



Heideblauwtje (*Plebeius argus*) op wilde cichorei (*Cichorium intybus*).

## Tekst

### Hoofdauteur

Louis Schoonhoven

### Met medewerking van

Koos Biesmeijer  
Gerard Oostermeijer  
Rolf Roos

### Tekstbijdragen

Ruud Beringen  
Tineke Brascamp  
Reinout Havinga  
Ties Huigens  
Monique van Kessel  
Sheila Luijten  
Nick Meijdam  
Marjon Mol  
Kars Veling  
Rogier van Vugt

### Eindredactie

Anneke Brouwer  
Nico van der Wel

## Beeld

### Illustraties

Steffie Padmos  
Hans de Vries  
e.v.a.

### Fotografie

Bram Cornelissen  
Bernard Fransen  
Dirk Motshagen  
e.v.a.

### Vormgeving

Marc Elsendoorn

### Beeldredactie

Rolf Roos

## Inhoudsopgave

### 10 Dankwoord

### 12 Voorwoord

### 15 Een opmerkelijke verbintenis

Geslachtelijkheid van planten  
De Bloemen en haar Vrienden

### 19 Waarom bloeien bloemen?

Linnaeus, rebelse student  
Sprengels ontdekking  
Iris

### 23 Hoe bloeien bloemen ?

Geslachtsverdeling  
Bloeiwijzen  
Bloembestuiving en bevruchting  
Waarom is stuifmeel geel?  
Een onmiskenbaar uiterlijk

### 37 Zelfbevruchting of kruisbevruchting

Hoe zelfbevruchting te voorkomen?  
Darwin over de kattenstaart  
Ongelijkstijligheid bij sleutelbloemen  
Zelfbevruchting als vluchtheuvel  
Wederzijdse afhankelijkheid  
Stuifmeelklompjes bij orchideeën  
Brem  
Yucca en yuccamotjes  
Aronskelken  
Dominee-op-de-preekstoel  
Het gentianendilemma

### 51 Gekust door de wind

Wind als transportmedium  
Windbloei: veel bij bomen  
Is windbestuiving effectief?  
Wilg: van alle markten thuis

### 57 Bloembezoekers

Bijen  
Vlinders  
Bloemengeur bij maneschijn  
Zweefvliegen  
Aanpassingen voor pollenzameling  
De snuit van nectarliehebbers  
Zuignuiten in vele lengtes  
Darwins voorspelling  
Een bloembezoeker is nog geen bestuiver  
Nectar diefstal  
Niet alléén insecten doen  
bestuivingsdiensten

### 75 Bloemplanten veroveren de aarde

Kruisbestuiving  
Van eenvoudig naar complex  
Salie  
Co-evolutie  
Vijgen en vijgenwespen: al 85 miljoen jaar  
partners

### 83 Bloemtrouw

Plaatstrouw  
Bijentaal: hoe vertellen wij het onze  
zusters?

### 89 Insecten: zien, ruiken en voelen

Kleuren zien  
Hoe snel leert een bij?  
Wat ziet een insect?  
Bewoners en bestuivers van de trollius  
Vormonderscheid  
Geurherkenning  
Kleur of geur?  
Tastzin: wat voelt een insect?  
Elektrische zin: een heel ander zintuig

### 99 De bloem als verleidster

Bloemkleur  
Honingmerken  
Vlasbekjes en kolibrievlinders  
Alleen voor insecten zichtbare patronen  
Geur  
Appelbloesemgeur: adem van de lente  
Lokgeuren voor motjes ontrafeld  
Bestuiving geslaagd, bloem verwelkt  
Koningin der waterlelies  
Vanille  
Een bedriegende verleidster  
Het Europese venusschoentje

### 111 Over nectar, stuifmeel en valse signalen

Nectar  
Zuinige planten houden insecten scherp  
Van nectar tot honing  
Stuifmeel  
Stuifmeelproductie in het rapunzelklokje  
Valse signalen  
De bijenorchis doet het gewoon zelf  
Exotische bestuiving - *Satyrion pumilum*  
Exotische bestuiving - *Gorteria diffusa*

### 121 Economie van vraag en aanbod

Energie  
Foerageerroutes  
Hommels en het  
handelsreizigersprobleem  
Vliegkosten  
Geurmerken  
Alarmering  
Bloembouw  
Temperatuur  
Bloembewegingen en temperatuur  
Ieder een eigen klok  
Teunisbloemen openen in de schemering

### 135 Bloembestuiving onmisbaar voor landbouw

Aandacht voor natuurlijke bestuivers  
Commerciële toepassing  
Ook de mens bestuift  
Neergang van bestuivers  
De honingbij als bestuiver  
Imkerij en imkers in Nederland  
Honingbijen en drachtplanten  
Hommels aan basis voedselveiligheid  
tomaat

### 149 Niet zonder elkaar: samenhang in de levende natuur

Biodiversiteit en bijen  
De knautiabij, een fijnproever  
Oorzaken van achteruitgang van bijen  
Klimaatverandering  
Misleidende harlekijnen  
Samenhang: de essentie van de natuur  
Geen bloemen geen vlinders  
De bloei van de zwartblauwe rapunzel  
Hoe gaat het met de zweefvliegen?  
Een rijke levensgemeenschap verhoogt  
bestuivingskans  
Het verborgen netwerk  
Tenslotte

### 165 Verder lezen

Literatuur  
Index soorten  
Index personen en zaken  
Over de auteurs  
Tekst- en beeldverantwoording/colofon  
Vrienden

■ *Bijzondere relaties en voorbeelden uit botanische tuinen*

## Dankwoord

Als auteur en boekbezorger zijn wij zeer veel dank verschuldigd. Allereerst de vele medeauteurs die kleine of grote teksten leverden en meedachten over andere passages. Hierdoor kon het boek groeien tot wat het nu is.

Hayo Velthuis, Hans Schoonhoven, Rolf Hoeksema, Louwerens-Jan Nederlof, Wanda ten Cate-Hoedemaker en Dirk Slagter leverden opmerkingen en aanvullingen waardoor de leesbaarheid werd verbeterd of fouten konden worden hersteld.

Vanaf het begin zijn wij rijk bedeeld met professioneel beeld dat ons ondermeer ter beschikking werd gesteld door enkele fotografen van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Botanisch tekenaar Hans de Vries nam het leeuwendeel van de nieuwe zwart-wittekeningen voor zijn rekening. Steffie Padmos tekende enkele fraaie impressies. Jip Binsbergen (Artis Bibliotheek en Bijzondere Collecties, UvA) droeg diverse titels aan met prachtig historisch beeld dat wij voor dit boek konden gebruiken.

Lutz Wasserthal was net als onder anderen Albert Krebs, Jouko Lehmuskallio, Jürgen Tautz, Rob Doolgaard en Jasper de Ruiter bereid beeld beschikbaar te stellen. Kars Veling (Vlinderstichting) en andere specialisten hielpen ons de juiste namen te vinden van op foto's voorkomende soorten. NV PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland danken wij voor een fotovergunning. Frank Moens van de Nederlandse Bijenhouders Vereniging opende diverse deuren en gaf plezierig advies. De samenwerking met de Nederlandse Vereniging van Botanische Tuinen, de Vlinderstichting en Koppert BV leverde mooie verhalen over bestuivers op die in dit boek een plaats kregen.

Natuurmonumenten danken wij voor een financiële bijdrage in het prille beginstadium van dit boek. Onmisbaar waren de middelen die het Hugo de Vriesfonds, de Uyttenboogaart-Eliassenstichting en het Prins Bernhard Cultuurfonds (Erica Fonds) belangeloos beschikbaar stelden.

De uitgeverij leunde steeds op uiterst flexibele eindredacteuren (Anneke Brouwer en Nico van der Wel) die dit grafisch vrij ingewikkelde boek in vele ronden uitkamden op ongerechtigheden en daarnaast niet schroomden een alinea van a tot z te herschrijven. Vormgever Marc Elsendoorn die alles op zijn plaats deed vallen, toonde een laconiek incasseringsvermogen als het om de zoveelste verbetering ging en was bij de afronding het rustpunt dat een productie als dit boek nodig heeft.

Het ging kortom niet zonder elkaar.

Louis Schoonhoven en Rolf Roos  
Februari 2015

## Voorwoord

Kan het nog bloemrijker dan in de boeken van Heimans & Thijssse? Jazeker, in 'Niet zonder elkaar' met hoofdstuktitels als 'Gekust door de wind' en 'De bloem als verleidster' worden Eli H. & Jac. P. Th. af en toe ruimschoots overtroffen. Maar dan wordt de lezer plotseling weer meegenomen naar de huidige taal en tijd als je leest over 'hitsige mannelijke maagden' die madeliefjes bezoeken en over de harlekijnorchis die insecten 'bedriegt en misleidt' om aan zijn gerief, bestuiving en bevruchting te komen. Bij die openlijke toespelingen zouden de brave Heimans en Thijssse zich verslikt hebben, en ook een hoofdstuktitel als 'Dominee-op-de-preekstoel – de dood als beloning' is helemaal van deze tijd.

'Niet zonder elkaar' beschrijft de ontwikkeling van het denken over de relaties tussen plant en dier, van Aristoteles en Darwin tot nu en het zijn vooral de modernste inzichten die het boek waardevol maken. Spannend is het hoofdstuk met de laatste inzichten over de zintuigen van insecten, en niet minder dan sensationeel is het om te lezen over hun zesde zintuig: de gevoeligheid van insecten voor elektrische velden. Ook de hedendaagse hoofdstukken over vliegkosten en handel in energie zijn weldadig nuchter.

Het is te loven dat de auteurs van 'Niet zonder elkaar' zich niet verliezen in jammerklachten over het verlies van biodiversiteit, die zo in de mode zijn. Ze constateren dat verlies, geven de mogelijke oorzaken aan, maar zien hier en daar ook lichtpuntjes.

De boodschap van het boek is oud: planten en dieren zijn onlosmakelijk met elkaar verbonden. Maar zo lang er in tuincentra misschien nog wel meer aan insecticiden verdiend wordt dan aan planten, blijkt het nodig om die boodschap luid en duidelijk te blijven verkondigen.

Om hun boeken te verkopen noemen uitgevers tegenwoordig ieder boek een literaire thriller. Laten we daarom voor dit boek een nieuw genre introduceren: 'Niet zonder elkaar' – een ecothriller.

*Romke van de Kaa, kweker en publicist*





Grijze rimpelrug (*Andrena tibialis*) is een van de wilde zandbijen die voorjaarsbloesem bezoekt en bestuift.

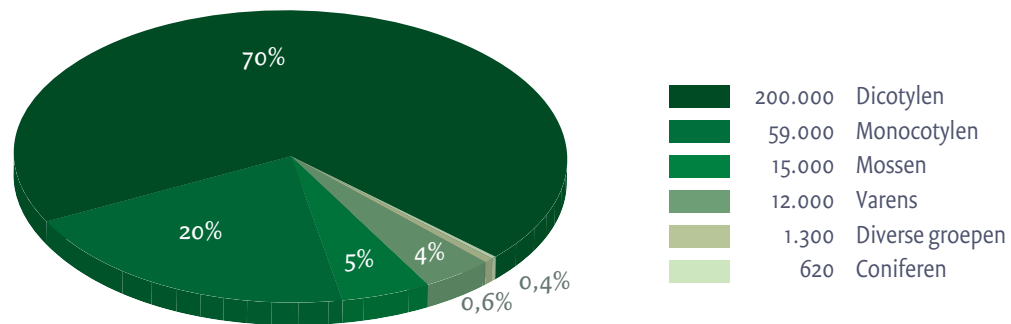
## Een opmerkelijke verbintenis

Planten en dieren: twee rijken die niet zonder elkaar kunnen. De onderlinge afhankelijkheid is groot, de verbindingen zijn ontelbaar. Grote delen van de plantenwereld zijn voor hun voortplanting in de loop van miljoenen jaren volledig 'vergroeid' met de dierenwereld, vooral insecten. Voor zaadvorming is bestuiving nodig: stuifmeelkorrels, die in de meeldraden zijn gevormd, moeten op een rijpe stampert terecht komen. Deze reis van stuifmeel naar ontvangende vrouwelijke stampers, mede verzorgd door vele transporteurs uit de dierenwereld, is het hoofdthema van dit boek.

