval.
2. Het aantal insecten dat nectar zoekt op de bloesems van de boom is te groot in verhouding tot het aantal bloemen. Deze vergrootte concurrentie om voedsel leidt ertoe dat sommige dieren meer nectar verbruiken dan opnemen. Zij komen uiteindelijk in een dodelijk energietekort terecht.

De eerste verklaringshypothese kan worden weerlegd. De zilverlinde heeft namelijk een dagelijkse productie van 0,71 mg suiker per bloem, wat niet wezenlijk minder is dan de 0,82 mg die de zomerlinde produceert. Winterlinde en krimlinde liggen met hun productie echter veel lager (respectievelijk 0,35 en 0,42 mg, tabel 6, Beutler & Wahl, 1936).

De oorzaak voor het massale sterven kan daarom alleen maar liggen in de te grote voedselconcurrentie tussen de insecten.

Tabel 6. Hoeveelheid nectar en suiker in bloemen van verschillende soorten lindes, gemeten in 1932-1935 (Beutler & Wahl, 1936).

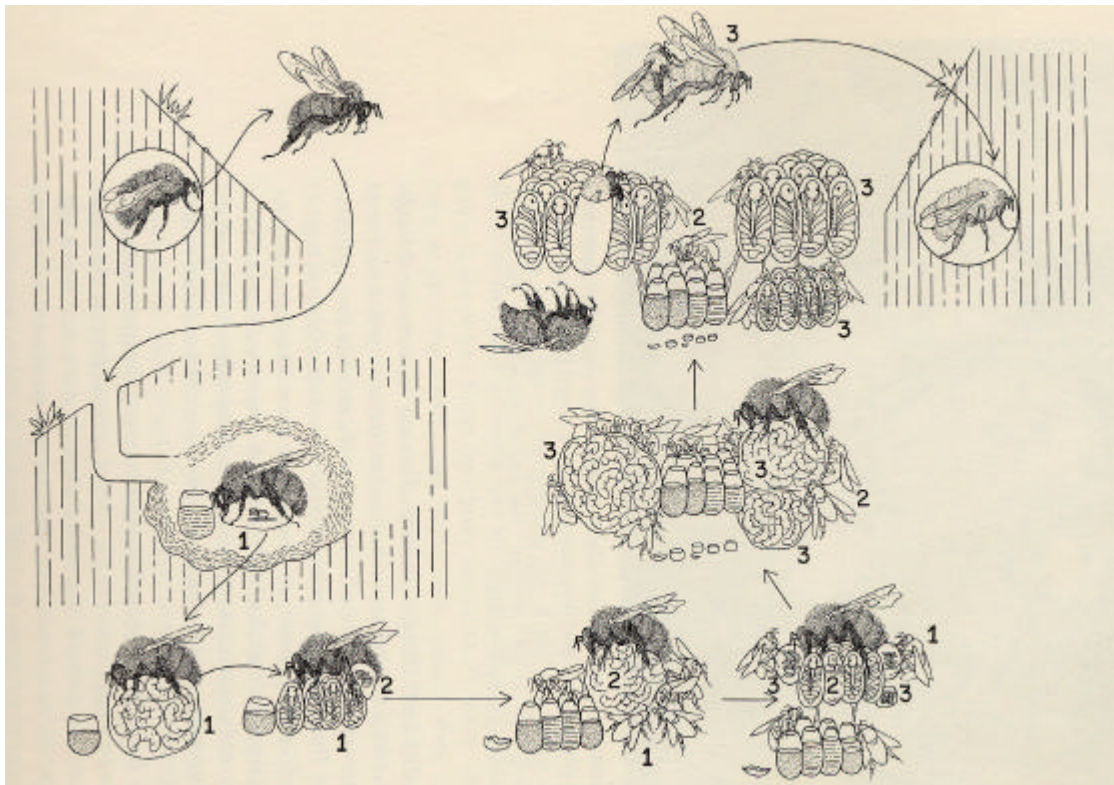
Lindesoort	Nectar (mg per Bloem per 24 uur)	Suiker (% van totale Hoeveelheid nectar)	Suiker (mg per bloem per 24 uur)
Zomerlinde	3,08	31,7	0,82
Winterlinde	1,06	40,2	0,35
Krimlinde	1,41	30,9	0,42
Zilverlinde	3,05	30,5	0,71

4. Leefwijze in de kolonie

4.1 Leefwijze van hommels (vooral naar Blom, 1996 en Heinrich, 1979)

Rond half maart ontwaken de koninginnen van de aardhommel (Von Hagen, 1994), de hommelssoort die het meest wordt aangetroffen onder lindes (Mühlen *et al.*, 1994). De koninginnen gaan op zoek naar een geschikte nestplaats. Als een koningin een geschikte nestplaats heeft gevonden, bijvoorbeeld een verlaten muizennest, maakt ze een beker van was. Hierin kan nectar worden opgeslagen. Deze nectar gebruikt de koningin op momenten dat ze niet kan foerageren. De koningin verzamelt ook stuifmeel. Dit wordt tot een balletje geknead, waarop een laagje was wordt afgezet. Hiervan worden kleine celletjes gevormd, waarin de koningin haar eerste eieren legt, meestal zijn dit er 6 tot 10. Het stuifmeel dient als voedselbron voor de larven die uit de eieren komen (Von Frisch, 1978).

Nadat de eieren zijn gelegd, worden ze uitgebreed. De koningin doet dat door op het broed te gaan zitten, zodat de eieren warm worden gehouden. Uit de eieren ontstaan komen hommels met onderontwikkelde eierstokken: de werksters (Von Frisch, 1978). Zij verschijnen ongeveer 3 weken nadat de eieren gelegd waren. De werksters nemen de taken van de koningin over. Hierdoor kan de koningin meer tijd besteden aan het leggen van de volgende eieren. De eieren van de aardhommel worden in aparte cellen gelegd. In de buurt van deze cellen bevinden zich gebruikte broedcellen met stuifmeel. Dit stuifmeel wordt met wat nectar gemengd. Hierdoor kan het sneller worden opgenomen. De aardhommel is een voorbeeld van een 'pollenstorer' (stuifmeelbewaarder). Andere soorten hommels, de 'pocketmakers', slaan geen stuifmeel op. Het stuifmeel dat de larven nodig hebben wordt dan om de cel, waar de eieren gezamenlijk in zitten, aangebracht (Von Hagen, 1994).



Figuur 3. Cyclus van een hommelskolonie (pocketmaker), vanaf het tijdstip dat de koningin uit haar winterslaap ontwaakt (linksboven) tot en met het tijdstip waarop een nieuwe koningin in winterslaap gaat (uit: Heinrich, 1979).

Bij hommels is geen leeftijdsafhankelijke verdeling van werk tussen de werksters zoals bij honingbijen. De twee taken, foerageren en nestwerk, zijn uitwisselbaar. Wel is er een taakverdeling naar lichaamsgrootte, waarbij grote hommels vooral foerageren. Sommige hele kleine hommels komen nooit tot foerageren. Zij vervullen nesttaken, zoals het voeren van de larven en het warmhouden, schoonhouden en bewaken van het nest.

Oude cocons worden gebruikt om nectar en stuifmeel in op te slaan. Ook bouwen hommels nieuwe nectarpotjes. Voor de bouw hiervan gebruiken ze was, vermengd met hars en stuifmeel. Deze was scheiden ze zelf uit. Hommels slaan niet veel voedsel op. Omdat ze niet overwinteren, hebben ze geen grote voorraad nodig. Sommige soorten slaan genoeg op om enkele regendagen door te komen. Wel slaan hommels extra voedsel op tegen de tijd dat de koninginnen en darren (mannetjes) komen. Na een tijdje komen er geen nieuwe werksters meer, maar verschijnen er jonge koninginnen en darren. De darren komen uit onbevuchte eieren. Koninginnen zijn eigenlijk doorontwikkelde werksters. Als de larven niet meer worden gevoerd en ze hebben de grootte van een koningin nog niet, dan worden ze werkster, anders worden ze koningin. Wel is er een versterkte hormoonproductie en –afgifte door de eierstokken nodig om koningin te worden (Von Hagen, 1994).

In het begin is de koningin absoluut dominant. Zij is de enige die eieren legt. Bij een aantal soorten (onder andere aardhommel, kleine aardhommel en steenhommel) gaan na een paar weken ook de werksters eieren leggen, waarbij in het volk veel gevochten wordt. Werksters proberen de eieren van de koningin te roven, terwijl de koningin zoveel mogelijk eieren van de werksters opeet. Koninginnen ontwikkelen zich van ei tot volgroeide hommel in ongeveer 24 dagen. Darren doen hier circa 22 dagen over (Von Hagen, 1994).

De darren verlaten enkele dagen na het uitkomen het nest. Aan het einde van de koloniecycclus paren zij de nieuwe koninginnen, die nog een tijdje in het nest zijn gebleven om zich te goed te doen aan de aanwezige voedselvoorraden. Nadat ze bevrucht zijn zoeken de koninginnen een plaats om te overwinteren. Rond half maart ontwaken deze koninginnen (Von Hagen, 1994) en beginnen een nieuwe kolonie.

4.2 Leefwijze van honingbijen (naar Gould & Grant-Gould, 1992)

Een volk honingbijen brengt de winter door in een toestand van half-winterslaap. De bijen leven van de nectar en honing in de raten, die het vliegseizoen ervoor is verzameld door de toen levende werksters. De koningin zit midden tussen de werksters, die als duizenden kachelletjes fungeren. Zij produceren warmte door met hun vleugelspijeren te trillen. De energie die ze hiervoor nodig hebben, halen ze uit de honing. Een gemiddelde bijenkolonie verbruikt ongeveer 25 kilogram honing gedurende een normale winter in gematigde streken.

