Waardplantvoorkeur van hommels: terugkijken in de tijd

David Kleijn
Ivo P. Raemakers

TREFWOORDEN
Bestuiving, foerageergedrag, natuurhistorische collecties, veranderend landgebruik, zeldzame soorten

Entomologische Berichten 72 (1-2): 21-35

Het verklaren van populatietrends is een belangrijk doel geweest van een breed scala aan ecologische studies. Dergelijke studies worden bemoeilijkt doordat bij zeldzame soorten een bepaalde eigenschap of gedrag zowel oorzaak als gevolg kan zijn van de achteruitgang van een soort. Wij omzeilden dit probleem door eigenschappen van soorten te vergelijken aan de hand van exemplaren in natuurhistorische musea die waren verzameld toen de soorten nog algemeen voorkwamen. Over de rol van voedselvoorkeur en -specialisatie als veroorzaker van de achteruitgang van hommelsoorten wordt al lange tijd gediscussieerd. Wij vergeleken de samenstelling van stuifmeelladingen van vijf hommelsoorten met stabiele populaties en vijf soorten met afnemende populaties met behulp van exemplaren in musea die voor 1950 waren verzameld in België, Engeland en Nederland. Voor 1950 was het aantal plantentaxa in de stuifmeelladingen van achteruitgaande hommelsoorten bijna een derde lager dan dat van stabiele soorten die in dezelfde gebieden verzameld waren. De samenstelling van de stuifmeelladingen verschilden niet systematisch tussen stabiele en afnemende hommelsoorten. De plantentaxa die geprefereerd werden door afnemende hommelsoorten waren zelf echter ook sterker achteruitgegaan dan de door stabiele soorten geprefereerde taxa. In 2004 en 2005 herbemonsterden we l ocaties waar hommels in het verleden waren verzameld en vergeleken we de samenstelling van stuifmeelladingen vroeger en nu voor de stabiele soorten, maar niet voor de inmiddels lokaal uitgestorven achteruitgaande soorten. Het aantal verzamelde taxa was vergelijkbaar maar de samenstelling van de stuifmeelladingen verschilde aanzienlijk tussen de twee periodes. Verschillen in samenstelling weerspiegelden de belangrijkste veranderingen in landgebruik in Noordwest-Europa, maar bijvoorbeeld ook de invasie van de uitheemse reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*). Deze studie benadrukt het belang van collecties in natuurhistorische musea voor het achterhalen van de ecologische processen die populatietrends sturen.

Inleiding

Waarom gaan veel soorten achteruit? Waarom verdwijnen populaties of worden ze kleiner? Daar is veel ecologisch onderzoek naar gedaan (bijv. Hitchcock & Gratto-Trevor 1997, Duncan & Young 2000, Rachowitz *et al.* 2006). Vaak probeert men de achteruitgang te verklaren aan de hand van soortspecifieke eigenschappen (Isaac & Cowlishaw 2004, Goulson *et al.* 2005, Both *et al.* 2006). Echter, als soorten eenmaal zeldzaam zijn, is het moeilijk oorzaak en gevolg van die zeldzaamheid van elkaar te onderscheiden. Zeldzame soorten komen vaak voor in kleine en geïsoleerde populaties. De individuen daarvan hebben bepaalde eigenschappen. Die eigenschappen hoeven niet de oorzaak te zijn van de zeldzaamheid, maar kunnen ook een gevolg zijn (Williams 2005, Harper *et al.* 2006, Pertoldi *et al.* 2006). Een (ogenschijnlijk) sterke voedselvoorkeur van een hommelsoort kan bijvoorbeeld de achteruitgang van restpopulaties verklaren (de favoriete voedselplanten van de soort zijn niet meer te vinden en de soort heeft geen mogelijkheid om over te stappen op andere soorten), maar kan ook het gevolg zijn van de beperkte beschikbaarheid van soorten waardplanten in de laatste paar verblijfplaatsen van deze soorten (de hommelsoort heeft geen favoriete voedselplanten, maar er zijn maar een paar soorten planten beschikbaar; Williams 2005). Om te bepalen of de (ogenschijnlijke) voedselvoorkeur oorzaak of gevolg is, zouden we moeten achterhalen wat de voedselvoorkeur van de hommels geweest is in het verleden, vóórdat populatieafname plaatsvond. Over het algemeen is dit niet mogelijk, maar soms kan het wel door gebruik te maken van oude exemplaren in collecties van natuurhistorische musea.

Hommels vormen een opvallende en goed onderzochte groep soorten (zie bijv. Sladen 1912, Inouye 1978, Heinrich 1979, 2003, Williams 1982, Rasmont 1988, Fussell & Corbet 1992, Riley *et al.* 1996, Goulson 2003). De laatste decennia zijn zowel bijen in het algemeen als planten die door insecten worden bestoven in Engeland en Nederland achteruit gegaan in soortenrijkdom

1. Stuifmeel op de achterpoten van hommels in een museumcollectie. Foto: David Kleijn
1. Pollen on the hind leg of bumblebees in a museum collection.

en diversiteit (Biesmeijer *et al.* 2006). Bij de hommels zijn er echter grote verschillen tussen de soorten (Goulson 2003). Soorten als de akkerhommel, *Bombus pascuorum* (Scopoli), en de aardhommel, *B. terrestris* (Linnaeus), hebben in Nederland een stabiele populatieomvang. Ze behoren momenteel tot de meest algemene bloembezoekende insecten, zelfs in de meest soortenarme gebieden (Kleijn *et al.* 2001, Kleijn & Van Langevelde 2006). Ze zijn belangrijk voor het voortbestaan van eco-systemen want ze zijn de belangrijkste bestuivers van veel wilde plantensoorten (Goulson 2003). Andere soorten zoals de grote tuinhommel, *B. ruderatus* (Fabricius), en de boshommel, *B. sylvarum* (Linnaeus), waren ooit ook algemeen (Sladen 1912). Deze soorten zijn echter dramatisch achteruit gegaan gedurende de 20e eeuw en zijn nu zeldzaam in Noordwest-Europa (Goulson 2003).

Momenteel is er geen goede verklaring voor de opmerkelijke verschillen in de populatietrends. Volgens de meest populaire hypothese gebruiken de zeldzame hommelsoorten andere en/of minder soorten waardplanten dan de hommelsoorten die nu nog algemeen zijn (Rasmont 1988, Goulson & Darvill 2004, Goulson *et al.* 2005). Deze verschillen kunnen deels te maken hebben met verschillen in soorteigenschappen. Soorten die pas later in het seizoen verschijnen of een langere tong hebben, kunnen bijvoorbeeld gebruik maken van minder waardplanten dan soorten die eerder verschijnen of een kortere tong hebben. Echter, de gevonden relaties tussen zeldzaamheid en gebruik van weinig soorten waardplanten kunnen ook het gevolg zijn van een te kleine steekproef. Het is nu eenmaal moeilijk om bij een zeldzame soort veel gegevens over waardplanten te verzamelen (Williams 2005). Hierdoor is het aantal plantensoorten dat gebruikt wordt door zo'n zeldzame soort mogelijk onderschat. Een andere manier van onderzoek is het vergelijken van waardplantvoorkeuren in een beperkt gebied waar zowel stabiele als achteruitgaande soorten nog steeds samen voorkomen (bijv. Williams 2005), maar ook dit heeft zijn beperkingen. Het beperkte aantal aanwezige plantensoorten kan de voedselkeuze van álle soorten beperken, zodat verschillen tussen soorten genivelleerd worden. Tenslotte kunnen belangrijke waardplanten achteruitgegaan of uitgestorven zijn, zodat de huidige waardplantvoorkeur van zeldzame soorten hommels noodgedwongen anders is dan vroeger.

Gelukkig zijn hommels goed vertegenwoordigd in entomologische collecties in West-Europa. Veel exemplaren zijn gevangen tussen 1910 en 1930. Veel soorten die nu zeldzaam zijn, waren toen nog algemeen. Vijf tot tien procent van de werksters en koninginnen in collecties heeft zelfs nog stuifmeel in de korfjes (persoonlijke waarneming D. Kleijn, zie figuur 1). We mogen aannemen dat dit stuifmeel doelbewust door de hommel was verzameld om naar het nest te transporteren. Collectie-exemplaren bevatten over het algemeen een label met vindplaats en -datum, soms ook met de plantensoort waarop het dier is gevangen. Stuifmeel kan over het algemeen gedetermineerd worden tot op het geslacht, soms zelfs tot op de soort. Daardoor kunnen de stuifmeelpakketjes gebruikt worden om de waardplantkeuze te reconstrueren van zeldzame hommelsoorten in een tijd toen hommels én waardplanten nog algemeen voorkwamen.

We hebben stuifmeel onderzocht dat vóór 1950 in België, Engeland en Nederland verzameld was door 10 soorten hommels. Vijf van deze soorten zijn gedurende de 20e eeuw sterk achteruitgegaan en zijn nu (zeer) zeldzaam in alle drie de landen, terwijl de andere vijf algemeen zijn gebleven. Van deze stabiele soorten zijn in 2004 en 2005 hommels verzameld op plaatsen waar ze ook in het verleden voorkwamen. Ook hun stuifmeel is onderzocht. Hiermee kon worden bepaald of floristische veranderingen in de 20e eeuw (zie bijv. Rich & Woodruff 1996) hebben geresulteerd in een verandering van waardplantkeuze. Dit was onmogelijk voor de zeldzame soorten omdat deze niet meer voorkwamen op de plekken waar ze in het verleden waren verzameld.

Tabel 1. Soortkenmerken en bemonsteringdetails van de onderzochte hommels. Steekproefgrootte: het aantal individuen met stuifmeelladingen dat per soort onderzocht is vóór 1950 (1950) en in 2004-2005 (2004-5). Monsterdatum: dag en maand waarop individuen gevangen waren. Locatie: de gemiddelde X- en Y-coördinaten van de monsterplek van alle individuen. Tonglengte (in mm) naar Goulson *et al.* (2005), Spanwijdte vleugels: gemiddelde (in mm) van de range gevonden voor werksters door Alford (1975). Gem.: gemiddelde.
Table 1. Characteristics and sampling details of the examined bumblebee species. Sample size: the number of specimens with pollen loads examined per species before 1950 (1950) and in 2004-2005 (2004-5). Sample date: seasonal sampling date. Location: the mean X and Y coordinate of the sampling sites of all specimens. Tongue length (in mm) from Goulson *et al.* (2005), Wing span: mean (in mm) of range indicated for workers by Alford (1975).

	Tong-lengte	Spanwijdte vleugels	Steekproefgrootte 1950	Steekproefgrootte 2004-5	Monsterjaar (gem.)	datum (gem.)	Locatie (gem.) X	Locatie (gem.) Y
Stabiele soorten								
B. hortorum (Linnaeus) tuinhommel	12.5	30	61	33	1922	5/7	4°25E	51°37N
B. lapidarius (Linnaeus) steenhommel	7.7	27	77	52	1923	20/7	3°64E	51°36N
B. pascuorum (Scopoli) akkerhommel	8.5	24	80	61	1925	15/7	3°92E	51°18N
B. pratorum (Linnaeus weidehommel	7.3	22	67	22	1920	1/6	3°75E	51°33N
B. terrestris (Linnaeus) aardhommel	7.6	28	71	51	1925	17/7	3°58E	51°37N
Achteruitgaande soorten								
B. humilis Illiger heidehommel	8.1	24	70	–	1924	22/7	3°60E	51°09N
B. jonellus (Kirby) veenhommel	6.4	21.5	83	–	1923	24/6	3°50E	51°43N
B. ruderatus (Fabricius) grote tuinhommel	11.6	28	81	–	1917	28/7	3°33E	51°11N
B. soroeensis (Fabricius) late hommel	6.5	23	44	–	1913	14/7	3°11E	51°24N
B. sylvarum (Linnaeus) boshommel	8.8	24	56	–	1915	18/7	3°39E	51°06N

Eerdere studies naar de voedselvoorkeur van hommels gebruikten vaak bloembezoek als indicator voor voedselvoorkeur, zonder onderscheid te maken tussen dieren die nectar of stuifmeel verzamelden (bijv. Heinrich 1976, Inouye 1978, Rasmont 1988, Williams 2005). Andere studies gebruikten poetsgedrag als indicatie voor het verzamelen van stuifmeel (Goulson & Darvill 2004, Goulson *et al.* 2005, maar zie Brian 1951). Wij hebben zelf uitsluitend gekeken naar waardplanten die daadwerkelijk stuifmeel leverden. Stuifmeel is namelijk de exclusieve eiwitbron van hommels. Het is cruciaal voor de ontwikkeling van larven en de productie van koninginnen en darren (Génissel *et al.* 2002). Daardoor zijn hommels vaak kieskeuriger bij het verzamelen van stuifmeel dan bij het zoeken naar nectar (Goulson & Darvill 2004).

Aan de hand van stuifmeel in museumcollecties probeerden we te achterhalen:

(1) of hommelsoorten die achteruit zijn gegaan, vroeger al minder soorten waardplanten gebruikten dan stabiele hommelsoorten;
(2) of er verschil is tussen stabiele en achteruitgaande hommelsoorten in de samenstelling van verzameld stuifmeel;
(3) of er bij de stabiele hommelsoorten verschillen zijn tussen waardplantkeuze van nu en vroeger.

Methoden

Hommels zijn over het algemeen generalisten. Voor het verzamelen van stuifmeel gebruiken ze bloemen van een breed scala aan planten. Individuele hommels specialiseren zich echter in zekere mate (Heinrich 1983). Hommelnesten kunnen daarom stuifmeel bevatten van veel verschillende plantensoorten (Brian 1951), maar individuen verzamelen meestal slechts stuifmeel van één of twee plantensoorten (Heinrich 1976, 1979). Daarnaast zijn individuele hommels beperkt in hun voedselkeuze door de afstand die ze maximaal kunnen afleggen en de bloeiperiode van de planten in hun foerageergebied. Een waardplantsoort kan nog zo favoriet zijn, als de plant op het moment van vangen van de hommels niet in het foerageergebied aanwezig was of niet bloeide, zal er geen stuifmeel van gevonden worden bij de hommels. Een studie naar voedselvoorkeur van verschillende soorten hommels moet daarom

(1) voldoende individuen bemonsteren om een representatief beeld te krijgen van de plantensoorten die door elke hommelsoort gebruikt worden;
(2) stuifmeel onderzoeken dat gedurende de gehele levensduur van een hommelkolonie verzameld is, en
(3) er voor zorgen dat de soorten die met elkaar vergeleken worden, zijn verzameld in dezelfde gebieden, zodat ze de beschikking hadden over hetzelfde spectrum aan waardplanten.

Stuifmeel van hommels in collecties

We selecteerden vijf stabiele en vijf achteruitgaande soorten hommels waarvan voldoende exemplaren aanwezig waren in entomologische collecties (tabel 1, figuur 2). Soorten werden als stabiel geclassificeerd als ze algemeen voorkwamen in het studiegebied in de gehele 20e eeuw, en als achteruitgaand als hun populaties achteruit waren gegaan in verspreiding en omvang

2. Drie onderzochte hommelsoorten: (a) akkerhommel, *Bombus pascuorum*, (b) weidehommel, *B. pratorum*, (c) heidehommel, *B. humilis*. Foto's: Tim Faasen
2. Three of the studied bumblebee species: (a) *Bombus pascuorum*, (b) *B. pratorum* and (c) *B. humilis*.

en ze tegenwoordig nog slechts in enkele geïsoleerde gebieden voorkomen. We bemonsterden de volgende entomologische collecties:

- Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen in Brussel,
- Natural History Museum te Londen,
- Naturalis - Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden,
- Zoölogisch Museum Amsterdam,
- Entomologie Museum van het Laboratorium voor Entomologie van de Wageningen Universiteit.

De laatste drie instituten zijn inmiddels opgegaan in NCB Naturalis te Leiden.

We zochten in de collecties naar exemplaren met stuifmeel in hun korfjes afkomstig uit België, Nederland en Engeland (figuur 1). Stuifmeel werd voorzichtig uit de korfjes verwijderd met behulp van een pincet en een prepareernaald, en overgebracht naar een kleine plastic container. Tussen bemonstering van verschillende individuen werden pincet en prepareernaald schoongemaakt om vervuiling van monsters te voorkomen.

Exemplaren in entomologische collecties vormen over het algemeen geen willekeurige steekproef van een nationale populatie. Voor het doen van vergelijkend onderzoek kunnen ze echter toch gebruikt worden op voorwaarde dat de exemplaren grofweg uit hetzelfde gebied afkomstig zijn en dat hun verdeling over jaren en seizoenen vergelijkbaar is. We verzamelden 227 stuifmeelmonsters uit België, 190 uit Engeland en 318 uit Nederland. De monsters waren afkomstig van 128 afzonderlijke locaties tussen 4°33' WL en 7°01' OL en 49°3' en 54°1' NB (figuur 3), en waren verzameld tussen 1878 en 1949. Monsters van achteruitgaande en stabiele hommelsoorten waren afkomstig van een vergelijkbaar aantal locaties (gemiddeld

respectievelijk 26,4 en 26,6 vindplaatsen), met een vergelijkbare ruimtelijke verdeling van monsterlocaties (tabel 1, figuur 3). Ook de gemiddelde dag waarop binnen een seizoen bemonsterd was, was met respectievelijk 16 en 6 juli vergelijkbaar, net als het gemiddeld jaar van bemonstering (1918 resp. 1923). Het is daarmee weinig aannemelijk dat waargenomen verschillen tussen achteruitgaande en stabiele soorten het gevolg zijn van verschillen in bemonstering.

Stuifmeel van hommels in 2004-2005

In 2004 en 2005 bezochten we 34 locaties waar voor 1950 één of meer van de vijf stabiele soorten waren gevangen. Daar verzamelden we hommels met stuifmeel in de korfjes. Meestal betrof het locaties waar vroeger zowel achteruitgaande als stabiele soorten waren gevangen, maar waar de achteruitgaande soorten sindsdien waren verdwenen. Uit praktische overwegingen werd alleen verzameld op plekken waar voor 1950 meer dan één exemplaar was gevangen. De labels bij de hommels in collecties gaven meestal slechts een algemene indicatie van de vindplaats (bijvoorbeeld plaatsnaam of namen van heuvels of vennen). We namen aan dat de meeste exemplaren in het agrarisch landschap waren gevangen. Ter vergelijking werden daarom in 2004 en 2005 ook uitsluitend hommels gevangen in het buitengebied. Dit onderzoek geeft daardoor een beperkt beeld van de door de hommels gebruikte waardplanten, omdat algemene hommelsoorten veelvuldig foerageren op sierplanten in tuinen en plantsoenen (Fussel & Corbet 1992).

Om rekening te houden met verschillen tussen de voorjaar- en zomerflora werd onderscheid gemaakt tussen monsters van voor en na 1 juni. Historische monsters werden uitsluitend met monsters uit 2004-2005 gepaard als deze in dezelfde periode waren gevangen. Hommels werden gevangen en gedood in kleine plastic containers met behulp van een beetje ethylacetaat. In deze containers werden de dieren ook bewaard totdat de identiteit bevestigd was en het stuifmeel in de korfjes geanalyseerd kon worden. We verzamelden 51, 66 en 127 monsters uit respectievelijk België, Engeland en Nederland.

Stuifmeeldeterminatie

Stuifmeelmonsters werden op objectglaasjes uitgespreid in glycerinegelatine met een beetje basische fuchsine om de stuifmeelkorrels te kleuren. Deze werden gedetermineerd onder een lichtmicroscoop (400× vergroting) met behulp van referentiewerken (Van der Ham 1999, Halbritter *et al.* 2006) en een referentiecollectie van stuifmeel van ongeveer 130 door hommels bezochte plantensoorten. Het stuifmeel werd gedetermineerd tot het laagst mogelijke niveau. In totaal konden 103 verschillende 'stuifmeeltaxa' (soort of genus) onderscheiden worden (tabel 2). Bij elk monster werd geschat wat de procentuele bijdrage van elk stuifmeeltaxon was. Taxa met een bijdrage van minder dan 5% werden buiten beschouwing gelaten om het effect van eventuele vervuiling van monsters uit te sluiten. Monsters met te weinig stuifmeel (< 50 korrels), onvolledig ontwikkeld stuifmeel of stuifmeel dat te zwaar bedekt was met pollenkit (plakkerige substantie die stuifmeelkorrels aan elkaar doet plakken), werden buiten beschouwing gelaten. Uiteindelijk bleek het stuifmeel bruikbaar van 690 hommels van voor 1950, en van 219 hommels van 2004 en 2005 (tabel 1).

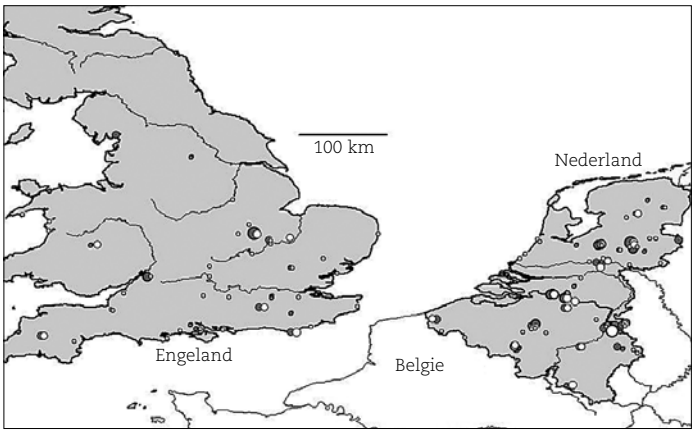
Stuifmeelvoorkeur

Voor elke hommelsoort werd berekend in hoeverre elk stuifmeeltaxon gemiddeld bijdroeg aan de 'stuifmeellading' (de totaal bijeengebrachte hoeveelheid stuifmeel) van die soort (procentuele bijdrage; zie Kleijn & Raemakers 2008 voor details).

Vervolgens is aangenomen dat hommels een voorkeur hebben voor stuifmeeltaxa met de grootste gemiddelde bijdragen aan de stuifmeellading (de grootste segmenten in figuur 5). Om ook nog rekening te houden met veranderingen in de beschikbaarheid van de plantensoorten waar de hommels hun stuifmeel bij voorkeur van betrekken, werd een zogenoemde 'Gemiddelde Gewogen Trend Index' (GGTI) van hun stuifmeelladingen berekend. Hierbij werd gebruik gemaakt van een 'Trend Index' (TI) voor iedere plantensoort waarvan stuifmeel is aangetroffen. De TI wordt berekend met behulp van gegevens uit verspreidingsatlassen en geeft een indicatie van de voor- of achteruitgang van een plantensoort gedurende een bepaalde periode ten opzichte van het gemiddelde van alle plantensoorten. Een positieve TI betekent dat de soort het beter doet dan het gemiddelde, een negatieve TI dat de soort achteruit gaat ten opzichte van het gemiddelde, en een TI van 0 dat de soort gelijk opgaat met het gemiddelde. Het relateren aan een gemiddelde trend corrigeert voor de onvermijdelijke onregelmatigheden in waarnemingsintensiteit en ruimtelijke dekking van atlasgegevens (Telfer *et al.* 2002). Door de eerder berekende procentuele bijdrage te gebruiken als weegfactor bij het berekenen van een gemiddelde TI van alle stuifmeeltaxa per hommelsoort, ontstaat een getal (de GGTI) dat aangeeft in hoeverre de betreffende hommelsoort gebruik maakt van stuifmeel van achteruitgaande plantensoorten (negatieve GGTI) of van plantensoorten die het juist goed doen (positieve GGTI).

De berekeningen werden afzonderlijk voor elk van de drie landen uitgevoerd. Voor Engeland werd gebruik gemaakt van TI's gegeven door Preston *et al.* (2002), voor Nederland werden TI's berekend op basis van gegevens in Biobase 2003 (CBS 2003). Er waren geen TI's beschikbaar voor een aantal van de belangrijkste stuifmeeltaxa in België (bijv. rode klaver (*Trifolium pratense*), of witte klaver (*T. repens*); Van Landuyt *et al.* 2006), zodat de GGTI's niet uitgerekend konden worden voor de Belgische monsters. Voor stuifmeeltaxa die slechts tot op genusniveau konden worden gedetermineerd, berekenden we TI's door het gemiddelde te nemen van de TI's van de in het studiegebied meest algemene vertegenwoordigers van het genus.

Voor een statistisch correcte verwerking van de gegevens waren nog diverse correcties en analyses nodig, die beschreven worden in Kleijn & Raemakers (2008).



3. Locaties waar voor 1950 museumexemplaren van de achteruitgaande (lichtgrijs) en stabiele (donkergrijs) hommelsoorten zijn verzameld die voor deze studie zijn gebruikt. Elke stip geeft een afzonderlijke locatie aan, de grootte van de stip neemt toe met het aantal individuen dat er verzameld is. Voor de duidelijkheid zijn volledig overlappende stippen iets verplaatst.
3. Sites where museum specimens of the rare (grey) and common (dark) bumblebee species used in this study had been sampled before 1950. Each circle indicates a single site with size of the circles indicating the number of specimens. For clarity, fully overlapping circles have been partially separated.

Resultaten

Stuifmeelvoorkeur voor 1950

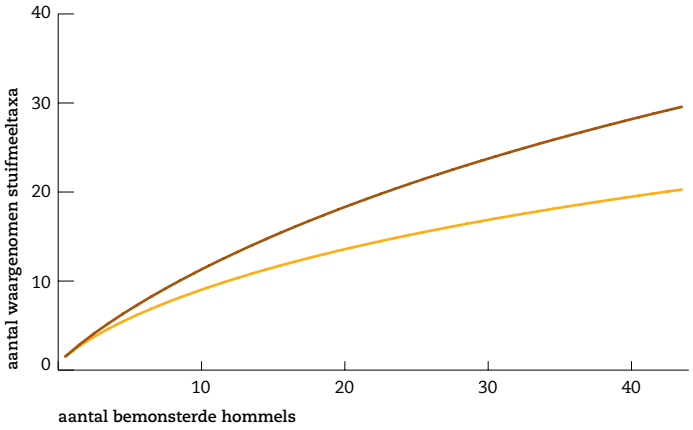
Zowel achteruitgaande als stabiele hommelsoorten maakten gebruik van een breed scala aan plantengenera en families (figuur 4, 5, tabel 2). Echter, de achteruitgaande hommelsoorten maakten van significant minder stuifmeeltaxa gebruik dan de stabiele hommelsoorten (figuur 4; 20,3 respectievelijk 29,6). Figuur 4 laat zien dat het aantal stuifmeeltaxa dat verzameld werd door hommels gestaag steeg bij toename van het aantal monsters dat onderzocht werd, maar dat dit sneller gebeurde bij stabiele dan bij achteruitgaande soorten. Individuele hommels van beide groepen verzamelden actief stuifmeel van gemiddeld 1,5 stuifmeeltaxon per foerageervlucht. De tonglengte (tabel 1) van stabiele en achteruitgaande soorten verschilde niet significant (respectievelijk 8,7 en 8,3 mm) en bleek niet gerelateerd aan het totaal aantal stuifmeeltaxa dat per soort werd verzameld. Ook de spanwijdte van de vleugels verschilde niet significant (respectievelijk 26,2 vs. 24,1 mm) en was eveneens niet gerelateerd aan het totaal aantal stuifmeeltaxa per soort.

De stuifmeelladingen van stabiele en achteruitgaande soorten verschilden niet systematisch in soorten- of familiesamenstelling. Ook was de bijdrage van geen enkel stuifmeeltaxon aan de stuifmeellading significant verschillend tussen stabiele en achteruitgaande soorten (tabel 3a). Individuele soorten vertoonden echter grote verschillen in voorkeur voor specifieke stuifmeeltaxa. Rode klaver was het meest verzamelde stuifmeeltaxon voor de helft van de soorten, maar was nauwelijks aanwezig bij de stabiele steenhommel en de achteruitgaande soorten veenhommel en late hommel. Andere opmerkelijke voorkeuren waren soorten uit de klokjesfamilie (Campanulaceae) bij de late hommel, rolklaversoorten (*Lotus*) bij de steenhommel, bosbessoorten (*Vaccinium*) bij de veenhommel en dopheidesoorten (*Erica*) bij de heidehommel. Voorkeur voor stuifmeel van bepaalde plantentaxa was eerder kwantitatief dan kwalitatief aangezien alle eerdergenoemde stuifmeeltaxa ook door minstens drie andere soorten hommels verzameld werden, maar dan in veel kleinere hoeveelheden.

Achteruitgaande soorten leken een meer uitgesproken voorkeur te hebben voor hun meest favoriete stuifmeeltaxon dan stabiele soorten (37,0 tegen 22,7%). Daarnaast bleek dat in Engeland en Nederland de achteruitgaande hommels een voorkeur hadden voor stuifmeeltaxa die sterker achteruit waren gegaan in de 20e eeuw dan de taxa die door stabiele hommelsoorten geprefereerd werden (figuur 6a).

Stuifmeelvoorkeuren van stabiele soorten vroeger en nu

Het aantal taxa in de stuifmeelladingen van hommels van stabiele soorten die in dezelfde gebieden verzameld waren, was iets hoger in de periode voor 1950 dan in 2004-2005, maar dit verschil was niet statistisch significant (29,4 tegen. 24,0). Het gemiddeld aantal stuifmeeltaxa dat door hommels per foerageertocht werd verzameld, was voor beide perioden vergelijkbaar (1,57 en 1,44). De samenstelling van de door de hommels verzamelde stuifmeelladingen verschilde aanzienlijk in de twee bemonsteringsperiodes (figuur 5b). Witte klaver en vooral braam (*Rubus*-soorten, vooral *Rubus fruticosus*) waren veel algemener



4. De gemiddelde accumulatiecurves van stuifmeeltaxa verzameld voor 1950 door hommels waarvan de populaties daarna stabiel bleven (bruine lijn) of afnamen (gele lijn) in België, Engeland en Nederland. Voor elke soort werden accumulatiecurves berekend met behulp van 'sample based rarefaction' (Colwell 2005). De grafiek toont de gemiddelde curves van vijf stabiele en vijf afnemende hommelsoorten. Stuifmeeltaxa worden gegeven in tabel 2.
4. The mean accumulation curves of pollen taxa collected before 1950 by bumblebees of species whose populations remained stable (brown line) or declined (yellow line) in the 20th century in Belgium, England and The Netherlands. For each species, accumulation curves were produced using sample based rarefaction (Colwell 2005). Mean curves represent the mean of five stable and five declining bumblebee species. Pollen taxa are given in table 2.

in de stuifmeelladingen van 2004 en 2005 dan in die van voor 1950, terwijl stuifmeel van rolklaver en rode klaver juist minder vaak werd aangetroffen (figuur 5b, tabel 3b). Reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*), een invasieve soort in Noordwest-Europa die voor 1950 nooit in stuifmeelladingen van hommels werd aangetroffen, maakte een significant deel uit van de stuifmeelladingen van vier van de vijf algemene soorten in 2004-2005 (figuur 5b, tabel 3b). De uitzondering was de tuinhommel, waarbij de samenstelling van de stuifmeelladingen redelijk gelijk bleef en rode klaver de belangrijkste bron van stuifmeel bleef.

In Engeland en Nederland was bij de stabiele hommelsoorten de GGTI van de stuifmeeltaxa in 2004-2005 licht positief. Deze verschilde niet significant van die van voor 1950 (figuur 6b), ondanks grote verschillen in de soortensamenstelling.

Discussie

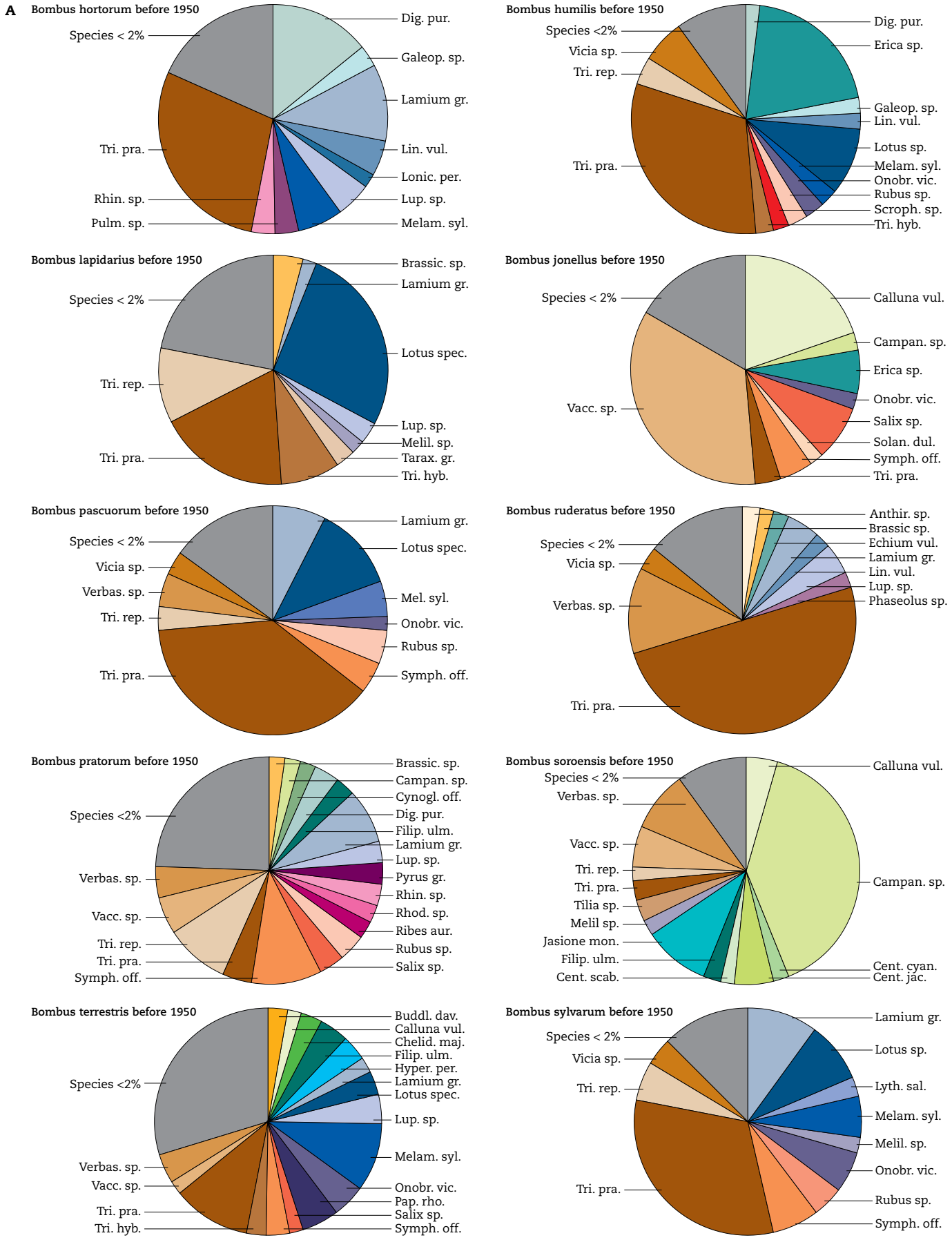
Voor zover wij weten is dit de eerste kwantitatieve studie die de historische achteruitgang van bijenpopulaties in verband brengt met hun voedselvoorkeur. Hommels zijn populair als modelorganismen in onderzoek naar foerageergedrag. Interacties tussen hommels en hun voedselplanten zijn onderwerp geweest van vele studies (bijv. Heinrich 1976, 1983, Inouye 1978, Sowig 1989, Osborne *et al.* 1999, Peat & Goulson 2005, Westphal *et al.* 2006). Hommels kunnen zowel op nectar als stuifmeel foerageren, maar lijken kieskeuriger als ze stuifmeel verzamelen (Goulson & Darvill 2004). Zo verzamelen hommels als het net geregend heeft over het algemeen geen stuifmeel, terwijl het verzamelen van nectar al snel wordt hervat (D. Kleijn, persoonlijke waarnemingen). Stuifmeel is dus mogelijk belangrijker voor de ontwikkeling van de kolonie dan nectar. Desondanks is er verbazingwekkend weinig bekend over de samenstelling van het stuifmeel dat hommels verzamelen en over de verschillen tussen hommelsoorten met uiteenlopende populatietrends en eigenschappen (maar zie Brian 1951, Goulson *et al.* 2005).

De resultaten geven een uniek beeld van de waardplanten die gebruikt werden door hommels in de late 19e en vroege 20e eeuw. Waarschijnlijk was het grootste deel van het platteland van Noordwest-Europa toen nog geschikt voor een breed scala aan hommelsoorten en waren hun voorkeurswaardplanten nog volop aanwezig. Het aantal stuifmeeltaxa dat gebruikt werd door soorten die op het punt stonden achteruit te gaan lag bijna een derde lager dan bij de soorten die later stabiel bleven.

Dit verschil was niet gerelateerd aan eigenschappen die het foerageergedrag van hommels kunnen beïnvloeden. Het vliegbereik neemt toe met lichaamsgrootte en spanwijdte: grotere hommels hebben daarom in potentie de beschikking over een grotere variëteit aan plantensoorten dan kleinere hommels (Westphal *et al.* 2006). In deze studie bleek de spanwijdte echter niet gerelateerd aan het aantal stuifmeeltaxa dat verzameld werd. Diverse studies hebben uitgewezen dat tonglengte de waardplantkeuze kan beïnvloeden (bijv. Sowig 1989, Carvell *et al.* 2006), maar ook tonglengte bleek in deze studie niet gerelateerd aan de soortenrijkdom van de stuifmeelladingen. Dit laatste is overigens in overeenstemming met de hypothese van Pekkarinen (1984) dat het verzamelen van stuifmeel grotendeels onafhankelijk van de tonglengte gebeurt, bijvoorbeeld omdat bijen foerageren op plantensoorten die uitsluitend stuifmeel produceren (bijv. *Verbascum*-soorten) of omdat soorten met een korte tong weliswaar geen nectar kunnen verzamelen bij bloemen met een diepe kroon, maar wel stuifmeel. De beschikbaarheid van nestplaatsen is belangrijk voor de plaatselijke dichtheid van hommels (Westrich 1996), maar deze factor werd nu niet onderzocht: er is te weinig bekend over de eisen die hommels aan hun nestplaatsen stellen, met name voor de afnemende soorten.

Er is dus in dit onderzoek geen enkele relatie gevonden tussen de verzamelde stuifmeeltaxa en eigenschappen van hommelsoorten. Dit leidt tot de conclusie dat het kleinere aantal stuifmeeltaxa dat gebruikt wordt door achteruitgaande soorten, daadwerkelijk veroorzaakt wordt door verschillen in voedselvoorkeur tussen stabiele en achteruitgaande soorten. Dit bevestigt vervolgens de hypothese van Rasmont (1988) en Goulson *et al.* (2005) dat afnemende soorten hun voedsel van een kleiner aantal plantentaxa betrekken dan stabiele soorten.

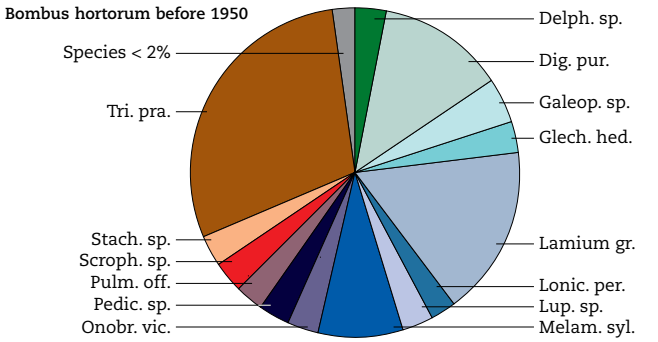
Verschillen tussen beide groepen hommels in de aantallen gebruikte stuifmeeltaxa waren niet geassocieerd met verschillen in de soortensamenstelling van de stuifmeelladingen. Rode klaver was de belangrijkste stuifmeelbron van drie achteruitgaande en twee stabiele soorten. De overige twee achteruitgaande hommelsoorten gebruikten voornamelijk stuifmeeltaxa die niet in grote hoeveelheden werden verzameld door de andere soorten (Campanulaceae en *Vaccinium*-soorten). Bij soorten die een breed scala aan waardplanten benutten, zoals de hier onderzochte hommels, hangt waardplantkeuze vooral af van het aanbod en de aanwezigheid van voedselconcurrenten (Inouye 1978). Het is bekend dat hommels zich concentreren op plekken met uitbundig bloeiende plantensoorten, maar dat ze snel overschakelen op plantensoorten die meer opleveren zodra die beschikbaar komen (Heinrich 1976). De stuifmeelladingen in deze studie zullen daarom deels de relatieve beschikbaarheid van voedsel weerspiegelen. Tot het eind van de 19e eeuw waren boeren in het studiegebied voor het verhogen van de productiviteit vooral afhankelijk van heide en vlinderbloemige veevoedergewassen, zoals rode klaver (bijv. Webb 1998). In 1920 (grofweg de gemiddelde monsterdatum van de stuifmeelladingen van individuen verzameld voor 1950) werd rode klaver verbouwd op ongeveer 80.000 en 41.000 ha in respectievelijk België en Nederland (Kleijn & Raemakers 2008). Ook veevoedergewassen zoals esparcette (*Onobrychis viciifolia*) en inkarnaatklaver (*Trifolium incarnatum*) werden op aanzienlijke oppervlakten verbouwd.

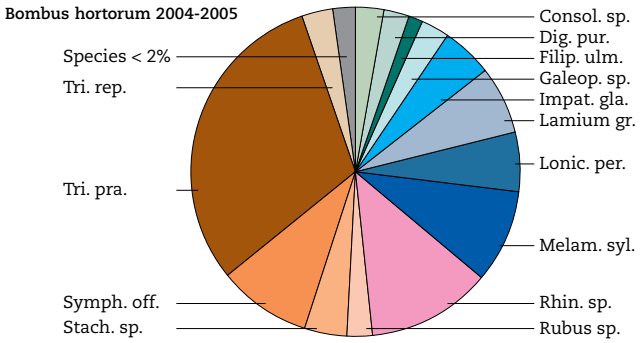


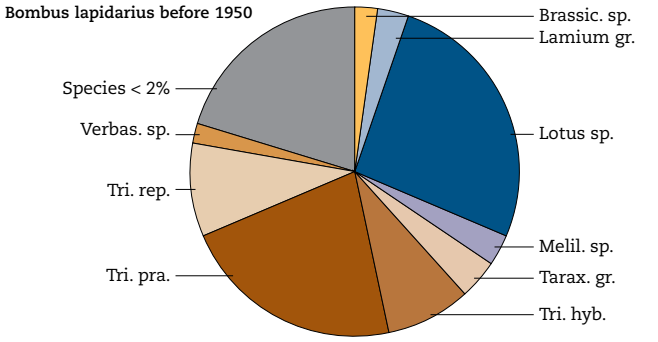
5. De procentuele bijdragen van plantentaxa aan de stuifmeelladingen van stabiele en afnemende hommelsoorten in België, Engeland en Nederland. (A) Een vergelijking van stabiele (taart-diagrammen links) en achteruitgaande hommelsoorten (taart-diagrammen rechts) voor 1950. (B) Een vergelijking van stabiele hommelsoorten voor 1950 (links) en in 2004 en 2005 (rechts). Voor volledige namen van de afkortingen, zie tabel 2. Species < 2%: soorten die minder dan twee procent bijdroegen aan de totale stuifmeellading.

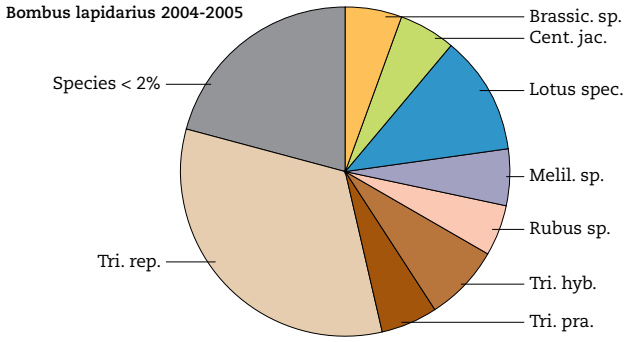
5. The proportional contribution of plant taxa to the pollen loads of stable and declining bumblebee species in Belgium, England and The Netherlands. (A) A comparison of stable (left-hand pie charts) and declining bumblebee species (right-hand pie charts) before 1950. (B) A comparison of stable bumblebee species before 1950 (left-hand pie charts) and in 2004 and 2005 (right-hand pie charts). For full names of the abbreviations see table 2. Species < 2%: species contributing less than two percent to the composition of the accumulated pollen loads.

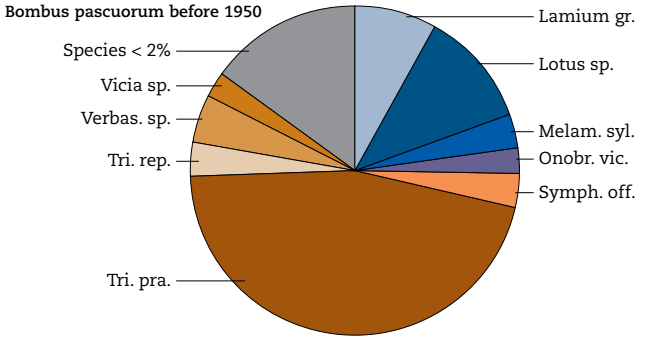
B

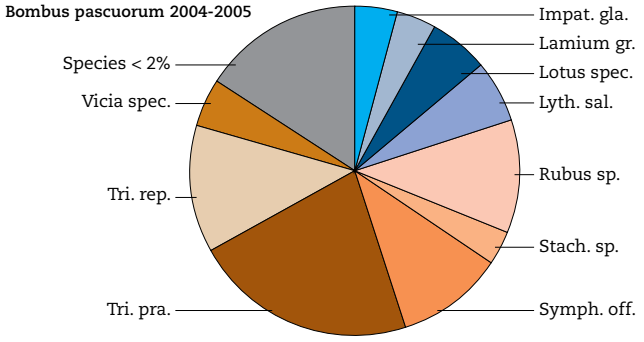


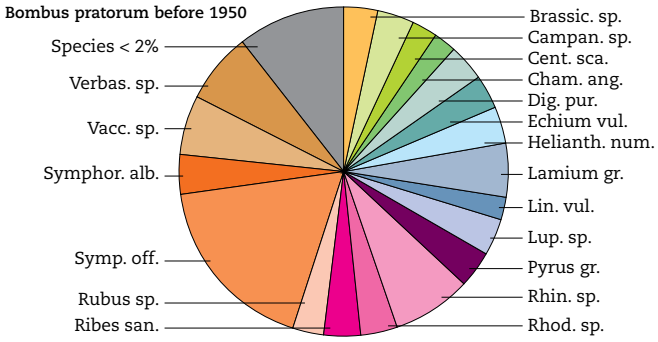


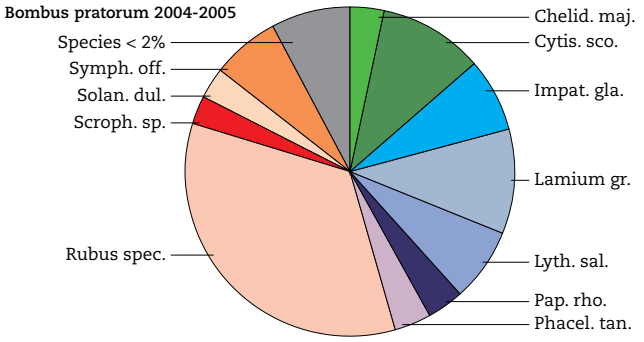


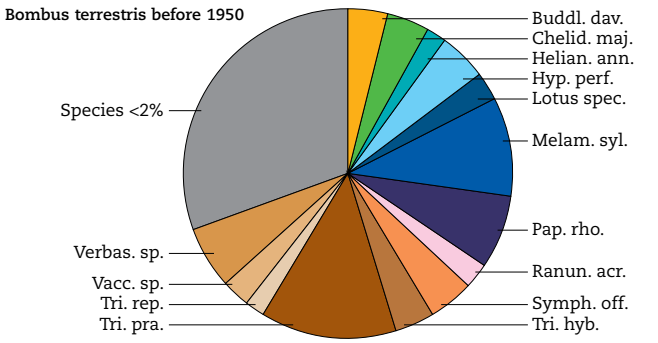


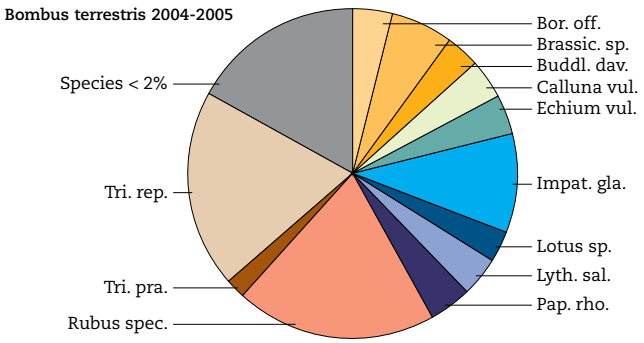












5. Vervolg.
5. Continued.

Tabel 2. De Trend Indices (TI) van de verschillende stuifmeeltaxa die in deze studie zijn waargenomen in België (B), Engeland (UK) of Nederland (NL). Een streepje geeft aan dat geen TI beschikbaar was of dat de soort niet algemeen genoeg was om bij te dragen aan de berekening van de TI van een stuifmeeltaxon
Table 2. The Trend Indices (TI) of the different pollen taxa that were observed during the study in Belgium (B), Engeland (UK) or The Netherlands (NL). A dash indicates that the TI was not listed or that the species was not common enough to contribute to the calculation of the TI of the pollen taxa.

Stuifmeeltaxon	Trend Index			Stuifmeeltaxon	Trend Index		
Plantensoort	**UK**	**B**	**NL**	**Plantensoort**	**UK**	**B**	**NL**
Fabaceae				**Scrophulariaceae**			
Trifolium pratense/incarnatum	-0,18	-	0,10	*Melampyrum pratense*	-0,88	-1,14	-1,35
T. pratense	-0,18	-	0,10	*Verbascum* spec.	0,27	1,05	-0,27
Trifolium repens	1,31	-	0,32	*V. densiflorum*	-	-	-0,27
Lotus spec.	0,52	-0,17	-0,07	*V. thapsus*	0,27	1,05	-
L. corniculatus	1,09	-0,08	0,18	*Digitalis purpurea*	0,72	1,81	1,57
L. pedunculatus	-0,06	-0,25	-0,32	*Rhinanthus* spec.	-0,49	-1,01	-1,40
Vicia spec.	-0,20	0,15	0,32	*R. angustifolius*	-0,10	-0,88	-1,40
V. cracca	-0,37	-0,10	0,17	*R. minor*	-0,49	-1,13	-
V. sepium	-0,43	-0,27	0,66	*Linaria vulgaris*	-0,80	-0,24	0,65
V. sativa ssp nigra	0,19	0,81	0,14	*Scrophularia* spec.	-0,29	0,03	0,10
Trifolium hybridum	-0,48	-0,18	-0,47	*S. auriculata*	-0,21	0,06	-
Onobrychis viciifolia	-0,76	-0,41	-1,45	*S. nodosa*	-0,37	0,00	0,10
Lupinus spec.	1,84	1,13	-	*Antirrhinum majus*	2,84	1,62	-
L. arboreus	1,84	-	-	*Pedicularis* spec.	-1,08	-1,16	-2,23
L. polyphyllus	-	1,13	-	*P. palustris*	-0,88	-0,97	-2,04
Melilotus spec.	0,18	0,77	0,68	*P. sylvatica*	-1,28	-1,34	-2,42
M. albus	-0,20	1,12	1,43	**Asteraceae**			
M. altissimus	0,73	1,35	0,00	*Centaurea jacea*	-0,25	-	-0,70
M. officinalis	0,02	-0,17	0,63	*Centaurea cyanus*	-0,39	-2,09	-0,96
Cytisus scoparius	0,00	-0,34	-0,48	*Centaurea scabiosa*	-0,49	0,37	-1,23
Medicago sativa	-0,56	0,37	0,50	*Cirsium* spec.	0,47	0,20	1,43
Phaseolus spec.	-	-	-	*C. vulgare*	0,80	1,35	-
Ononis repens	-0,45	0,00	-1,33	*C. palustre*	0,15	-0,69	-
Lathyrus tuberosus	-0,99	0,41	-0,75	*C. arvense*	0,47	-	1,43
Lamiaceae				*C. oleraceum*	-	-0,07	-
Lamium groep	-0,25	0,30	-0,50	*Taraxacum/Crepis* groep	0,13	0,14	0,55
L. album	-0,65	-	-	*Taraxacum officinale aggr.*	0,43	-	-
L. purpureum	-1,09	0,94	0,55	*C. biennis*	-0,02	-0,93	-
L. hybridum	1,57	0,35	-	*C. capillaris*	-0,17	1,21	0,55
L. amplexicaule	-0,22	0,39	-	*Solidago* spec.	-0,89	6,00	3,53
Lamiastrum galeobdolon	1,07	0,33	-	*S. virgaurea*	-0,89	-	-
Ballota nigra	-0,37	-0,53	-1,55	*S. canadensis*	-	5,94	-
Stachys spec.	-0,37	0,04	0,22	*S. gigantea*	-	6,06	3,53
S. officinalis	-0,62	-	-	*Carlina vulgaris*	-0,85	-	-1,64
S. sylvatica	-0,49	-0,07	-0,24	*Helianthus* spec.	-	1,34	-
S. palustris	0,01	0,15	0,68	*H. tuberosus*	-	1,34	-
Galeopsis spec.	-0,61	0,22	0,38	*Hypochaeris* groep	0,39	-0,56	0,25
G. tetrahit	-0,61	-0,14	0,38	*H. radicata*	0,61	-0,55	0,49
G. bifida	-	0,57	-	*Leontodon autumnalis*	1,33	-0,46	0,66
Glechoma hederacea	-0,56	-0,28	0,87	*L. hispidus*	-0,59	-1,08	-
Thymus/Origanum spec.	-0,37	-1,03	-1,34	*L. saxatilis*	0,21	-0,66	-0,40
Origanum vulgare	-0,10	-0,57	-1,34	*Jacobaea vulgaris*	0,11	0,37	-0,26
Thymus pulegioides	-0,38	-1,48	-	*Eupatorium cannabinum*	-0,15	0,36	0,53
Thymus polytrichus	-0,64	-	-	**Rosaceae**			
Prunella vulgaris	0,60	-0,52	-0,50	*Rubus* spec.	-0,24	-0,23	0,18
Ericaceae				*R. idaeus*	-0,09	-0,23	0,39
Vaccinium spec.	-0,61	-0,76	-0,57	*R. fruticosus agg.*	-0,29	-	-
V. myrtillus	-0,61	-0,76	-0,57	*R. caesius*	-0,34	-	-0,03
Calluna vulgaris	-0,64	-0,90	-0,85	*Filipendula ulmaria*	-0,10	-0,71	-0,30
Erica spec.	-0,93	-0,88	-1,04	*Pyrus/Prunus/Malus* groep	1,12	1,09	1,16
E. tetralix	-0,91	-0,88	-1,04	*Malus sylvestris*	0,57	-	1,96
E. cinerea	-0,94	-	-	*Pyrus communis*	1,49	-	0,78
Rhododendron spec.	1,83	-	1,86	*Prunus avium*	1,29	1,09	0,74
R. ponticum	1,83	-	1,86	*Prunus serotina*	-	0,52	-
Onbekende *Ericaceae* spec.	-	-	-	*Fragaria vesca*	-1,09	-0,71	-1,18
				Crataegus monogyna	-0,76	0,50	-

Tabel 2. Vervolg

Stuifmeeltaxon	Trend Index			Stuifmeeltaxon	Trend Index		
Plantensoort	**UK**	**B**	**NL**	**Plantensoort**	**UK**	**B**	**NL**
Campanulaceae				**Single taxa Families**			
Campanula spec.	-0,92	-0,70	-0,73	*Impatiens glandulifera*	1,85	2,27	2,47
C. rapunculus	-	-0,53	-	*Brassicaceae* spec.	0,09	0,69	0,27
C. rotundifolia	-0,92	-0,86	-0,73	*Raphanus raphanistrum*	-1,39	0,18	-0,14
Jasione montana	-1,08	-0,75	-0,94	*Sinapis arvensis*	-1,76	0,60	0,00
Boraginaceae				*Brassica rapa*	0,74	-	-
Symphytum officinale	0,34	0,31	0,58	*Brassica nigra*	-0,02	1,28	0,95
Echium vulgare	-0,24	0,11	-0,23	*Brassica napus*	2,88	-	-
Borago officinalis	-	-	-1,57	*Lythrum salicaria*	-0,08	-0,10	-0,06
Pulmonaria officinalis	1,77	0,52	-0,78	*Salix* spec.	0,20	0,18	-0,42
Cynoglossum officinale	-1,09	-0,34	-1,32	*S. repens*	-0,42	-0,85	-0,42
Solanaceae				*S. aurita*	-0,01	-	-
Solanum dulcamara	-0,11	1,20	0,93	*S. cinerea*	0,84	-0,10	-
Solanum tuberosum	-	-	-	*S. caprea*	0,34	0,65	-
Nicotiana spec.	-	-	-	*S. viminalis*	0,61	0,07	-
Ranunculaceae				*S. purpurea*	-0,01	-	-
Ranunculus acris	0,30	-	0,54	*S. alba*	0,02	0,64	-
Thalictrum flavum	-0,53	0,04	0,05	*S. fragilis*	0,26	0,64	-
Consolida spec.	-	-0,05	-	*Helianthemum nummularium*	-0,70	-0,55	-
C. regalis	-	-0,05	-	*Buddleja davidii*	3,73	3,43	-
Delphinium spec.	-	-	-	*Hypericum* spec.	-0,03	-0,29	-0,13
Caprifoliaceae				*H. androsaemum*	0,78	-	-
Lonicera spec.	-0,11	-0,37	-0,20	*H. perforatum*	-	-	0,32
L. periclymenum	-0,11	-0,37	-0,20	*H. tetrapterum*	-0,41	-0,29	-0,15
Symphoricarpos albus	1,74	0,36	0,91	*H. pulchrum*	-0,32	-	-
Viburnum spec.	-0,15	-0,05	-	*H. hirsutum*	-0,18	-	-
V. opulus	-0,15	-0,05	-	*H. dubium*	-	-	-0,55
Saxifragaceae				*Phacelia tanacetifolia*	-	-	-
Ribes odoratum	-	-	-	*Tilia* spec.	0,99	1,37	-
Ribes sanguineum	-	3,07	-	*T. cordata*	1,64	1,50	-
Hydrangea spec.	-	-	-	*T. cord. x T. platyphyllos*	0,33	1,23	-
Papaveraceae				*Frangula alnus*	-0,16	-0,27	-
Chelidonium majus	-0,72	0,29	0,10	*Chamerion angustifolium*	-0,01	-	1,58
Papaver rhoeas	-0,41	-0,01	0,13	*Escallonia bifida*	-	-	-
Caryophyllaceae				*Ligustrum ovalifolium*	-	-	-
Silene spec.	-0,86	0,40	0,81	*Weigela* spec.	-	-	-
S. dioica	-0,44	0,17	0,51	*Iris pseudacorus*	0,16	0,28	0,57
S. latifolia	-0,88	0,63	1,10	*Apiaceae* spec.	-	-	-
S. vulgaris	-1,26	-	-	*Aesculus hippocastanum*	1,08	-	-
Lychnis spec.	-0,79	-0,42	-0,43	*Cornus sanguinea*	-0,06	1,01	-
L. flos-cuculi	-0,79	-0,42	-0,43	Onbekende spec. 1	-	-	-
Unknown *Caryophyllaceae* spec.	-	-	-	Onbekende spec. 2	-	-	-
Aceraceae				Onbekende spec. 3	-	-	-
Acer spec.	-0,03	1,11	-	Onbekende spec. 4	-	-	-
A. platanoides	-	0,97	-	Onbekende spec. 5	-	-	-
A. campestre	0,35	0,88	-				
A. pseudoplatanus	-0,40	1,11	-				
Acer japonicum	-	-	-				
Plantaginaceae							
Plantago lanceolata	1,35	-	0,60				
Plantago media	-0,79	-0,47	-1,23				
Liliaceae							
Liliaceae spec. < 40 µm pollen	-	-	-				
Liliaceae spec. > 40 µm pollen	-	-	-				

Tabel 3. De relatieve bijdrage van de tien belangrijkste plantentaxa aan de stuifmeelladingen van (a) 5 achteruitgaande en 5 stabiele hommelsoorten voor 1950 en (b) 5 stabiele hommelsoorten voor 1950 en in 2004-2005 in België, Engeland en Nederland.
Table 3. The relative contribution of the ten most important plant taxa to the pollen loads of (a) rare and common bumblebee species caught before 1950 and (b) common bumblebee species caught before 1950 and in 2004-2005 in Belgium, England and The Netherlands. n = 5

a		Voor 1950	
		Stabiele soorten (%)	Achteruitgaande soorten (%)
Trifolium pratense	rode klaver	19,9	23,6
Lotus sp.	rolklaver sp.	8,3	3,7
Vaccinium sp.	bosbes sp.	1,6	8,7
Lamium/Ballota sp.	dovenetel/ballote sp.	6,0	3,2
Campanula sp.	klokje sp.	0,7	8,2
Verbascum sp.	toorts sp.	3,3	4,9
Trifolium repens	witte klaver	4,9	2,5
Melampyrum pratense	hengel	4,5	2,0
Erica sp.	dopheide sp.	0,6	5,5
Symphytum officinale	gewone smeerwortel	3,5	2,3

b		Stabiele soorten	
		Voor 1950 (%)	2004-2005 (%)
Trifolium pratense	rode klaver	22,0	12,0
Trifolium repens	witte klaver	3,1	13,5
Rubus sp.	braam sp.	0,7	14,5
Lotus sp.	rolklaver sp.	8,0	4,5
Lamium/Ballota sp.	dovenetel/ballote sp.	7,0	4,6
Symphytum officinale	gewone smeerwortel	5,0	5,6
Melampyrum pratense	hengel	4,2	1,8
Impatiens glandulifera	reuzenbalsemien	0,0	5,2
Rhinanthus sp.	ratelaar sp.	1,8	2,9
Brassicaceae sp.	kruisbloemen sp.	1,4	2,6

Heidegebieden (met struikheide - *Calluna vulgaris*, dopheidesoorten - *Erica* en in mindere mate bosbes - *Vaccinium*), bedekten oppervlakken van 90.000 (Engeland) en 300.000 ha (Nederland; Kleijn & Raemakers 2008). Deze biotopen waren ruim voorhanden toen de hommels uit de entomologische collecties werden verzameld. Dit kan verklaren waarom stuifmeel van EB 72 (1-2) 001-097 de bijbehorende plantensoorten zoveel werd aangetroffen in de stuifmeelladingen van voor 1950. Recent vonden Westphal *et al.* (2003, 2006) dat de dichtheid van hommelpopulaties hoger was in gebieden met grote hoeveelheden bloeiend koolzaad (*Brassica napus*). Dit suggereert dat de hommelstand aanzienlijk wordt beïnvloed door voedsel uit bloemen van gewassen.

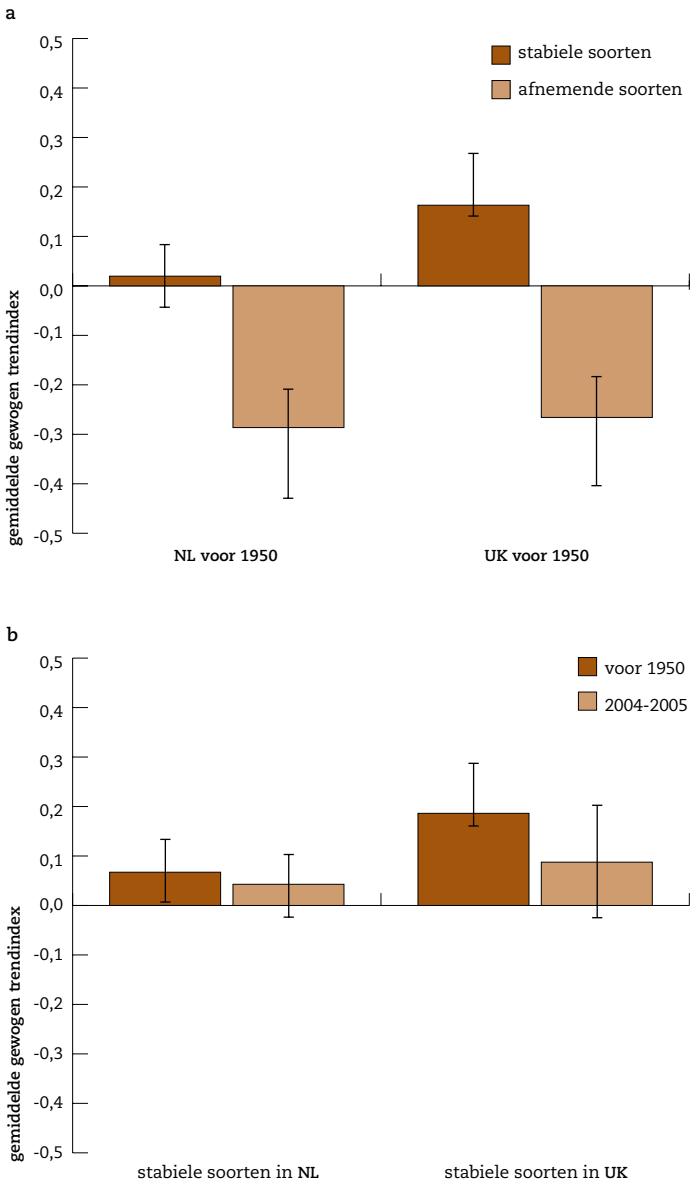
Er werden echter ook duidelijke voorkeuren voor bepaalde plantensoorten waargenomen. Zo vonden we, in lijn met de resultaten van Brian (1951), dat de stabiele tuinhommel geen stuifmeel verzamelde van rolklaversoorten (*Lotus*), terwijl deze algemeen zijn en veel samen voorkomen met rode klaver, de belangrijkste waardplant van tuinhommels.

Samenvattend kan dus worden geconcludeerd dat de achteruitgaande soorten zich niet in sterkere mate hebben gespecialiseerd op één specifiek plantentaxon dan de stabiele soorten. Elke soort had specifieke voorkeuren, soms kwantitatief soms kwalitatief, die tot uitdrukking kwamen op soort- of genusniveau van de waardplantsoorten, maar niet op familieniveau.

De achteruitgaande hommelsoorten bleken voor 1950 relatief veel stuifmeel verzameld te hebben van plantentaxa die op het punt stonden achteruit te gaan. Stabiele hommelsoorten daarentegen gebruikten stuifmeel van plantentaxa met een gemiddelde of bovengemiddelde populatietrend (figuur 6a). Dit contrasteert met resultaten van Carvell *et al.* (2006), die vonden dat waardplanten van hommels de afgelopen eeuw in het algemeen achteruit zijn gegaan. Carvell en collega's gebruikten echter de bezoekfrequentie als maat voor voedselvoorkeur en maakten geen onderscheid tussen achteruitgaande en stabiele soorten.

Vandaag de dag, is het aantal stuifmeeltaxa dat gebruikt wordt door stabiele hommelsoorten niet significant lager dan voor 1950, ondanks sterke veranderingen in de samenstelling van hun stuifmeelladingen. Ze gebruiken ook nog steeds plantensoorten die het bovengemiddelde goed doen (figuur 6b). De veranderingen in de stuifmeelladingen komen grotendeels overeen met veranderingen in het landgebruik. Gedurende de 20e eeuw is het aanzien van het Noordwest-Europese platteland drastisch veranderd. De opkomst van kunstmest maakte vlinderbloemige voedergewassen en heidegebieden (voor begrazing en bemesting met heideplaggen) overbodig. Deze biotopen namen dan ook drastisch in oppervlakte af of ze verdwenen geheel (bijv. klavers als voedergewassen in Nederland). Dit kan het afgenomen belang van rode klaver als stuifmeelbron verklaren. De afgenomen bijdrage van rolklaver is mogelijk het gevolg van de achteruitgang van schrale graslanden (bijv. WallisDeVries *et al.* 2002). Het toegenomen belang van braam (*Rubus*) is moeilijker te verklaren, aangezien dit plantentaxon algemeen was in beide onderzoeksperioden. Kerkvliet (1984) vergeleek de samenstelling van stuifmeel in Nederlandse honing uit 1930 met die uit 1971 en 1980, en nam een vergelijkbare toename van braamstuifmeel waar. De toename van witte klaver is waarschijnlijk gerelateerd aan het toenemend gebruik van gras-klaver mengsels in de intensieve (melk)veehouderij. In veel agrarische gebieden is witte klaver tegenwoordig een van de weinige soorten die nog uitbundig bloeiend kan worden aangetroffen (Kohler *et al.* 2007). Het belang in 2004 en 2005 van reuzenbalsemien, een uitheemse soort die pas vanaf 1950 serieus in verspreiding toenam (Preston *et al.* 2002), illustreert het vermogen van stabiele hommelsoorten om nieuwe stuifmeelbronnen te benutten zodra deze beschikbaar komen. Het is opmerkelijk dat stuifmeel van landbouwgewassen (uitgezonderd vlinderbloemige voedergewassen) slecht vertegenwoordigd is bij de onderzochte soorten, aangezien hommels veelvuldig worden waargenomen op landbouwgewassen (Scheper *et al.* 2011). Mogelijk betekent dit dat landbouwgewassen wel gebruikt worden als nectarbron maar dat ze voor hommels niet alle noodzakelijke voedingsstoffen verschaffen. Behoud en bevordering van hommels als belangrijke bestuivers in landbouwgebieden vereist dus dat voldoende alternatieve stuifmeelbronnen aanwezig zijn.

Alle tien hommelsoorten benutten stuifmeel van tenminste 15 stuifmeeltaxa, die lang niet allemaal achteruit zijn gegaan in de afgelopen eeuw. Desondanks houden de afgenomen hommelsoorten tegenwoordig nog slechts stand in een paar overgebleven gebieden waar het historische landschap nog relatief intact is (bijv. Goulson *et al.* 2006). Waarom zijn deze soorten klaarblijkelijk niet in staat geweest om over te stappen op stuifmeel dat weliswaar minder de voorkeur heeft, maar



6. De Gemiddelde Gewogen Trend Index (telkens gemiddelde en standaardfout van 5 soorten) van plantentaxa in de stuifmeelladingen van (a) stabiele en achteruitgaande hommelsoorten voor 1950 en (b) stabiele hommelsoorten voor 1950 en in 2004 en 2005. Indices zijn afzonderlijk voor Engeland (UK) en Nederland (NL) weergegeven; Voor België waren onvoldoende data beschikbaar. Voor een uitgebreidere beschrijving: zie tekst.
6. The Average Weighed Change Index (mean and standard error of 5 species) of plant taxa in the pollen loads of (a) stable and declining bumblebee species before 1950 and (b) stable bumblebee species before 1950 and in 2004 and 2005. Figures are given separately for England (UK) and The Netherlands (NL); insufficient data were available for Belgium. For further explanation see Kleijn & Raemakers (2008).

veelvuldiger in het landschap voorkomt? Hommels produceren pas vrouwtjes en mannetjes als de kolonie een minimum aantal werksters heeft geproduceerd. Een groot deel van de kolonies slaagt er in het geheel niet in dergelijk nageslacht te produceren (Cumber 1953). De groeisnelheid van kolonies is gerelateerd aan de beschikbaarheid van voedsel (D. Kleijn, ongepubliceerde resultaten). Groei van de larven is afhankelijk van het soort stuifmeel dat ze voorgeschoteld krijgen (Génissel *et al.* 2002). Larven van achteruitgaande hommelsoorten zijn mogelijk meer gespecialiseerd op stuifmeel van hun voorkeurswaardplanten dan larven van stabiele soorten. Stuifmeel van minder favoriete taxa zou dan bij achteruitgaande soorten kunnen leiden tot een langzamere groei van de larven, een tragere groei van de kolonie en een langere tijd voordat het eerste nageslacht geproduceerd wordt. Hierdoor hebben kolonies een grotere kans om verloren te gaan door willekeurige factoren zoals periodes met slecht weer, zodat populaties lokaal kunnen uitsterven. Deze hypothese moet nader onderzocht worden, bijvoorbeeld door het vergelijken van de groeisnelheid en het reproductief succes van kolonies van algemene en zeldzame soorten.

Onze studie laat zien dat, in een periode dat alle onderzochte hommelsoorten nog wijdverspreid voorkwamen, soorten die op het punt stonden om achteruit te gaan gebruik maakten van een kleiner spectrum aan plantentaxa dan soorten die niet achteruit zouden gaan. Daarnaast zouden die plantentaxa ook nog eens sterker achteruit gaan dan de plantentaxa die door stabiele hommelsoorten gebruikt werden. De veranderingen in het vóórkomen van plantentaxa zijn gerelateerd aan veranderingen in landgebruik, zoals het in onbruik raken van vlinderbloemige voedergewassen en heide bij de Noordwest-Europese landbouw, en het intensievere gebruik van soortenrijke graslanden. Het lot van de vijf afnemende hommelsoorten lijkt dus vooral te zijn bezegeld door de indirecte gevolgen van veranderend landgebruik. Dit had een groter effect op hen dan op de vijf stabiele soorten omdat de achteruitgaande soorten sterker afhankelijk waren van de verdwijnende vormen van landgebruik, ze meer uitgesproken waardplantvoorkeuren hadden en ze minder alternatieve waardplanten hadden waarop ze over konden stappen.

Door onderzoek aan museumexemplaren die 58-132 jaar geleden zijn verzameld, waren we in staat om populatietrends te koppelen aan verschillen in voedselvoorkeur. Deze methode biedt perspectief voor het verkrijgen van inzicht in biotoop- en voedselvoorkeur van andere bloembezoekende insecten (vooral van soorten die zeldzaam geworden zijn) en in de toekomst wellicht ook voor allerlei andere herbivoren en carnivoren, als DNA-fingerprinting-technieken worden ontwikkeld waarmee voedselsoorten in het spijsverteringskanaal geïdentificeerd kunnen worden. De resultaten benadrukken het belang van de uitgebreide collecties in natuurhistorische musea voor het vergroten van onze kennis over ecologie en behoud van wilde soorten.

Dankwoord

Onze dank gaat uit naar G. Else, P. Grootaert, P. Rasmont, C. van Achterberg, W. Hogenes, Y. Jongema en M. Reemer voor hun hulp bij het bemonsteren van hommels in collecties, en naar J. Kerkvliet voor het controleren van stuifmeelmonsters. Inhoudelijke commentaren van D. Goulson, M. Kwak en P. Williams en redactioneel commentaar van Peter Koomen hielpen ons het manuscript te verbeteren. Deze studie is uitgevoerd in het kader van het EU project QLK5-CT-2002-1495 'Evaluating current European Agri-environment Schemes to Quantify and Improve Nature Conservation Efforts in Agricultural Landscapes' (EASY). Dit artikel is een Nederlandse vertaling en bewerking van een Engelstalig artikel verschenen in *Ecology* (Kleijn & Raemakers 2008) welke werd gefaciliteerd door het Wilde Bestuivers project (BO-11-011.03-011) binnen het BIJ-1 onderzoeksprogramma, uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van EL& I.

Literatuur

Alford DV 1975. Bumblebees. David-Poynter Limited.
Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. Science 313: 351-354.
Both C, Bouwhuis S, Lessells CM & Visser ME 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. Nature 441: 81-83.
Brian AD 1951. The pollen collected by bumblebees. Journal of Animal Ecology 20: 191-194.
Carvell C, Roy DB, Smart SM, Pywell RF, Preston CD & Goulson D 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. Biological Conservation 132: 481-489.
CBS 2003. Biobase 2003. Centraal Bureau voor de Statistiek.
Colwell RK 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: http://purl.oclc.org/estimates.
Crawley MJ 2005. Statistics: an introduction using R. John Wiley & Sons.
Cumber RA 1953. Some aspects of the biology and ecology of humble-bees bearing up[on yield of red-clover seed in New Zealand. New Zealand Journal of Science and Technology, Section B 34: 227-240.
Duncan RP & Young JR 2000. Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. Ecology 81: 3048-3061.
Fussell M & Corbet SA 1992. Flower usage by bumble-bees: a basis for forage plant management. Journal of Applied Ecology 29: 451-465.
Génissel A, Aupinel P, Bressac C, Tasei J-N & Chevrier C 2002. Influence of pollen origin on performance of *Bombus terrestris* microcolonies. Entomologia Experimentalis et Applicata 104: 329-336.
Goulson D 2003. Bumblebees. Behaviour and ecology. Oxford University Press.
Goulson D. & Darvill B 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? Apidologie 35: 55-63.
Goulson D, Hanley ME, Darvill B & Ellis JS 2006. Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.). Journal of Insect Conservation 10:95-103.
Goulson D, Hanley ME, Darvill B, Ellis JS & Knight ME 2005. Causes of rarity in bumblebees. Biological Conservation 122: 1-8.
Halbritter H, Weber M, Zetter R, Frosch-Radivo A, Buchner R & Hesse M 2006. PalDat – Illustrated handbook on pollen terminology. Society for the promotion of Palynological Research in Austria.
Harper GL, Maclean N & Goulson D 2006. Analysis of museum specimens suggests extreme genetic drift in the adonis blue butterfly (*Polyommatus bellargus*). Biological Journal of the Linnean Society 88: 447-452.
Heinrich B 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. Ecological Monographs 46: 105-128.
Heinrich B 1979. Bumblebee economics. Harvard University Press.
Heinrich B 1983. Insect foraging energetics. In: Handbook of experimental pollination biology (CE. Jones & RJ Little eds): 187-214. Scientific and American Editions.
Heinrich B 2003. New buzz on the Humble-Bee. Science 302: 395-396.
Hitchcock CL & Gratto-Trevor C 1997. Diagnosing a shorebird local population decline with a stage-structured population model. Ecology 78: 522-534.
Inouye D 1978. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behaviour. Ecology 59: 672-678.
Isaac NJB & Cowlishaw G 2004. How species respond to multiple extinction threats. Proceedings of the Royal Society London Series B - Biological Sciences 271: =1135-1141.
Kerkvliet JD 1984. Stuifmeelanalyse van Nederlands Honing: vroeger en nu. Bijenteelt VBBN 3: 76-78.
Kleijn D, Berendse F, Smit R & Gilissen N 2001. Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. Nature 413: 723-725.
Kleijn D & Van Langevelde F 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. Basic and Applied Ecology 7: 201-214.
Kleijn D & Raemakers I 2008. A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumblebee species. Ecology 89: 1811-1823.
Kohler F, Verhulst J, Knop E, Herzog F & Kleijn D 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. Biological Conservation 135: 302-307.
Osborne JL, Clark SJ, Morris RJ, Williams I H, Riley JR, Smith AD, Reynold DR & Edwards AS 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. Journal of Applied Ecology 36: 519-533.
Peat J & Goulson D 2005. Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. Behavioral Ecology and Sociobiology 58: 152-156.
Pekkarinen A 1984. Resource partitioning and coexistence in bumblebees (Hymenoptera, Bombinae). Annales Entomologici Fennici 50: 97-107.
Pertoldi C, García-Perea R, Godoy JA, Delibes M & Loeschcke V 2006. Morphological consequences of range fragmentation and population decline on the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). Journal of Zoology 268: 73-86.
Preston, CD, Pearman DA & Dines TD 2002. New Atlas of the British and Irish Flora: an atlas of the vascular plants of Britain, Ireland, the Isle of Man and the Channel Islands. Oxford University Press.
Rachowicz LJ, Knapp RA, Morgan JAT, Stice MJ, Vredenburg VT, Parker JM & Briggs CJ 2006. Emerging infectious disease as a proximate cause of amphibian mass mortality. Ecology 87: 1671-1683.
Rasmont P 1988. Monographie écologique et zoogéographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). Dissertation Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat.
Rich TCG & Woodruff ER 1996. Changes in vascular plant floras of England and Scotland between 1930-1960 and 1987-1988: the BSBI monitoring scheme. Biological Conservation 75: 217-229.
Riley JR, Smith AD, Reynolds DR, Edwards AS, Osborne JL, Williams IH, Carreck NL & Poppy GM 1996. Tracking bees with harmonic radar. Nature 379: 29-30.
Scheper J, Kleijn D & Reemer M 2011. De relevantie van wilde bijen voor de bestuiving van landbouwgewassen. De Levende Natuur 112: 124-125.
Sladen FWL 1912. The humble-bee: its life-history and how to domesticate it. MacMillan and Co.
Sowig P 1989. Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). Oecologia 78: 550-558.
Telfer MG, Preston CD & Rothery P 2002. A general method for measuring relative change in range size from biological atlas data. Biological Conservation 107: 99-109.
Van der Ham RWJM, Kaas JP, Kerkvliet JD & Neve A 1999. Pollenanalyse – stuifmeelonderzoek van honing voor imkers, scholen en laboratoria. Stichting Landelijk Proefbedrijf voor Insektenbestuiving en Bijenhouderij Ambrosiushoeve.
Van Landuyt W, Hoste I, VanHecke L, Van den Bremt P, Vercruysse W & De Beer D 2006. Atlas van de Flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Nationale Plantentuin van België & Floristische Werkgroepen..
WallisDeVries MF, Poschlod P & Willems JH 2002. Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. Biological Conservation 104: 265-273.
Webb NR 1998. The traditional management of European heathlands. Journal of Applied Ecology 35: 987-990.
Westphal C, Steffan-Dewenter I & Tscharntke T 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. Ecology Letters 6: 961-965.
Westphal C, Steffan-Dewenter I & Tscharntke T 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. Oecologia 149: 289-300.
Westrich P 1996. Habitat requirements of the central European bees and the problems of partial habitats. In: The conservation of bees (A Matheson, SL Buchmann, C. O'Toole, P Westrich & IH Williams, eds): 1-16.,Academic Press.-
Williams P 2005. Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson *et al.* Biological Conservation 122: 33-43.
Williams PH 1982. The distribution and decline of British bumble bees (*Bombus* Latr). Journal of Apicultural Research 21: 236-245.

Summary

A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumblebee species

Understanding population declines has been the objective of a wide range of ecological studies. When species have become rare such studies are complicated because particular behaviour or life history traits may be the cause but also the result of the decline of a species. We approached this problem by studying species' characteristics on specimens that were collected before the onset of their decline and preserved in Natural History Museums. In north-western Europe some bumblebee species have declined dramatically during the twentieth century whereas other, ecologically similar species have maintained stable national populations. A long-standing debate focuses on whether this is caused by declining species having stricter host plant preferences. We compared the composition of pollen loads of five bumblebee species with stable populations and five with declining populations using museum specimens collected before 1950 in Belgium, England and the Netherlands. Prior to 1950, the number of plant taxa in pollen loads of declining species was almost a third lower than that in stable species even though individuals of stable and declining species generally originated from the same areas. There were no systematic differences in the composition of pollen loads between stable and declining species but the plant taxa preferred by declining species before 1950 had experienced a stronger decline in the twentieth century than those preferred by stable species. In 2004 and 2005, we surveyed the areas where bumblebees had been caught in the past and compared the composition of past and present pollen loads of the stable, but not of the by now locally extinct declining species. The number of collected pollen taxa was similar but the composition differed significantly between the two periods. Differences in composition reflected the major changes in land use in north-western Europe but also the spread of the invasive plant species *Impatiens glandulifera*. The main question now is why declining species were apparently not able to switch to less preferred food plants when stable species were. This study shows that natural history collections can play an important role in improving our understanding of the ecological mechanisms driving species population change.

David Kleijn
Alterra, Centrum Ecosystemen
Droevendaalsesteeg 3
Postbus 47
6700 AA Wageningen
David.Kleijn@wur.nl

Ivo P. Raemakers
Van Caldenborghstraat 26
6247 CG Gronsveld