

Diversiteit en concurrentie bij bijen

Hayo H.W. Velthuis

TREFWOORDEN

Apidae s.l., bescherming, biodiversiteit, bloembezoek, concurrentie, evolutie

Entomologische Berichten 72 (1-2): 6-13

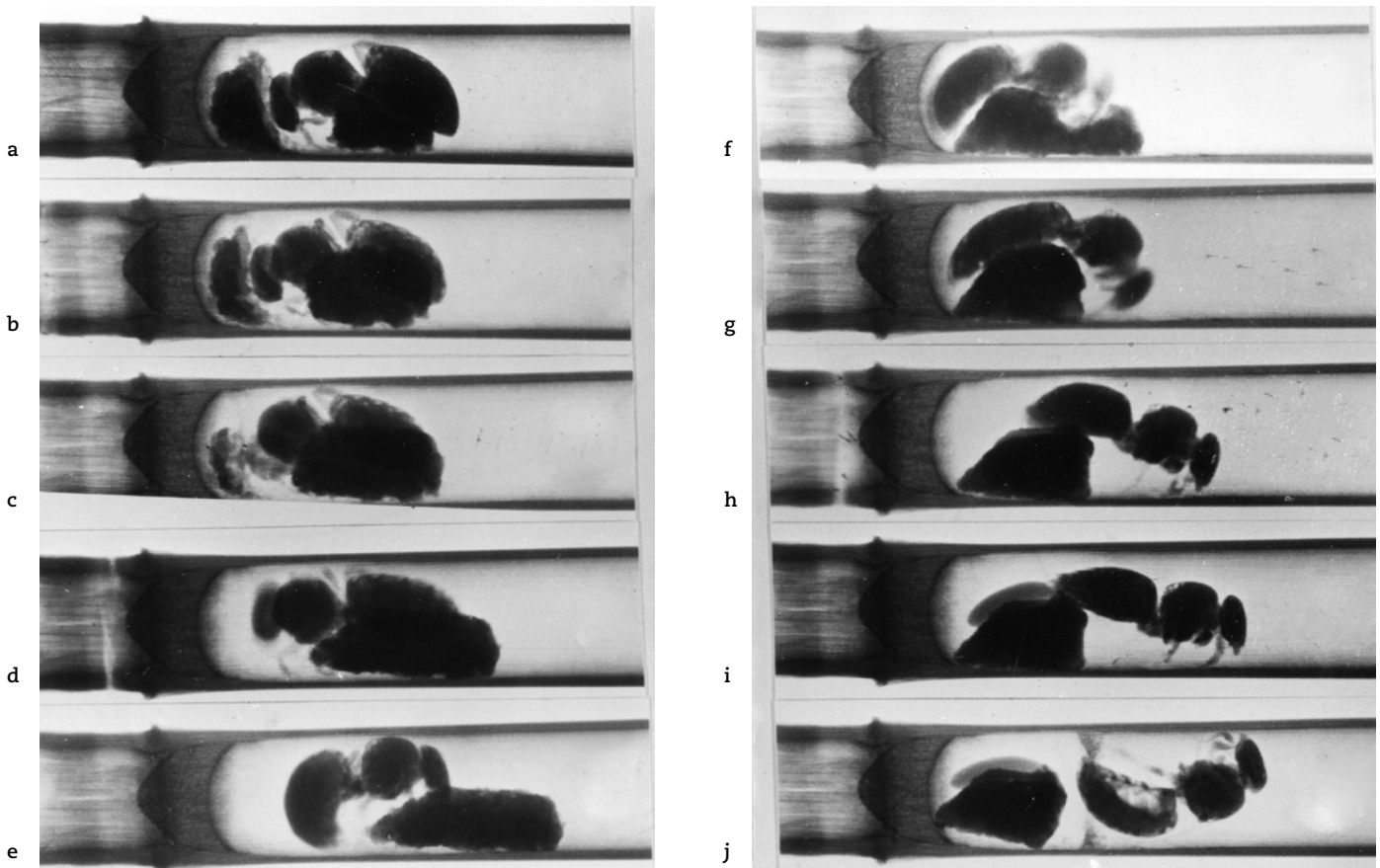
Bijen vormen een grote groep insecten, die is geëvolueerd sedert het Krijt en nu ongeveer 20.000 soorten omvat. Hun afhankelijkheid van bloemen voor het vergaren van voedsel, voor zowel zichzelf als voor hun larven, verklaart het evolutionair uiteenwaaieren van de bloemplanten in een groot aantal soorten, in samenhang met het ontstaan van een groot aantal bijensoorten, die zich tegelijkertijd specialiseren op die verschillen in de plantenwereld. Vrijwel al die bijensoorten nestelen solitair, minder dan vijf procent leeft in een primitieve dan wel meer complexe kolonie. De diversiteit in lichaamsgrootte, in de relatieve lengte van de tong en in een aantal andere lichaamskenmerken, is gekoppeld aan de mate van efficiëntie waarmee het voedsel kan worden verzameld: het gaat om de kosten en baten van de uit te voeren gedragingen. Deze diversiteit werd verkregen door aanpassingen aan de variatie in bloemvormen, die weer voortvloeide uit de concurrentie onder de plantensoorten om het binden van de bestuiver. Het stuifmeel van de verschillende bloemplanten kent belangrijke verschillen in de aminozuursamenstelling en het gehalte aan eiwitten. Door zich te specialiseren op een bepaalde plantensoort heeft een aantal soorten bijen bereikt dat ze hun larven kunnen voorzien van voedsel met een stabiele voedingswaarde. Zulke oligolectische soorten moeten dan wel hun hele levenscyclus afstemmen op die van hun voedselplanten, een aanzienlijke inperking van hun flexibiliteit vergeleken met de polylectische soorten. De laatsten kunnen het hele zomerseizoen broed produceren. Concurrentie speelde dus een grote rol in de evolutie van de bijen. Hoe is dat op korte termijn, in het reilen en zeilen van een lokale populatie? Is concurrentie tussen soorten een belangrijke oorzaak van de verarming van onze bijenfauna? In dit artikel wordt gesteld dat bij interspecifieke concurrentie, dankzij het evolutionaire specialisatieproces, doorgaans uitwijkmogelijkheden bestaan. De hoofdoorzaak van de verarming ligt in het veranderde grondgebruik en de overgang van handarbeid naar gemechaniseerd terreinbeheer, ook in terreinen waar bescherming van de natuur een van de doelstellingen is. Naast het gebrek aan financiële middelen is het ons gebrek aan inzicht in de complexiteit van ecosystemen dat ons hier opbreekt.

Bijen en planten, een nauw verband

Bijen ontstonden in de geologische periode van het Krijt, ongeveer 120 miljoen jaar geleden, als afsplitsing van graafwespen (Grimaldi & Engel 2005). Ze specialiseerden zich op het gebruik van stuifmeel als eiwitbron voor hun larven, inplaats van het jagen op dierlijke prooien, zoals de graafwespen doen. Dat stuifmeel vonden ze in de bloemen van de Angiospermen, een plantengroep die in dezelfde periode ontstond. Dat leidde tot een onderlinge afhankelijkheid, zij het niet tot de harmonieuze relatie tussen plant en bezoeker die er zo vaak van is gemaakt. Lang niet alle bloembezoek draagt bij aan de bestuiving. De plant biedt nectar of olie aan, een energiebron waarmee bestuivers worden aangelokt, maar het stuifmeel is daar in eerste instantie niet voor bedoeld. Alleen bij een insect dat aan welomschreven specificaties van grootte en gedrag voldoet zal het stuifmeel op de juiste plek van het lichaam terecht komen, met als mogelijk gevolg dat stuifmeel wordt overgebracht naar een andere bloem en daar tot zaadvorming zal leiden. Planten hebben er dan ook alle belang bij dat een dergelijke bezoeker het stuifmeel over-

brengt naar een exemplaar van dezelfde plantensoort. Dat is de evolutionaire kracht die ertoe heeft geleid dat we nu een groot aantal plantenfamilies kennen met zeer verschillende bloemen. Deze verschillen betreffen de bouw van de bloem, de grootte, de kleur en de geur (Meeuse 1961, Barth 1985). Dankzij hun leervermogen zijn bijen in staat efficiënt op zoek te gaan naar nog een exemplaar van diezelfde plantensoort, nadat ze een bloem met een grote hoeveelheid voedsel hebben gevonden. Bestuivers zijn geen weldoeners, voor hen is het verzamelen van veel voedsel in zo kort mogelijke tijd van belang. Om een goede bestuiver te zijn moeten ze worden gemanipuleerd door de plantensoort. Het is deze concurrentie tussen de plantensoorten om de diensten van de bestuivers die veel heeft bijgedragen aan het ontstaan van de enorme verscheidenheid onder de bloemplanten. Hun bloemen moeten voor deze diensten niet alleen herkenbaar zijn, maar ook aantrekkelijk.

Verskillende diergroepen leveren goede bestuivers: we vinden ze onder de kevers, de vliegen, de vlinders, de bijen, zowel als onder sommige zoogdieren en vogels. Zij kwamen



1. *Xylocopa sulcatipes*, een houtbij uit het woestijngebied van het Midden-Oosten. Deze bij nestelt in holle stengels, zoals van de rietsoort *Arundo donax*. De röntgenfoto's tonen verschillende stadia van het maken van een broedcel. Eerst werd er gedurende enkele dagen voldoende stuifmeel en nectar verzameld, dat tegen de nodus in de plantenstengel werd gedeponeerd. (a-c) De bij meet eerst met haar poten de omvang van de voedselvoorraad en begint dan het voedsel te vermengen, door het onder zich te harken. (d) Dan wordt de wand nauwkeurig gelikt, wellicht om een bescherming tegen schimmels en bacteriën aan te brengen. (e-g) Nu keert de bij zich om, harkt het voedsel terug en maakt een compact bijenbrood van specifieke vorm. (h) Dan drukt ze met haar achterlijf een geul in de bovenzijde van het brood, (i) waarin vervolgens het ei wordt gedeponeerd. Let op de grootte van het ei. Hierna zwiept ze met het achterlijf tegen het bijenbrood, waardoor dat wordt verplaatst en de onderkant vrij komt van de celwand. (j) Dan knaagt ze vezels van de binnenzijde van het wandgedeelte gelegen voor de broedcel, die ze gebruikt om een tussenschot te maken dat de cel afsluit. Dit tussenschot dient tevens als bodem voor de volgende cel, waarvoor het wijfje de volgende dag begint te fourageren. Foto's: Yvonne Wolf

1. *Xylocopa sulcatipes*, a carpenter bee from the desert regions of the Middle East. This bee nests in hollow stems, such as from the reed *Arundo donax*. The x-ray pictures show the process of making a brood cell. Collection of a sufficient amount of pollen and nectar takes a few days. This material is provisionally deposited against the nodus of the reed stem. The preparation of the bee bread starts by measuring the quantity of food deposited by embracing it with the legs. (a-c) A thorough mixture of the food is achieved by scraping it away and depositing it underneath the abdomen. (d) Subsequently, the wall of the brood cell is meticulously licked, perhaps to apply some protection against fungi and bacteria. (e-g) Then the bee turns and rakes the food back to the end of the tunnel, making a compact bee bread of a specific shape. (h) With the abdomen a depression is made in the top side of the bee bread, (i) in which the egg is deposited. Note the large size of the egg. By a sweep of the abdomen, the position of the bee bread is changed so that it lies free from most of the cell wall. (j) Finally, the female gnaws fibres from the tunnel wall in front of the brood cell, which she uses to construct a cell partition. This partition also functions as the bottom of the second cell. The next morning the female starts foraging for this cell.

op verschillende momenten in de evolutie van de bloemplanten op het toneel. Van hen zijn de bijen bijzonder, in de zin dat ze de bloem niet alleen opzoeken om zichzelf te voeden, maar ook om de producten van de bloem te verzamelen voor de voeding van hun nageslacht. Dat betekent dat zij veel meer bloemen bezoeken dan voor hun eigen voeding nodig is, en dat maakt dat zij van een grote betekenis zijn geweest voor de evolutie van de bloemplanten (Barth 1985).

Er zijn op dit moment tenminste 16.000 en mogelijk wel 20.000 soorten bijen, al naar de taxonomische inzichten en na extrapolatie van nieuwe vondsten, want nog lang niet alle soorten lijken te zijn ontdekt en beschreven (Michener 2000). Dit grote aantal is het gevolg van specialisatie en differentiatie, waarmee onderlinge concurrentie uit de weg wordt gegaan. De soorten verschillen in allerlei opzichten. Zo is de kleinst bekende levende soort 1,8 mm lang, en de grootste 3,9 cm. Dat is een verschil even groot als dat tussen een konijn en een olifant.

Nestbouw en voortplanting

Wat betreft nestbouw en voortplanting zijn bijen erg eenvormig (zie figuur 1). Bijen zijn, op enkele uitzonderingen na, solitair nestelende dieren. Deze soorten vertonen het volgende stereotyped gedrag: een wijfje graaft een gang, in de grond of in een deel van een plant, of maakt gebruik van een al bestaande gang (Michener 1974, 2000). Aan het eind van de gang ontstaat haar eerste broedcel; ze legt er een voorraad voedsel aan voor haar eerste nakomeling. Het voedsel is doorgaans een mengsel van stuifmeel en nectar. Met haar poten meet ze met zekere regelmaat hoeveel er al werd verzameld en indien dat genoeg is, wordt een compacte bal gekneed. Daarop legt ze een ei. Dan wordt een wand geconstrueerd die deze eerste cel afsluit en begint het wijfje met het verzamelen van proviand voor een aan te leggen tweede broedcel, enzovoort. Dit is in een simpele tunnel. In tegenstelling daarmee maken sommige groepen bijen een vertakt gangstelsel. Het aantal broedcellen is doorgaans heel beperkt, niet meer dan 10-15. Gemiddeld produceert een



2. De grote zijdebij, *Colletes cunicularius* (Linnaeus), is gespecialiseerd op wilgen. Ze nestelt in zandige grond, zoals de rivierduintjes van onze grote rivieren, in zandaufgravingen en in de duinen, soms in een aggregatie met heel veel nesten bij elkaar. Foto: Tim Faasen

2. *Colletes cunicularius* (Linnaeus) is specialist on willow catkins. It nests in sandy soils, such as the deposits alongside the larger rivers, in sand pits and in the coastal dunes, sometimes in large and dense aggregations.

vrouwte evenveel zonen als dochters en meestal is er maar één generatie per jaar. Uit een gemiddeld nest komen dus in een volgende ronde ten hoogste 5-8 nieuwe nesten voort. Het gevolg is, dat een populatie bijen maar heel langzaam toeneemt. Bij veel andere insecten worden per vrouwte tientallen, zo niet honderden eieren geproduceerd. Bijen daarentegen investeren in broedzorg: zij bouwen een nest dat de nakomelingen veel bescherming biedt en ze voorzien de cellen van prima voedsel. Bovendien leggen ze een extreem groot ei (Iwata & Sakagami 1966), waaruit een uit de kluiten gewassen larf tevoorschijn komt. In vergelijking met andere insecten is de overlevingskans van de jeugdstadia daardoor erg hoog.

Daarnaast zijn er, in allerlei overgangen vanuit de solitaire leefwijze, sociale bijen. Daarmee worden niet die soorten bedoeld waarbij een aantal nesten vlak bij elkaar te vinden zijn. Dat noemen we aggregaties (zie figuur 2). Onder sociaal verstaan we hier dat er meerdere vrouwelijke individuen in het nest zijn en waarbij ééntje, de koningin, de eieren legt en de anderen haar behulpzaam zijn bij de verzorging van het broed, bij het (groter) maken en het verdedigen van het nest. Samen vormen die sociale soorten minder dan vijf procent van alle bijensoorten. Het zijn vooral de hommels, de tropische angellose bijen en de honingbijen die dan in het oog springen, maar er zijn ook veel overgangen van solitair naar sociaal bij de Halictidae (groefbijen) en de Xylocopinae (erts- en houtbijen). Het zijn deze laatste groepen bijen die voor het begrip van de ecologische aanleidingen van die overgang en de mechanismen die daarbij een rol spelen van bijzondere interesse zijn (figuur 3).

Diversiteit

Tussen al die soorten bijen, zowel bij de solitaire als de sociale, bestaan op diverse terreinen verschillen. Genoemd werd al het verschil in lichaamsgrootte. Dat verschil brengt met zich mee dat kleine bijtjes zich kunnen voldrinken aan bloemen met een kleine hoeveelheid nectar, terwijl grote bijen die bloemen juist links laten liggen. Het vliegen kost een grote bij veel meer energie en het is de economie van kosten en baten die hier doorslaggevend is (Heinrich 1979). Maar groot zijn heeft ook z'n voordelen: grote bijen vliegen vaak over grotere afstanden vanaf het nest naar voedselbronnen dan kleine bijen, mits het zeer rijkdragende bronnen zijn. Er zijn ook belangrijke verschillen in de lengte van de tong ten opzichte van het lichaam: met een relatief lange tong kan een bij dieper in de bloem reiken, een aanpassing dus aan trechtervormige, nauwe bloemen. Maar op vlakke bloemen zit de lange tong eerder in de weg. Tonglengteverschillen bij bijen van dezelfde afmeting leiden dus al gauw tot verschillen in voorkeuren voor plantensoorten in een biotoop (Ranta & Lundberg 1980).

Ook in het gedrag zijn er verschillen. Zo zijn er onder de bijen belangrijke verschillen in de manier waarop stuifmeel wordt geoogst en getransporteerd (Zie Westrich, 1989). Vrijwel alle bijen hebben een sterk behaard borststuk en deze haren hebben de merkwaardigheid dat ze vertakt zijn. Die haardos vangt de loskomende stuifmeelkorrels op wanneer de bij ze van de meeldraden haalt. Onbehaarde bijen, zoals de soorten van het geslacht *Hylaeus*, transporteren het stuifmeel in hun maag. Behaarde bijen hebben een speciaal verzamelapparaat, zoals korfjes aan de poten of borstels aan de buikzijde, waarin het stuifmeel naar het nest wordt getransporteerd. Bij de meeste



3. Uit iedere nestopening van de eiken-zandbij, *Andrena ferox* Smith, kunnen tientallen wijfjes naar buiten komen om te fourageren. De soort heeft in de grond een samengesteld nest met een sterk vertakt gangenstelsel, waaraan de broedcellen zich bevinden. De aard van de samenlevingsvorm is onbekend: heeft ieder vrouwtje daarbinnen een eigen territorium waar ze haar voortplanting kan realiseren, of zijn er dominante vrouwtjes die parasiteren op de activiteiten van andere vrouwtjes? Foto: Tim Faasen

3. From each nest opening of *Andrena ferox* Smith tens of females may emerge to forage. The bee has in the soil a complex nest consisting of branching tunnels with neighbouring brood cells. So far the nature of this living together remains unknown: does each female have her own territory where she will be able to realise her own reproduction, or are there dominant females among them that parasitize on the activities of the other females?

soorten planten splijten de helmhokken in de lengte open wanneer het stuifmeel rijp is. Bij andere planten komt er aan het uiteinde van de helmhok een ronde opening en het stuifmeel komt pas vrij wanneer de helmhok wordt geschud. Sommige soorten bijen verstaan de kunst van het schudden: door het borststuk met behulp van de vliegspieren te laten trillen schudden ze het stuifmeel uit het kokertje. Het is de reden waarom aardhommels in de tomatenkassen zulke goede bestuivers zijn in vergelijking met de honingbijen, die de kunst van dit vibreren niet beheersen.

Stuifmeel dient als eiwitbron voor de larve en de kwaliteit van stuifmeel is dan ook van groot belang. Nu verschillen plantensoorten onderling sterk in het gehalte aan eiwit van een stuifmeelkorrel en ook in de samenstelling van dat eiwit, dat wil zeggen uit welke aminozuren het is opgebouwd (Stanley & Linskens 1974). Bij het maken van het bijenbrood in een broedcel kan een wijfje waarschijnlijk alleen meten hoeveel ze heeft verzameld, de voedingswaarde zal haar onbekend blijven. Mogelijk is het eiwitgehalte en de aminozuursamenstelling een reden waarom er zoveel solitaire bijen zijn die zich gespecialiseerd hebben op een enkele of enige zeer verwante plantensoorten. Ze worden oligolectisch genoemd, ter onderscheiding van de polylectische soorten waarbij een veel grotere lijst planten op het menu voor de larven staat. Oligolectie brengt stabiliteit met zich mee. Maar het betekent ook, dat zulke soorten slechts kunnen voorkomen daar waar hun voedselplant is te vinden. Bovendien moeten ze hun hele levenscyclus afstemmen op de periode waarin de voedselplant bloeit (figuur 4-5). Je kunt ze dan ook maar gedurende enkele weken per jaar zien vliegen, de rest van het jaar zitten ze, als prepop of jonge adult, in het nest verscholen. Polylectische soorten, omdat ze generalist zijn en veel minder afhankelijk van de bloeiperiode en de mate van aanwezigheid van één soort voedselplant, kunnen over een langere periode fourageren. Dat geeft ze de mogelijkheid om verschillende generaties per seizoen te hebben. Bij sociale soorten kan het wijfje het lange seizoen gebruiken om meerdere broedsels achter elkaar te produceren, waarbij het eerste broedsel, van louter wijfjes, haar helpt bij het grotere tweede broedsel.

De vrouwtjes uit dat eerste broedsel leggen doorgaans geen eieren. Maar bij sommige soorten doen ze dat wel en produceren zij de mannetjes van het tweede broedsel. Vrouwtjes uit het tweede broedsel paren met deze mannetjes, overwinteren en stichten het volgende jaar de nieuwe nesten.

Al een aantal jaren geleden deed ik mee aan een project van de botanische tuin in Utrecht, waar de hoogste klassen van lagere scholen op werkbezoek kwamen. Eén van de projecten was kinderen in een hoekje van de tuin te laten registreren welke insecten de bloemen van de verschillende plantensoorten bezochten. We lieten ze eerst kennismaken met de verschillende hommelssoorten, die door de kleurtekening goed waren te onderscheiden, en vervolgens met de honingbijen en een groefbijsoort. Daarna lieten we de kinderen per bloemsoort noteren door welke bijensoorten ze bezocht werden. In enkele uren namen deze kinderen de grote verschillen waar tussen deze bijen in hun bloemvoorkeuren, ja ze zagen dat van bepaalde hommelssoorten de kleine exemplaren een bepaalde plant wel bezochten, terwijl de grotere exemplaren er niet op voorkwamen.

Concurrentie binnen een soort

Al die veelvormigheid en soortendifferentiatie heeft te maken met de rol van onderlinge concurrentie in hun evolutie, bij zowel de planten als bij hun bestuivers. De grootste concurrentie ondervinden ze van soortgenoten, die hebben immers exact dezelfde eisen voor wat betreft de omstandigheden om te groeien en zich voort te planten. Is de concurrentie onder de exemplaren van een bijensoort in een bepaald gebiedje groot, dan resulteert dit in een vermindering van het gemiddelde aantal nakomelingen dat zij zullen produceren. Het is in dat licht interessant dat er zoveel genera zijn van koekoeksbijen: dit zijn soorten die gebruik maken van het nest en de broedcellen van een andere bijensoort. De larve van de koekoeksbij gebruikt het voedsel dat bestemd was voor de gastheerlarve. Van de in ons land gevonden soorten bijen is rondweg zo'n 30% parasiet (Peters et al. 1999)! Doorgaans parasiteren zij op nauw verwante bijensoorten. Dit kan een aanwijzing zijn dat de concurrentie



4. De vroege zandbij, *Andrena praecox* (Scopoli) nestelt in zandige grond. Het is een oligolectische soort die is gespecialiseerd in het verzamelen van nectar en stuifmeel van de verschillende soorten wilgen. Je kunt deze bijen dan ook alleen in het vroege voorjaar aantreffen. Foto: Tim Faasen

4. *Andrena praecox* (Scopoli) nests in the soil. It is an oligolectic species specialized in the collection of nectar and pollen from willow species. Consequently, the bee can only be seen during early Spring.

tussen soortgenoten heeft geleid tot het ontstaan van een gastheersoort en een parasiet.

Naast concurrentie om het larvevoedsel speelt ook de overname van het nest een rol. Het graven van een lange tunnel om onderin broedcellen te maken is een zware klus. Als gevolg van die werkzaamheden kunnen we bij veel bijen duidelijke slijtage aan de kaken waarnemen, in een mate die doet veronderstellen dat ze niet een tweede nest zouden kunnen maken. Een nest is voor zulke soorten een heel waardevol bezit. Van de vele te noemen voorbeelden van de waarde van het nest kies ik het volgende: Bij in de natuur aangetroffen hommelnesten, die worden begonnen door een solitaire koningin, kunnen we nogal eens de lijken vinden van andere koninginnen van dezelfde soort. Dit hoeft niet te duiden op een groot gebrek aan geschikte plekken om een nest te beginnen, het kan zeer wel gaan om de meerwaarde van een nest waarin al flink wat energie werd geïnvesteerd. In het hommelnest ontstaan als eerste jonge werksters, die de koningin helpen het nest te laten uitgroeien, waarna later in de broedcyclus van de kolonie uit de vrouwelijke eitjes koninginnen gaan ontstaan en dan is het ook de tijd dat de eitjes voor de mannetjes worden gelegd. Het kan dus heel lucratief zijn om van een soortgenoot, in de beginfase van de ontwikkeling van het nest, te proberen dit over te nemen. In het verlengde daarvan lijkt het ontstaan van een koekoekshommelsoort, op een evolutionaire tijdschaal, dan om de hoek te liggen.

Achteruitgang van soorten en aantallen

De urgentie onze in de natuur voorkomende bijensoorten te beschermen, staat sterk in de aandacht. Inderdaad gaan veel van

onze wilde bijen sterk in aantal achteruit en sommige soorten werden al decennia lang niet meer gezien. Dat heeft in de eerste plaats te maken met de versobering van onze flora, zowel in soortenrijkdom als in arealen van voorkomen. Met name oligolectische soorten zijn uitermate kwetsbaar. Van de ooit rijke, natuurlijke flora van wegbermen, dijken en uiterwaarden is weinig overgebleven. Wanneer een waterschap of een gemeente de voedselplanten wegmaait voordat de bijbehorende bijensoort het broedseizoen heeft voltooid, zal die bijensoort daar sterk nadelige effecten van ondervinden en mogelijk lokaal uitsterven. En dat geldt vaak ook wanneer via uitgestrooide zaadmengsels in bloemrijke bermen en akkers wordt voorzien, want de drachtplanten voor de meest kwetsbare soorten zitten daar over het algemeen niet in. De meer algemene, meest polylectische soorten daarentegen, kunnen wel profiteren van dit artificiële bloemenaanbod.

Daarnaast speelt hier de overgang van kleinschalig, handmatig onderhoud naar grootschalig mechanisch onderhoud een belangrijke rol. Vroeger ontstond door dat menselijk ingrijpen een zeer fijnmazig mozaïek in de vegetatie, waarbij bloembezoekers een klein eindje verderop hun voedselplanten konden aantreffen. Tegenwoordig worden grote oppervlaktes tegelijkertijd onder handen genomen. Dieren die in dat gebied nestgebonden zijn, kunnen daardoor afgesneden zijn geraakt van hun voedsel. De nog niet aan het nest gebonden individuen zullen moeten migreren, met mogelijk een kans in een nog wel adequaat milieu te arriveren.

Ook in beschermde gebieden eist grootschaligheid zijn tol: grote oppervlaktes griendcultuur worden in hetzelfde jaar teruggezet, waardoor er een jaar zonder wilgenbloei volgt.



5. De grote klokjesbij, *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier), nestelt in al bestaande holtes in stengels, zoals in het riet van daken. Deze bij is oligolectisch en vliegt uitsluitend op de verschillende soorten van het geslacht *Campanula*, oftewel klokjes. Omdat *Campanula*-soorten vaak in tuinen zijn te vinden, werd de grote klokjesbij een bij van de bebouwde kom. De foto toont een mannetje. Foto: Pieter van Breugel

5. *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier) makes its nest in pre-existing cavities in stems, such as in the reeds of thatched roofs. This bee is oligolectic and forages exclusively on the several *Campanula* species. Because *Campanula* species can frequently be found in gardens, this bee became a species of human habitations. A male is shown here.

Dit is funest voor menige insectensoort, die wellicht lokaal uitsterft. Met rupsbandvoertuigen worden bomen verwijderd, ze worden met zware vrachtwagens getransporteerd. Soortgelijke machines worden ingezet om grond te verplaatsen. Wat gebeurt er met nesten van grondestelende insecten wanneer er met zulk materieel overheen wordt gereden? Vanzelfsprekend zullen de gangen van het nest zo stevig worden aangedrukt dat de onderin aanwezige insecten het oppervlak nooit meer zullen bereiken.

Concurrentie tussen soorten

Als evolutionaire oorzaak van de grote diversiteit onder planten zowel als onder de bijen wordt de rol van de concurrentie gezien. Op die manier ontstonden de afzonderlijke niches en de specifieke relaties. Daarmee werd op de evolutionaire tijdschaal die concurrentie uit de weg gegaan. Kunnen we op de tijdschaal van alledag nog iets van die concurrentie terug zien?

Natuurlijk is er een overlap in het bloembezoek van de verschillende bijensoorten. Verschillen in bouw en lichaamsgrootte onder de bijen maken dat bepaalde bloemen voor bepaalde bijen niet toegankelijk zijn en andere juist wel. Maar afgezien van dit soort specialisaties zullen alle soorten bijen een plantensoort met grote hoeveelheden nectar verkiezen boven soorten met geringe hoeveelheden. Zij moeten dat totaalaanbod in het terrein eerst inventariseren om zo'n keuze te kunnen maken voor een bepaalde plantensoort. Dat vereist, naast aangeboren voorkeuren, een goed leervermogen: welke plantensoort levert het meeste op? Maar door het bloembezoek daalt het nectaraanbod van de uitverkoren plantensoort gedurende de dag. Wanneer de grote hoeveelheid nectar die 's nachts werd uitgescheiden al van een groot percentage bloemen is geoogst, is deze vermindering in de gemiddelde opbrengst per bloem voor een grote bijensoort aanleiding om uit te wijken naar een andere plantensoort. Voor een kleinere bijensoort daarentegen,

met een kleiner maagje, is de productie van nectar sedert het moment dat de nachtvoorraad werd weggehaald nog voldoende belonend om op deze plantensoort te blijven vliegen. Zo ontstaan er voor het bezoeken van één plantensoort toch verschillen in de niches van twee soorten bijen. Voor gegevens over overlap in het bloembezoek kan met te rade gaan bij Westrich (1989), voor een meer theoretische onderbouwing bij Heinrich (1979) en bij De Jong & Klinkhamer (2005).

Welke criteria moeten we aanleggen om te kunnen besluiten dat de aanwezigheid van de ene soort nadelig is voor de ander? Het samen voorkomen op één bepaalde plantensoort is daarvoor lang niet genoeg. Ook wanneer daar op een bepaald moment geen stuifmeel of nectar meer van kan worden verzameld, omdat alles al is geoogst, wil dit niet zeggen dat de soorten schade ondervinden van elkaars aanwezigheid. Wanneer het twee polylectische soorten betreft, is er waarschijnlijk maar een gedeeltelijke overlap in de door deze soorten bezochte plantensoorten. Komen ze in zo'n situatie tekort? Al die bijen maken gebruik van de enorme hoeveelheid zuurstof die in de lucht aanwezig is, van concurrentie om zuurstof zullen we dan ook niet kunnen spreken. Bij een overlap in het bloembezoek kunnen we wel spreken van enige concurrentie, maar is dat schadelijk voor de ene of de andere soort? Mogelijk heeft zo'n soort dan wat meer tijd nodig om het broedsel te voltooien, maar is de tijd een beperkende factor voor hun broedsucces? Er is pas echt sprake van schade door concurrentie, wanneer de aanwezigheid van de ene soort nadelig uitwerkt op de voortplanting van de ander. De onderlinge concurrentie om voedsel van soorten waarvoor een uitwijkmogelijkheid aanwezig is, leidt dus niet noodzakelijkerwijs tot achteruitgang van onze bijenfauna. Het probleem bij deze discussies is dat de invloed van een soort op de voortplanting van een andere zo moeilijk is vast te stellen. Om concurrentie als (mede)oorzaak van die achteruitgang te kunnen vaststellen moet je over een aantal jaren en voor een groot aantal nesten van de te bestuderen soort het

Kader 1

De honingbij, *Apis mellifera* Linnaeus, als concurrerende soort

De aanwezigheid van bijenkasten met honingbijen in een beschermd gebied, al dan niet tijdelijk daar geplaatst door imkers om er honing te winnen, wordt vaak gezien als bedreiging van onze natuurlijke bijenfauna (zie ook Van der Spek dit nummer). Het veel zien van honingbijen op bepaalde bloemen (figuur 6) kan tot de voorbarige conclusie leiden dat honingbijen het voedsel wegkapen voor de bijzondere bijen die we zo graag zouden tegenkomen.

Honingbijen leven in grote kolonies. In tegenstelling tot bijvoorbeeld hommels hebben zij een communicatiesysteem, de bekende bijendansen, waarmee voedselbronnen aan nestgenoten kenbaar worden gemaakt (Lindauer 1961). Maar een heel klein deel van de fourageerbijen is, in de wijde omgeving van de bijenkast, inventariserend op zoek naar de mogelijkheden het voedsel te verzamelen. Dat is economisch; deden de bijen van een kolonie het allemaal op eigen houtje, dan zouden ze in hoge mate elkaars concurrenten zijn. Die weinige speurbijen van een kolonie zijn op zoek naar drachtbronnen waar een groot aantal fourageerbijen van kan oogsten. De danscommunicatie in het volk leidt er dan ook toe dat relatief onbetekenende drachtbronnen snel uit beeld raken. De kolonie honingbijen moet het hebben van massadracht: bloeiende bomen, grotere gebieden waar een dominante plantensoort in bloei is. Denk aan koolzaadakkers, fruitboomgaarden, lindenlanen, klaverweiden, heidevelden, etc. Dat zijn zulke enorme aantallen bloemen, dat de kleine aantallen wilde bijen die er ook op fourageren er altijd hun voedsel zullen kunnen vinden.

Een kolonie honingbijen verzamelt het voedsel uit een groot gebied. Zonodig vliegen ze afstanden van vijf of zes km heen en weer, wat betekent dat in potentie een gebied van 75-100 km² kan worden bestreken. Bij het oogsten van nectar moet er dan zoveel aan suikers worden meegenomen dat maar een deel ervan wordt verbruikt tijdens de terugvlucht. Voor het verzamelen van stuifmeel wordt een veel kleiner gebied bezocht, omdat de honingmaag dan bij vertrek uit de kast de energie moet bevatten voor zowel de heen- als de terugvlucht.

In onze streken nestelde de honingbij van oorsprong in holle bomen. Al rond de jaartelling werd door de mens de honing

gewonnen. Bij Bremerhaven werd bij het afgraven van een terp een van wilgentenen gevlochten bijenkorf gevonden. Daardoor weten we dat bijenteelt in dit deel van Europa tenminste 2000 jaar oud is. Tegenwoordig leven hier geen bijen meer in het wild. Zonder de hulp van de imkers zou deze soort hier allang uitgestorven zijn!

In Latijns-Amerika is er een grootschalig en ongewild experiment geweest. Na de introductie in zuidelijk Brazilië in 1956 en de daarop volgende ontsnapping van zwermen van afrikaanse honingbijen, *Apis mellifera scutellata* (Lepeletier), was er de vrees dat deze lokaal nieuwe bijensoort, die zich in rap tempo heeft verspreid over grote delen van Zuid- en Midden-Amerika en in 1990 ook de zuidelijke staten van de V.S. heeft bereikt, andere bijensoorten zou uitroeien. Om dat te documenteren werden in bepaalde regio's gegevens over de bijenfauna's, inclusief het bloembezoek, van voor en na de aankomst van de geafrikaaniseerde honingbij vergeleken. Het bleek dat er van verdwijnen van soorten geen sprake was, wel werd een verandering in de frequentie waarmee bepaalde drachtplanten door sommige bijen werden bezocht waargenomen. De polylectische natuur van deze soorten maakte zulk een verschuiving mogelijk. Concurrentie om nestplaatsen tussen geafrikaaniseerde honingbijen en in boomholten levende kolonies van angelloze bijen kreeg bijzondere aandacht, maar ook hier bleek geen verdringing plaats te vinden. Honingbijen en angelloze bijen stellen geheel andere eisen en beschikken over sterk verschillende mechanismen voor de klimaatregeling in het nest, waardoor een holte, al bewoond door een kolonie van een angelloze bijensoort, voor honingbijen ongeschikt is geworden. Een ander belangrijk verschil is dat een kolonie honingbijen, wanneer een nestholte overvol is geworden, gaat zwermen en pas daarna gaat de zwerm op zoek naar een geschikte nieuwe nestgelegenheid, terwijl de angelloze bijen eerst een nieuwe nestplaats zoeken en pas nadat deze is gevonden, de oude kolonie geleidelijk aan splitsen. Is er geen geschikte nestplaats, dan verkommert de zwerm van de honingbij, terwijl de angelloze bijen een periode inlassen met massale productie van mannetjes inplaats van werksters. Wanneer deze mannetjes dan het nest hebben verlaten, op zoek naar een zeldzame, nog te bevruchten koningin, is er weer voldoende ruimte in het nest.

Kortom: we weten over het algemeen veel te weinig van de details van de biologie om de uitkomst van een ecologische confrontatie tussen twee soorten te kunnen voorspellen. Dat geldt natuurlijk des te meer voor soorten waarvan we veel minder weten dan van honingbijen en angelloze bijen.



6. Een werkster van de honingbij, *Apis mellifera*. Foto: Bram Cornelissen

6. A worker of the honey bee, *Apis mellifera*.

uiteindelijke aantal geconstrueerde broedcellen nagaan, in omstandigheden met en zonder die concurrent. Het hier noodzakelijke wetenschappelijke onderzoek is, op een enkele uitzondering na, nooit ondernomen.

Maar in mijn begrip van de oorzaken van de verarming van onze bijenfauna speelt deze concurrentie om het voedsel onder de verschillende bijensoorten slechts een zeer ondergeschikte rol. Dat geldt ook voor concurrentie die wordt veroorzaakt door de aanwezigheid van bijenkasten met honingbijen. De honing-

bij wordt vaak genoemd als factor in die verarming, maar er ontbreekt een specificatie van de soorten die daardoor worden bedreigd (zie kader 1). De hoofdoorzaak van de achteruitgang van onze inheemse bijen zie ik in de enorme verarming van de wilde flora en daarnaast in de verstoring van de nesten en nestplaatsen. Economische motieven, bij boeren, wegbeheerders en terreinbeheerders, tot in onze natuureservaten, lijken de realisatie van alle goede voornemens ten aanzien van het behouden van onze ooit rijke natuur in de weg te staan.

Literatuur

Barth FG 1985. Insects and flowers, the biology of a partnership. Princeton University Press.

De Jong T & Klinkhamer T 2005. Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge University Press.

Grimaldi D & Engel MS 2005. Evolution of the insects. Cambridge University Press.

Heinrich B 1979. Bumblebee economics. Harvard University Press.

Iwata K & Sakagami SF 1966. Gigantism and dwarfism in bee eggs in relation to the

mode of life, with notes on the number of ovarioles. Japanese Journal of Ecology 16: 4-16.

Lindauer M 1961. Communication among social bees. Harvard University Press.

Meeuse BJD 1961. The story of pollination. Ronald Press Company.

Michener CD 1974. The social behavior of the bees. Belknap Press, Harvard University Press.

Michener CD 2000. The bees of the world. John Hopkins University Press.

Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voor-

lopige atlas van de Nederlandse bijen.

European Invertebrate Survey - Nederland.

Ranta E & Lundberg H 1980. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. Oikos 35: 298-302.

Stanley RG & Linskens HF 1974. Pollen. Springer Verlag.

Westrich P 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Eugen Ulmer Verlag.

Summary

Diversity and competition among bees

The bees make up a large group of insects that have evolved since the Cretaceous. At present there are perhaps 20.000 species. Their dependency on flowers to obtain food for themselves as well as for their offspring is the evolutionary background for the species diversification in bees. Each species has evolved its own specialty in relation to the similarly large diversification among the Angiosperms. The majority of these bee species build a solitary nest, while less than five percent of the species live in a primitive or a more complex type of colony. The diversity in body size, in the relative tongue length and a number of other morphological characters of bees relates to the degree of foraging efficiency. The differences amongst bees bear upon the costs and profits of adaptations to the diversity of flower shapes and sizes, which themselves are the results of competition amongst flowering plants for binding the pollinator. The pollen of the many flowering plant species differ considerably in protein content as well as in amino acid composition of those proteins. By specializing on a certain plant species a number of bee species have stabilized the nutritional value of the provisioning of their larvae. As a consequence, such oligolectic species had to synchronize their life cycle with that of their food plant, which constitutes a firm reduction in their flexibility. This is in contrast to the polylectic species, which can potentially breed the entire summer season. Competition has played a major role in the evolution of the bees. But, how important is competition on a short term, for existing local populations? Is interspecific competition a major factor in the current decline of our bee fauna? In this paper it is argued that due to the diversification of species most often a local population is able to escape from being damaged. The main cause of the impoverishment is in altered soil use and the changes in the management of fields and nature reserves such as from manual to mechanical maintenance, using heavy equipment. Apart from a lack of finance it is our poor understanding of the complexity of ecosystems that is at the base of the ignorant but inadequate management. It is human activity rather than competition among species that endangers our bees.



Hayo H.W. Velthuis

Klemit 1

5325 KG Wellseind

hhww@xs4all.nl