De bijen aan de buitenkant van de tros zitten het meest ongunstig. Terwijl binnen in de tros een temperatuur van ongeveer 25°C heerst, kan het aan de buitenkant op koude dagen zelfs vriezen. Hierdoor kunnen wat bijen doodvriezen.

Als de lente weer in aantocht is, beginnen de bijen de koningin te voeden met een eiwitrijke afscheiding van hun kaakklieren. Dit voedsel heeft ze nodig om eieren te kunnen leggen. Naarmate het buiten warmer wordt gaat de koningin steeds meer eieren leggen. Zij legt deze eieren in cellen van de raat, waar tijdens de winterperiode de honing uit is gegeten. In elke cel wordt één ei gelegd. De temperatuur bij de eieren en larven wordt op 36°C gehouden, de optimale temperatuur.

Na 3 dagen komen de larven uit het ei. Zij verpoppen zich na ongeveer 10 dagen. De meeste komen als werkster tevoorschijn. Uit onbevuchte eieren komen echter darren (zie fig. 4 voor vergelijking van dar, koningin en werkster).

Het werk wordt tussen de werksters verdeeld. Dit gebeurt naar leeftijd. Jonge werksters werken in de kast, oudere werksters trekken erop uit om voedsel te zoeken.

Als het volk te groot wordt, gaat een deel van de bijen zwermen. Eerst worden daarom nieuwe koninginnen geproduceerd. Deze ontstaan uit bevruchte eieren, die met een speciaal eiwitrijk dieet gevoerd worden. Ondertussen vermagert de al aanwezige koningin, zodat ze in staat is te vliegen. Zij zoekt met ongeveer de helft van het volk een nieuwe geschikte nestplaats.

4.4 Verschillen in voorkomen

De twee meest voorkomende soorten hommels onder de linde zijn de aardhommel (*B. terrestris*) en de kleine aardhommel (*B. lucorum*, Mühlen *et al.*, 1994). Deze twee soorten lijken sterk op elkaar en zijn daardoor met het blote oog moeilijk uit elkaar te houden. De aardhommel is over het algemeen enigszins groter dan de kleine aardhommel (tabel 8). De kolonie van de aardhommel is wat groter en de vliegtijd wat langer (tabel 9).

Honingbijen zijn kleiner dan hommels (tabel 8). Ze kunnen van nature slecht overwinteren in Nederland, maar doordat imkers ze in kasten en korven houden, komen honingbijen toch veel voor. In Nederland leven ongeveer 85.000 volken (Van Raaij, 1998). De honingbij heeft veel grotere volken dan de hommel. Een volk in Aberdeen (Schotland) was na de winterrust (begin april) circa 10.000 individuen groot (tabel 9, Crane, 1990). Toen het volk op maximale grootte was bestond het uit ongeveer 40.000 individuen. Als een volk gaat zwermen, neemt de grootte af. Bij het volk in Aberdeen bleven na het zwermen circa 30.000 individuen achter. Eind september/begin oktober nam het aantal bijen sterk af (van ruim 30.000 naar ongeveer 20.000). Tijdens de winterrust (oktober tot en met maart) nam het volk af van 20.000 naar 10.000 individuen.

Tabel 8. Lichaamsmaten van werksters van de aardhommel (*B. terrestris*), kleine aardhommel (*B. lucorum*) en de honingbij (*A. mellifera*) (*Von Hagen, 1994, **Crane, 1990, * Corbet *et al.*, 1995).**

Lichaamsmaten (mm)	Aardhommel*	Kleine aardhommel	Honingbij
Lichaamslengte	11-17	9-16	± 8**
Vleugelspanwijdte	22-34	20-33	16-20**
Tonglengte	8-9	8-9	6-6,5***

Tabel 9: Voksgrootte en vliegtijd van aardhommel (*B. terrestris*), kleine aardhommel (*B. lucorum*) en honingbij (*A. mellifera*) (Von Hagen, 1994).

		Aardhommel	Kleine aardhommel	Honingbij
Volks grootte (# individuen)		100-600	100-400	10.000 (april) – 40.000 (juni)
Vliegtijd	Oude koningin	half maart – half mei	half maart – half mei	April t/m september
	Werksters	eind maart/half april – eind oktober	eind maart/half april – eind augustus	
	Darren en nieuwe koninginnen	eind juni/begin juli – eind september	midden juli – eind augustus	

4.5 Leeftijdsverschillen

De koningin van de hommel leeft beduidend korter dan die van de honingbij (tabel 10). De koningin van de hommel overwintert maar één keer, terwijl die van de honingbij wel 4 winters kan overleven. Maar omdat honingbijen meestal in kasten worden gehouden, wordt de leeftijd van de koningin doorgaans bepaald door de imker.

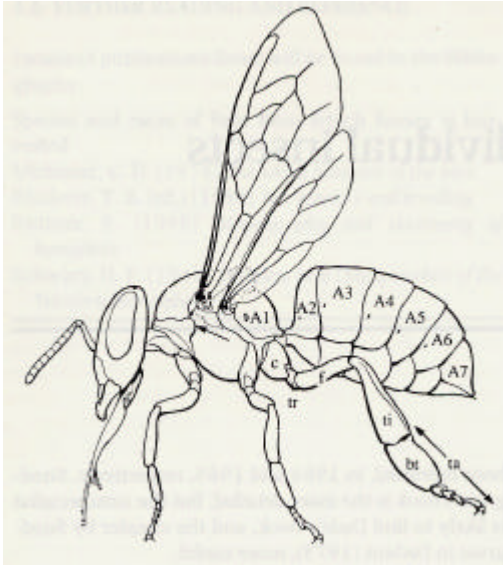
De werksters en darren van de hommel worden ouder dan die van de honingbij.

Tabel 10. Leeftijden die de hommel en honingbij kunnen bereiken (* Von Hagen, 1994, ** Von Frisch 1978, * Crane, 1990).**

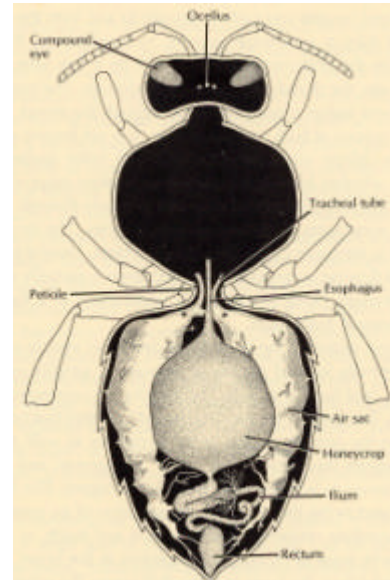
	Hommel	Honingbij
Koningin	1 jaar*	4-5 jaar**
Werkster	6-12 week*	4 week***
Overwinterende werkster	-	27 week***
Dar	6-8 week*	3-4 week***

5. Anatomie

5.1 Algemene anatomie



Figuur 5. Bij schematisch (uit: Crane, 1990).



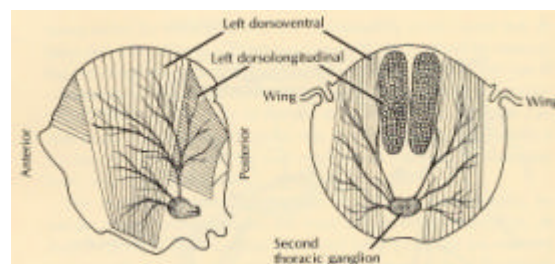
Figuur 6. Belangrijkste lichaamsdelen van een bij (uit: Heinrich, 1979). *honeycrop* = honingmaag

Hommels en honingbijen zijn op dezelfde manier gebouwd. Ze hebben een uitwendig chitine-skelet, dat uit verschillende onderdelen bestaat, te weten kop, borststuk thorax (borststuk) en abdomen (achterlijf) (fig. 5 en 6). De kop bevat onder andere de hersenen, de samengestelde ogen en antennes. Een groot verschil tussen hommels en honingbij is de tonglengte, een verschil van ongeveer 2 mm (tabel 8).

Aan de thorax zijn drie paar poten en twee paar vleugels bevestigd. Hommels kunnen hun vleugels met een snelheid van 200 keer per seconde op en neer bewegen (Heinrich, 1979). Bij honingbijen ligt dit iets hoger, namelijk op ongeveer 210 keer (Crane, 1990). Deze hoge slagfrequenties worden bereikt door de ligging van de vliegspieren in de thorax (fig. 7). De vliegspieren bewegen de vleugels namelijk niet rechtstreeks, maar indirect, door de thorax afwisselend verticaal (vleugels gaan omhoog) en in de lengterichting (vleugels gaan naar beneden) te bewegen (Gould & Grant-Gould, 1992, Heinrich, 1979).

In het abdomen bevinden zich onder andere de honingmaag waarin nectar getransporteerd wordt, het spijsverteringsorgaan, hart en luchtzakken.

Hommels en honingbijen zijn over hun hele lichaam behaard. Een hommels is echter veel sterker behaard dan een honingbij. Elke hommelssoort heeft een eigen kleurenpatroon.