Een blik op planeet aarde vanuit de ruimte laat zien dat de continenten grotendeels bedekt zijn met een deken van groene planten. Omdat de dikte van deze deken niet meer is dan ongeveer een honderdduizendste van de doorsnede van de aarde, lijkt 'vlies' een betere omschrijving. Dit groene vlies bevat een onmetelijke rijkdom aan levensvormen. Zaadplanten spelen door hun aandeel in de totale biomassa op het land, maar ook door hun soortenrijkdom, een opvallende hoofdrol. Deze groene wereld voedt de dierenwereld: herbivoren zijn er direct afhankelijk van, carnivoren indirect. De plantenwereld ondervindt voortdurend schade van allerlei dieren. De gevolgen daarvan zijn zichtbaar aan de overal aanwezige vraatsporen. Insecten alleen al consumeren meer dan 10% van de jaarlijkse aanwas van planten en zijn daarmee de grootste groep herbivoren. De andere kant van de medaille is dat veel planten hun bestaan danken aan een opmerkelijk partnerschap met diezelfde dierenwereld. De sleutel voor die relatie wordt gevormd door bloemen, de voortplantingsorganen van planten, met hun bijna oneindige variatie in kleur en vorm. Voor het transport van stuifmeel hebben planten vaak hulp van buitenaf nodig, hun bloemen dienen om helpers uit de dierenwereld aan te trekken. Dit verbond tussen plant en dier is een van de grootste en meest spectaculaire samenwerkingsverbanden in de levende natuur. Het succes van dit partnerschap laat zich aflezen aan de enorme soortenrijkdom van de groep der bloemplanten. Bloemen zijn er niet, zoals eeuwenlang gedacht, om de mens te behagen als sierlijke decoraties van de natuur, maar om als wieg van de volgende generatie te dienen. Zij zijn er om bestuivers de weg te wijzen en daarmee het voortbestaan van de planten te verzekeren. De innige relatie tussen bloemen en hun bestuivers laat zich gemakkelijk bekijken: op een zonnige dag zien wij allerlei insecten van bloem naar bloem vliegen. Zij trekken zich zelden iets van een toeschouwer aan, zodat hun bewegingen van heel dichtbij kunnen worden gevolgd. Kijkend naar zo'n nerveus bewegend insect wordt duidelijk welke bloemdelen door deze bezoeker worden aangeraakt en hoe sommige bloemen zich, als gevolg van de aanrakingen door het insect, openen of sluiten. Wie naar het bloemenaanbod in tuin of veld kijkt, raakt snel vertrouwd met zowel bloemen als hun bezoekers. We leren de verschillende typen insecten kennen en onderscheiden hun van soort tot soort verschillende manier van werken. We herkennen de verschillende bouwtypen van bloemen, ontdekken de betekenis van hun vormen, hun kleuren en hun bloeiwijzen, en zien verwantschaps patronen.

Evenals de dierenwereld, van nietige onweersbeestjes tot lijvige olifanten, woont ook de mens op aarde als gast van de groene plantenwereld. Dit boek beschrijft vele ontdekkingen die een van de grondvesten van de levende natuur blootleggen: de twee-eenheid van bloemen en insecten, een opmerkelijke verbintenis.





Aantallen soorten in verschillende hoofdgroepen in het plantenrijk. Bloemplanten domineren de plantenwereld zowel in soorten-aantal als in omvang van hun biomassa. Bloemplanten kennen twee hoofdgroepen: de dicotylen (tweezaadlobbigen, zoals papaverachtigen, anjers en rozen), en de monocotylen (eenzaadlobbigen, zoals lelies, orchideeën en grassen). Samen met de coniferen (bijvoorbeeld dennen) vormen zij 90% van alle bekende plantensoorten. Daarnaast zijn er nog zo'n 27.000 soorten algen, grotendeels in zeeën en oceanen, die daar voor de productie van groene biomassa zorgen. Insecten en zaadplanten zijn in het zoute milieu schaars, het zwaartepunt van ontstaan en co-evolutie van bloemen en insecten ligt op het land.



Klaproos: een voorbeeld van een tweezaadlobbige plant

Gras: een voorbeeld van een eenzaadlobbige plant



### Geslachtelijkheid van planten

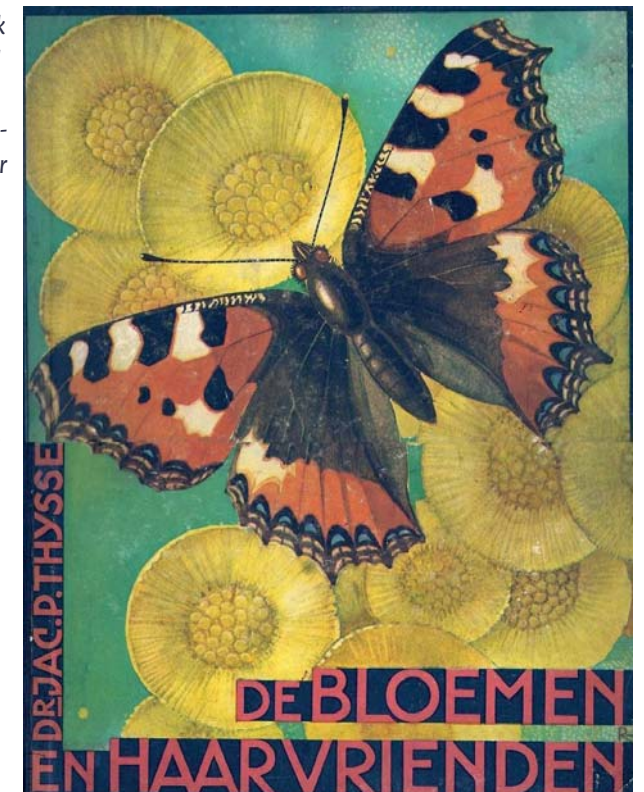
Dat planten zich ook geslachtelijk voortplanten is nog niet zo lang bekend. Pas in de 17e eeuw, de tijd van Newton en van Leeuwenhoek, kon de Londense medicus-botanicus Nehemiah Grew experimenteel bewijzen dat pas na bestuiving met pollen de zaadontwikkeling in het vrouwelijke deel van bloemen op gang komt. In zijn boek *Anatomy of Plants* (1682) geeft hij ook voor het eerst een microscopische beschrijving van stuifmeelkorrels. Tot dat moment werden planten als geslachtsloos beschouwd. Wel wist men dat sommige bloemen moeten worden bestrooid met het 'poeder' van het andere bloemtype om vruchten voort te brengen.



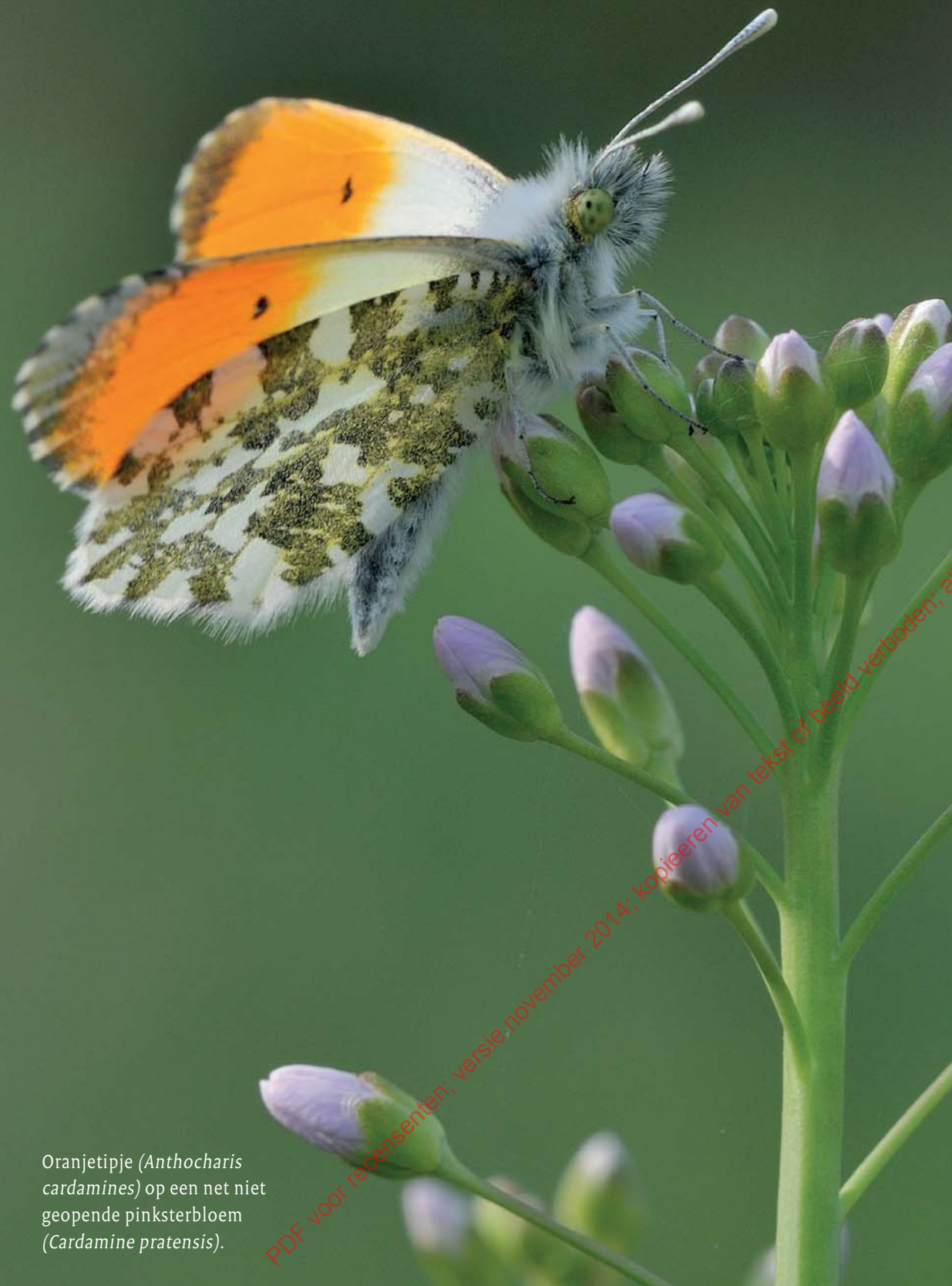
Al in de oudheid, in het ontstaansgebied van de landbouw, het huidige Irak, brachten priesters bloemen van beide typen dadelpalmen bij elkaar om een goede vruchtopbrengst te verkrijgen. Een rite die hen in het hart van de toenmalige economie plaatste, want dadels dienden in het Nabije Oosten, naast granen, duizenden jaren lang als hoofdvoedsel. Handmatige bestuiving vindt overigens nog steeds plaats in de veredeling van voedsel- en siergewassen. Alleen de priesters zijn verdwenen. Boom en bloemen zijn gestileerd afgebeeld. De priesterfiguur schudt een (van een andere boom geplukte) mannelijke bloem boven de vrouwelijke bloemen. Bas-reliëf, ca. 840 v.Chr.

### De Bloemen en haar Vrienden

'Het is zo goed, eens stil te staan bij de bloemen, om te zien, wat er met haar gebeurt en hoe afhankelijk ze zijn niet alleen van wind en weer, maar vele harer ook van allerhand gedierte. En welk een aardige tegenstelling tussen de bloemen, die zich haast niet bewegen en de rusteloze insecten met hun vaak bliksemsnelle verplaatsing. (...) dit studieveld mag gerust onbegrensd genoemd worden!' Het Verkade album *De Bloemen en haar Vrienden* (1934) is voor velen het mooiste boek over bloembioologie dat ooit in Nederland is verschenen. De schrijver, Jac. P. Thijsse (1865-1945), vertelt in eenvoudige bewoordingen over wat iedereen die daar de tijd voor neemt kan ontdekken aan het heen-en-weer gevlieg van insecten rond bloemen in veld en hof. Als scherp observator en gloedvol schrijver weet hij het zo te brengen dat de lezer denkt op een mooie zomerdag naast hem te staan, en wordt meegenomen in zijn talloze waarnemingen en conclusies. Zoals op pagina 11: 'Wanneer we nog wat verder in dit album komen, zult ge zien, dat de betrekkingen tussen de bloemen en de insecten al bijzonder innig en volledig zijn. Bij velen is dit verband zoo innig, dat de bloem niet zonder het insect zou kunnen blijven bestaan, evenmin als het insect zonder de bloemen.'







Oranjetipje (*Anthocharis cardamines*) op een net niet geopende pinksterbloem (*Cardamine pratensis*).

## Waarom bloeien bloemen?

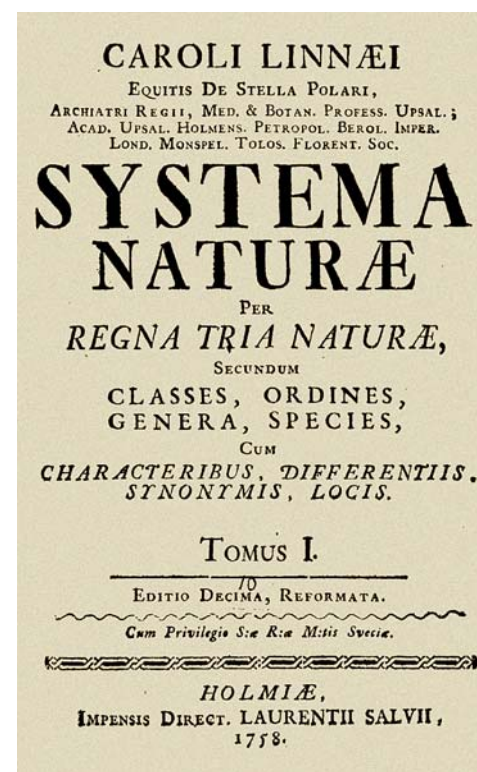
Ze verschijnen in allerlei gewaden; hun seksuele leven is ongelofelijk gevarieerd, met partners van iedere denkbare soort; ze liefhebberen in verdoven de middelen, vreemde geuren en oliën...

(Anthony Huxley, *Plant and planet*, 1974)

Bloemen zijn de meest spectaculaire delen van een plant, en ook de belangrijkste. Zij vormen de wieg voor het nageslacht. Dat lijkt nu vanzelfsprekend maar het moest ooit worden ontdekt. De Zweed Linnaeus en de Duitser Sprengel onttrafden bouw en functie. Linnaeus werd wereldberoemd. Sprengel raakte vrijwel vergeten. Hij was een classicus met psychische problemen die zich ontpopte als een van de toponderzoekers in de geschiedenis van de biologie. Linnaeus kon nauwelijks tekenen maar zijn schetsjes klopten wel. Sprengel maakte van zijn boek een klein kunstwerk.

