

Hoe zelfbevruchting te voorkomen?

Als zelfbevruchting minder gewenst is, hoe kan de plant dit dan voorkomen? Op drie manieren. Allereerst vertonen veel soorten 'zelfsteriliteit': de stuifmeelkorrels kiemen niet op stempels van dezelfde plant, maar kiemen wel, met de bijbehorende pollenbuisgroeï, op stempels van andere individuen van de soort. Blokkering van de kieming op de eigen plant berust op een chemische herkenning die genetisch bepaald is (zelf-incompatibiliteit) en enigszins kan worden vergeleken met een immuunreactie. Deze vorm van zelfsteriliteit komt vaak voor: bijvoorbeeld bij asters, primula's, boterbloemen, een aantal roosachtigen (appel, kers en sommige perenrassen), bij kruisbloemigen en veel soorten vlinderbloemigen en orchideeën. Verder bij een aantal klapprozen en de weegbreefamilie, kortom in veel verschillende plantenfamilies.

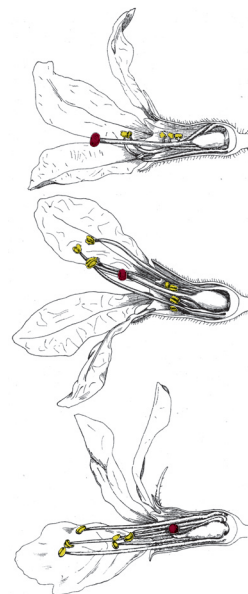
Zelfbevruchting wordt, in de tweede plaats, ook voorkomen wanneer de meeldraden en de stampers niet tegelijkertijd rijpen (dichogamie). Meestal begint in die gevallen de stuifmeelproductie op het moment dat de stempels nog niet ontvankelijk zijn (dit heet protandrie: de meeldraden eerst). Zo zijn bloemen van de aardbei eerst mannelijk (dat wil zeggen: ze geven stuifmeel af) en daarna vrouwelijk (geen stuifmeelproductie meer, maar wel rijpe stampers). Dit komt vaak voor, onder meer bij soorten die behoren tot de composieten, schermbloemigen en klokjesachtigen. Het omgekeerde, stampers rijpen voordat de helmknoppen rijp stuifmeel leveren (protogynie), is minder algemeen maar is bijvoorbeeld te zien bij cypreswolfsmelk en weegbree.

Een derde manier om de kans op zelfbevruchting te verminderen is heterostylie. In dat geval bezitten de bloemen lange stijlen en korte meeldraden, terwijl de bloemen van andere individuen (van dezelfde soort) korte stijlen hebben en meeldraden die daar hoog boven uitsteken. Die verschillen bevorderen kruisbevruchting doordat vlinders met een lange tong, pollen van bloemen met korte meeldraden gemakkelijk overbrengen naar de stempel van een bloem met korte stijl. Veel bijen daarentegen, met een korte tong, kunnen niet zo diep in de bloem komen en transporteren daardoor alleen pollen van lange meeldraden naar bloemen met een lange stijl. Heterostylie komt in verscheidene plantenfamilies voor, bijvoorbeeld bij longkruid, boekweit, winterjasmijn en sleutelbloemachtigen.



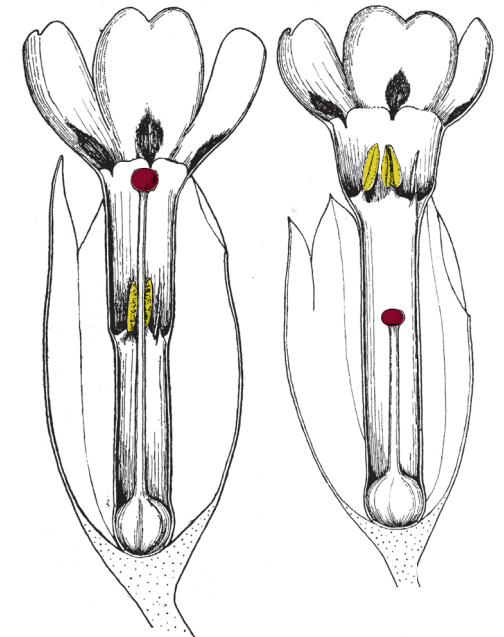
Darwin over de kattenstaart

Darwin wijdde in 1864 in zijn publicatie 'On the sexual relations of the three forms of *Lythrum salicaria*' een uitgebreide studie aan de bloemen van kattenstaart, een markant voorbeeld van heterostylie. Er zijn planten met bloemen met een korte stijl en middellange en lange meeldraden. Andere planten hebben bloemen met een middellange stijl en korte en lange meeldraden. Een derde groep planten heeft bloemen met een lange stijl en korte en middellange meeldraden (tristylye). Iedere bloem heeft zijn twaalf meeldraden dus verdeeld over twee 'etages', die verschillend zijn gekleurd. Het gevolg is dat er alleen succesvol zaad kan worden gevormd na bestuiving met pollen uit een ander bloemtype.



Ongelijkstijligheid bij sleutelbloemen

Sleutelbloemen danken hun naam aan de ingenieuze en wat onregelmatige tros bloemen, zoals fraai te zien is bij de slanke sleutelbloem, een wilde plant op vochtige, kalkrijke bodem. Met enige fantasie is er een sleutel in te zien. Sleutelbloemen zijn het schoolvoorbeeld van ruimtelijke scheiding van de mannetjes en de vrouwtjes binnen een bloem. Aan verschillende planten zitten verschillende bloemen.

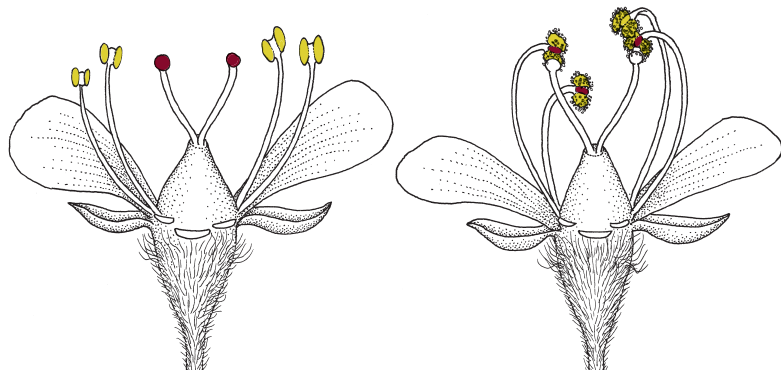


Slanke sleutelbloem (*Primula elatior*), links een langstijlige bloem, rechts een kortstijlige.

Hoewel alle bloemen oppervlakkig gezien hetzelfde lijken, zit er fraaie variatie in het ontwerp van de sleutelbloem. Er zijn bloemen met korte stijlen met meeldraden bovenin als een soort 'kraagje' aan het begin van de kroonbuis en er zijn bloemen met lange stijlen met meeldraden onderin. Bij dit type bloem steekt de stijl soms net buiten de bloemkroon omhoog, als een pin. Wanneer een insect, bijvoorbeeld een vlinder, een bloem met een lange stijl bezoekt om met zijn roltong nectar van de bloembodem op te zuigen, ontvangt de vlinder stuifmeel van de korte meeldraden. Wanneer het dier daarna een kortstijlige bloem bezoekt zit er stuifmeel op zijn roltong, die bij deze bloem eerst de stempel zal passeren. Het stuifmeel zit namelijk op de roltong ter hoogte van de stempel, wat kruisbestuiving vergemakkelijkt. Dit is het ideale model, ontdekt door Carolus Clusius, de man die in 1590 de Leidse Hortus Botanicus inrichtte. Ondanks dit mechanisme vindt toch veel bestuiving plaats door stuifmeel uit hetzelfde bloemtype (door buurbestuiving), maar of die bloemen dan net zulk hoogwaardig zaad krijgen, is de vraag.

Zelfbevruchting als vluchtheuvel

Ondanks het voordeel dat kruisbevruchting biedt boven zelfbevruchting, namelijk vergroting van de genetische variatie, heeft toch 20% van alle bloemplantensoorten zelfbevruchting als hoofdstrategie, zonder zichtbaar nadelige gevolgen. Als bestuiving door insecten vanwege slechte klimatologische condities onzeker is, of als de plantensoort lokaal slechts weinig individuen telt, bijvoorbeeld in een nieuwe omgeving of aan de rand van zijn verspreidingsgebied, kan zelfbevruchting de overlevingskansen zeker vergroten. Zelfsteriliteit zou in dergelijke situaties catastrofaal kunnen zijn. Zelfbevruchters zijn meestal eenjarig en kruidachtig. Bomen en struiken zijn zelden zelfbevruchters. Ook bij soorten waar kruisbevruchting regel is, ziet men soms kort voor het einde van de bloei, als bestuiving nog niet gelukt is, alsnog zelfbevruchting. Dan krullen bij het ouder worden van sommige bloemen de helmraden zodanig om dat hun helmhokjes contact maken met de stempels zodat er, voor zover er nog onbevruchte zaadknoppen zijn, (zelf)bevruchting kan plaatsvinden. Dit is onder meer te zien bij veel soorten van de steenbreekfamilie, de sterremuurfamilie en de kruisbloemigen.



Gewone agrimonie groeit in het wild in de kalkrijke duinen (onder). In de bloemen zijn de stempels ontvankelijk voordat het stuifmeel vrijkomt. Is de bloem tegen het einde van de bloei nog onbevrucht dan buigen de meeldraden zich naar binnen (rechts). Daarbij raken zij de stempels aan zodat alsnog zelfbestuiving mogelijk is.



Wilde kievisbloemen bloeien in april. Ze worden vooral bestoven door overwinterde hommelmokinginnen, die nog een volk moeten stichten. Rechts een net geopende bloem met dichte helmhokjes. Daarnaast een oudere bloem waarvan twee bloemdekbladen en een meeldraad zijn verwijderd; de stamper is uitgroeid en er is stuifmeel afgegeven. Wilde kievisbloemen groeien in 5 à 8 jaar uit van zaad tot bloeiende plant. Als er geen insectenbestuiving optreedt, zorgt de bloem actief voor zelfbestuiving. Minstens één van de meeldraden verlengt zich sterk, kromt zich over de stijl en geeft zijn stuifmeel af. De zaadzetting mislukt dan vaak doordat deze planten last krijgen van een schimmelziekte. Door hommels bevruchte planten zijn veel minder vatbaar. Er zijn aanwijzingen dat dit mechanisme ook bij aardappels van toepassing is die, indien onbevrucht, gevoeliger lijken voor een schimmel van het geslacht *Phytophthora*.

Het theoretische onderscheid tussen zelfbevruchting en kruisbevruchting blijkt in de praktijk niet zo absoluut als men zou denken.

Er zijn ook plantensoorten die alleen zelfbevruchting kennen. Maarts viooltje, glad vingergras en tarwe zijn daarvan enkele voorbeelden. Deze soorten kunnen volstaan met het aanmaken van veel minder pollen dan plantensoorten waarop insecten foerageren. Een ander voordeel: zij zijn niet afhankelijk van de aanwezigheid van bestuivers.

Wederzijdse afhankelijkheid

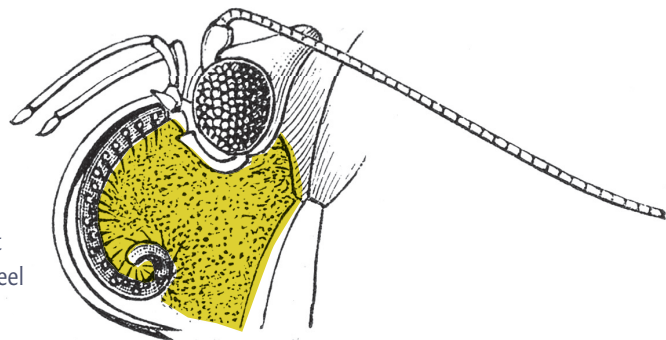
Planten zijn plaatsgebonden. Voor transport van stuifmeel is de plantenwereld aangewezen op hulp van derden, met name insecten, de wind en bij sommige waterplanten: waterstroming. Windbestuiving kwam al voor bij de voorouders van bloemplanten, zo'n 300 miljoen jaar geleden. Deze waarschijnlijk oudste vorm van bestuiving wordt door ongeveer 10% van alle tegenwoordige bloemplantensoorten gebruikt. Hoewel windbestuiving bepaald niet zeldzaam is, helpen dieren, vooral insecten, heel vaak met het transport van pollen en bevorderen daarmee kruisbestuiving. Omdat deze transporteurs die service niet verlenen zonder een tegenprestatie, betaalt de plant door levering van hoogwaardig voedsel: nectar en stuifmeel. Deze vorm van samenwerking wordt mutualisme genoemd (mutualisme of wederkerigheid = relatie van twee soorten waarbij beide soorten voordeel hebben en van elkaar afhankelijk zijn voor hun overleving). Deze nauwe relatie tussen het grootste deel van het plantenrijk en een aanzienlijk deel van de dierenwereld is het meest grootschalige voorbeeld van wederzijdse afhankelijkheid in de levende natuur.



Yucca en Yuccamotjes

Vijgen en vijgenwespen zijn het schoolvoorbeeld van onafscheidelijke bondgenoten uit de Oude Wereld (zie pagina 81). Maar ook de Nieuwe Wereld bezit voorbeelden van wat in vakjargon heet 'obligaat mutualisme': Amerikaanse yuccasoorten zijn voor hun bestuiving geheel afhankelijk van bepaalde motjes.

De in tuinen veel aangeplante palmlelie, *Yucca filamentosa*, wordt in zijn oorsprongsgebied, de Verenigde Staten, bestoven door het nachtvlindertje *Tegeticula yuccasella*. Nadat een vrouwtjesmot in een aantrekkelijk ruikende bloem is geland, verzamelt zij met haar speciaal daarvoor aangepaste monddelen een flinke hoeveelheid pollen. Dit pollenkluitje wordt, geklemd tussen kop en voorpoten, door de mot meegenomen naar een bloem van een andere plant. Daar onderzoekt zij eerst of het vruchtbeginsel de goede rijpingsfase heeft bereikt en of er geen andere eitjes aanwezig zijn. Nadat alles in orde is bevonden, prikt zij haar legboor in het vruchtbeginsel en deponert er een eitje. Daarna propt zij nauwkeurig een beetje stuifmeel in het buisje dat gevormd wordt door de drie met elkaar vergroeide stempels. Dit karakteristieke gedrag herhaalt zich meestal enige keren, zodat er in ieder van de drie vruchtbeginselhokjes één eitje belandt. Ieder rupsje consumeert tot het volgroeid is ongeveer twintig zaadknoppen. Omdat iedere bloem een paar honderd zaadknoppen bevat, blijft er genoeg over voor de productie van rijpe zaden. Het verlies van een aantal zaadknoppen door rupsenvraat weegt ruimschoots op tegen het voordeel van een zorgvuldige bestuiving door de moeder van deze kostgangers.

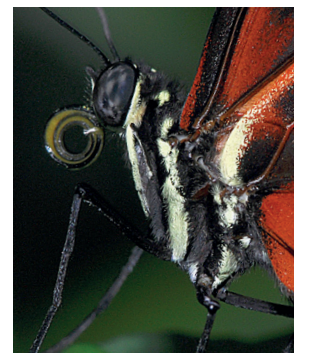


Kop van het motje met een grote klont stuifmeel



De pollenlollie van de passiebloemvlinder

De meeste dagvlinders voeden zich alleen met nectar. Een uitzondering hierop is het tropische geslacht van passiebloemvlinders (*Heliconia*, ca. 40 soorten). Deze vlinders steken hun roltong in de bloemkroon en schrapen langs de meeldraden. De stuifmeelkorrels worden met speeksel vermengd waarna aminozuren uit de stuifmeelkorrel voor een deel vrijkomen en worden opgenomen. Vooral bloemen van de klimplant *Psiguria* (uit de komkommerfamilie) zijn in trek. Andere bloemen, zoals *Lantana* (wisselbloem), zijn minder populair. De vlinder verzamelt het stuifmeel op het eerste, basale deel van de roltong en rolt de tong vervolgens langzaam in en uit. Daardoor ontstaat een bolletje: de 'pollenlollie'. Vlinder en bloem zijn te zien in Diergaarde Blijdorp, Rotterdam.



De zomers bloeiende palmlelie (een *Yucca*-soort) is overal ter wereld aangeplant maar voor natuurlijke bestuiving is ze aangewezen op een bijzonder motje, de nachtvlinder *Tegeticula yuccasella* (zie tekening op pagina 44).

Een bloembezoeker is nog geen bestuiver

Veel insecten bezoeken een bloem alleen om nectar op te zuigen of stuifmeel op te halen, zonder een wederdienst (bestuiving) te verrichten. Een eenvoudig experiment met bloemen van *Centaurea corymbosa* (tuilknoopkruid), een soort die slechts voorkomt op één kalksteenmassief in Zuid-Frankrijk, toont dit aan. De bloemhoofdjes van tuilknoopkruid worden vooral door drie groepen insecten bezocht: behangersbijen, kleine bijtjes (bloedbijen en maskerbijen) en een schijnboktor. Om uit te zoeken wie van deze bloembezoekers de succesvolste bestuiver is, werden onbestoven bloemhoofdjes gehuld in een zakje van fijnmazig vitrage. Wanneer een bloembezoeker in de buurt van de plant kwam, werd het zakje snel verwijderd. Met een stopwatch werd de bezoektijd geregistreerd en het aantal open bloempjes in het hoofdje geteld. Na het bezoek werd het hoofdje weer ingepakt.

Wat bleek? Hoofdjes werden meerdere keren per dag bezocht en een aantal dagen achter elkaar. De behangersbijen bleken de echte bestuivers van tuilknoopkruid. Per bezoek was de zaadzetting na bezoek van

een behangersbij hoger dan wanneer de bezoeker een klein bijtje of een schijnboktor was. Per tijdseenheid zorgden de behangersbijen bovendien voor aanzienlijk meer bevruchting dan de andere twee groepen. Door het gedrag van de insectengroepen op de hoofdjes te observeren, kon dit voorspeld worden. De behangersbijen verzamelen stuifmeel door met hun achterlijf over de meeldraden te schurken (zulke bijen worden ook wel 'buikschuivers' genoemd). Wanneer ze vervolgens naar een andere plant vliegen hebben ze nog zoveel stuifmeel aan hun buik hangen dat ze kruisbestuiving veroorzaken. De kleine bloed- en maskerbijtjes zijn eigenlijk te klein voor de relatief grote bloemhoofdjes van het knoopkruid. Zij raken wel met stuifmeel bepoederd, maar



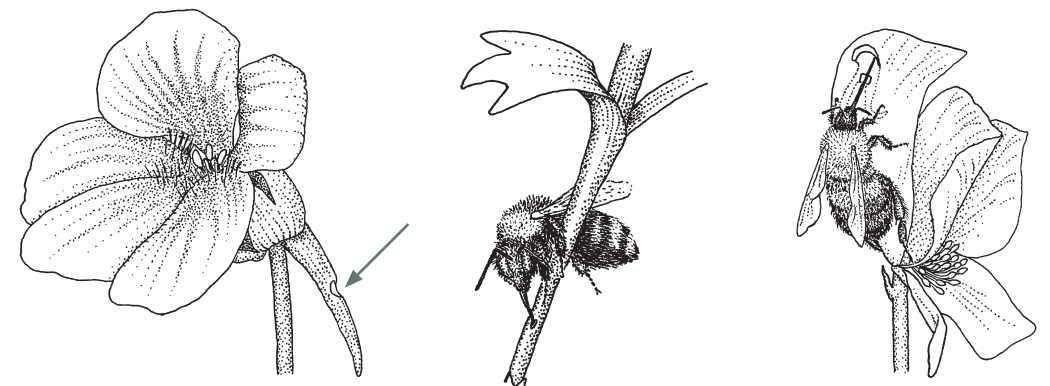
Een behangersbij op het bloemhoofdje van tuilknoopkruid: de kop tussen de bloempjes (om nectar te drinken), het achterlijf omhoog. De bij houdt met de vier achterste poten de bloempjes bijeen en verzamelt het stuifmeel op de buik door het achterlijf als een buikdanser op en neer te bewegen. Op de rechterpagina een opvliegende bij met een buik vol stuifmeel.

verkrijgen op één plant al zoveel stuifmeel dat ze nauwelijks van de ene naar de andere plant hoeven te vliegen. De schijnboktorren zitten het grootste deel van de tijd op dezelfde plant stuifmeel te eten, en 'grazen' het stuifmeel daarbij zelfs van de stempels af. Dat verklaart waarom ze nauwelijks stuifmeel overbrengen en dat er minder stuifmeel beschikbaar is naarmate de schijnboktorren vaker langskomen. Kortom: allerlei insecten komen langs op het tuilknoopkruid om wat te 'snacken', maar daarvan is er eigenlijk maar één die als echte, effectieve bestuiver kan worden bestempeld: de buikschuivende behangersbij. Ook bij algemenere soorten knoopkruid, zoals korenbloem en gewoon knoopkruid, zijn 'buikschuivers' ongetwijfeld effectievere bestuivers dan 'grazers'.



Nectar diefstal

Bijen bezitten ook kaken, die zij gebruiken bij de nestbouw en het kneden van stuifmeel. Vooral enkele kort-getongde hommelse soorten, zoals aard- en veldhommel, hebben kaken die stevig genoeg zijn om van buitenaf gaatjes te kunnen knippen in een bloemkroon, dichtbij een honingklie. Ze hoeven dan niet binnen in de bloem naar nectar te zoeken, maar tappen illegaal de nectar af. Vooral buisvormige of spoordragende bloemsoorten, zoals gewone smeerwortel, Oost-Indische kers en dophei vertonen regelmatig zulke perforaties. Bij tuinbonen vertoont soms het merendeel van de bloemen gaatjes. In een populatie van het vlasbekje vertoonde ooit meer dan 95% van de bloemen een gaatje in hun nectar bevattende spoor. Eenmaal aanwezig wordt het gaatje ook gebruikt door andere insectensoorten. Zo ontdekken honingbijen, die zelf geen gaatjes maken, snel deze gemakkelijke weg naar de nectarbron.



Sporen van braak. In bloemen van Oost-Indische kers (links) zit de nectar in de spoor, in kamperfoelie (midden) onder in de diepe kroonbuis, bij monnikskap boven in de bloem in twee tot honingbakjes gevormde kroonblaadjes.

Niet alléén insecten doen bestuivingsdiensten

Insecten zijn de meest in het oog springende bloembezoekers, en worden gezien als de belangrijkste diergroep die bloembestuiving verzorgt. Maar ook vogels en zoogdieren leveren een niet te verwaarlozen bijdrage aan de voortplanting van bloeiplanten. Omdat hun activiteiten zich vaak in tropische gebieden (vogels) en/of 's nachts (zoogdieren) afspelen, is er nog niet veel over bekend.

Vogels

Ongeveer een tiende van alle vogelsoorten is verzot op nectar. De meeste daarvan zijn te vinden in (sub)tropische gebieden. Dat betekent niet dat zij alleen van nectar leven of allemaal even effectieve bestuivers zijn. Nederlandse pimpelmeesjes bezoeken soms afwisselend mannelijke en vrouwelijke wilgenkatjes, op zoek naar nectar. Op hun kop is dan geel stuifmeel te zien, maar als zij aan bestuiving bijdragen is dat een toevallig neveneffect.

Kolibries zijn de meest spectaculaire nectardrinkers. Het zijn prachtig gekleurde vogeltjes, die met ruim 300 soorten het Amerikaanse continent bewonen. Zij zijn effectieve bestuivers van 8.000 plantensoorten, waarvan de bloemen zijn aangepast aan de kolibrie. Vaak zijn dat diepe buisbloemen. Bij het opzuigen van nectar met de bijna buisvormige tong, raken de kopveren van de kolibrie bepoederd met stuifmeel, dat in een volgende bloem op de stempel terecht kan komen. In het oorsprongsgebied van kolibries, Zuid-Amerika, komt een aantal soorten voor, ieder gespecialiseerd op een bepaalde fuchsiasoort. Ook fuchsia's stammen uit dit werelddeel. Kolibries en ook andere nectar verzamelende vogels eten niet alleen nectar. Om aan hun eiwitbehoefte te voldoen vullen ze hun dieet aan met insectjes, kleine spinnen en soms ook met stuifmeel.

Plantensoorten die zijn aangepast aan vogelbezoek bezitten dikwijls grote 'vogelbloemen', die veel nectar produceren, soms tot enige milliliters per dag. Het suikergehalte is meestal veel lager (gemiddeld 20%) dan van nectar waar insecten op afkomen. De bloemen zijn veelal rood en/of oranje gekleurd (vogels zijn extra roodgevoelig), geurloos of met weinig geur (zoals muskus). Planten met vogelbloemen komen wijdverbreid voor, het merendeel in de tropen. In Europa ontbreken zij.



Groene violetoorkolibrie
(*Colibri thalassinus*)

Zoogdieren

Binnen de zoogdieren vormen vleermuizen met bijna 1000 soorten de op een na grootste groep (na knaagdieren). De meeste vleermuizen jagen op insecten, maar ruim 50 soorten uit tropische en woestijnklimaten zijn vaste bloembezoekers: zij drinken nectar en eten stuifmeel. Met hun gespecialiseerde monddelen kunnen zij snel vloeibaar voedsel opnemen, waarbij tegelijkertijd bestuivingsdiensten worden verricht. Ruim 500 plantensoorten, verdeeld over 67 plantenfamilies, zijn voor hun vruchtzetting afhankelijk van vleermuisbezoek. Hun bloemen produceren veel nectar. Die van de balsaboom, weliswaar een uitschieter, maken zelfs hoeveelheden tot 15 milliliter per bloem. Het suikergehalte is net als bij vogelbloemen laag: tussen de 5 en 29%. Vleermuisbloemen zitten op gemakkelijk toegankelijke plaatsen aan een boom of struik. Zij zijn in bouw en functie aangepast aan hun bestuivingspartner: groot, klokvormig, fletse kleuren (vleermuizen zijn kleurenblind), 's nachts geopend met een vaak muffe, zwavelachtige geur en veel stuifmeel. Economisch belangrijke gewassen die het van vleermuisbestuiving moeten hebben zijn mango, wilde banaan, agave (*tequila*) en kapokboom. Een belangrijk voordeel van bestuiving door vleermuizen is dat zij, net als vogels, dikwijls snel grote afstanden afleggen. Daardoor zorgen zij voor een brede verspreiding van stuifmeel, lees genenmateriaal.

In onze contreien komt bestuiving door zoogdieren niet voor, maar wel in Zuid-Afrika, Australië en tropisch Amerika. Een aantal kleinere knaagdiersoorten, meestal nachtdieren als opossums en lemurs, vullen hun dieet graag aan met nectar en stuifmeel. Wanneer bepaalde plantensoorten



tegen deze bezoekers worden afgeschermd, wordt vruchtzetting geheel of grotendeels voorkomen. Omdat zoogdieren groter zijn dan bestuivende insecten waardoor zij minder precies voor stuifmeeloverdracht kunnen zorgen, produceren deze planten grote stevige bloemen met veel nectar en stuifmeel. Dat is bijvoorbeeld het geval bij sommige Zuid-Afrikaanse herfsttijloossoorten (*Colchicum* spp.), die door kleine knaagdieren worden bezocht, en bij de 'egellelie', *Massonia depressa*. Bij deze laatste soort bevinden de bloemen zich, net als bij de herfsttijloos, op bodemhoogte in een hoofdje op een platform van twee stevige bladeren. Zo zijn ze goed bereikbaar voor hun grondbewonende bezoekers.



Een kleine langtongvleermuis (*Glossophaga soricina*) drinkt nectar en bestuift tegelijkertijd een bloem van de boom *Trichanthera gigantea*.

Bloemtrouw

“Op iedere tocht vliegt een bij niet van de ene bloemsoort naar een andere soort, maar vliegt, bijvoorbeeld, van het ene viooltje naar een ander viooltje, en bemoeit zich nooit met een andere bloem totdat het dier terug is bij de korf.”

(Aristoteles in *Historia animalium*)

De Griekse filosoof Aristoteles beschreef ongeveer 350 jaar voor het begin van onze jaartelling een belangrijk gedragspatroon van insecten. Bloemvastheid: de (tijdelijke) trouw aan een bloemsoort. Een strategie die niet alleen profijtelijk is voor de bij, maar ook voor de plant.

Een ruig weiland in zomertooi. Talrijke bloemen doen hun best bestuivers te lokken. Een bij landt op een margriet, van daaraf is het een kort vluchtje naar de buurplant, een weideklokje. Waarna een boterbloem lokt en dan een knautia.

Een dergelijke vlucht langs verschillende bloemsoorten zullen wij nooit zien. De bij die op een margriet landt, vliegt vervolgens naar een andere margriet. De hommels die een klaverbloem bezoekt, gaat vervolgens naar een andere klaverbloem en dan naar weer een andere. Deze voedselzoekende insecten zijn 'bloemvast' (of bloemtrouw), zij foerageren in principe op één bepaalde bloemsoort, een gedrag dat in iedere bloementuin gemakkelijk is waar te nemen.

Maar hoe absoluut is deze bloemvastheid? De mate van bloemtrouw van stuifmeelverzamelaars kan eenvoudig worden afgelezen uit de samenstelling van het verzamelde stuifmeel. Naarmate de bloemvastheid sterker is zal het stuifmeel homogener zijn. Onder het microscoop is de herkomst van de pollenkorrels goed te herkennen aan de hand van hun uitwendige structuur (zie pagina 34).

De mate van bloemvastheid is het percentage individuen van een soort dat na een foerageertocht stuifmeel van slechts één bloemsoort aanvoert. Uit de tabel blijkt dat bijen erg bloemvast zijn. De eenkennigheid van de bijen is echter nog sterker dan de percentages weergeven. Zo bleek bij de honingbijen met stuifmeelmengsels (19% van het totaal aantal individuen), dat zij maximaal slechts 5% 'verkeerd' stuifmeel aanbrachten. Ook andere bloembezoekers, zoals vlinders, zweefvliegen en kevers, vertonen een vergelijkbare bloemvastheid. Soms doet hun bloemtrouw nauwelijks onder voor die van honingbijen.

BLOEMVASTHEID VAN HONINGBIJEN, HOMMELS EN ENIGE SOLITAIRE BIJEN (IN PERCENTAGES VAN INDIVIDUEN MET POLLEN VAN SLECHTS ÉÉN PLANTENSOORT). ONTLEEND AAN V. GRANT (1950). IN TOTAAL WERDEN 5412 DIEREN GEVANGEN.

<i>Apis</i> (honingbij)	81%
<i>Bombus</i> (hommels)	55%
<i>Megachile</i> (behangersbij)	65%
<i>Halictus</i> (groefbij)	81%
<i>Andrena</i> (zandbij)	54%
<i>Anthophora</i> (sachembij)	20%

Een grote bladsnijder (*Megachile willughbiella*) is een solitaire bij die stuifmeel op de buik verzamelt. Hier omklemt zij de stijl van een



In het voorjaar vormen paardenbloemen een belangrijke voedselbron voor honingbijen en andere insecten.

Veel insectensoorten vertonen dus bloemvastheid, alleen de duur van een periode van bloemvastheid varieert sterk. Sommige honingbijen beperken zich tot één bloemsoort gedurende een enkele foerageervlucht. Andere individuen bezoeken enige uren of zelfs dagenlang dezelfde bloemsoort. Verschillende haalbijen van een bijenkolonie kunnen verschillen in hun keuze van de bloemsoort waarop zij vliegen. Ook bijenkolonies in hun geheel kunnen onderling verschillen wat betreft de bloemsoorten waar zij zich op concentreren.

Absolute bloemvastheid zou contraproductief zijn, al is het maar omdat sommige bloemplanten slechts kort bloeien. Bovendien zou het tot gevolg hebben dat rijkere voedselbronnen onontdekt blijven. Om dat laatste te voorkomen, testen hommels en solitaire bijen regelmatig andere bloemsoorten om te zien of daaronder toevallig een rijkere voedselbron te vinden is. Hun bloemvastheid is daardoor vaak wat lager dan die van honingbijen, zoals in de tabel is te zien. Honingbijen omzeilen dit probleem door de taken te verdelen: speciale 'speurbijen' zijn constant op zoek naar andere voedselbronnen; ze informeren de haalbijen over nieuwe, profijtelijke voedselbronnen via een verfijnd communicatiegedrag, de bijendans.

Bloemvastheid heeft betekenis voor de plant en zijn bezoeker. Voor de plant is het belang van dit gedrag duidelijk: de kans dat de bestuiver bruikbaar stuifmeel, dat wil zeggen stuifmeel van dezelfde plantensoort, meebrengt is vele malen groter dan wanneer de bestuiver allerlei bloemsoorten in willekeurige volgorde bezoekt. Het insect heeft geen weet van dit plantenbelang. Voor het insect geldt: zoveel mogelijk voedsel verzamelen met zo min mogelijk moeite, in zo kort mogelijke tijd. Voor vliegende insecten is dit geen gemakkelijke taak. Immers, de aanwezigheid van pollen en nectar is onvoorspelbaar in ruimte en tijd. Plantensoorten en individuele planten binnen een soort openen hun bloemen op verschillende tijdstippen van de dag en ook de bloeiperiodes in het jaar verschillen. Verder kunnen bloemen hun nectar al aan een eerdere bezoeker zijn kwijtgeraakt. Bovendien verschilt de snelheid waarmee nieuwe nectar wordt aangemaakt sterk van soort tot soort. Kortom, veel bloemen hebben soms niets te bieden.

Bloemvastheid is een voordehand liggende strategie. Als een zoekend insect een rijke voedselbron tegenkomt, ligt concentratie op andere bloemen van diezelfde plantensoort voor de hand. Bloemvastheid is, qua energieverbruik van het vliegen en benutting van de beschikbare tijd, economischer dan willekeurig zoeken naar voedsel in allerlei toevallig aanwezige bloemsoorten. Het is een vorm van leren, die een sleutelfactor is in de relatie tussen bloemplanten en insecten. Zonder dit markante gedrag zou het partnerschap tussen bloemen en hun bestuivers nooit de intensiteit hebben bereikt zoals we die nu kennen.

Plaatstrouw

Naast bloemvastheid blijken bijen ook plaatstrouw te vertonen. Hebben insecten eenmaal geleerd dat op een bepaalde plek op een bepaald tijdstip van de dag een interessante voedselbron beschikbaar is, dan zoeken zij die plek regelmatig op. Een duidelijk geval van plaatstrouw werd aangetoond bij een kolonie honingbijen nabij een groot weiland, fel geel gekleurd door talloze paardenbloemen. Na aflevering van nectar en pollen in de kolonie, keerden met kleine verfstippen gemerkte honingbijen steeds terug naar hetzelfde stukje weiland waar zij eerder foerageerden. Dat zij, gerekend naar de dimensies van een insect, in zo'n oneindigheid van paardenbloemen zonder mankeren een eerder bezochte plek terugvinden, toont hun vermogen om plaatsen te onthouden.

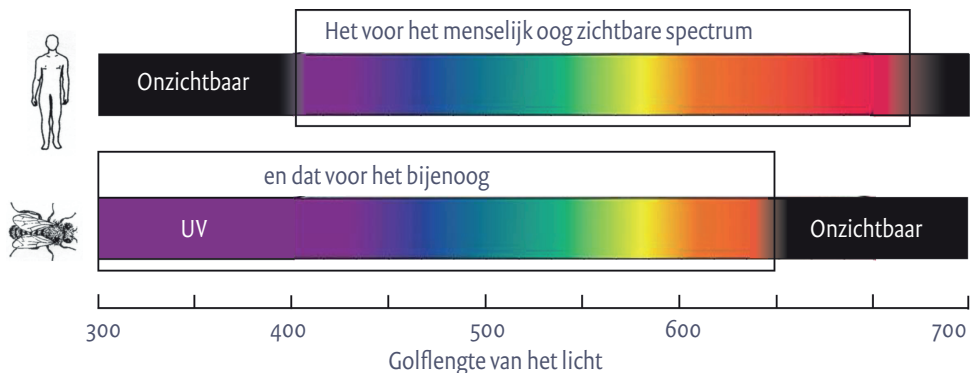
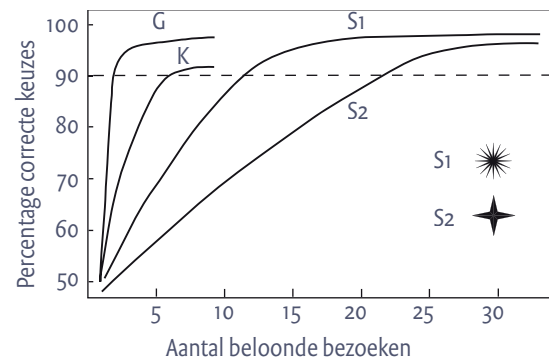


Jonge bijen, herkenbaar aan hun grijze beharing, zijn nog niet erg beweeglijk en laten zich gemakkelijk met een Posca kleurstift van een merkje voorzien. Zo is een individu voor een onderzoeker te herkennen en is te volgen (door stuifmeel te onderzoeken) welke bloemen deze bij bezoekt.

Hoe snel leert een bij?

Hoe snel bijen leren dat kleur met voedsel te maken heeft, blijkt uit de volgende proef. Een bij drinkt uit een schaalje met suikerwater op een kaartje met kleur A. Als nu dezelfde bij (herkenbaar aan een merkje) bij haar tweede bezoek lege schaaljes op twee kaartjes met de kleuren A en B aantreft, vliegt zij in twee van de drie gevallen naar kleur A toe. Als zij op kleur A drie keer met suikerwater is beloond voordat zij wordt getest, zal zij in vier van de vijf gevallen de goede keuze maken; na zeven beloningen kiest zij in meer dan negen van de tien keren correct. Een hogere score dan 90 à 95% lukt haar niet, ook niet bij langere leertijden (zie de K-curve in de figuur; hoe steiler de curve, hoe sneller de bij leert). Het leren van geuren gaat sneller: na één beloning wordt al in 90% van de gevallen goed gekozen (G-curve). Het associëren van vorm met beloning gaat langzamer, maar complexe vormen worden sneller geleerd (S1-curve) dan eenvoudige (S2).

Leersnelheid is maar de helft van het verhaal, de snelheid van vergeten de andere. Het heeft geen zin voor een insect om de kleur van een bloem te onthouden als het bloembezoek geen voedsel opleverde. Wanneer een bloemsoort over zijn bloeitop heen is en weinig of geen nectar meer produceert, lijkt het beter de eens rijke voedselbron te vergeten. Een honingbij die één keer in een nieuwe bloemsoort voedsel heeft gevonden, maar de soort daarna niet meer tegenkomt, is die bloem na enkele dagen vergeten. Wel worden signalen die samenhangen met een rijke voedselopbrengst lang onthouden. Zo blijken bijen, na zes wintermaanden geen buitenlucht te hebben gezien, zich in het voorjaar hun aangeleerde kleurvoorkeur te herinneren.



Het voor de mens zichtbare deel van het licht spectrum verschilt sterk van dat van insecten. Wij kunnen het kortgolvlige ultraviolet (UV) niet zien; bijen wel. De gevoeligheid van hun ogen is in het UV-gebied zelfs het hoogst. Zij missen daarentegen een groot deel van het rode gebied van het spectrum.

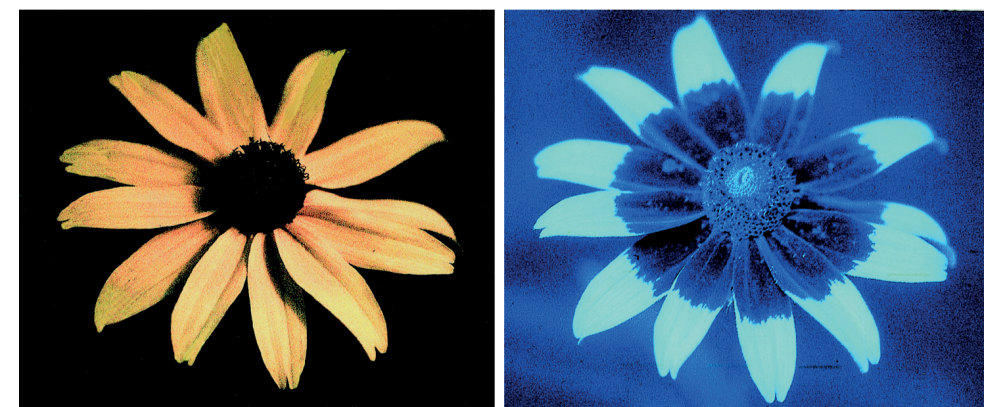
Wat ziet een insect?

Zien insecten dezelfde kleuren als mensen, dat wil zeggen: het hele palet van de regenboog? Het antwoord is dat mens en insect slechts voor een deel dezelfde kleuren kunnen zien. Leerproefjes met allerlei kleurkaartjes hebben aangetoond dat het gezichtsvermogen van insecten in het rode deel van het spectrum beperkt is: toen von Frisch rode kaartjes gebruikte 'vergisten' zijn bijen zich vaak.

Aan de andere kant van het spectrum is het andersom: bijen kunnen het kortgolvlige ultraviolette licht (UV), dat voor de mens onzichtbaar is, heel goed zien. In het UV-gebied is de gevoeligheid van hun ogen zelfs het hoogst.

Op het eerste gezicht lijkt dat een raadselachtige eigenschap van het insectenoog. Wat is het nut van hun lichtgevoeligheid voor UV-straling? Het raadsel werd opgelost toen bloemen onder UV-licht (bij gebruik van UV-gevoelige film) werden gefotografeerd. Het bleek dat veel bloemen UV absorberen. Ze vertonen in het midden een donkere vlek en op de kroonbladen vaak donkere lijnen of vlekjes (op 'UV-foto's'). Dit zijn voor ons onzichtbare honingmerken die het centrum van de bloem aanwijzen. Een consequentie is dat bloemsoorten die voor ons mensen min of meer dezelfde kleur hebben, voor bijen sterk kunnen verschillen. Zo hebben trollius en dotterbloem voor ons gele bloemen, maar voor bijen zijn deze twee soorten heel verschillend gekleurd. De gele trolliusbloem absorbeert het UV volledig, terwijl dotterbloemen het UV gedeeltelijk (5%) reflecteren. Soms is de UV-reflectie nog veel sterker, tot wel 40%, bijvoorbeeld bij zwarte toorts en het geel zonneroosje. Klaproosbloemen zien wij al van verre als een vlamvend rood vlak. Het roetzwarte centrum geeft de bloem een mysterieus aanzien. Bijen bezoeken deze bloemen graag, al kunnen zij rood moeilijk zien. De sterke UV-reflectie van de klaproosbloembladen maakt ze echter voor bijen uitstekend zichtbaar. Insecten leven in een andere kleurenwereld dan wij.

Verschillende insecten bezitten verschillende aangeboren voorkeurskleuren. Als aan jonge honingbijen, werksters zonder ervaring, bloemmodellen met een brede keuze aan kleur wordt aangeboden, blijkt UV hun favoriete kleur te zijn, terwijl blauwgroen het minst aantrekkelijk is. Zweefvliegen van de algemeen voorkomende soort *Eristalis tenax*, met de verwarrende Nederlandse naam 'blinde bij' (zie de foto op pagina 64), tonen een sterke voorkeur voor geel, zelfs wanneer zij getraind zijn op een andere kleur, bijvoorbeeld blauw. Voor hommels zijn kleuren in het blauw-paarse gebied de meest attractieve prikkel. Maar sommige dagvlindersoorten vliegen vaak spontaan het eerst naar rode of purperen bloemmodellen. Iedere soortgroep heeft een eigen voorkeur. Wanneer alle insecten dezelfde kleurpreferentie zouden hebben, zou de variatie in bloemkleuren veel kleiner zijn dan zij nu is.



Twee foto's van een bloem van ruige rudbeckia, gefotografeerd met (links) een ultraviolet filter en (rechts) een geel filter. De linker bloem reflecteert het gele, voor ons zichtbare licht. De rechter bloem toont het gereflecteerde UV-licht, dat voor ons onzichtbaar is, maar dat hier met een UV-gevoelige film is afgebeeld. De donkere delen van de bloem hebben het UV-licht geabsorbeerd.