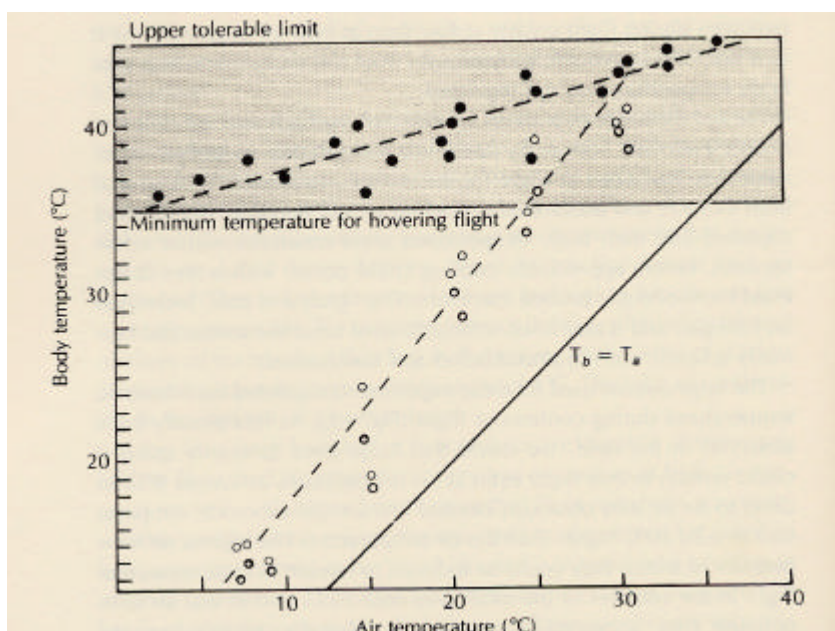


Figuur 7. Ligging van de vliegspieren in de thorax. Links zijaanzicht, rechts vooraanzicht (uit: Heinrich, 1979).

5.2 Opwarmen van de vliegspiere

Hommels (vooral naar Heinrich, 1979)

Hommels kunnen niet vliegen als de temperatuur van de vliegspiere onder de 35° C zakt of boven de 45° C graden stijgt (fig. 8). Als de temperatuur van de vliegspiere niet geregeld zou kunnen worden, zouden hommels alleen kunnen vliegen bij buitentemperaturen tussen de 30 en 40 ° C (de temperatuur van de thorax ligt tijdens het vliegen minstens 5 graden hoger dan de buitentemperatuur). Hierdoor zou hun activiteit sterk worden geremd. Hommels kunnen echter ook bij lagere temperaturen vliegen, grote hommels zelfs bij een buitentemperatuur van 0° C. Bij een lage buitentemperatuur moeten de vliegspiere in de thorax sterk opgewarmd worden. Doordat het opwarmen van de vliegspiere altijd gekoppeld is aan potentialen in de spiere beschreef Heinrich (1979) het mechanisme dat warmte produceert als volgt: het opwarmen vindt plaats doordat de hommels trillen met de vliegspiere, die ontkoppeld zijn van de vleugels. Dit trillen wordt veroorzaakt door het telkens samentrekken van de spiere. Hiervoor moeten de spiere geactiveerd worden door stimuli uit het centraal zenuwstelsel. De verhoging van de temperatuur in de thorax is altijd gerelateerd aan deze spiereactivaties. De stofwisselingsnelheid is direct gerelateerd aan het aantal activiteiten.



Figuur 8. Lichaamstemperatuur (T_b) van thorax (gesloten rondjes) en abdomen (open rondjes) van een aantal koninginnen (*Bombus vosnesenskii*) die continu vliegen uitgezet tegen de omgevingstemperatuur (T_a). Het gearceerde gedeelte geeft de temperatuur van de thorax aan waarbij de hommels kan vliegen (uit: Heinrich, 1979).

Er was echter geen beweging van de thorax te detecteren, zelfs geen vibraties (Surholt *et al.*, 1990 in Surholt *et al.* 1991). Surholt *et al.* (1991) zochten de verklaring in een verhoogde substraatcyclus van fructose 6-fosfaat in fructose 1,6-bisfosfaat. Voor dit onderzoek onderscheidde ze vier verschillende activiteiten bij de hommels, te weten 1) slaap, waarbij de lichaamstemperatuur 1-2° C hoger ligt dan de buitentemperatuur, 2) opwarmen, waarbij de temperatuur van de thorax op 36-40° C werd gebracht, 3) geactiveerde rust, waarbij de temperatuur van de thorax op 36-40° C werd gehouden en 4) vliegen. Vanuit activiteit 2 kon de hommels overgaan in activiteit 3 of in activiteit 4.

Tabel 11. Omzettingssnelheid van fructose 6-fosfaat in fructose bis-fosfaat in de vliegsieren van hommels (*B. terrestris*) tijdens 4 verschillende activiteiten (Surholt *et al.*, 1991).

Activiteit	Omzettingssnelheid ($\mu\text{mol}/\text{min g insect}$)
Slaap	$0,03 \pm 0,01$
Opwarmen	$69,42 \pm 26,68$
Geactiveerde rust	$4,48 \pm 1,47$
Vliegen	$1,65 \pm 0,82$

De gemiddelde omzettingssnelheid was tijdens het opwarmen het grootst (tabel 11), meer dan 2200 keer zo groot als de omzettingssnelheid voor slaap. Bij geactiveerde rust was de omzettingssnelheid meer dan 150 keer zo groot als bij slaap en bij vliegen ongeveer 50 keer zo groot. Mogelijk is deze substraatcyclus een belangrijk mechanisme om warmte te genereren (Surholt *et al.*, 1991).

Tijdens het opwarmen van de vliegsieren maken hommels geen geluid. Het enige externe signaal dat aangeeft dat een hommelm de vliegsieren opwarmt is het pompen van het abdomen. Er is namelijk een constante luchtuitwisseling nodig tijdens het opwarmen. De energie-uitgave is groter als de hommelm langer, vaker en heviger (met een grotere amplitude) pompt. Er kan een vrij goede schatting van de temperatuur van de thorax gemaakt worden door het aantal pompende bewegingen te tellen, want dit correleert sterk met de hoeveelheid warmte die gegenereerd wordt.

Het opwarmen van de vliegsieren brengt dus hoge kosten met zich mee. Hoe lager de temperatuur in de thorax, hoe langer de opwarmtijd en hoe groter de totale energiekosten en de energiekosten per °C (tabel 12).

Tabel 12. Kosten van het opwarmen van de vliegsieren van de hommelm bij steeds groter wordende temperatuurverschillen (Heinrich, 1979).

Opwarming van n tot 35° C	Temperatuurverschil (° C)	Kosten (J)	Kosten (J/° C)
24	11,0	12,1	1,09
13,5	21,5	31,4	1,46
6,5	28,5	65,7	2,30

Honingbijen (naar Crane, 1990)

Ook honingbijen kunnen warmte genereren door de vliegsieren samen te trekken en ook zij ontkoppelen de vliegsieren dan van de vleugels.

De minimale temperatuur van de vliegsieren om te kunnen vliegen is 30° C, vergelijkbaar met de temperatuur van hommels (zie tabel 13). De optimale buitentemperatuur om bij te vliegen is 19-30° C, de laagste temperatuur circa 13-14° C. In het laboratorium konden bijen alleen boven de 9° C vliegen. De hoogste temperatuur waarbij gevlogen werd, bedraagt 43° C.

Tabel 13. Thoraxtemperatuur en laagste temperatuur waarbij hommelm en honingbij kunnen vliegen (*Heinrich, 1979, **Crane, 1990).

	Hommel*	Honingbij**
Temperatuur van de thorax waarbij gevlogen kan worden (° C)	35-45	30-43
Laagste buitentemperatuur waarbij gevlogen kan worden (° C)	0	13 à 14

6. Nectar

6.1 Voorkeur voor suikers

Nectar is een zoete waterige oplossing die wordt afgescheiden door het nectarium in bloemen. Nectar bevat de suikers fructose, glucose, maltose en sucrose. Deze suikers zijn een belangrijke voedselbron voor onder andere hommels en honingbijen. De suikerconcentratie in nectar verschilt tussen bloemen van verschillende soorten planten en tussen bloemen binnen een soort (tabel 14). Over het algemeen heeft nectar een suikerconcentratie van 10-60%.

De verhoudingen van de suikers in nectar zijn niet altijd gelijk. Mede hierdoor zie je insecten op de ene plant veelvuldig foerageren en een andere plant mijden.

Als hommels (*B. terrestris* en *B. lucorum*) de keuze krijgen uit de suikers fructose, glucose, maltose en sucrose, brengen ze de meeste bezoeken aan de sucrose, daarop volgend fructose, glucose en maltose. Kunnen ze kiezen uit één suiker of een mengsel van de suikers sucrose, fructose en/of glucose, dan hebben ze een voorkeur voor de mengsels. De grootste voorkeur is voor een mengsel van alle drie de suikers (tabel 15, Pouvreau, 1974).

Honingbijen kiezen net als hommels allereerst voor sucrose. Daarna kiezen ze voor glucose, dan maltose en dan pas fructose. Ze hebben een grotere voorkeur voor een mengsel van sucrose, fructose en glucose, dan voor een mengsel van sucrose en glucose of voor een enkele suiker. Een mengsel van alle vier suikers wordt niet veel bezocht (Wykes, 1952).

Dus de hommel en de honingbij verschillen in voorkeur voor de samenstelling van nectar, maar er is wel overlap.

Tabel 14. Tijdstip van nectarafgifte van enkele lindesoorten en het suikerpercentage van de nectar (Schotman, 1977).

Lindesoort	Eerste nectarafgifte van	Suiker (%)	Tweede nectarafgifte vanaf	Suiker (%)
Zomerlinde	8-12 uur	67	16 uur	2
Winterlinde	9-12 uur	51	16 uur	11
Krimlinde	8-12 uur	58	16 uur	6
Koningslinde	9-12 uur	59	16 uur	3,3

(*Tilia x vulgaris*)

6.2 Lindenectar

Over de gehele dag genomen produceren lindesoorten nectar met een gemiddelde suikerconcentratie van 30 tot 40% (tabel 6). Lindes produceren dit echter niet de hele dag door. De linde produceert twee keer per dag nectar, 's ochtends tussen 9 en 12 uur en 's middags vanaf 4 uur (tabel 14, Schotman, 1977). In de zomer is het op deze uren van de dag over het algemeen warmer dan 14 graden. Zowel hommels als honingbijen vliegen dan. Beide kunnen dus gebruik maken van de nectar op het tijdstip dat de linde deze produceert. Het suikerpercentage van de eerste nectarafgifte is zeer hoog, rond de 60%. Het suikerpercentage van de tweede afgifte ligt echter heel laag, vaak nog geen 10% (tabel 14, Schotman, 1977). Het zou mogelijk kunnen zijn dat de hommels in de middag de aanwezige nectar overschatten.

Van zilverlindes zijn geen gegevens bekend. Het is aannemelijk dat de zilverlinde vergelijkbaar is met de zomer-, winter-, krim- en koningslinde (tabel 14).

Van de nectar van de koningslinde (*Tilia x vulgaris*) is de hoeveelheid glucose en fructose bepaald (tabel 16, Wykes, 1953). Glucose en fructose waren ongeveer in gelijke hoeveelheid in de nectar aanwezig. Samen vormden ze ongeveer de helft van alle suikers en apart ongeveer een kwart. Honingbijen hebben een minder grote voorkeur voor fructose dan hommels. Het is mogelijk dat voor

honingbijen teveel fructose aanwezig is en de nectar van de koningslinde niet hun grootste voorkeur heeft. Hommels hebben wel een grote voorkeur voor fructose. De nectar van deze linde zou goed in hun voorkeursgebied kunnen liggen. Het is niet bekend of de andere lindesoorten een vergelijkbare samenstelling van suikers in de nectar hebben. Als dit zo is, liggen die lindes waarschijnlijk evenals de koningslinde meer in het voorkeursgebied van de hommels dan in die van de honingbij.

Tabel 15. Percentage bezoeken van twee hommelssoorten (*B. terrestris* en *B. lucorum*) aan oplossingen met verschillende suikers en mengsels van suikers. G = glucose, F = fructose, M = maltose, S = sucrose (Pouvreau, 1974).

Hommelssoort	Percentage bezoeken								Totaal bezoeken
	G	F	M	S	G + S	G + F	F + S	G + F + S	
Kleine aardhommel (<i>B. lucorum</i>)	5,6	8,9	1,6	11,0	14,2	18,3	19,2	20,8	3569
Aardhommel (<i>B. terrestris</i>)	9,1	10,9	6,5	11,9	13,0	13,8	16,6	18,1	2860

Tabel 16. Hoeveelheid glucose en fructose in nectar van de koningslinde (G=glucose, F=fructose, Wykes, 1953).

Datum	G (g/100 ml)	F (g/100 ml)	Totaal suikers (g/100 ml)	Ratio F/G	Ratio F+G/totaal
16-7-51	8,3	8,3	35,0	1,00	0,47
19-7-51	9,8	10,0	42,2	1,02	0,47
22-7-51	8,9	8,8	31,0	0,99	0,57
25-7-51	5,3	5,4	21,0	1,02	0,51

6.3 Reactie op variatie in aanbod

Risk-sensitive foerageren is zo foerageren, dat er rekening gehouden wordt met variatie in volume en concentratie van de nectar die bloemen leveren. Dit zou de overlevingskans van een individu kunnen vergroten (Bansbach & Waddington, 1994).

In een experiment waarbij hommels (*Bombus*) voor de keuze stonden een type bloem te bezoeken met een hoge variatie of een type met lage variatie in nectarvolume, waarbij het gemiddelde volume gelijk is, kozen ze voor het bloemtype met een lage variatie (Real, 1981 in Waddington, 1995). Dit is niet verwonderlijk, want de bloemen met een hoge variatie bleken een lagere winst op te leveren dan de bloemen met een lage variatie (Harder & Real 1987 in Waddington 1995).

In een ander experiment (Bansbach & Waddington, 1994) werd aan honingbijen (*Apis mellifera*) twee bloemtypen aangeboden. Beide typen bloemen leverden een even grote winst. Het ene type gaf echter altijd een zelfde concentratie nectar, terwijl het andere type verschillende concentraties gaf. De honingbijen hadden geen voorkeur voor één van beide typen en zijn dus niet risk-sensitive.

Een dergelijk experiment werd ook uitgevoerd met hommels (*Bombus fervidus*) door Waddington (1995). Hommels hadden geen voorkeur voor een bloemtype met hoge of lage variatie in nectarconcentratie (ook hier was de winst van beide bloemtypen gelijk).

Dus zowel honingbijen als hommels zijn niet risk-sensitive, ze reageren niet op variatie in aanbod.

7. Communicatie

Communicatie komt in verschillende vormen voor bij sociale insecten (Dornhaus & Chittka, 2001). Deze communicatie kan zich bij de voedselbron afspelen door middel van geurmerken of in het nest, waar een individu met andere bijen communiceert. Voor sommige soorten, zoals de hommels, betekent communicatie vooral het geven van een signaal, dat vertelt dat er voedsel aanwezig is (Dornhaus & Chittka, 2001). Andere soorten, zoals honingbijen, kunnen ook de precieze locatie van het voedsel doorgeven (Von Frisch, 1978).

7.1 Communicatie in het nest

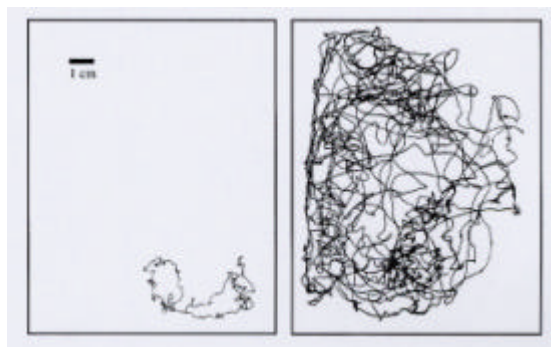
Hommels

Ondanks het feit dat hommels sociale insecten zijn, werd lang gedacht dat hun foerageergedrag afhing van individuele initiatieven, waarbij individuen niet alleen bloemen bezoeken om nectar te verzamelen, maar ook om nieuwe voedselbronnen te ontdekken. Hommels blijken echter gebruik te maken van een primitief, maar verbazend efficiënt communicatiesysteem (Dornhaus & Chittka, 1999).

Hommels (*B. terrestris*) maken gebruik van verscheidene informatiebronnen die een belangrijke rol spelen in het verkrijgen van kennis over de foerageeromstandigheden, zoals veranderingen in nectarvoorraad, het gedrag van de werksters en mogelijk ook de geur van de nectar die wordt verspreid.

Veranderingen in de nectarvoorraad kan een informatiebron zijn, waarbij de toename van de hoeveelheid nectar in de potjes als een signaal werkt. Dornhaus & Chittka (2001) gaven hommels een grotere voorraad nectar, terwijl foerageerders afwezig waren in de kolonie. Toch ging de staat van opwinding omhoog. Hoe de hommels wisten dat de voorraad toenam, is niet bekend. Misschien hielden ze de voorraad steeds in de gaten of konden ze de nieuwe nectar onderscheiden van de oude.

Werksters kunnen als informatiebron fungeren als ze terugkomen van een succesvolle foerageerronde (Dornhaus & Chittka, 2001). Als een werkster terugkomt van een foerageerronde, gaat ze rondrennen in het nest (fig. 9), waarbij ze de honingpotjes onderzoekt. In de honingpotjes doet ze de nectar die ze gevonden heeft. Als ze al haar nectar heeft afgeleverd, gaat ze echter niet direct weer weg, maar blijft ze rondrennen, waarbij ze haar vleugels op en neer beweegt en met haar poten over haar lichaam strijkt (Dornhaus & Chittka, 2001). Hierdoor kan informatie verspreid worden, maar dit is niet zeker.



Figuur 9. Weg die een niet-foerageerster aflegt (links) en weg die een succesvolle foerageerster aflegt (rechts) in het nest (bron: Dornhaus & Chittka, 2001).

De belangrijkste informatie wordt echter niet via het bewegen van de foerageerster overgebracht, maar via de lucht. Dornhaus & Chittka (2001) zetten twee kolonies naast elkaar, met een afscheiding ertussen. De eerste afscheiding was een afscheiding waar alleen visuele prikkels doorheen konden. Eén van de kolonies had een foerageerster die rond ging rennen. De andere kolonie, de experimentele, reageerde hier niet op. Visuele prikkels spelen dus geen rol, wat ook voor de hand ligt, omdat het in de hommelskolonies over het algemeen donker is. De andere afscheiding liet naast visuele prikkels ook lucht door. Nu nam de activiteit in de experimentele kolonie zonder foerageerster wel sterk toe. De communicatie vindt dus (onder andere) plaats via de lucht. Een chemisch signaal, misschien een vluchtig feromoon, moet de oorzaak zijn van de opwinding in het experimentele nest. Het is mogelijk dat het rondrennen in het nest ervoor dient om het feromoon effectief te verspreiden door het gehele nest. Verder onderzoek is nodig om de chemische samenstelling van dit feromoon te onderzoeken. Het terugkoppelingsmechanisme die foerageerders aanzet weer minder te gaan foerageren is (nog) niet bekend.

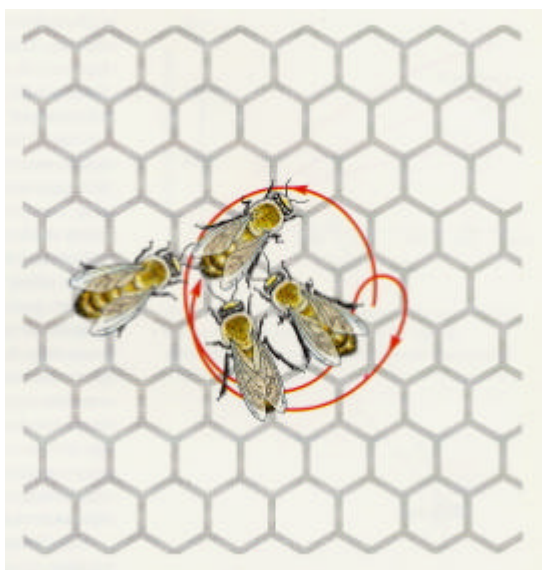
Een derde manier van communicatie zou de geur van de nectar kunnen zijn die de hommels heeft meegenomen (Dornhaus & Chittka, 1999). Als de foerageerster de nectar aflevert bij een honingpotje, gaat er vaak een aantal hommels op af om de nieuwe nectar te onderzoeken (Dornhaus & Chittka, 2001). Sommige van deze hommels worden dan zeer actief en lopen in de richting van de uitgang van het nest (Dornhaus & Chittka, 2001).

Hoe stuifmeelverzamelaars communiceren over een goede voedselbron is (nog) niet bekend. Mogelijk verwijderd een hommels tijdens het strijken over haar lichaam onderweg opgenomen stuifmeel. Dit stuifmeel zou dan onderzocht kunnen worden door andere werksters.

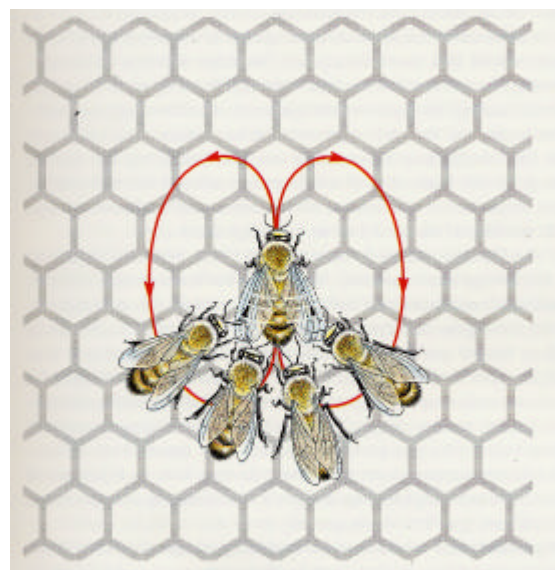
Honingbijen (vooral naar Von Frisch, 1978)

Ook honingbijen kennen een zeer geavanceerd communicatiesysteem om aan de kolonie mee te delen dat ze een goede voedselbron hebben gevonden. De honingbij kent hiervoor twee verschillende dansen, de rondedans en de kwispeldans.

Bij de rondedans lopen de honingbijen steeds rondjes, en wel afwisselend linksom en rechtsom (fig.10). Zij doen dit in een volstrekt donkere kast. De werksters kunnen dus niet zien wat de dansende honingbij doet, maar ze nemen het waar via tast en geur. De dansende honingbij heeft namelijk met de nectar ook de geur in haar maag opgenomen. Af en toe geeft ze wat van de nectar af, zodat de andere werksters de geur kunnen detecteren. De geur helpt ze de nectarbron te vinden.



Figuur 10. Rondedans (uit: Gould & Grant-Gould, 1992).

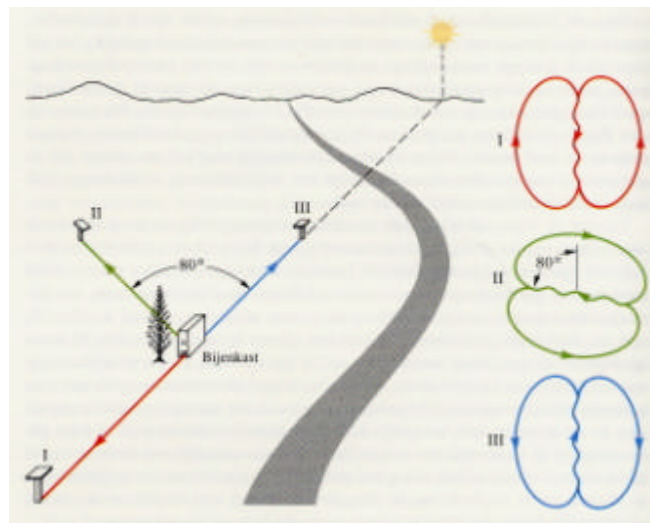


Figuur 11. Kwispeldans (uit: Gould & Grant-Gould, 1992).

De rondedans wordt gedanst als de voedselbron zich minder dan 75 cm van de kast bevindt (Gould & Grant-Gould, 1992). Bij deze dans wordt niet aangegeven in welke richting het voedsel te vinden is. Na het dansen opgemerkt te hebben, vliegen honingbijen uit en gaan in de omgeving op zoek naar de geur die ze zojuist hebben leren kennen in de kast. Bevindt de voedselbron zich verder van de kast, meer dan 90 meter, dan dansen honingbijen de kwispeldans (fig. 11). Bij de kwispeldans lopen honingbijen een eindje recht vooruit en keren dan via een halve cirkel weer terug. Deze halve cirkel lopen ze afwisselend linksom en rechtsom. Terwijl honingbijen het rechte eind lopen kwispelen ze, wat wil zeggen dat ze met het achterlijf heen en weer bewegen.

Door de kwispeldans te dansen, geven honingbijen meer informatie dan alleen het feit dat er een goede voedselbron gevonden is. De dans geeft ook de richting en de afstand van de voedselbron aan. De afstand wordt aangegeven door de duur van het rechte stuk. Hoe verder de voedselbron weg is, hoe langer honingbijen over het rechte stuk doen. De afstand wordt aangegeven in de lengte van het rechte stuk, dat relateert met de mate van inspanning die het kost om bij de voedselbron te komen. Als een bron verder weg is, is de inspanning die honingbijen moeten leveren groter en duurt het rechte stuk van de dans langer. Maar ook bij tegenwind is de te leveren inspanning groter en duurt het rechte stuk langer.

De kwispeldans geeft ook de richting aan waarin de voedselbron te vinden is. De richting waarin het voedsel zich bevindt, wordt aangegeven door de hoek die de kwispelgang maakt met de zon (fig. 12). Dit kan echter alleen als de zon te zien is. Dat is niet het geval in de kast. Een ander probleem in de kast is, dat de raten verticaal staan. In de kast gebruiken honingbijen de zwaartekracht om de richting aan te duiden. Als ze tegen de zwaartekracht in dansen, dan bevindt de voedselbron zich in de richting van de zon, dansen ze met de zwaartekracht mee, dan bevindt de bron zich in tegengestelde richting van de zon.



Figuur 12. De richting waarin het voedsel zich bevindt, wordt aangegeven door de hoek die de kwispelgang maakt met de zon (uit: Gould & Grant-Gould, 1992).

Doordat het donker is in de kast, kunnen de werksters de dansende honingbij niet zien. Hoe weten ze dan welke richting de bij aangeeft met haar dans? Experimenten hebben uitgewezen dat honingbijen gebruik maken van geluid (Kirchner, 1993). Ze maken zachte geluiden met een lage frequentie (200-300 Hertz). Dit geluid maken ze door met hun vleugels op en neer te bewegen. De lucht bleek binnen een paar millimeter van de vleugels te bewegen. Honingbijen kunnen geluiden tot 500 Hertz horen, tussen de 300 en 400 Hertz horen ze optimaal (Kirchner, 1993). Het gehoor ligt in het Johnston's orgaan in beide antennes. Doordat het gehoororgaan in beide antennes aanwezig is, kunnen de werksters de positie van

de dansende honingbij goed bepalen. Zo weten ze precies in welke richting de honingbij danst en zoeken ze het voedsel in de juiste richting.

De werksters in de kast communiceren ook met de dansende honingbij. Zij doen dit door hun thorax tegen de honingraat te drukken. Hierdoor gaat de raat vibreren. De dansende honingbij reageert hier vaak, maar niet altijd op, door te stoppen met dansen en wat nectar af te geven. De werksters leren zo de geur en smaak van de nectar kennen (Kirchner, 1993).

Communicatie via geluid heeft voor- en nadelen ten opzichte van communicatie via feromonen, waar honingbijen volgens Kirchner (1993) ook gebruik van maken. Ten eerste is geluid veel sneller dan geur. Ten tweede kunnen akoestische signalen voor een hele korte periode worden gegeven. Als een bepaalde toestand echter lang aanhoudt, heeft geur de voorkeur, want geur blijft veel langer hangen. Ten derde heeft geur een groter bereik dan geluid. Voordeel van geluid tijdens het dansen is juist dat het niet ver reikt. Er kunnen honderden honingbijen tegelijk dansen en al deze bijen maken tegelijkertijd geluid. Als dit ver reikt, is het niet meer duidelijk op welke dansende honingbij de werksters moeten reageren. Nu nemen alleen de dichtstbijzijnde werksters het geluid waar. Een laatste verschil tussen geluid en geur zijn de kosten. Geluid dat geproduceerd wordt door middel van spiervibraties is duur, zeker in vergelijking met geur, die maar in hele kleine concentraties hoeft worden afgegeven.

In een bijenkolonie zijn vele werksters die foerageren. Het is dus niet meer dan logisch, dat er meerdere honingbijen tegelijk een goede voedselbron vinden en in de kast de dans uitvoeren. De werksters in de kolonie volgen dan niet willekeurig één van de honingbijen, maar ze volgen de honingbij die de beste voedselbron heeft gevonden. De dans wordt namelijk meer opgewonden uitgevoerd als de honingbij een betere voedselbron heeft gevonden, hetgeen wil zeggen een hele grote voedselbron, of hele zoete nectar. Levert de voedselbron minder op, dan wordt de dans minder opgewonden uitgevoerd.

De rondedans en de kwispeldans worden uitgevoerd als de honingbij nectar of stuifmeel heeft gevonden. Maar er is een klein verschil. De stuifmeelverzamelaars nemen niet de nectargeur in de maag mee, maar ze nemen stuifmeel mee tussen de haren op hun lijf of in de stuifmeelkorfjes. Het stuifmeel heeft een karakteristieke geur, die duidelijk te onderscheiden is van de geur van nectar en welke verschilt per bloemsoort.

7.2 Communicatie op de voedselbron

Honingbijen en hommels foerageren in onvoorspelbare heterogene omgevingen. Ze gebruiken daarvoor leersystemen, geheugen en communicatie. Daarmee verhogen ze hun foerageerefficiëntie (Stout & Goulson, 2001).

Zowel honingbijen (*Apis mellifera ligustica*) als hommels (*Bombus*) gebruiken geurmerken tijdens het foerageren (Giurfa & Núñez, 1992, Goulson *et al.*, 1998). Als ze nectar en/of pollen verzamelen, zetten ze op de bloemkroon een afstotende geur af, die gedurende korte tijd werkt. De volgende bezoekers mijden deze bloemen. Intussen neemt de nectar in de bloemen weer toe en het geurmerk verdwijnt geleidelijk. Uiteindelijk wordt de bloem herbezocht (Stout & Goulson, 2001). Men denkt dat het afzetten van deze geurmerken de efficiëntie van het foerageren toe laat nemen, door de tijd te reduceren die aan het bezoeken van lege bloemen wordt besteed (Giurfa & Núñez, 1992).

Hommels detecteren de afstotende geur van zichzelf en van individuen van dezelfde soort. Ook kunnen de aardhommel (*B. terrestris*) en de akkerhommel (*Bombus pascuorum*) de geuren van elkaar herkennen (Goulson *et al.*, 1998). Kunnen hommels de geurmerken van honingbijen ook interpreteren en vice versa?

Stout & Goulson (2001) deden hier onderzoek naar met het volgende resultaat. Honingbijen (*Apis mellifera*) en hommels (steenhommel, *Bombus lapidarius*) vermeden beide bloemhoofdjes die recent bezocht waren door bijen van de andere soort en dat tenminste even vaak als bloemhoofdjes die recent door bijen van de eigen soort bezocht waren. Waarschijnlijk kunnen beide soorten de afstotende geur van de andere soort detecteren.

Een honingbij reageert zelfs sterker afwijzend wanneer de vorige bezoeker een hommelmel was, dan wanneer het een honingbij was door de bloem gedurende een langere tijd af te wijzen. De reden hiervoor is niet bekend. Het zou kunnen zijn dat hommels meer van hun geurmerk achterlaten, waardoor de honingbijen er gedurende langere tijd op reageren. Het is mogelijk wel functioneel, want honingbijen hebben een kortere tong en het duurt langer voordat het nectarniveau zo hoog is gestegen dat honingbijen erbij kunnen. Hommels kunnen met hun langere tong bij de dieper liggende nectar.

Honingbijen wijzen bloemhoofdjes die nog nooit bezocht zijn vaker af dan bloemen die een dag eerder ook bezocht zijn. Dit suggereert dat honingbijen een voorkeur hebben voor bloemen die al eerder bezocht zijn geweest. Het zou kunnen zijn dat honingbijen gebruik maken van attractieve geurmerken. Hommels maken geen verschil tussen bloemen die eerder bezocht zijn geweest en bloemen die nooit bezocht zijn geweest. Misschien gebruiken hommels geen attractieve geurmerken in het veld, hoewel in laboratoriumomstandigheden wel het gebruik hiervan is vastgesteld (Schmitt & Bertsch, 1999 in Stout & Goulson, 2001).

Dit samenvattend zetten zowel hommels als honingbijen afstotende geurmerken af op bloemen die ze bezocht hebben. Deze geurmerken worden door zowel bijen van de eigen soort als door bijen van een andere soort herkend. Gevolg hiervan is dat desbetreffende bloem gemeden wordt.

Honingbijen maken ook gebruik van attractieve geurmerken, waardoor ze bloemen die (bijna) geen nectar leveren niet herbezoeken. Voor hommels is dit in het veld nooit gevonden.

7.3 Verschillen in communicatie

Hommels en honingbijen hebben een zeer verschillende manier van communiceren in het nest (tabel 17). Het meest opvallend is dat honingbijen twee verschillende dansen hebben, waarmee ze aan kunnen geven of de voedselbron dichtbij of veraf is. Met de kwispeldans kunnen ze zelfs vrij precies de afstand en heel precies de richting waarin de voedselbron te vinden is aangeven. Hommels geven geen afstand en richting aan. Beide geven de geur van het gevonden voedsel door aan de andere werksters. Honingbijen die een goede nectarbron hebben gevonden geven de geur van nectar af. Als ze een goede stuifmeelbron hebben gevonden, geven ze dit stuifmeel, dat een specifieke geur heeft, af. Hommels geven ook de geur van nectar af als ze een goede nectarbron gevonden hebben. Hoe ze reageren bij het vinden van een stuifmeelbron is niet bekend.

Zowel de honingbij als de hommelmel maakt gebruik van geurmerken die ze afzetten op bloemen. De honingbij gebruikt zowel afstotende als attractieve geurmerken, van de hommelmel is alleen het gebruik van afstotende geurmerken zeker (tabel 17).

Tabel 17. Verschillen in communicatie tussen hommels en honingbijen.

Kenmerken communicatie in nest	Hommelmel	Honingbij
Geur voedselbron	ja	ja
Afstand voedselbron	nee	ja
Richting voedselbron	nee	ja
Geluid	?	ja
Feromonen	ja	ja
Kenmerken communicatie in veld		
Afstotend geurmerk	ja	ja
Aantrekkelijk geurmerk	? (in laboratorium wel, in 't veld ?)	ja

8. Discussie

Onder bloeiende zilverlindes kan men in de nazomer tal van stervende en dode hommels en honingbijen aantreffen. Lang werd aangenomen dat dit werd veroorzaakt door een vorm van voedselvergiftiging door stoffen die soms in de nectar tot ontwikkeling komen (Hensels, 1981). Halverwege de negentiger jaren van de vorige eeuw werd echter een nieuwe theorie ontwikkeld, de verhongeringstheorie (Baal *et al.*, 1994). Tot op de dag van vandaag geloven vertegenwoordigers van de VBBN (Vereniging tot Bevordering van de Bijenteelt in Nederland) en De Ambrosiushoeve (Praktijkonderzoek Plant & Omgeving, WU) deze theorie niet. Baal *et al.* (1994) bevestigden deze theorie echter experimenteel. Zij concludeerden dat de nectar niet giftig is, maar dat de sterfte wordt veroorzaakt door een te grote concurrentie tussen de op de lindes foeragerende insecten. Ook honingbijen zijn vaak het slachtoffer, maar lang niet zo vaak als hommels, zeker niet als rekening wordt gehouden met het aantal hommels en honingbijen dat foerageert. Er foerageren namelijk veel meer honingbijen dan hommels op lindes.

Hommels moeten veel energie steken in het opwarmen van hun vliegspieren (Baal *et al.*, 1994). Het is goed mogelijk dat hommels hier meer energie in moeten steken dan honingbijen, omdat hommels groter zijn dan honingbijen. Een voordeel voor de hommel is dat hij sterk behaard is (Von Hagen, 1994), sterker dan de honingbij. Deze beharing isoleert goed.

Een groot verschil tussen hommels en honingbijen is de temperatuur waarbij ze vliegen. Een hommel vliegt nog bij een buitentemperatuur van 0° C (Heinrich, 1979), terwijl een honingbij het bij 13 à 14° C al voor gezien houdt (Crane, 1990) en in de kast blijft zitten. Hommels steken daarom veel meer energie in het opwarmen van hun vliegspieren. Dit kost erg veel, minstens zoveel als vliegen, volgens Surholt (1991) zelfs 44 keer zoveel. Als hommels geen energie meer hebben om zichzelf op te warmen, kunnen ze nergens meer heen vliegen. Ze vallen uit de boom en zullen de hongerdood sterven. Als de lagere vliegt temperatuur waarbij hommels vliegen (mede) het sterven van hommels verklaart, zouden de hommels juist bij lagere temperaturen moeten sterven, dat is op momenten dat honingbijen niet vliegen. Bij de linde verschijnt de eerste honingbij 's morgens tussen 6 en 7 uur (Schotman, 1977). Het is mogelijk dat de hommels nog eerder zijn, want hommels kunnen bij lagere temperaturen vliegen dan honingbijen. Lindes produceren 's ochtends pas vanaf 8 uur nectar. Mogelijk zijn hommels voor 8 uur vaak slachtoffer, omdat het dan nog koud is en er nog geen nectar beschikbaar is. 's Middags produceert de linde nectar vanaf 16 uur. Het suikerpercentage 's middags is laag (tot ruim 10%), zeker in vergelijking met het suikerpercentage 's ochtends, dat ruim 60% kan zijn (Schotman, 1977). Hierdoor kan 's middags de aanwezige nectar worden overschat. Hommels zijn hier gevoeliger voor dan honingbijen, doordat hommels een minder efficiënt communicatiesysteem hebben. In dit geval zouden 's middags de meeste dode hommels worden verwacht. Het tijdstip waarop de hommels uit de boom vallen is echter niet bekend, nader onderzoek zou kunnen helpen het verschijnsel te verklaren.

Hommels lopen vaker van bloem naar bloem dan honingbijen, die van bloem naar bloem vliegen (M. M. Kwak, persoonlijke communicatie). Omdat honingbijen telkens opvliegen, houden zij de thorax op temperatuur. Honingbijen komen dus niet voor de verrassing te staan dat zij de thorax niet meer op kunnen warmen. Bij hommels kan dit wel gebeuren. Zij lopen van bloem naar bloem, waarbij de temperatuur van de thorax kan zakken tot iets boven de buitentemperatuur. Als zij op een gegeven moment op moeten vliegen om bij een volgende bloem te komen, kunnen ze een energietekort hebben opgebouwd, waardoor ze hun vliegspieren niet meer op kunnen warmen.

Honingbijen leggen een grote voorraad voedsel aan (Gould & Grant-Gould, 1992), waardoor ze zich terug kunnen trekken in de kast. Hommels leggen geen grote voorraad aan, ze doen dat alleen om enkele regendagen te overbruggen en in de tijd dat de nieuwe koninginnen en darren uitkomen (Heinrich, 1979). Honingbijen hebben een grote voorraad nodig, omdat ze overwinteren. Deze voorraad hebben hommels niet nodig, want alleen de koninginnen overwinteren, de werksters en darren gaan dood. Doordat hun kolonies veel kleiner zijn

(enkele honderden in plaats van vele tienduizenden, Von Hagen, 1994; Crane, 1990) kunnen hommels ook moeilijker een grote voorraad aanleggen. Ze hebben veel minder foerageerders. Voor hommels is het daarom ook noodzakelijk bij lagere temperaturen te vliegen, zodat ze toch genoeg voedsel binnen krijgen voor het broed. Het is goed voor te stellen dat zij bij voorbaat al in slechtere conditie verkeren, omdat zij vanuit het nest minder voedselreserve mee kunnen nemen dan honingbijen. Als er dan concurrentie is in een boom, hebben zij minder energie over om zich terug te trekken in hun nest.

Dat hommelmeksters ouder worden dan honingbijmektsters (Von Hagen, 1994; Crane, 1990) zou hiermee nauw kunnen samenhangen. Voor hommels is een nieuwe werkster ontwikkelen misschien duurder dan zichzelf in leven houden, waardoor de leeftijd van de hommelmekster twee maal zo groot is als die van honingbijmektsters, die met genoeg werksters zijn om nieuwe werksters te ontwikkelen.

Hommels en honingbijen verschillen ook in communicatie. Honingbijen maken gebruik van aantrekkelijke geurmerken (Stout & Goulson, 2001). Zij hebben een voorkeur voor bloemen die al eerder bezocht zijn geweest door soortgenoten. Ze maken ook gebruik van afstotende geurmerken, waardoor bloemen tijdelijk worden gemeden en pas weer worden bezocht als ze gevuld zijn met nieuwe nectar. Hommels lijken in het veld geen gebruik te maken van attractieve geurmerken (Stout & Goulson, 2001). Zij maken, evenals honingbijen, wel gebruik van afstotende geurmerken en bezoeken een bloem pas weer, als de nectar is aangevuld. Het afstotende geurmerk neemt in sterkte af in de tijd, in dezelfde tijd neemt de hoeveelheid nectar weer toe. Bloemen die geen afstotend geurmerk hebben, worden allemaal door hommels bezocht. Dit zijn zowel bloemen die nectar leveren, als bloemen die (bijna) geen nectar leveren. Honingbijen bezoeken bloemen die nectar leveren echter eerder dan bloemen die (bijna) geen nectar leveren, omdat laatstgenoemde bloemen geen attractief geurmerk dragen. Door het gebruik van attractieve geurmerken slaan zij dus de bloemen die (bijna) geen nectar leveren over en kunnen hierdoor efficiënter foerageren.

Een ander verschil in communicatie is het dansen. Honingbijen kunnen door middel van de kwispeldans de precieze locatie van het voedsel weergeven. Hommels kunnen alleen weergeven dat er voedsel te vinden is, maar niet waar. Toch lijken deze twee communicatiemethodes beide efficiënt, want ook hommels waren genoeg te vinden op de lindeboom. Een belangrijk verschil is echter dat wanneer er meerdere bloeiende bomen van dezelfde soort aanwezig zijn, honingbijen hun soortgenoten naar de bomen kunnen sturen die voldoende nectar leveren. Is een boom leeggehaald, dan sturen ze hun soortgenoten daar niet op af. Hommels kunnen niet aangeven welke van de bomen genoeg oplevert en welke minder (of te weinig). Zij zullen zich aanvankelijk verdelen over de bomen en dus ook terecht komen op bomen waar niet veel te halen valt.

Honingbijen maken tijdens het dansen gebruik van geluid (Kirchner, 1993). Van hommels is niet bekend of ze dat doen, maar ze maken in ieder geval wel gebruik van feromonen (Dornhaus & Chittka, 2001). Een nadeel van feromonen ten opzichte van geluid is dat de feromonen veel langer blijven hangen dan geluid. Als hommels geen gebruik maken van geluid, maar alleen van feromonen, wordt de opwinding niet snel genoeg afgeremd. Op die manier gaan er teveel hommels op zoek naar één voedselbron, wat kan verklaren dat veel hommels tegelijk op de linde foerageren. Het gaat fout als ook honingbijen beginnen te foerageren. De concurrentie neemt toe en de hommels krijgen te weinig energie binnen. Een positief gevolg van het feit dat geur lang blijft hangen is, dat werksters die niet in het nest zijn op het moment dat een succesvolle foerageerster terugkomt, later de feromonen nog wel opmerken. Door middel van geluid kan dat niet.

Honingbijvolken hebben dus een efficiënter communicatiesysteem dan hommels en zijn veel groter dan hommelmeksters. Hierdoor kunnen honingbijen veel efficiënter foerageren en kunnen zij grotere voedselreserves opbouwen, waar foeragerende werksters bij het verlaten van de kast gebruik van kunnen maken. Hierdoor zullen ze minder snel een energietekort opbouwen en hebben ze minder kans te verhongeren dan hommels.

Er is ook een klein verschil in voorkeur voor de samenstelling van nectar tussen hommels en honingbijen. Waar hommels fructose erg waarderen (Pouvreau, 1974), hebben honingbijen juist de minste voorkeur voor fructose (Wykes, 1952). Voor mengsels hebben

beide soorten insecten een grotere voorkeur dan voor enkele suikers. Er is weinig onderzoek gedaan naar welke mengsels de meeste voorkeur hebben bij hommels en honingbijen. Duidelijk is dat beide een mengsel van drie suikers verkiezen boven een mengsel van twee suikers en honingbijen prefereren een mengsel van drie suikers ook boven een mengsel van vier suikers. Maar hoe de samenstelling van de drie suikers in een mengsel wordt gewaardeerd door hommels en honingbijen is niet bekend. Nader onderzoek naar deze samenstelling is nodig. Over de samenstelling van lindenectar is niet veel bekend. De nectar van de koningslinde bevat evenveel fructose als glucose aanwezig is (Wykes, 1953). Hommels hebben een grotere voorkeur voor fructose dan honingbijen, waardoor verwacht kan worden dat hommels een grotere voorkeur hebben voor de nectar van de koningslinde dan honingbijen. Onderzoek naar de samenstelling van lindenectar van de zilverlinde is nodig om te weten te komen of de nectar van deze boom in het voorkeursgebied van hommels ligt. Gezien het aantal hommels op zilverlindes lijkt het dat de samenstelling van zilverlindenectar in elk geval in het voorkeursgebied van de aardhommel ligt.

Om het massale sterven van hommels tegen te gaan, zouden er meer nectar- en stuifmeelleverende planten voorhanden moeten zijn in de nazomer. Voorbeelden van plantensoorten die laat in het seizoen bloeien en waarvoor hommels een voorkeur hebben zijn braam, distels, lavendel en dopheide (Fussell & Corbet, 1992). Baal *et al.* (1994) suggereerden om zilverlindes aan te planten. Zilverlindes dragen enorm veel bloemen en leveren daardoor veel nectar en stuifmeel. Voor één zilverlinde zouden enkele honderden vierkante meters aan wilde bloemen en struiken aangeplant moeten worden. Probleem hierbij is dat zilverlindes niet alleen hommels aantrekken, maar ook honingbijen en andere insecten. Het is te verwachten dat er veel honingbijen op afkomen gezien de communicatiemogelijkheden. Hierdoor blijft de concurrentie voor de hommels even groot of misschien nog wel groter. Door meer andere nectar leverende soorten aan te planten komen lindebomen minder geïsoleerd als nectarbron te staan, waardoor het overstappen naar een andere soort gemakkelijker wordt. Bovendien leveren meer plantensoorten een grotere variatie in nectarhoeveelheid en suikersamenstellingen op, zodat insecten zich beter kunnen verspreiden. Voor hommels is aanplant op korte afstand van het nest belangrijk omdat zij een beperktere actieradius dan honingbijen hebben. De concurrentie zou verder kunnen worden verkleind door het aanplanten van plantensoorten waarvan de nectar diep in de bloemen zit. In het algemeen kunnen hommels hier beter bij dan honingbijen doordat veel hommelsoorten een langere tong bezitten. Dit is ook de reden dat hommels van grote betekenis zijn voor de bestuiving van een aantal kwetsbare wilde planten.

Het fenomeen van dode insecten onder lindes valt vooral op in parken en tuinen doordat de grond onder de bomen meestal kaal is (steen of gras). In de "natuur" komt het fenomeen net zo goed voor, alleen dan valt het door de hoog begroeide ondergrond niet op.

9. Conclusies en aanbevelingen

9.1 Conclusies

- ?? In de nazomer liggen veel stervende en dode insecten onder zilver- en krimlindes. De meeste dode insecten zijn hommels en in kleinere aantallen honingbijen.
- ?? Oorzaak van deze massale sterfte is niet dat nectar van zilver- en krimlindes giftig is. De sterfte wordt veroorzaakt door een te grote concurrentie tussen de op de linde foeragerende insecten, waardoor bij hommels een energietekort ontstaat.
- ?? Hommels maken mogelijk een overschatting van de energie die ze binnenkrijgen van de nectar die de linde 's middags produceert, doordat in deze nectar het suikerpercentage veel lager is dan het suikerpercentage van de nectar die de linde 's ochtends produceert.
- ?? Hommels hebben te weinig energiereserves om hun vliegspieren op te warmen. Hierdoor kunnen ze niet naar een volgende bloem vliegen en sterven de hongerdood. Het is mogelijk dat hommels te laat signaleren dat een energietekort dreigt, doordat zij de temperatuur van de thorax kunnen laten dalen, omdat ze van bloem naar bloem lopen in plaats van vliegen, wat de honingbijen doen.
- ?? Hommels hebben in vergelijking met honingbijen een kleinere voedselvoorraad in het nest waarop ze kunnen terugvallen als ze een tekort aan energie dreigen te ontwikkelen.
- ?? Hommels en honingbijen maken beide gebruik van afstotende geurmerken. Doordat hommels, in tegenstelling tot honingbijen, geen gebruik maken van attractieve geurmerken, herbezoeken zij de bloemen die (bijna) geen nectar leveren en foerageren hierdoor minder efficiënt.
- ?? Honingbijen maken tijdens het dansen in de kast gebruik van geluid. Als hommels alleen gebruik maken van feromonen en niet van geluid, kunnen ze minder goed het aantal hommels reguleren dat op een voedselbron af gaat, doordat geur lang blijft hangen. Hierdoor kan een teveel aan hommels op dezelfde voedselbron afgaan.
- ?? Welke samenstelling van nectar hommels en honingbijen prefereren is niet bekend. Het is mogelijk dat hommels zeer sterk worden aangetrokken door lindenectar, waardoor het aantal hommels dat op de lindenectar afgaan buitenproportioneel hoog is.
- ?? Veel hommelsorten hebben een langere tong dan honingbijen. Daarom zijn hommels van grote betekenis voor de bestuiving van bepaalde wilde plantensoorten.

9.2 Aanbevelingen

?? Om het massale sterven van hommels tegen te gaan, moeten er meer nectar- en stuifmeelleverende planten en bomen worden geplant, die aantrekkelijk zijn voor hommels en niet voor honingbijen. De concurrentie tussen hommels en honingbijen kan verder worden verkleind door het aanplanten van soorten waarvan de nectar diep in de bloemen zit. Hommels kunnen hier beter bij dan honingbijen omdat ze een langere tong bezitten.

?? Verder onderzoek is nodig over de volgende onderwerpen:

- ⚡⚡ Het tijdstip van de dag waarop hommels op de grond onder de linde vallen. Is dit vooral 's ochtends, dan is het mogelijk dat hommels te vroeg beginnen met foerageren, voor de linde nectar produceert. Is dit vooral 's middags, dan is het mogelijk dat hommels de opgeleverde energie van de nectar die 's middags wordt geproduceerd, overschat.
- ⚡⚡ De buitentemperatuur waarbij de hommels uit de boom vallen. Is dat het geval bij lage temperaturen, dan speelt het gebrek aan suiker, nodig voor het opwarmen van de vliegspieren, hoogstwaarschijnlijk een grote rol.
- ⚡⚡ Het loopgedrag van hommels en honingbijen. Lopen hommels meer dan honingbijen, dan kunnen ze minder goed inschatten dat een energietekort dreigt.
- ⚡⚡ Het terugkoppelingsmechanisme van foeragerende hommels. Hebben hommels een mechanisme dat aangeeft dat de voedselbron niet meer genoeg nectar levert waardoor ze stoppen met foerageren op die plek? Of gaan ze juist door met foerageren omdat de omgeving geen alternatieven biedt?
- ⚡⚡ Het gebruik van geluid door hommels tijdens het communiceren over een goede voedselbron.
- ⚡⚡ Het doden van hommels door wespen. Neemt hierdoor het aantal dode hommels nog eens extra toe?

Literatuur

- Alford, D. V. (1975): Bumblebees. The Trinity Press, Worcester en Londen.
- Baal, T., Denker, B., Mühlen, W. & Surholt, B. (1994): Die Ursachen des Massensterbens von Hummeln unter spätblühenden Linden. *Natur und Landschaft* 69, 412-418.
- Banschbach, V. S. & Waddington, K. D. (1994): Risk-sensitive foraging in honey bees: no consensus among individuals and no effect of colony honey stores. *Animal Behaviour* 47, 933-941.
- Beutler, R. & Wahl, O. (1936): Über das Honigen der Linde in Deutschland. *Z. f. vergl. Physiologie*, 23, 301-331.
- Blom, J. van der (1996): De hommels van Nederland. Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Corbet, S. A., Saville, N. M., Fussell, M., Prys-Jones, O. E. & Unwin, D. M. (1995): The competition box: a graphical aid to forecasting pollinator performance. *J. of appl. Ecol.* 32, 707-719.
- Crane, E. (1977): Dead bees under lime trees. *Bee world* 58 (3), 129-130.
- Crane, E. (1990): Bees and beekeeping: science, practice and world resources. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Donath, H. (1989): Vergiftungen von Insekten durch den Blütenbesuch an fremdländischen Lindenarten in den DDR. *Entomologische Nachrichten und Berichte* 33 (3), 111-116.
- Dornhaus, A. & Chittka, L. (1999): Evolutionary origins of bee dances. *Nature*, 401, 38
- Dornhaus, A. & Chittka, L. (2001): Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 570-576.
- Frisch, K. von (1978): De honingbij. Uitgeverij Het Spectrum, Utrecht/ Antwerpen.
- Fussell, M. & Corbet, S.A. (1992). Flower usage by bumble-bees: a basis for forage plant management. *Journal of Applied Ecology* 29: 451-465.
- Giurfa, M. & Núñez, J. A. (1992): Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia* 89, 113-117.
- Gould, J. L. & Grant-Gould, C. (1992): De honingbij. *Natuur & Techniek*, Maastricht/ Brussel.
- Goulson, D., Hawson, S. A. & Stout, J. C. (1998): Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. *Anim. Behav.* 55, 199-206.
- Hagen, E. von (1994): Hummeln bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. *Weltbild Verlag GmbH*, Augsburg.
- Heimans, E, Heinsius, H. W. & Thijsse, Jac. P. (1983): Geïllustreerde flora van Nederland, *Versluys Amsterdam*.

- Heinrich, B. (1979): Bumblebee economics. Harvard University press, Cambridge, Massachusetts en Londen, Engeland.
- Hensels, L. G. M. (1981): Drachtplantengids voor de bijenteelt. Pudoc.
- Kirchner, W. H. (1993): Acoustical communication in honeybees. *Apidologie* 24, 297-307.
- Madel, G. (1977): Vergiftigungen von Hummeln durch den Nektar der Silberlinde *Tilia tomentosa* Moench. *Bonn. Zool. Beitr.* 28 (1/2), 149-154.
- Molegraaf, H. (1995): Insektensterfte onder linde. *Natura* 9, 219.
- Mühlen, W., Riedel, V., Baal, T. & Surholt, B. (1994): Insektensterben unter blühenden Linden. *Natur und Landschaft* 69, 95-100.
- Pouvreau, A. (1974): Le comportement alimentaire des bourdons (*Hymenoptera, Apoidea, Bombus* latr.): la consommation de solutions sucrées. *Apidologie*, 5, 247-270.
- Raaij, L. van (1998): Concurrentie tussen honingbijen en andere bloembezoekende insecten. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.
- Schotman, J. W. (1977): Handboek der moderne bijenteelt. Erich Konstapel, Groningen.
- Staudenmayer, T. (1939): Die Giftigkeit der Mannose für Bienen und andere Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 26, 644-688.
- Stout, J. C. & Goulson D. (2001): The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Animal behaviour* 62, 183-189.
- Surholt, B., Greive, H., Baal, T. & Bertsch, A. (1991): Warm-up and substrate cycling in flight muscles of male bumblebees, *Bombus terrestris*. *Comp. Biochem. Physiol.* 98A, 299-303.
- Waddington, K. D. (1995): Bumblebees do not respond to variance in nectar concentration. *Ethology* 101, 33-38.
- Wolf, T. J., Ellington, C. P. & Begley, I. S. (1999): Foraging costs in bumblebees: field conditions cause large individual differences. *Insectes sociaux* 46, 291-295.
- Wykes, G. R. (1952): The preferences of honeybees for solutions of various sugars which occur in nectar. *J. exp. Biol.* 29, 511-519.
- Wykes, G. R. (1953): The sugar content of nectars. *Biochemical Journal* 53, 294-296.