Het plantenrijk toont zijn uitbundige verscheidenheid het duidelijkst in de rijkdom aan vormen en de variatie aan kleuren van de voortplantingsorganen: de bloemen. Dat spectaculaire pronken met bloemen bracht de Zweed Carl Linnaeus er toe om in zijn revolutionaire *Systema Naturae* (Leiden, 1735), het plantenrijk te verdelen in bloemplanten en sporenplanten. Over bloemplanten schrijft hij: 'De bruiloft der planten heeft in het openbaar plaats, bloemen duidelijk zichtbaar: *Phanerogamia*.' (Grieks: *phaneros* = zichtbaar; *gamos* = huwelijk). Daar tegenover plaatst hij sporenplanten: 'De bruiloft heeft in het geheim plaats, bloemen nauwelijks zichtbaar: *Cryptogamia*.' (*Cryptos* = verborgen). Het bleek een gelukkige greep om verdere onderverdeling van bloemplanten te baseren op de bouw van hun bloemen. Linnaeus kwam daartoe vanuit de gedachte dat voortplanting de belangrijkste taak van een organisme is en dat bloemen daarom de meest markante kenmerken van een plantensoort weergeven.

Bloemen zijn zo het 'bruiloftsorgaan' van een plant. Diep in hun schoot, het vruchtbeginsel, wordt door het bestuivingsproces de vorming van zaden in gang gezet. Voordat deze theorie gemeengoed werd stroomde er veel water door de academische rivier.



Titelblad van de tiende editie van het standaardwerk van Linnaeus, geschreven in de academische voertaal van de 18e eeuw: Latijn.



### Linnaeus, rebelse student

Op 23 december 1729 verdedigt Georg Wallin, bibliothecaris van de universiteitsbibliotheek, in het Zweedse Uppsala zijn proefschrift getiteld *Nuptiae Arborum* (Over de bruiloft van bomen). Het was een weinig originele compilatie van citaten van antieke en meer recente opvattingen over de analogie tussen de voortplanting van plant en dier. Linnaeus, die als jong student niet mag opponeren en de zitting niet bijwoont, heeft het werk wel gelezen. Hij reageert met een 26 pagina's lang tegen-



Afbeelding van Linnaeus met in zijn hand het naar hem genoemde Linnaeusklokje.

schrift *Praeludia Sponsaliorum Plantarum*. Hij biedt deze scriptie op Nieuwjaarsdag 1730 aan Olof Celsius (hoogleraar theologie en natuurwetenschapper) aan, bij wie hij inwoonde. Deze laat de scriptie zien aan Olof Rudbeck (hoogleraar medicijnen en botanie) en al gauw circuleren er afschriften onder leden van het Koninklijk Genootschap voor Wetenschappen en onder studenten. Het originele manuscript wordt bewaard in de bibliotheek van de Universiteit van Uppsala. In een poëtische stijl beschrijft Linnaeus de analogie tussen de seksualiteit van planten en die van de mens. Kopieën van de tekst die in het universiteitsstadje de ronde doen, veroorzaken nogal wat commotie. Met name in kerkelijke kringen reageert men gechoqueerd, maar de jonge student heeft zijn doel bereikt: het besef over te brengen dat planten zich seksueel voortplanten en bloemen hun geslachtsorganen zijn. In een eenvoudig tekeningetje geeft hij het principe van windbestuiving weer bij bloemen van het tweehuizige bingelkruid (*Mercurialis annua*). In het bloemrijke proza van de oude meester, toen nog student:

*'In de lentetijd, als de lichte zon in ons zenith komt, wekt zij het leven op in alle lichamen, die in de harde winter traag en droefgeestig waren en beginnen alle vogelen te zingen en te kwinkeleren, die 's winters stil gezwegen hebben. [...] Ja, de liefde grijpt zelfs de plant aan en onder hen houden mares zowel als feminae, ja zelfs de hermafrodieten hun bruiloft, waarvan ik nu van plan ben te vertellen, terwijl ik aan de genitalia van deze planten zelve zal wijzen, welke feminae zijn, welke mares zijn en welke hermafrodieten. Het blad zelf van de bloem (petala) draagt niets tot de generatio (verwekking) bij, maar doet alleen dienst als bruidsbed, dat de Grote Schepper zo heerlijk heeft ingericht, met zulke edele bedgordijnen gestoffeerd en met zoveel aangename geuren geparfumeerd, opdat de bruidegom en zijn bruid daar hun Nuptius (bruiloft) mogen vieren met des te groter solemniteit. Als het bed nu zo bereid is, wordt het tijd, dat de bruidegom zijn geliefde bruid omhelst en haar zijn gaven offert; ik bedoel, dan ziet men, hoe testiculi zich openen en pulverem genitalem effunderen, dat op tubam valt en het ovarium bevrucht.'*



Titelpagina van Linnaeus' studentenscriptie met o.a. de tekst:

*'Praeludia Sponsaliorum Plantarum, in quibus Physiologia earum explicatur, Sexus demonstratur, modus Generationis detergitur, nec non summa Plantarum cum Animalibus analogia concluditur.'* (Inleiding tot het huwelijk van planten, waarin hun fysiologie wordt verklaard, de manier van ontstaan wordt weergegeven en bovendien wordt geconcludeerd dat er een grote analogie bestaat tussen plant en dier).

Rechts een tekening van bingelkruid met (links) een vrouwelijke en (rechts) een mannelijke plant, die stuifmeel afgeeft. In een andere publicatie voorzien van de tekst: *'Amor unit plantas'* (Liefde verbindt de planten).

### Sprengels ontdekking

Christian Konrad Sprengel (1750-1816), zoon van een predikant, studeerde theologie en klassieke talen in de Duitse stad Halle. Na afronding van zijn studie werd hij leraar in Berlijn. In 1780 volgde zijn benoeming tot rector van het Lutherse Gymnasium in Spandau, indertijd een vestingstadje 12 kilometer van Berlijn, nu deel van de hoofdstad. Enkele jaren later consulteerde hij wegens psychische klachten Dr. Heim, een bekend arts en gerespecteerd botanicus, die hem aanraade veel naar buiten te gaan. Heim gaf zijn patiënt ook lessen in plantkunde en al snel trok Sprengel erop uit om planten in hun natuurlijke omgeving te bestuderen. Hij dwaalde in alle seizoenen dagenlang over de Jungfernheide om daar bloemen en hun bezoekers te observeren op verschillende tijdstippen van de dag. De Jungfernheide was een grotendeels bebost koninklijk jachtgebied, ongeveer waar tegenwoordig het vliegveld Tegel ligt. De uit die studies afgeleide gedetailleerde en uiterst nauwkeurige beschrijvingen van bloemstructuren en zijn conclusies over hun functies legt hij vast in een lijvig boek: *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Dit boek,





Titelpagina van C.K. Sprengels boek uit 1793 over de rol van insecten bij de bloembestuiving. Elke millimeter ruimte werd gebruikt.

*‘Toen ik in de zomer van 1787 de bloem van bosooievaarsbek (*Geranium sylvaticum*) nauwkeurig bekeek, merkte ik op dat het laagste deel van de bloemkroonbladeren op de binnenzijde en langs de randen fijn en dicht behaard was. Omdat ik overtuigd ben dat de alwijze Schepper niet één enkel haartje zonder een doel heeft voortgebracht, overdacht ik welk nut deze haren wel zouden kunnen hebben. Al spoedig besloot ik dat indien de door de vijf klieren afgescheiden vijf nectardruppels tot voedsel van bepaalde insecten zouden moeten dienen, redelijkerwijs verwacht zou mogen worden dat dit sap niet door regen verloren zou kunnen gaan en deze haren hier hun plaats kregen om dat doel te bereiken.’*



verschenen in 1793, bevat verslagen van waarnemingen aan ruim 450 soorten planten en de insecten die hun bloemen bezoeken. Hij illustreert zijn bevindingen met meer dan 1100 voorbeeldige detailtekeningen die hij zuinigjes op 25 kopergravures weet samen te proppen. Zijn plantenstudies eisten zoveel van zijn tijd dat Sprengel zijn plichten als rector verwaarloosde. Voortdurende conflicten met leerlingen, ouders en kerkelijke bestuurders leidden in 1793 tot zijn ontslag, met behoud van een schamel pensioen. In de volgende, in eenzaamheid doorgebrachte jaren publiceerde hij nog twee boeken: een verhandeling over bijenteelt en een tweede over dichters in de oudheid.

In heldere stijl beschrijft Sprengel zijn waarnemingen en de inzichten die hij op grond van allerlei experimenten verwerft, en als volgt inleidt:

De functie van deze haartjes boven de nectardruppeltjes vergelijkt Sprengel met die van wenkbrauwen, die regenwater en zweet uit onze ogen moeten houden. Deze regenweringen, die in nectarhoudende bloemen steeds aanwezig blijken, beletten insecten echter niet om met hun monddelen bij de nectar te komen.

Het jaar daarop besteedt Sprengel speciale aandacht aan de bloemen van het moerasvergeet-mijnietje. Hij vraagt zich af wat de functie van de gele ring rond de toegang van de kroonbuis is en vermoedt dat het een signaal voor insecten is dat de weg wijst naar de nectar. Als hij bij veel andere plantensoorten ook opvallend gekleurde lijnen of vlekken ziet, steeds dicht bij de opening van een nectarklier (honingmerken dus), komt hij tot de volgende verstrekkende conclusie:

*‘Als bloemkronen ter wille van insecten op een bepaalde plek van een bijzondere kleur zijn voorzien, dan moeten zij ter wille van de insecten in hun geheel zo gekleurd zijn als ze zijn. Indien zo’n afwijkende kleur op een bloemkroon-gedeelte dient om een insect dat op de bloemkroon neerstreek de goede weg te wijzen naar de nectar, dan zal ook de kleur van de hele bloemkroon [...] al op grote afstand insecten aantrekken.’*

Een nog belangrijker vinding volgt in de zomer van 1789 na onderzoek van enkele Iris-soorten. Hier beschutten de drie lobben van de vertakte stempel de meeldraden tegen regen en dauw. Insecten die in de diepe bloem nectar komen halen, raken op hun rug beplakt met stuifmeel, dat bij een volgend bloembezoek wordt afgestreken tegen een driekantig slipje onder aan een van de stempellobben. Deze bloemen kunnen echt alleen worden bestoven met de hulp van een insect. Dit brengt Sprengel op de gedachte dat de plant alleen maar nectar maakt om insecten aan te trekken, zodat zij bestoven wordt. Weer een jaar later ontdekt hij dat in bloemen van het wilgenroosje de beide geslachtsorganen binnen dezelfde bloem ongelijktijdig tot rijping komen. De meeldraden ontwikkelen zich eerder dan de stampers. Later komt hij ook gevallen tegen van een omgekeerde rijpingsvolgorde. Al deze vondsten geven een stevige onderbouwing voor Sprengels theorie dat de bouw van nectar producerende bloemen tot in alle details een duidelijk doel heeft: door insecten te worden bestoven. Dat verklaarde meteen waarom, bijvoorbeeld door ongelijktijdige rijping, planten zelfbestuiving proberen te voorkomen en tenslotte ook dat kleur- en geurloze, onooglijke bloemen geen nectar maken. In dat geval gaat het om bloemen die niet door insecten worden bezocht, maar waar mechanische krachten, zoals de wind, voor bestuiving zorgen. Windbloeijs maken opvallend veel meer stuifmeel aan en het stuifmeel is poedervormig en niet kleverig.

De doelmatigheid van de door hem ontdekte insectenbestuiving vat Sprengel samen in zijn befaamde uitspraak:

*‘Die Natur scheint es nicht haben zu wollen, daß irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde.’* (‘De natuur schijnt het niet te willen dat een bloem door haar eigen stuifmeel wordt bevrucht.’)

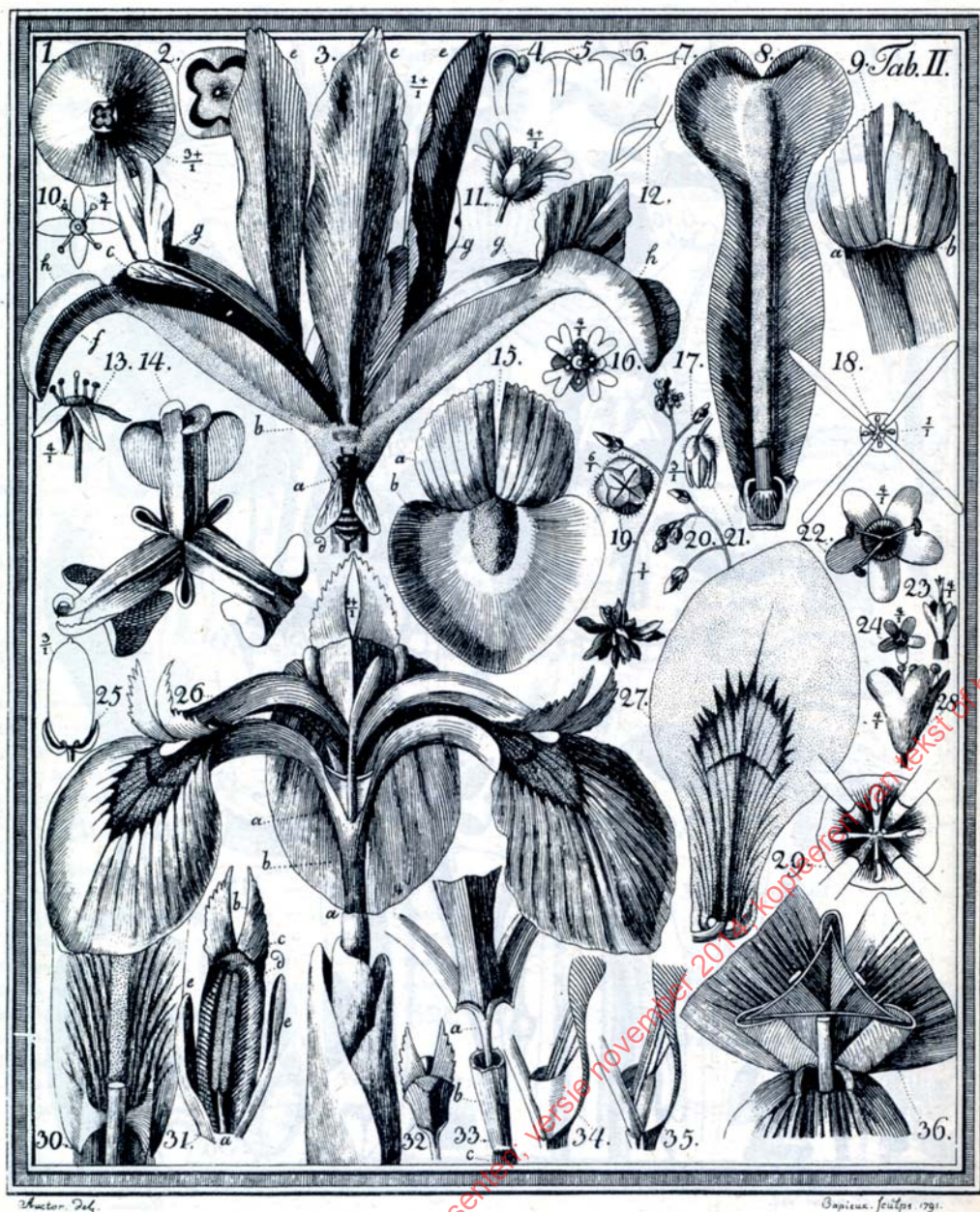


Moerasvergeet-mijnietje



### Kritiek en vergetelheid

Na de verschijning van *Geheimnis der Natur* liet een aantal vooraanstaande botanici, zoals A.W. Henschel en J. Sachs, zich er laatdunkend over uit. Sachs schrijft: 'ein wunderliches Produkt eines Irre geleiteten Verstandes' ('een wonderlijk product van een gestoorde geest'). Anderen negeerden het boek. Dat was een gevolg van de gekozen aanpak die afwijkend was binnen het wetenschappelijke klimaat en de kennis van die tijd, maar ook van religieuze en maatschappelijke vooroordelen.



Pagina uit C.K. Sprengels boek over de rol van insecten bij de bloembestuiving.

Veldwaarnemingen en experimenten waren toen niet gebruikelijk in de plantkunde. Sprengels tijdgenoten werkten vrijwel uitsluitend met gedroogd herbariummateriaal en theoretiseerden zonder experimentele toetsing. Vakgenoten konden de betekenis van resultaten, verkregen met methoden waarmee zij niet vertrouwd waren, dan ook moeilijk op hun waarde schatten. Bovendien, wellicht nog belangrijker, kon men Sprengels eindconclusie dat de natuur naar kruisbestuiving streeft, niet plaatsen. Immers, de diepe betekenis van kruisbestuiving werd pas later door Charles Darwin aan het licht gebracht, die inzag dat kruisbestuiving nieuwe gencombinaties oplevert, waardoor natuurlijke selectie en evolutie mogelijk wordt. Kruisbestuiving is dan ook een onmisbaar element in Darwins evolutietheorie.

Sprengels stellige uitspraken over de doelgerichtheid van organen en organismen waren bovendien een doorn in het oog van de kerkelijke autoriteiten. De schepping mag niet worden beschouwd als planmatig geconstrueerd, waardoor de mens zich zou kunnen verbeelden de verschillende functies te kunnen begrijpen. Ook Goethe, die naast dichter een bekwaam natuuronderzoeker was en aan wiens oordeel grote waarde werd gehecht, was een fervent tegenstander. Hij droeg niet alleen wetenschappelijke argumenten aan, maar ook moralistische overwegingen: de gedachte dat de meeldraden in een bloem de mannelijke organen zouden zijn, zou het zedelijk gevoel van jonge vrouwen kunnen kwetsen. Verbitterd door de miskening van zijn werk besloot Sprengel zijn arbeid aan een vervolg op zijn boek te staken.

Pas 70 jaar later ontving het *Geheimnis der Natur* de erkenning die het toekomt. Darwin realiseerde zich ten volle de betekenis van Sprengels ontdekking en zwaaide hem de lof toe die hij verdiende. 'Arme oude Sprengel' schrijft Darwin, 'zijn verdiensten worden pas nu, zo veel jaren na zijn dood, ten volle erkend.' Het blijft, achteraf gezien, onbegrijpelijk dat de betekenis van de innige relatie van bloemen met insecten pas zo laat in de geschiedenis van de biologie erkend werd. De gedreven onderzoeker Sprengel, vrij van de conventies van zijn tijd, was een reus onder de plantkundigen van de 18e eeuw. Hij stierf in armoede en eenzaamheid op 66-jarige leeftijd. Noch zijn portret, noch zijn graf is ons nagelaten, alleen een gedenkplaat, resteert.



Gedenkplaat in de botanische tuin van de Vrije Universiteit in Berlijn.



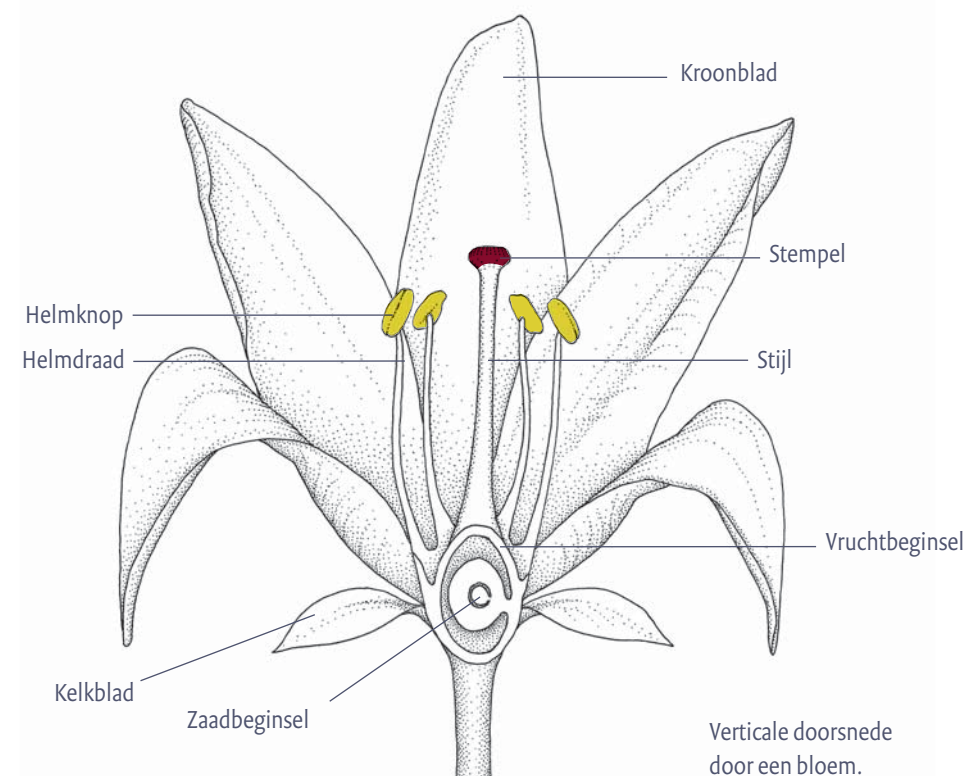


Een boktor met een bek vol stuifmeel verlaat een Cistus-bloem. Deze soort komt voor in Portugal, Marokko en Spanje.

## Hoe bloeien bloemen?

Linnaeus had het goed gezien: (bijna) alle bloemen hebben kroon, kelk, stampers en meeldraden, die in vorm en aantal variëren. Welke variaties zijn er op dit thema?

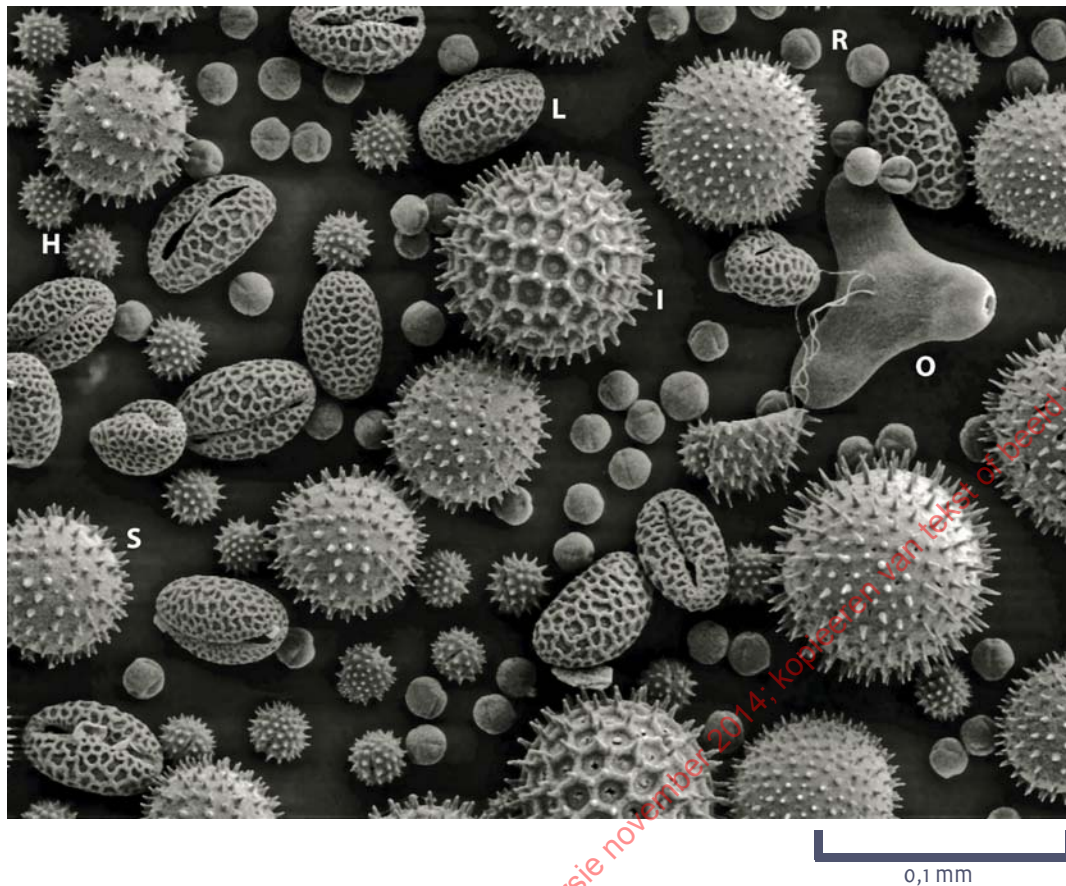
Het basisschema van een bloem is eenvoudig. Het is bijvoorbeeld goed te zien in een boterbloem of een duinroosje. Een typische bloem bestaat uit vier sets van bloemdelen, die tezamen zijn ingeplant op de bloembodem (receptaculum), dat niets anders is dan het verdikte uiteinde van een stengel. Daarop staat, aan de buitenkant, een krans van kelkbladen (calyx), die de kelk wordt genoemd. Hier binnen staat een krans van, meestal gekleurde, kroonbladen (bloemkroon of corolla); dan een ring van meeldraden (stamen) en, in het midden, een of meer stampers (pistillum). De kelk is meestal groen, houdt de overige bloemdelen bij elkaar en beschermt de ongeopende knop. De bloemkroon dient als beschutting rondom de centrale bloemdelen, maar verreweg de belangrijkste functie is het aantrekken van bloembezoekers en het bieden van een stevige landingsplaats. Allerlei vlekjes en streepjes op de kroonbladen wijzen bezoekers als bijen of zweefvliegen de weg naar nectar en stuifmeel. Die wegmarkering wordt daarom honingmerk genoemd. De bloemkroon bestaat doorgaans uit losse blaadjes, zoals bij boterbloem en roos. In andere gevallen zijn de kroonblaadjes met elkaar vergroeid, zoals bij dovenetel, vingerhoedskruid en gentiaan, waardoor een klokvormige of buisvormige bloem ontstaat.





### Een onmiskenbaar uiterlijk

De pollenwand vertoont vaak een prachtige oppervlaktestructuur. Duidelijke groeven of kiemporiën, netvormige tekeningen en bijvoorbeeld stekels geven een stuifmeelkorrel zijn soortkenmerkend uiterlijk. Doordat dit omhulsel bovendien resistent is tegen allerlei invloeden van buitenaf, verteren ze buitengewoon moeilijk. Ook na duizenden jaren zijn ze dikwijls door hun soms bizarre uiterlijk nog goed herkenbaar, zodat we weten van welke plantensoort zij afkomstig zijn. Dit speelde een rol bij het onderzoek aan de Ötzi-man, die ruim 5000 jaar geleden in de Alpen stierf en wiens lichaam na een verblijf van duizenden jaren in een gletsjer in 1991 werd gevonden. Stuifmeelkorrels in zijn maaginhoud brachten aan het licht welk plantenvoedsel hij voor het laatst nuttigde. Het stuifmeel dat nog aan zijn kleding kleefde bleek afkomstig van in het najaar bloeiende planten en verried daarmee het tijdstip van zijn dood. Aan stuifmeelkorrels bewaard op de bodem van oude meren of in veenlagen is af te lezen welke planten er in een bepaalde periode voorkwamen.



Een mengsel van stuifmeelkorrels, afkomstig van verschillende plantensoorten. H: zonnebloem, *Helianthus annuus*. I: dagbloem, *Ipomoea purpurea*. L: *Lilium auratum*. O: *Oenothera fruticosa*. R: wonderboon, *Ricinus communis*. S: *Sidalcea malviflora*. Aan de vaak ingewikkelde oppervlaktestructuur valt de bloemsoort dikwijls gemakkelijk te herkennen.

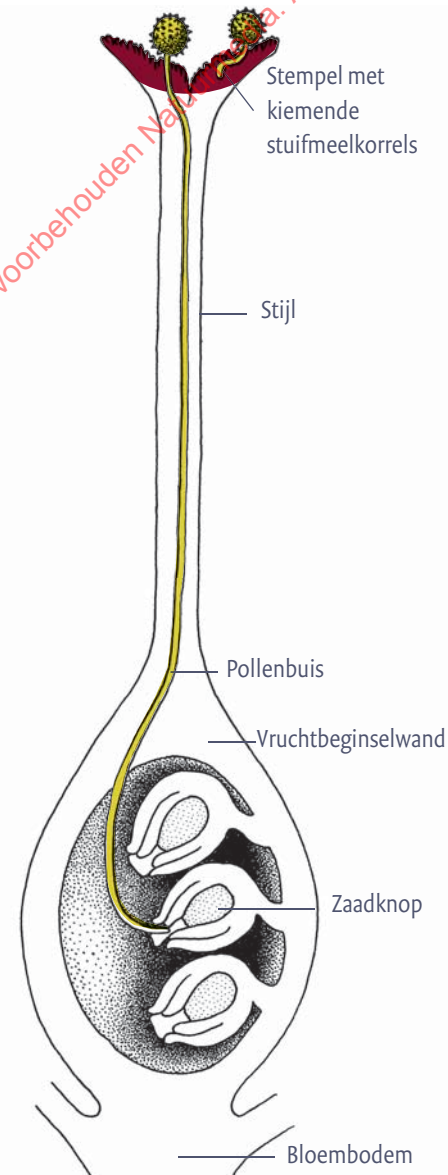
Stuifmeelkorrels van plantensoorten waarbij dieren voor het stuifmeeltransport zorgen, zijn aan de buitenkant bedekt met een wat plakkerig laagje, pollenkit. Bij windbloeiende plantensoorten ontbreekt dit plaksel. Wanneer stuifmeelkorrels door de wind of met behulp van een dier de stempel van een soortgeen bloem hebben bereikt, is de bestuiving voltooid. Dan begint een subtiel groei-proces dat tot bevruchting moet leiden.

De stuifmeelkorrel zuigt, als begin van kieming, water op uit het kleverige stempelvocht. Al snel, soms al na enkele minuten, komt vanuit de stuifmeelkorrel het begin van de pollenbuis naar buiten. Nu moet de pollenbuis eerst worden herkend als 'soortgeen' voordat deze naar binnen mag. Een

heel nauwkeurige en specifieke 'sleutel-slot' reactie van chemische verbindingen aan beide oppervlaktes opent, als de sleutel past, poriën in het stempeloppervlak, zodat de pollenbuis naar binnen kan. Het topje ervan boort zich nu door het stempeloppervlak een weg naar het binnenste van de stamper. De kieming van stuifmeelkorrels, bijvoorbeeld die van het vlijtig liesje, is in een 10% suikeroplossing onder een microscoop goed te volgen. De pollenbuis wordt langer en langer, groeit door de stijl naar beneden en baant zich een weg richting vruchtbeginsel, waar de zaadknoppen zitten. Eenmaal daar aangekomen groeit het puntje van de pollenbuis naar de ingang van een zaadknop waarin zich de eicel bevindt. Nu barst het uiteinde van de pollenbuis open, en kunnen de twee spermacellen, die vanuit de stuifmeelkorrel door de buis zijn afgedaald, zelfstandig hun doel zoeken. De ene spermacel versmelt met de eicel: het begin van het plantenembryo. De andere spermacel verenigt zich met twee andere kernen in de zaadknop en vormt daarmee het begin van het voedingsweefsel (endosperm). De bevruchting is nu voltooid.

Het lijkt zo gemakkelijk: het bevruchttingsproces vanaf de aankomst van een stuifmeelkorrel op de stempel tot de dubbele bevruchting. Maar achter deze beschrijving schuilt een reeks van onvoorstelbaar subtiel fysiologische processen. Het embryo kan nu, tezamen met het voedingsweefsel, verder uitgroeien tot een zaad. Na de bevruchting zijn meeldraden, kelk en kroonbladen nutteloos geworden. Ze verschrompelen en vallen af.

Schema van een stamper met op de stempel twee kiemende pollenkorrels. Eén pollenbuis heeft al een zaadknop bereikt.





Bessenbandzweefvlieg (*Syrphus ribesii*) likkend aan helmknop met stuifmeel van slangenkruid (*Echium vulgare*)

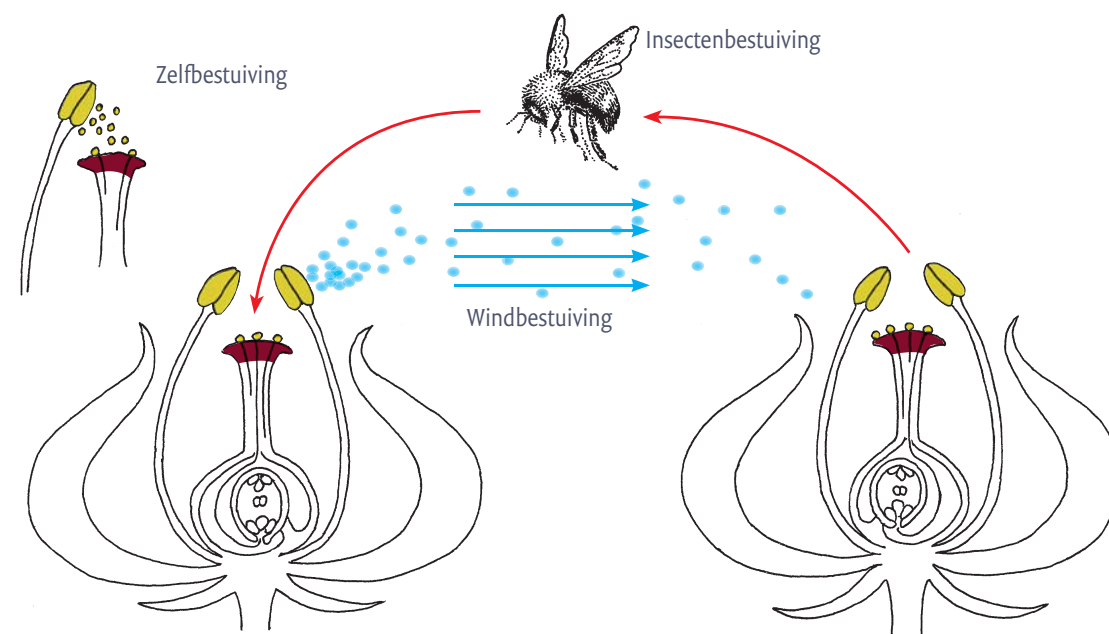


## Zelfbevruchting of kruisbevruchting

Planten kunnen elkaar niet opzoeken als zij voortplantingsrijp zijn. Ze hebben, in tegenstelling tot dieren, een afstandsprobleem. Dit is zeker het geval als bloemen eenslachtig zijn, of planten eenhuizig. Daarom hebben de meeste plantensoorten tweeslachtige bloemen en specialisatie op insectenbestuiving.

De afstand tussen helmknop en stempel is bij tweeslachtige bloemen klein. Die nabijheid leidt in principe gemakkelijk tot zelfbevruchting (via bestuiving met pollen van dezelfde bloem of van een bloem van dezelfde plant). Toch komt zelfbevruchting betrekkelijk weinig voor en is kruisbevruchting (via bestuiving met pollen afkomstig van een andere plant) de gangbare vorm van bevruchting. De voorkeur voor kruisbevruchting, ondanks de grotere afstand tussen pollenbron en stamper, bracht Darwin tot de uitspraak: 'De natuur zegt ons zeer nadrukkelijk dat zij voortdurende zelfbestuiving verafschuwt.' Waarom is zelfbevruchting, hoewel de eenvoudigste oplossing, klaarblijkelijk ongewenst? En waarom is kruisbevruchting de meer algemene voortplantingsvorm?

Het belangrijkste voordeel van kruisbevruchting is dat zo het genetische materiaal van twee verschillende ouderplanten met elkaar wordt gemengd, waardoor hun nakomelingen nieuwe combinaties van eigenschappen hebben. Een grote variatie aan individuen met verschillende erfelijke eigenschappen biedt de soort als geheel de beste overlevingskansen bij wisselende milieuomstandigheden.

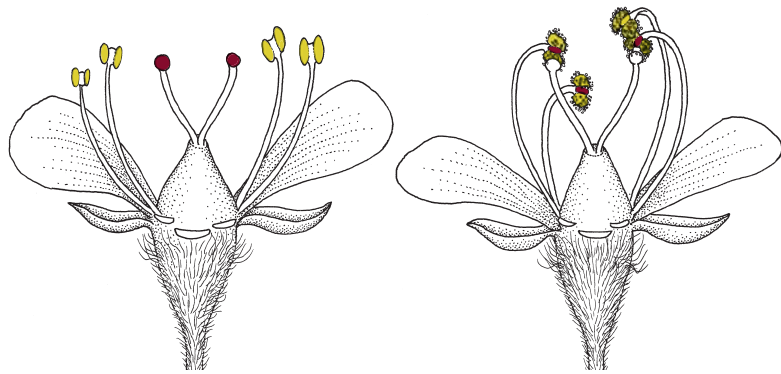


De verschillende methoden van bestuiving. Bij windbestuiving (blauw) en bij insectenbestuiving (rood) worden stuifmeelkorrels van de ene plant naar de andere getransporteerd. Bij zelfbestuiving wordt eigen stuifmeel door de stempel opgevangen.



### 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 kievitsbloemen 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 uitgegroeid en er is stuifmeel afgegeven. Wilde kievitsbloemen groeien in 5 á 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 speelt 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.

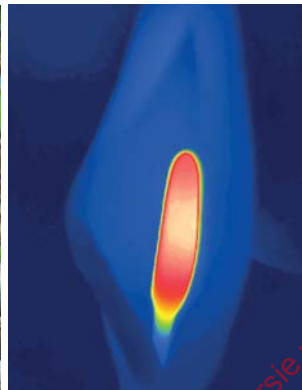


## Aronskelken

De aronskelk ruikt naar koeienpis. Voor onze neus geen pretje, wel voor kleine motmugjes. Het misleiden van haar bestuivers door deze plant gaat ver: een geurspoor dat naar (vrijwel) niets leidt, naar glibberen en tijdelijke of permanente gevangenschap.

Motmugjes hopen een verse koeienvla te treffen voor ei-afzetting. De bovenin geopende bloemkolf lokt de mugjes door de nauwe ingang naar beneden. Zowel schutblad als bloemkolf zijn glad door oliën en zo tuimelen de misleide mugjes naar beneden. Wanneer ze omhoog willen klimmen worden ze gehinderd door naar beneden gerichte puntwratjes. Op de bloemkolf zelf staan bovendien neerwaarts gerichte stijve haren. Onderin zitten de eenvoudige vrouwelijke bloemen die, mits een motmugje uit een eerdere gevangenschap is ontsnapt en vol zit met stuifmeel, bevrucht kunnen worden. De vrouwelijke bloempjes vormen de plek met een beloning: nectar. Wanneer de diertjes (soms wel honderden tegelijk) een dag gevangen hebben gezeten verwelken de stempels en gaan de meer omhoog gelegen meeldraden open. Door dit tijdsverschil wordt zelfbestuiving vermeden. Ook de borstels bovenin verwelken, het oppervlak wordt ruw en begaanbaar en een vers bepoederd insect kan nu richting het binnenvallende licht ontsnappen.

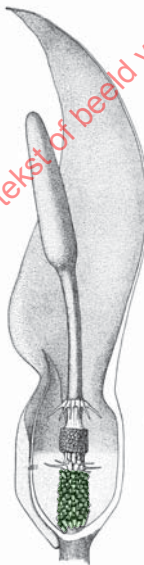
Er zijn vele soorten aronskelken. Het leefgebied voor de gevlekte aronskelk (*Arum maculatum*) is bos, bijv. in Zuid-Limburg, maar hij komt ook veel verwilderd voor in landgoederen en aan de duinrand. De soort is vooral opvallend door de rode bessen in de nazomer. *Arisaema*, een ander geslacht binnen de aronskelkfamilie, is met vele soorten aanwezig in Noord-Amerika, Azië en Afrika. Onafhankelijk van elkaar is in de evolutie het ontwerp van een 'val' binnen diverse families ontstaan. We zien het ook bij venusschoentjes (zie pag. 109) en de pijpbloem, waar neerwaarts gerichte haren een tijdelijke insectenval vormen. Dergelijke vangmechanismen zijn mogelijk de evolutionaire tussenstap naar vleesetende planten, zoals bekerplanten (*Sarracenia*'s).



Een aronskelk is een ketel, ook in letterlijke zin: door intensieve ademhaling is de stofwisseling ter plekke sterker en hierbij komt zo veel warmte vrij dat de temperatuur tot 10 graden hoger kan worden. Daardoor geuren ze sterker. Links: overdag; rechts: 's nachts (met warmtegevoelige camera).

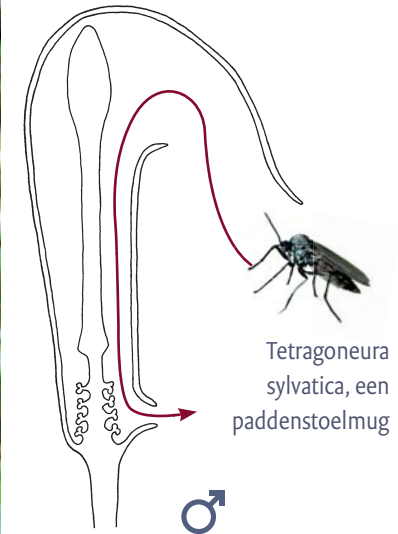


De kolf van een aronskelk is geen bloem maar een bloeiwijze die bestaat uit een spathe (schutblad) en een spadix (de bloemkolf) waarop helemaal onderaan (aan het zicht onttrokken) de eigenlijke bloempjes zitten.



## Dominee-op-de-preekstoel: de dood als beloning

De winterharde *Arisaema triphyllum* staat ook bekend als dominee-op-de-preekstoel. De naam slaat op de spathe die als een preekstoel de spadix (=de dominee) overhuift. De dominee is een engerd als het aankomt op bestuiving. De bloeiwijze ruikt viezig en bovendien heeft de spathe een streep patroon in vleesachtige kleuren. Aange trokken door geur en kleur patroon, gaan mugjes naar binnen waar hen een onzeker lot wacht.



De dominee-op-de-preekstoel is eenhuizig: de plant heeft mannelijke óf vrouwelijke bloemen. Dat hebben wel meer soorten, het rare is alleen dat het geslacht bij de dominee per jaar anders kan zijn. Over het algemeen hebben jonge exemplaren mannelijke bloemen en oudere planten vrouwelijke. Vrouwelijke planten zijn ook groter. Uiteraard zetten alleen de vrouwelijke bloemen zaad (bessen) en dat kost veel energie. Na zo'n uitputtend jaar wordt de plant het jaar daarop mannelijk. De verklaring: planten met weinig reservevoedsel maken 'goedkope' mannelijke bloemen met alleen stuifmeel, terwijl weldoorvoede exemplaren in staat zijn om vruchtbeginsels aan te leggen en zaad te zetten.

In het wild lokt de dominee kleine zogenaamde paddenstoelmuggen uit de families Mycetophilidae en Sciaridae door geur en vorm. Bij de mannelijke exemplaren is dat geen probleem. De mugjes gaan naar binnen en raken overdekt met stuifmeel. Terugkruipen is geen optie: haren voorkomen dat de mugjes dezelfde weg naar buiten nemen als ze binnenkwamen, maar door een opening aan de onderkant kunnen ze weer naar buiten. Bij de vrouwelijke bloeiwijzen is dat anders: daar bevindt zich geen opening en de mugjes die in de ketelvormige ruimte (ketelval) terechtkomen, gaan onherroepelijk dood. De mugjes krijgen geen enkele beloning, ze worden gelokt door de paddenstoelachtige geur en denken dat er voedsel te vinden is of een plek waar ze hun eitjes kunnen leggen. Een bezoek met de dood als beloning!

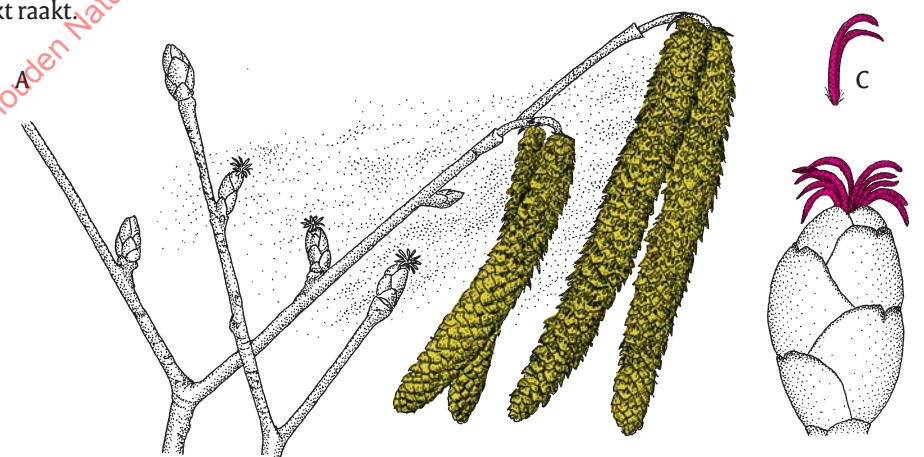
### Waar en wanneer te zien

De Botanische Tuinen Universiteit Utrecht hebben een bijzondere collectie *Arisaema*'s (ca. 50 soorten). Deze bosplanten groeien op de turftrassen van de rotstuin in De Uithof. Vooral in mei te zien. In de nazomer vallen de bessen op. De bloemen worden dus bestoven. Waardoor precies is onduidelijk, maar veel bloeiwijzen hebben na het uitbloeien een laagje dode, piepkleine insecten onder in de spathe.

## Gekust door de wind

Wind, bijna overal op aarde aanwezig, lijkt een eenvoudig transportmiddel voor stuifmeel van meeldraad naar stamper. Toch maken veel plantensoorten gebruik van insecten als postillon d'amour. De natuur zet haar kaarten niet op één speler, maar benut wind en insecten, en soms ook andere dieren.

Linnaeus zag in bestuiving een essentiële stap voor de zaadvorming en ook de grote rol van de wind daarbij. Voor mensen met een hooikoortsallergie is al vanaf februari, zodra de eerste elzen bloeien, het fenomeen van windbestuiving te voelen. Iedere wandelaar kent de voorjaarsdagen dat vanuit berken- en elzenbosjes gouden stuifmeelwolken waaien en in een dennenbos alles met een geel stof bedekt raakt.



(A) Takje van een hazelaar met vier geelbruine mannelijke katjes (met elk ongeveer 200 mannelijke bloempjes); links drie vrouwelijke bloemknoppen en drie nog gesloten bladknoppen. (B) Een bloemknop, die zes tot tien vrouwelijke bloemen omvat; uit het gemeenschappelijke geschubde knopomhulsel steken de stempels die samen het rode penseelvormige kwastje vormen. (C) Een van deze bloempjes waarvan de gepaarde draadvormige en kleverige stempels een opvallend groot onderdeel uitmaken. Vergrotingsfactor: (A) 1,2; (B en C) 5.

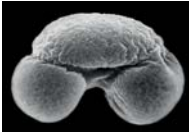
Windbestuiving is geen efficiënt systeem. Alleen door massale hoeveelheden stuifmeel te produceren wordt een goede slagingskans voor de voortplanting verkregen. Een berkenboom produceert zo'n 35 gram pollen per jaar, een fijnspar 400 gram. Dat lijkt weinig maar het is veel. Uit geduldige tellingen hebben onderzoekers geconcludeerd dat hazelaars voor iedere eicel die zij aanmaken 2,5 miljoen pollenkorrels produceren. Tel daarbij op de stuifmeelhoeveelheden van andere katjesdragers als els, beuk en eik, en bovendien van alle naaldbomen en grassen, en het wordt duidelijk waarom in onze streken op elke vierkante centimeter landoppervlak elk jaar enige duizenden stuifmeelkorrels neerdalen. In Zweedse bosgebieden loopt dat getal zelfs op tot jaarlijks 30.000 per vierkante centimeter. De consequentie van deze forse 'pollenregen' is dat veel pollenkorrels op de stempels van de verkeerde plantensoorten landen. Het herkenningsproces dat vooraf gaat aan de bevruchting, voorkomt kruising tussen verschillende soorten.

Het onderscheid tussen wind- en insectenbloeiers lijkt duidelijk maar de natuur is weerbarstig. Wilgen lozen hun stuifmeel aan de wind, maar hun katjes produceren tegelijkertijd nectar voor insecten. Struikheide, een echte insectenbloeier, geeft in de latere fase van zijn bloei kwistig stuifmeel aan de lucht af. Ook linde en zonneroosje weten beide bestuivingsmethoden met succes te combineren.



Wind als transportmedium

Verspreiding door de wind gaat gemakkelijker naarmate stoffes of druppeltjes kleiner zijn. Kleine bolletjes hebben een groot oppervlak in verhouding tot hun inhoud (gewicht) en vallen in stilstand de lucht daarom langzamer dan grote deeltjes. Stuifmeelkorrels van windbloeiërs zijn met een diameter van tussen de 20 en 30 micrometer (0,02-0,03 millimeter) doorgaans kleiner dan korrels van door dieren bestoven plantensoorten. Of ze hebben voorzieningen die hun vrije val remt, zoals het stuifmeel van dennen, dat ongeveer 70 micrometer groot is, maar twee luchtblazen bezit. Daardoor ‘drijft’ het stuifmeel langer in de lucht dan even grote, massieve partikeltjes.



Stuifmeelkorrel van Pinus echinata, een in Noord-Amerika voorkomende dennenboom. Door de twee luchtzakjes aan weerszijden blijft de stuifmeelkorrel langer zweven. De foto is gemaakt met een rasterelektronenmicroscop.

De effectiviteit van windbestuiving is ook afhankelijk van de windsnelheid. Stuifmeelkorrels van de hazelaar hebben bij absolute windstilte (zoals alleen in het laboratorium kan worden bereikt) een vrije-valsnelheid van 2,5 centimeter per seconde, dat is dus 1 meter in 40 seconden. Bij windkracht 1 (5 meter per seconde) is in die 40 seconden een horizontale verplaatsing mogelijk van 200 meter. Meer wind geeft dus beter stuifmeeltransport. Dat verklaart het verschil in het aandeel van windbloeiende soorten tussen gebieden met matige windkrachten en uitgesproken winderige streken. Terwijl de Europese flora landinwaarts ongeveer 20% windbloeiende soorten telt, is dat langs de Noordzeekust lokaal meer dan het dubbele. Binnen de Nederlandse flora wordt 25 tot 32% van alle plantensoorten door de wind of, een enkeling, via het water bestoven; alle overige soorten zijn insectenbloeiërs. Het percentage windbloeiërs neemt, op wereldschaal bekeken, duidelijk toe naarmate men meer noordwaarts komt. In tropische regenwouden is het vrijwel windstil. In deze botanische schatkamers is het aandeel van windbloeiende plantensoorten zelden meer dan 2% en wordt alom ingezet op bestuiving door dieren.



Bloempje van goudhaver. De geveerde stempels zitten tussen de kroonkafjes, de helmknopjes bungelen aan dunne helmstraden. Vergrotingsfactor: 4.

Windbloei: veel bij bomen

Windafhankelijkheid is vaak aan het uiterlijk van de bloem te zien. Kijk bijvoorbeeld naar brandnetels. De grote brandnetel (Urtica dioica) heeft mannelijke en vrouwelijke planten met eenslachtige bloemen (hij is tweehuizig). De bloemblaadjes zijn klein en groen of kleurloos. Hun meeldraden bungelen naar buiten en de draad- of veervormige stempels bieden een relatief groot landingsoppervlak voor aanwaaiende stuifmeelkorrels. Elk vruchtbeginsel bevat maar één zaadknop. Dat heeft te maken met de geringe bestuivingskansen, ondanks de grote aantallen pollenkorrels; de vruchtbeginsels van windbloeiërs bevatten in de regel niet meer dan een of twee zaadknoppen. Dat is goed te zien bij granen als tarwe en rijst, waar ieder bloempje slechts één graankorrel oplevert. De aanmaak van enorme hoeveelheden stuifmeel in helmknopjes, dicht in de buurt van extra grote stempeloppervlaktes, geeft een groot risico op zelfbestuiving. Bij windbloeiërs blijft dat risico beperkt op twee manieren. In soorten met tweeslachtige bloemen rijpen helmknopjes en stempels op twee verschillende momenten. De vrouwelijke stempels zijn zo niet te

bestuiven met het stuifmeel van dezelfde bloem. Een andere oplossing is het gescheiden houden van mannelijke en vrouwelijke organen in eenslachtige bloemen. Hoewel planten met eenslachtige bloemen betrekkelijk weinig voorkomen, is die variant juist bij windbloeiërs tamelijk gewoon. Zo hebben 18 van de 27 in Nederland inheemse loofbomen eenslachtige bloemen, daarvan zijn er acht eenhuizig en tien tweehuizig. Tweehuizigheid garandeert kruisbestuiving. Windbloei is de oudste vorm van bestuiving. Coniferen gebruiken sinds hun ontstaan op aarde, ongeveer 270 miljoen jaar geleden, de lucht als transportmedium voor hun stuifmeel. Windbloei wordt daarom wel als een primitieve eigenschap beschouwd, hoewel veel planten zich er uitstekend mee kunnen handhaven. Sommige soorten van hoogontwikkelde bloemplantenfamilies kunnen ook windbloeiërs zijn, terwijl nauw verwante soorten insectenbloeiërs zijn. Tijdens de evolutie ontwikkelden ze zich blijkbaar tot ‘secundaire windbloeiërs’. De voorouders van grassen en katjesdragers werden vermoedelijk voornamelijk bestoven door insecten, met name primitieve keversoorten, terwijl zij nu windbloeiërs zijn. Ook in andere families treffen we ‘plotseling’ windbloeiende soorten aan, terwijl hun zustersoorten insectenbloeiërs zijn. Zo is de kleine pimpernel (links) een windbloeier en de grote pimpernel (rechts) een insectenbloeier. Niet alleen verschillen deze beide soorten in hun bestuivingsmechanisme, ook hun bloembouw verschilt: kleine pimpernel heeft eenslachtige bloemen, haar grotere zusje tweeslachtige. Interessant is dat de grote pimpernel waardplant is van enkele bijzondere vlinders, waaronder het pimpernelblauwtje (de rupsen eten van de plant).



Boomsoort en bloembouw	Bestuivingsmethode
Bloemen eenslachtig, planten eenhuizig	
Witte els	Wind
Zwarte els	Wind
Ruwe berk	Wind
Zachte berk	Wind
Haagbeuk	Wind
Hazelaar	Wind
Wintereik	Wind
Zomereik	Wind

Bloemen eenslachtig, planten tweehuizig	
Witte abeel	Wind
Grauwe abeel	Wind
Zwarte abeel	Wind
Ratelpopulier	Wind
Schietwilg	Wind en/of insect
Geoorde wilg	Wind en/of insect
Boswilg	Wind en/of insect
Grauwe wilg	Wind en/of insect
Laurierwilg	Wind en/of insect
Bittere wilg	Wind en/of insect

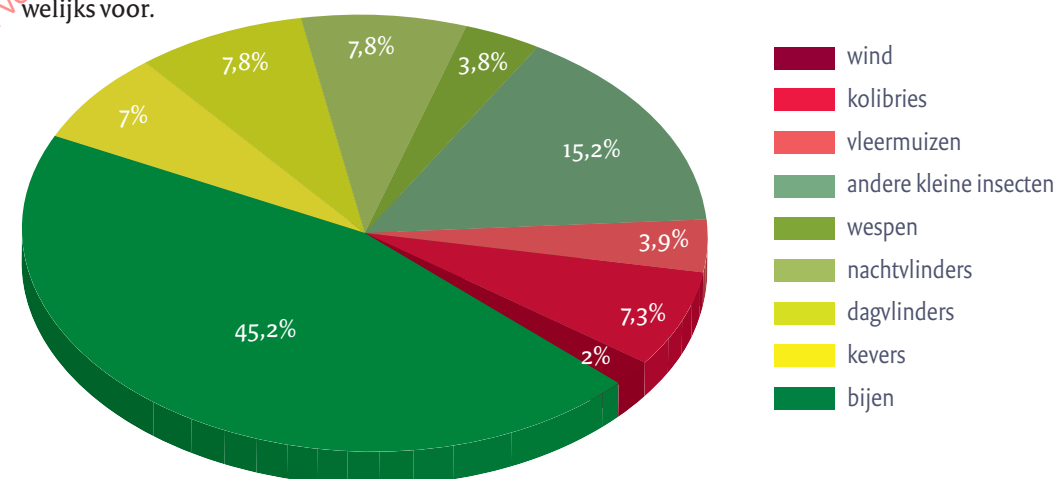
Bloemen tweeslachtig	
Winterlinde	Wind en/of insect
Es	Wind
Ruwe iep	Wind
Gladde iep	Wind
Lijsterbes	Insect



## Bloembezoekers

In een wereld zonder insecten ziet de natuur er totaal anders uit. Ingetogen, weinig opvallende varens en vele soorten dennenbomen en andere coniferen domineren dan een groenig landschap. Bloemen ontbreken: geen gele landbouvvelden vol koolzaad, geen voorjaarsbloemen in parken en tuinen. In de graslanden geen margrietten, anjers of orchideeën. Een landschap met saaie berghellingen, sobere rivieroeveren, sombere heidevelden.

De duizenden soorten insecten die de kleurrijke natuur in stand houden, behoren tot verschillende ordes. Kevers, zweefvliegen, vlinders en bijen, waaronder hommels, zijn de meest opvallende. Dat bij de bestuiving van het leeuwendeel van onze bloemen sommige insectengroepen belangrijker zijn dan andere is goed te zien aan de bloembezoekers in het tropisch regenwoud, de vegetatie met de grootste soortenrijkdom. Hier zijn bijen, in een rijke verscheidenheid aan soorten, de hoofdbestuivers van bijna de helft van alle plantensoorten. Naast kevers, vlinders en een aantal andere insectensoorten fungeren ook vleermuizen en kolibries als bestuivers. Ze bestuiven ongeveer 10% van de plantensoorten, meestal soorten met grote bloemen. Windbloeiërs komen in een tropisch bos nauwelijks voor.



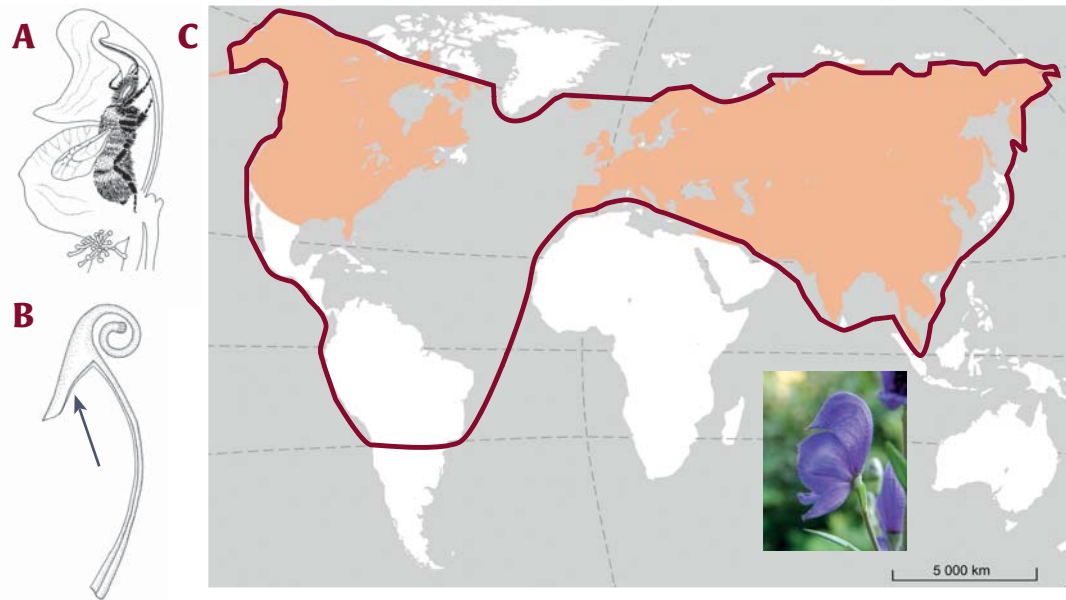
Verdeling van plantensoorten in het tropisch regenwoud naar hun afhankelijkheid van bepaalde diergroepen voor bestuiving. Van de insectenbloeiërs, 87% van alle planten, wordt ruim de helft door bijen bestoven, zowel solitaire bijen als kolonievormende soorten.

Ook in onze streken zijn bijen de belangrijkste bloembezoekers, maar op sommige bloemen zijn bij mooi weer ook grote aantallen zweefvliegen, vlinders en verscheidene kevers te gast. Om een voorbeeld te noemen: op bloemen van het veel voorkomende jakobs kruiskruid hebben onderzoekers ruim 150 soorten insecten gevangen. Naast kevers, wespen, tripsen en wantsen waren dat vooral veel bijen (32 soorten), zweefvliegen (38) en vlinders (32). Ook schermbloemigen, zoals fluitenkruid en peen, met hun op grote afstand goed zichtbare en vlakke landingsplaatsen, trekken honderden insectensoorten aan. Ze komen af op de makkelijk te verkrijgen pollen en nectar.

Fraaie schijnbok (*Oedemera nobilis*) is een warmteminnende soort maar ook in Nederland vrij algemeen.



Andere bloemtypen worden door veel minder insectensoorten bezocht. Veel bloemen zijn zelfs gebouwd op bestuiving door bepaalde insecten. Een mooi voorbeeld zijn de bloemen van monnikskap. Hoewel zij door hun kleur en opvallende vorm van verre zichtbaar zijn, zijn ze door hun afmeting en complexe bouw alleen voor hommels goed toegankelijk. Het zijn dus hommelspecialisten. Monnikskapsoorten komen dan ook alleen in die delen van de wereld voor waar hommels leven die voor bestuiving kunnen zorgen.



De ingewikkeld gebouwde bloemen van monnikskap worden alleen door hommels bezocht, die nectar zuigen uit honingbakjes aan het einde van de twee gedeeltelijk buisvormige verticale kroonbladen. (A) Overlangse doorsnede van een bloem van *Aconitum variegatum* waarin een hommel zit, die zijn tong in het honingbakje steekt. Het insect kruipt de bloem binnen aan de onderkant en maakt dan met zijn buikzijde contact met de meeldraden. (B) Tot honingklier omgevormd kroonblad van gele monnikskap met honingbakje. De pijl wijst naar de ingang. (C) Verspreidingsgebieden van monnikskapsoorten (*Aconitum*, gekleurd gebied) en hommels (*Bombus*, rode lijn).

Deze specialisatie op een bepaalde insectengroep door een geraffineerde bloemvorm maakt dat je op het eerste gezicht niet zou verwachten dat *Aconitum* (monnikskap) thuishoort in de ranonkelfamilie (*Ranunculaceae*). De meeste leden van deze familie, waaronder de boterbloemen, hebben radiaal symmetrische bloemen: bloemen die op meerdere manieren in twee (ongeveer) gelijke delen zijn te verdelen.

De vijf kelkbladen van de monnikskapbloem zijn opvallend gekleurd. Het bovenste blad is tot een rechtopstaande helmachtige huif omgevormd, die twee 'honingbakjes' onder zich verbergt. Deze honingbakjes zijn twee kroonbladen die vervormd zijn tot langgesteelde sporen, waarvan de omgekrulde uiteinden nectar bevatten. Een begerige hommel moet moeite doen om bij dat voedsel te komen, waarbij zij intussen óf met pollen overdekt raakt óf, in oudere bloemen, in contact komt met rijpe stempels en daar eerder opgedane pollen op achterlaat (de bloemen vertonen protandrie: de meeldraden rijpen voordat de stempels ontvankelijk worden).

Hoewel veel insecten op bloemen voedsel zoeken, zijn lang niet alle insecten bloembezoekers. Volgens een ruwe schatting is van alle insectensoorten, en dat zijn er miljoenen, zo'n 10% geïnteresseerd in nectar en/of stuifmeel. Bijen, vlinders en zweefvliegen staan bovenaan het lijstje van bloemenvrienden, maar daarnaast zijn er talrijke soorten uit andere insectenordes die met enige regelmaat profiteren van wat bloemen te bieden hebben. Zo weten ook mieren, enkele wantsensoorten, tripsen, wespen, vliegen en muggen hun weg naar nectar of stuifmeel te vinden.

### Bijen

Bij bijen denkt iedereen allereerst aan de honingbij, producent van honing en bijenwas (kaarsen) en sinds mensenheugenis gekoesterd en figurerend in volksverhalen en genezingsrituelen. De Europese honingbij (*Apis mellifera*) komt uit Afrika, waarbij overigens hun verre voorouders een Europese oorsprong hebben. Kolonisten hebben in de loop der eeuwen honingbijen over vrijwel de hele wereld verspreid.

Honingbijen leiden een sociaal leven in kolonies. Rondom de koningin, een hoogproductieve eilegmachine die de kolonie drie tot vijf jaar lang van nieuw broed voorziet, leven werksters (steriele vrouwtjes). Deze doen het vele werk. Drie weken nadat het eitje is gelegd, is een werkster volwassen en werkt zij binnenshuis aan schoonmaak en larvenverzorging. Na weer drie weken begint haar buitenleven, bestaande uit het verzamelen van nectar en pollen. Afhankelijk van de zwaarte van het buitenwerk leeft zij dan nog één tot drie weken. In de winter, als er geen buitenwerk is, leven werksters langer: zes tot zeven maanden.

Mannetjesbijen (darren) zijn er alleen in de zomer. Zij leven korter, verzamelen geen voedsel en zijn er uitsluitend om jonge koninginnen te bevruchten. Een gezond bijenvolk telt in de zomer 30.000 tot 50.000 bijen, een aantal dat in de winter tot de helft of minder terugzakt. Meer over bijen en bijenhouden op pagina 138 - 145.



Iedereen die de lichtgele bloemen van de teunisbloem kent, kan met een beetje geduld in de avond, als de bloemen zich openen, enkele bestuivers op deze merkwaardig geurende plant zien afkomen. Zie ook pag. 132.

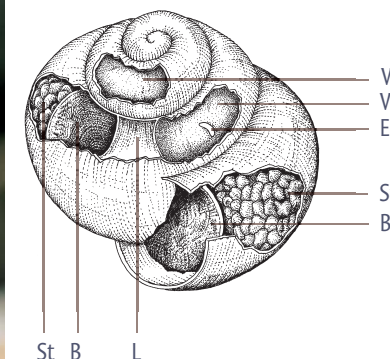


Tuinhommel (*Bombus hortorum*)Aardhommel (*B. terrestris*)Weidehommel (*B. pratorum*)Akkerhommel (*B. pascuorum*)Steenhommel (*B. lapidarius*)Boomhommel (*B. hypnorum*)

De in Nederland meest voorkomende hommelsorten

Naast de door de mens gecultiveerde honingbij telt de Nederlandse fauna ongeveer 350 soorten inheemse ('wilde') bijen. Daarbinnen is de meest opvallende groep de hommels met 29 soorten. Een stuk of zes daarvan komen algemeen voor. Door hun forse postuur, dichte beharing en hun vliegactiviteit ook bij koud weer, kent iedereen ze wel. Hommels zijn kolonievormend, maar terwijl een honingbijkolonie dankzij een flinke voedselvoorraad kan overwinteren en dus meerjarig is, zijn hommelskolonies eenjarig. Alleen jonge koninginnen overwinteren. In het najaar, als ze zijn bevrucht en flink zijn voorzien van vetweefsel, graven zij op een beschut plekje een holletje, vrij diep in de grond. Vroeg in het voorjaar komen zij te voorschijn om eerst op krachten te komen door nectar en stuifmeel te eten. Daarmee wordt de ontwikkeling van hun eieren in gang gezet. Vervolgens gaan zij op zoek naar een geschikte ruimte voor een nest, vaak een verlaten nest van een muis of ander klein dier. De koningin legt hier haar eerste eitjes die zich, dankzij een liefdevolle verzorging, in vier tot zes weken ontwikkelen tot volwassen werksters. Vervolgens nemen deze werksters de voedselvoorziening over en helpen met de broedzorg; de koningin komt nu niet meer buiten. De maximale grootte van een kolonie verschilt per soort; van enkele tientallen tot honderden werksters. Als de kolonie een voldoende omvang heeft bereikt worden er mannetjes en nieuwe koninginnen gevormd. In het najaar sterft de kolonie uit met uitzondering van de jonge koninginnen. Hommelkoninginnen en werksters bezitten een angel en kunnen in geval van nood steken, maar zijn niet agressief.

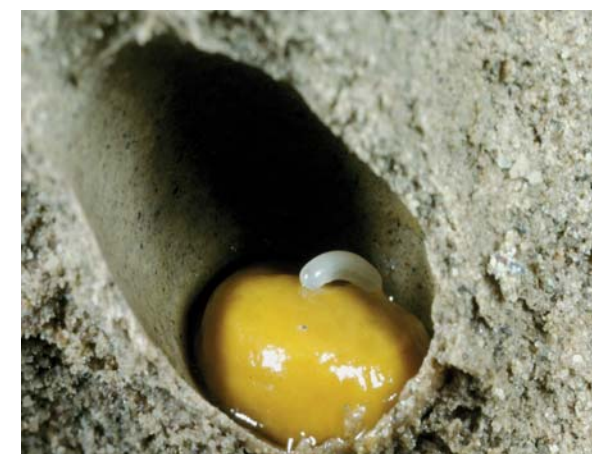
De overige inlandse bijensoorten, meer dan 300, worden tot de solitaire bijen gerekend. Zij vormen geen kolonie al liggen hun individuele holletjes soms dicht bij elkaar. De meest bekende soorten dragen treffende namen als: zijdebij, groefbij, zandbij, behangersbij en metselbij. De pas uitgekomen bijenvrouwtjes graven zelf een gang in de grond of zoeken in het voorjaar bovengronds een nestplaats. Vaak is dat een gangetje in vermolmd hout, steen, een plantenstengel of een leeg slakkenhuisje.



Een metselbij, de gouden slakkenhuisbij (*Osmia aurulenta*), maakt meerdere cellen in een leeg slakkenhuis. De cellen zijn door wandjes van bladcement, stukjes bladmateriaal gemengd met speeksel (B), van elkaar gescheiden. Ook worden kleine steentjes opgeslagen (St). Op een voedselkoek (V) van pollen en nectar wordt een ei gelegd. L = luchtkamer. Na voltooiing van het nest wordt het verstopt, bijvoorbeeld onder kleine twijgjes of stukjes gras.

Daarin brengt het bijtje een klompje stuifmeel vermengd met nectar, waarna zij er een ei op legt. Het broedkamertje wordt dan afgesloten. Vaak maakt zij in hetzelfde gangetje, vóór de afgesloten cel, nog één of enkele broedkamers, ieder met een klompje broedvoer plus ei.

De gehele ontwikkeling van ei tot volgroeid insect, die tot het volgende voorjaar duurt, gebeurt in zo'n cel zonder dat de moeder er verder aan te pas komt. Enkele soorten hebben twee generaties per jaar. Hoewel het angelbezitters zijn, althans de vrouwtjes, heeft een steek weinig te betekenen. Solitaire bijen bezitten een aantal voor bloembestuiving belangrijke eigenschappen. Veel soorten zijn specialisten en bezoeken slechts één of enkele plantensoorten. Bovendien zijn het heel efficiënte bestuivers. Voor bepaalde gewassen, bijvoorbeeld luzerne en sommige fruitsoorten, overtreffen ze de honingbij in bestuivingsefficiëntie (per individu). Daar staat tegenover dat honingbijen massaal vliegen en dus veel bloemen per tijdseenheid bezoeken. In tegenstelling tot zweefvliegen, vlinders en kevers, zoeken bijen niet alleen voedsel voor zichzelf, maar ook voor hun nageslacht. Zij bezoeken om die reden veel meer bloemen dan alleen voor hun eigen voeding nodig is. Daardoor verdienen bijen als bestuivers de ereplaats.



Ondergrondse broedkamer met broedvoer (geel stuifmeel+nectar) en een eitje van de grijze zandbij.



### Vlinders

Terwijl bijen hun gehele levenscyclus volbrengen met alleen pollen en nectar als voedsel, is dat bij vlinders (en ook zweefvliegen) anders. Vlinderlarven, rupsen dus, voeden zich in de regel met groene plantendelen, maar als volwassen dier kunnen de meeste vlindersoorten niet zonder nectar. Bovendien drinken ze water, honingdauw (de zoete excretieproducten van bladluizen) en sap uit rottend fruit. Terwijl bijen altijd in grote haast van bloem naar bloem vliegen, lijken vlinders het rustiger aan te doen. Dat kan omdat zij alleen in hun eigen voedselbehoefte moeten voorzien, anders dan bijen die vooral voedsel voor hun nageslacht moeten verzamelen.

Vlinders worden onderscheiden in dag- en nachtvlinders. Deze groepen zijn het gemakkelijkst te onderscheiden aan de vorm van hun antennen. Bij de meestal kleurrijke dagvlinders eindigen de antennen duidelijk in een knopje. In rust hebben zij hun vleugels omhoog samengeklapt. Bij nachtvlinders hebben de antennen uiteenlopende vormen, zoals veer- of draadvormig, maar ze vertonen nooit een knopje. In rust liggen hun vleugels plat over het lichaam gevouwen. De naamgeving: dag- en nachtvlinders, is kunstmatig. Een aantal nachtvlindersoorten vliegt (ook) overdag, zoals de sint-jacobsvlinder, de gamma-uil en de kolibrievlinder. Er zijn veel meer nacht- dan dagvlindersoorten. Veel vlindersoorten, bijvoorbeeld de dagpauwoog, hebben één generatie per jaar. Andere, zoals de kleine vos en koolwitje, voltóoien twee of drie generaties per jaar. Vlinders overwinteren, afhankelijk van de soort, als ei, rups, pop of imago (volwassen insect). Enkele soorten die als vlinder de winter hebben doorgebracht zijn al heel vroeg in het voorjaar op mooie zonnige dagen te zien: citroenvlinder en dagpauwoog (zie verder pagina 156 en 157).

### Bloemengeur bij maneschijn

In Nederland leven zo'n 40 maal meer nachtvlinder- dan dagvlindersoorten. Op wereldschaal zal dat niet veel anders zijn. Omdat het leven van nachtvlinders zich grotendeels in het duister afspeelt, zijn hun gangen minder goed onderzocht dan die van dagvlinders. Hoewel het niet allemaal nectarzuigers zijn, wordt de rol die nachtvlinders bij de bestuiving van planten spelen waarschijnlijk onderschat. Tijdens hun vooral nachtelijke zoektochten naar nectar transporteren zij stuifmeel van bloem tot bloem.

In het algemeen hebben bloemen die 's nachts door nachtvlinders worden bestoven een sterke geur (bijvoorbeeld kamperfoelie). Meer dan overdag moeten krachtige geurwolken insecten in het donker de weg wijzen naar de bloemen. Verder hebben zulke bloemen meestal een bleke kleur (zoals nachtsilene), lange, flexibele meeldraden en vaak een lange bloembuis.

Bestuiving is vooral bekend van nachtvlindersoorten als uilen, spanners, pijlstaarten, bloed-



De nachtsilene opent zich in de schemering en trekt dan onder andere de witvlek-silene-uil aan.



Geelbruine vlekuil op jakobskruid

drupjes, visstaartjes, spinneruilen en lichtmotten. Ook de plantensoorten die zij bezoeken zijn over allerlei families verspreid. In West-Europa bijvoorbeeld anjers, teunisbloemen, lelies, lissen, windes, lipbloemen, orchideeën en soorten uit de nachtschadefamilie. Een voorbeeld uit de anjerfamilie is blaassilene, die onder andere wordt bestoven door de schapengrasuil (*Apamea furva*). Avondkoekebloemen (*Silene latifolia*) worden vrijwel uitsluitend bestoven door nachtvlinders, die de bloeddelen van deze plant als voedselbron voor hun nageslacht gebruiken.

Vrouwtjes van de gewone silene-uil (*Hadena bicruris*) leggen eitjes in de bloem tijdens het bezoek waarna de rupsen de zaden eten, zoals is ontdekt door onder anderen Brantjes (1976) en Labouche & Bernasconi (2010). Voor de plant wegen de voordelen van de bestuiving blijkbaar op tegen de aangerichte schade. De avondkoekebloem kan als verdedigingsmechanisme zaden met rupsen 'afschudden'. Of dit gebeurt, hangt waarschijnlijk af van de aanwezigheid van alternatieve bestuivers die niet van de plant eten. In Nederland zijn dat bijvoorbeeld de gamma-uil en de koperuil, die op bloemen van de avondkoekebloem zijn waargenomen.



De algemene en ook overdag actieve gamma-uil



### 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 bloemplanten. 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 banana, 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



Een gerbilsoort zoekt nectar in de bloeiwijze van egellelie, *Massonia depressa*. In deze plant zit de bloeiwijze op een soort schoteltje van twee platte stevige, tegen de grond aangedrukte bladeren. Verschillende knaagdiersoorten komen hierop 's nachts graag foerageren.



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

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 knaagdiere 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.



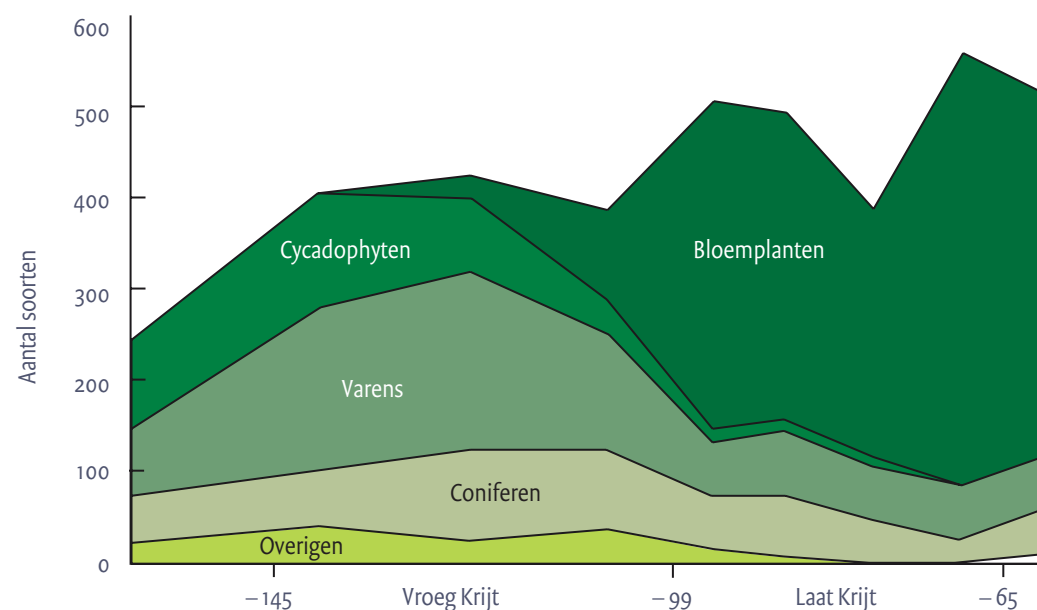
Hoornaar (*Vespa crabro*)  
op bloeiende klimop  
(*Hedera helix*)



## Bloemplanten veroveren de groene aarde

Het partnerschap tussen bloemen en insecten ontstond relatief kortgeleden. Zo'n 4 miljard jaar geleden was de aarde 'woest en ledig', zonder zichtbaar leven. Totdat 500 miljoen jaar geleden de eerste planten vanuit de oceanen het land op kropen. Algen en mossen zoals we ze nu nog kennen, bedekten de aarde als een groene mantel. Ondanks hun leven op het land waren deze eerste landbewoners nog sterk afhankelijk van water. En nog steeds hebben de microscopisch kleine spermacellen van hun nakomelingen water nodig om de vrouwelijke eicellen te bereiken. Later verschenen de coniferen, zoals sparren en dennenbomen. Zij waren voor hun voortplanting niet meer van water afhankelijk, de wind vervoerde hun stuifmeel naar de kleine kegeltjes die de eicellen beschermen. Recent verschenen de bloemplanten, waarvan de oudste vooral door kevers werden bestoven, en begon het spel met kleuren, geuren en vormen, het grote verleiden.

Tot ongeveer 150 miljoen jaar geleden was de plantenwereld vrij eentonig van kleur. De oerflora van die tijd toonde slechts groen- en bruintinten. Pas met de komst van bloemplanten werd het kleurenpalet spectaculair uitgebreid. Wanneer dat precies is begonnen weten we niet. Maar na een aarzelend begin werden op een gegeven moment bloemen, in alle denkbare kleuren, opvallende spikkels in het eentonige groen. