

Het wonderlijke zweefgedrag van de puntbijzweefvlieg *Eristalis nemorum*

Wopke Wijngaard

TREFWOORDEN

Balts, filmen, gedrag, Syrphidae, volgsysteem

Entomologische Berichten 74 (5): 174-179

Mannetjes van de puntbijzweefvlieg (*Eristalis nemorum*) zoeken visueel groepen bloemen af op zoek naar vrouwtjes. Donkere voorwerpen van de grootte van een vrouwtje worden benaderd en betast met de poten. Mannetjes kunnen daarna minutenlang boven een vrouwtje zweven. Wanneer het vrouwtje beweegt, volgt het mannetje heel precies. Het komt echter toch regelmatig voor dat een mannetje boven een ander donker voorwerp zweeft. Een dergelijk vergissing wordt pas bemerkt wanneer het mannetje met de poten het voorwerp raakt. Het komt ook voor dat er een kolom van twee tot vier mannetjes boven een vrouwtje zweeft. Een kolom van bijvoorbeeld vier mannetjes kan ontstaan uit een kolom van drie doordat een vierde mannetje zich erbij voegt. Hierbij worden zwevende mannetjes betast met de poten maar ook het vrouwtje. De functie van dit gedrag is nog niet duidelijk. Copulaties zijn niet waargenomen.

Inleiding

In het veld zijn insecten soms te herkennen aan een karakteristieke manier van bewegen. Veel bewegingen van insecten zijn echter net iets te snel om ze met het blote oog te kunnen volgen. Op dit moment zijn er relatief eenvoudige camera's in de handel met de mogelijkheid tot beperkt high speed (HS) filmen met bijvoorbeeld 120 of 300 beelden per seconde. Met een dergelijke camera kunnen interessante resultaten worden behaald. Hier wordt gebruik gemaakt van een Casio EX-F1 met 300 beelden per seconde en een Canon SX-40HS met 120 beelden per seconde. Met deze apparatuur is eerder het gedrag van de mannetjes van enkele soorten solitaire bijen bij het benaderen van vrouwtjes onderzocht (Wijngaard 2011). Ook de bewegingen van wolzwevers bij het leggen van een ei zijn gefilmd (Wijngaard 2012).

In dit artikel worden enkele resultaten gepresenteerd van onderzoek naar het zweven van mannetjes van de puntbijzweefvlieg (*Eristalis nemorum* (Linnaeus)).

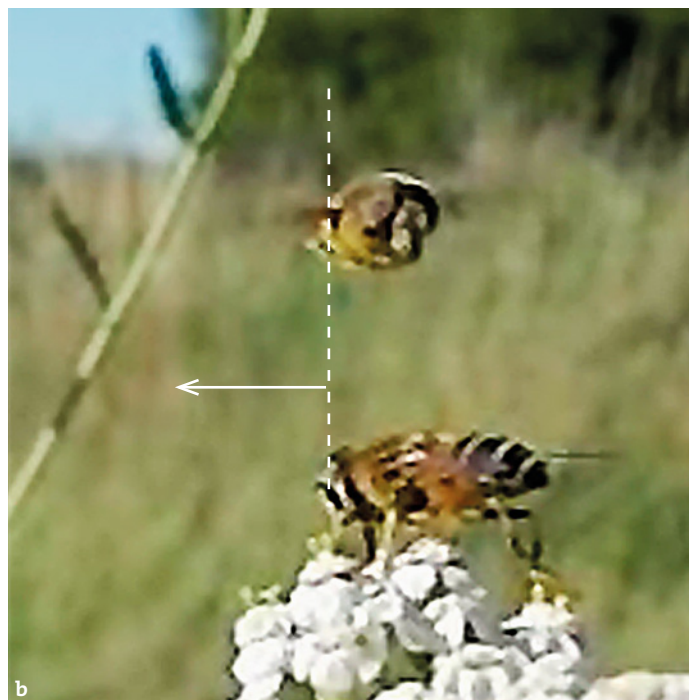
Werkwijze

In de zomer van 2009 is van april tot augustus gericht gezocht naar het zweefgedrag van *E. nemorum*-mannetjes. In de buurt van Sint-Michielsgestel werden bloemrijke bermen afgezocht, onder andere een parallelweg van de A2 en de oever van de Dommel. Bij kansrijke bermen vliegen *Eristalis*-mannetjes actief rond en benaderen zij steeds andere insecten. Bij zulke bermen werd gewacht op het optreden van het zweefgedrag. Het optreden hiervan werd in veel gevallen herkend door de karakteristieke constante toon van ongeveer 280 Hz die bij het zweven door de vleugelslag wordt veroorzaakt. Het zweven werd gedurende een tijd van maximaal ongeveer 30 s gefilmd om de bestanden niet te groot te laten worden. Wanneer dezelfde vliegen doorgingen met het zweefgedrag, werd een nieuw filmpje



1. Een mannetje *Eristalis nemorum* zwevend boven een vrouwtje. Foto: Wopke Wijngaard

1. A male *Eristalis nemorum* hovering above a female.



2. Volggedrag van een mannetje zwevend boven een vrouwtje. (a) De bloem inclusief vrouwtje beweegt naar rechts. (b) De bloem inclusief vrouwtje beweegt naar links. Het mannetje blijft steeds iets achter ten opzichte van het vrouwtje. Foto's: Wopke Wijngaard

2. Following behaviour of a male hovering above a female. (a) The flower and the female are moving to the right. (b) The flower and the female are moving to the left. The male lags behind the female.

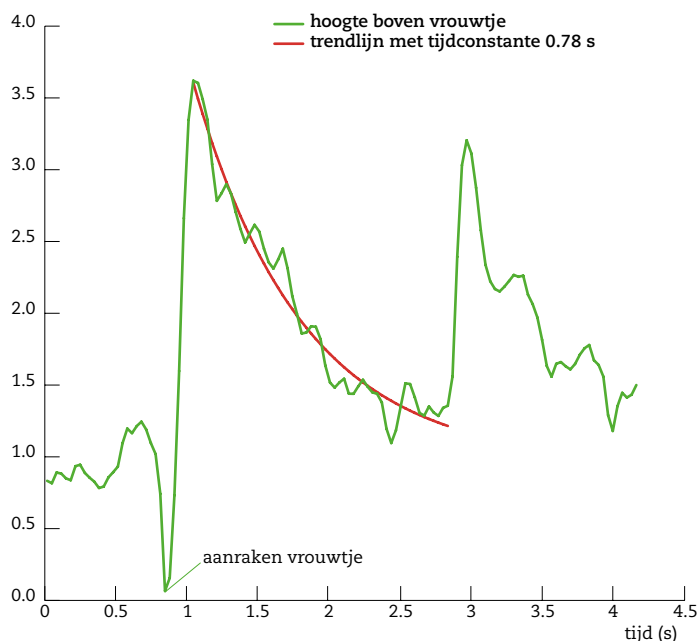
gestart. In de zomer van 2012 werd aan de Dommel bij Sint-Michielsgestel een grote activiteit van *E. nemorum* gevonden. Dit leverde een groot aantal filmpjes van zweefgedrag op, waarbij veelal het eenvoudige geval van een enkel mannetje boven een vrouwtje niet is gefilmd. In totaal werd ongeveer 400 maal zweefgedrag gefilmd. Ongeveer 160 maal betrof dit twee of

meer mannetjes boven hetzelfde vrouwtje. Fragmenten van enkele filmpjes zijn te zien op <http://www.insect-behavior.nl>.

Het gedrag van een mannetje

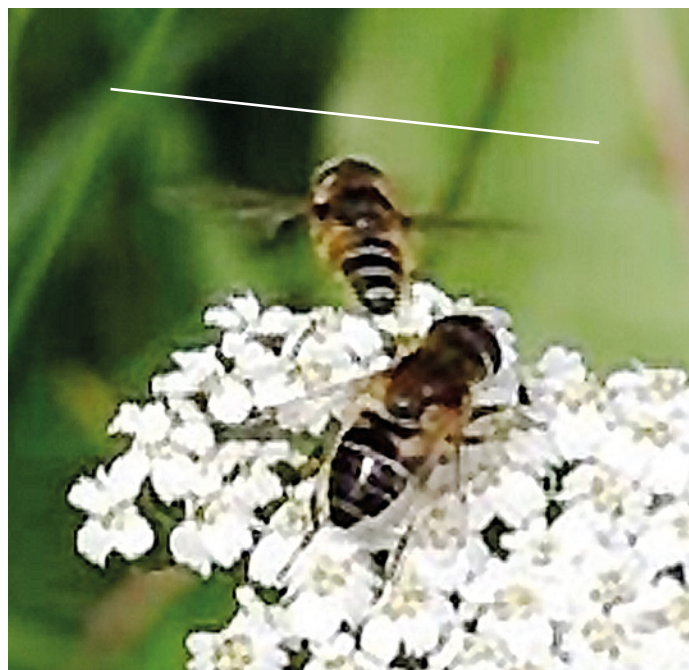
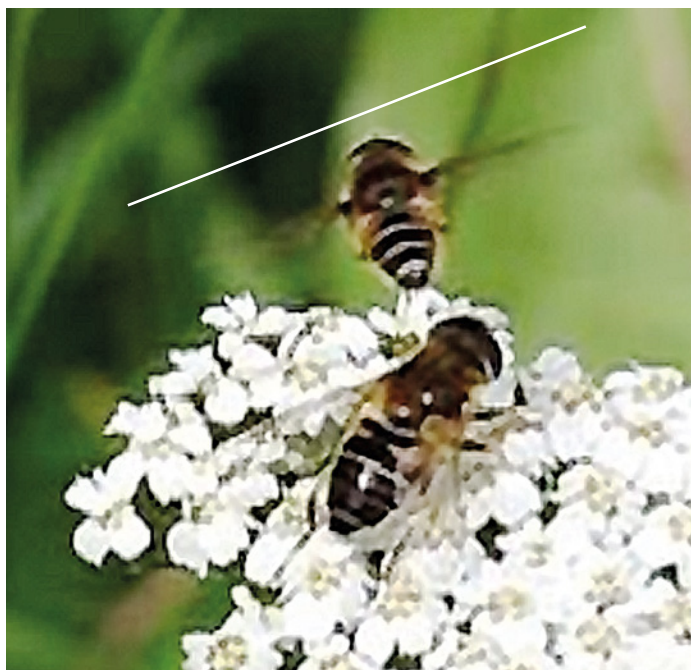
Eristalis nemorum is algemeen te vinden op groepjes bloemen van allerlei verschillende soorten. Mannetjes zoeken een groepje bloemen af op zoek naar vrouwtjes. Ieder donker voorwerp van de grootte van een vrouwtje wordt benaderd en betast met de poten. Als het mannetje een vrouwtje voelt, gaat het mannetje boven het vrouwtje zweven (figuur 1). Dit zweefgedrag is karakteristiek voor de soort (Ilf 2003, Reemer et al. 2009, Stubbs & Falk 1983). Andere soorten zweefvliegen zweven meer vrij in de ruimte. Ondanks de mogelijke test met de poten komt het toch een enkele keer voor dat een mannetje blijft zweven boven een ander donker voorwerp. Zo is eenmaal waargenomen dat een mannetje bleef zweven boven een honingbij (*Apis mellifera* Linnaeus), een uitgebloeide bloeiwijze van witte klaver (*Trifolium repens*) en een aar van smalle weegbree (*Plantago lanceolata*). Het zweven boven andere mannetjes is tweemaal duidelijk waargenomen. Het komt waarschijnlijk vaker voor, maar is door de beperkte resolutie van de filmpjes vaak niet met zekerheid te herkennen. Fouten bij het herkennen van vrouwtjes komen overigens ook bij veel andere insecten voor, bijvoorbeeld bij de mannetjes van de grijze zandbij (*Andrena vaga* (Panzer)), die soms een stukje houtskool voor een vrouwtje aanzien (Wijngaard 2011).

Het zweven van het mannetje boven het vrouwtje kan lang (enkele minuten) worden volgehouden. Als het vrouwtje beweegt doordat bijvoorbeeld de bloem waarop ze zit, beweegt in de wind, blijft het mannetje vrij precies boven het vrouwtje zweven (Wijngaard 2010). In het veld kan het mannetje op dit volgedrag getest worden door tijdens het filmen de bloem waarop het vrouwtje zit, heen en weer te bewegen. Figuur 2 bestaat uit twee beelden uit een film waarin de bloem wordt bewogen. Het mannetje blijkt dan de beweging te volgen met



3. De hoogte van het mannetje boven het vrouwtje als functie van de tijd. Na contact met het vrouwtje op tijdstip $t=0,9$ springt de verticale afstand naar een hogere waarde. Op $t=2,8$ is er weer een sprong met onduidelijke oorzaak.

3. The height of the male above the female as a function of time. After contacting the female at time $t=0.9$ the height is jumping to a higher value. At time $t=2.8$ a second jump occurs due to an unknown cause.



4. De draaiende beweging van het mannetje bij zweven boven het vrouwtje. Het linker- en het rechterbeeld geven de uiterste positie. De positie wordt aangeduid met een witte lijn. Foto's: Wopke Wijngaard

4. A male rotating along its axis hovering above the female. The left and right picture are giving the utmost position. The position is indicated by the white bar.

een kleine vertraging. Uit figuur 2 kan een ruwe schatting van de vertraging worden gemaakt. De plaats en snelheid worden berekend met de lengte van het vrouwtje als eenheid. In figuur 2 is de snelheid van het vrouwtje 10 eenheden per seconde. Het mannetje is 0,25 eenheid achter dus 0,025 s. Om dit volgedrag beter te begrijpen is een model gebruikt uit de regeltechniek (Wijngaard 2010). Dit model heeft ook zijn waarde bewezen bij een beschrijving van het gedrag van wolzwevers bij het leggen van een ei (Wijngaard 2012).

Het mannetje onderbreekt het zweven even na een tijd in de orde van grootte van 40 s door het vrouwtje met de poten kort aan te raken, soms snel enkele malen herhaald. Het zweven gaat daarna vaak gewoon weer door, maar begint eerst wel op een grotere hoogte, die daarna met een tijdconstante van ongeveer 1 s weer naar de oorspronkelijke waarde gaat (figuur 3).

Het is duidelijk dat het mannetje de afstand tot het vrouwtje kan meten. Mogelijk speelt hier een aparte draaiende beweging van het lichaam rond de lengteas een rol. Deze draaiende beweging heeft een frequentie van ongeveer 7 Hz. Hiermee scant het mannetje de omgeving (figuur 4).

Twee mannetjes

Het komt regelmatig voor dat er twee mannetjes boven een vrouwtje zweven op de manier van figuur 5. Deze situatie kan ook enige tijd, bijvoorbeeld 20 s, duren.

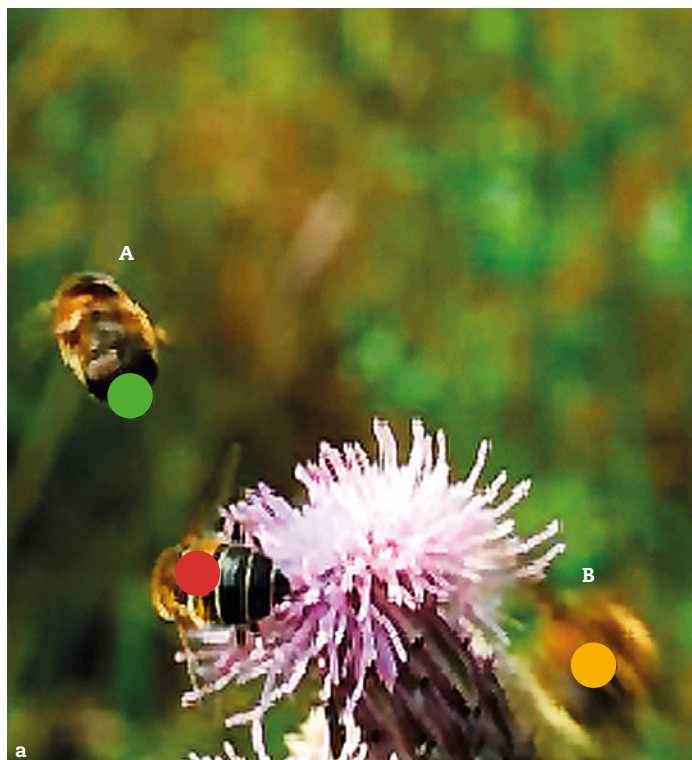
Een dergelijke kolom van twee mannetjes kan ontstaan wanneer er een mannetje boven een vrouwtje zweeft en een tweede mannetje zich hierbij voegt. Dit gaat in een vast patroon. Dit wordt hier beschreven aan de hand van enkele beelden uit een film (figuur 6).

In de uitgangssituatie zweeft een mannetje, we noemen hem A, boven een vrouwtje. Een tweede mannetje B komt erbij,



5. Twee mannetjes zweven boven een vrouwtje. Foto: Wopke Wijngaard

5. Two males hovering in a column above a female.



6. Ontstaan van een kolom van twee mannetjes. (a) A zweeft boven het vrouwtje en B komt er aan (rechts onder). (b) B raakt A met de poten. (c) B raakt het vrouwtje. (d) B blijft zweven boven het vrouwtje en A blijft zweven boven B. Foto's: Wopke Wijngaard

6. Formation of a column of two males. (a) A is hovering above the female and B is coming in at the right. (b) B is touching A with its legs. (c) B is touching the female with its legs. (d) B is hovering above the female and A is hovering above B.

mogelijk aangetrokken door het zoemgeluid. Vaak vliegt B eerst richting A om vervolgens A met de poten af te tasten. Vervolgens probeert B contact te maken met het vrouwtje. Als dit gelukt is gaat B mee zweven. In de figuur gaat B uiteindelijk boven het vrouwtje zweven en gaat A verder boven B zweven. Het geheel duurt minder dan 2 s.

Wanneer twee mannetjes boven een vrouwtje zweven, gebeurt dat meestal op de manier van figuur 5, waarbij de mannetjes boven elkaar zweven. De mannetjes lijken niet agressief

op elkaar te reageren. Nadat het onderste mannetje contact heeft gemaakt met het vrouwtje worden vaak de posities gewisseld. Soms ontstaat er ook voor kortere tijd (enkele seconden) een situatie waarin de mannetjes op hetzelfde niveau boven het vrouwtje zweven (figuur 7). Het lijkt in eerste instantie dreiggedrag, maar kan beter worden verklaard door eenvoudig aan te nemen dat beide mannetjes zo op dezelfde hoogte boven het vrouwtje kunnen zweven zonder dat de vleugels in contact met elkaar komen.



7. Twee mannetjes zweven boven een vrouwtje op dezelfde hoogte.
Foto: Wopke Wijngaard
7. Two males are hovering above a female at the same height.

Meer mannetjes boven een vrouwtje

Er kan zich hier ook een derde mannetje en zelfs een vierde aan toevoegen. Dit hangt af van het aantal mannetjes in de buurt. Als er veel mannetjes aanwezig zijn, wordt de kolomstructuur erg vaak verstoord. Dan is het meer een chaotisch geheel van door elkaar vliegende mannetjes. Het grootste aantal mannetjes dat door mij zwevend voor enige tijd in een kolomvorm is waargenomen, is vier (figuur 8).

Discussie

Het zweefgedrag van mannetjes *E. nemorum* is ongetwijfeld onderdeel van de balts. Vreemd genoeg is geen duidelijke copulatie waargenomen. Het mannetje raakt het vrouwtje wel zo nu en dan met de poten of soms heel even gedurende ongeveer 1/100 s met de achterlijfspunt, maar dit is zeker geen copulatie. De vliegen verdwijnen na het zweven steeds uit het gezichtsveld of gaan alleen verder. Ook voor soorten zweefvliegen waarvan de mannetjes vrij zweven is het overigens niet altijd duidelijk of ze vliegend of zittend paren (Reemer et al. 2009). Het beschreven zweefgedrag van *E. nemorum* zal toch een functie moeten hebben, omdat het anders in de loop van de evolutie verdwenen zou moeten zijn. Andere vliegen kunnen op dezelfde manier zweven. Zo kan de snorzweefvlieg (*Episyrphus balteatus* De Geer) boven een bloem blijven zweven als de landing op de bloem wordt verhinderd door de bloem te bewegen. *Episyrphus balteatus* vertoont dit gedrag echter niet tijdens de balts. Vrouwtjes van de gewone wolzwever (*Bombylius major* (Linnaeus)) zweven boven de nestingen van zandbijen om daarin hun ei te schieten. Er zijn dus meer soorten vliegen die tot zweefgedrag op de manier van *E. nemorum* in staat zijn. Toch lijkt dit zweefgedrag tijdens de balts niet bij andere soorten voor te komen.

Besluit

Op de consumentenmarkt zijn enkele camera's beschikbaar die geschikt zijn voor het bestuderen van relatief snelle bewegingen van insecten. Dit maakt onderzoek aan het gedrag in het veld eenvoudiger. Met 120 beelden per seconde kunnen al veel



8. Deze kolom van vier zwevende mannetjes bleef voor meer dan 15,5 s intact, ontstaan uit een kolom met drie mannetjes waar zich een vierde aan toevoegde. Foto: Wopke Wijngaard

8. This column of four hovering males remained intact for more than 15.5 s. The column originated from a column of three males to which a fourth male added himself.

zinnvolle waarnemingen worden gedaan. De figuren 4, 6, 7 en 8 zijn afkomstig van filmpjes gemaakt met de Canon camera met 120 beelden per seconde. Een nadeel is nog dat de verhoogde snelheid ten koste gaat van het aantal pixels. Dit betekent dat slechts bewegingen kunnen worden vastgelegd in een beperkt beeldveld: er moet steeds een compromis worden gesloten tussen de grootte van het beeldveld en de benodigde resolutie. Dit is een van de redenen waarom het zweven van *E. nemorum* zich goed leent voor filmen omdat het zweefgedrag zich hier in een klein beeldveld afspeelt.

De beschrijving van dit gedrag is nu redelijk compleet. De toepasbaarheid van een regeltechnisch model (Wijngaard 2010) plaatst het zweefgedrag in een bredere context van positieregeling door insecten. Verder onderzoek kan worden gedaan naar het belang van het bij het zweven geproduceerde geluid. Er kan ook nog worden gezocht naar een eventuele reactie van het vrouwtje op de zwevende mannetjes.

Literatuur

- Cliff D 2003. Observations on the hovering habits of some Syrphid species. Hoverfly Newsletter 35: 7-8.
- Reemer M, Renema W, Van Steenis W, Zeegers Th, Barendregt A, Smit JT, Van Veen MP, Van Steenis J & Van der Leij LJJM 2009. De Nederlandse zweefvliegen (Diptera Syrphidae). Nederlandse Fauna 8. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland.
- Stubbs A. & Falk SJ 1983. British Hoverflies. British Entomological and Natural History Society.
- Wijngaard W 2010. Accuracy of insect position control as revealed by hovering male *Eristalis nemorum*. Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 21: 75-84.
- Wijngaard W 2011. The guidance system of male solitary bees chasing females. Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 22: 47-60.
- Wijngaard W 2012. Control of hovering flight during oviposition by two species of Bombuliidae. Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 23: 9-20.

Geaccepteerd: 14 augustus 2014

Summary

The curious hovering behaviour of the hoverfly *Eristalis nemorum*

Some relatively simple cameras deliver possibilities that are of much use for studying the movements of insects. As an example the hovering behaviour of males of the hoverfly *Eristalis nemorum* has been studied by filming with 300 and 120 frames per second. Males of *E. nemorum* visually search patches of flowers for females. Dark objects with roughly the size of a female are approached and touched with the legs. After detecting a female, the male enters a hovering state. In this state, the male follows the female precisely. However, in some cases the male will start hovering above another dark object. This error will become manifest when the male is touching the object with its legs. A column of two males hovering above a female may also occur. A column of four males has been observed incidentally. This formation originated from a column of three hovering males joined by another male after touching some of the present males and the female. The relation of this hovering behaviour with copulation is not yet clear. A real copulation has not been observed.



Wopke Wijngaard
Dahliastraat 9
5271 HB Sint-Michielsgestel
wopke.wijngaard@home.nl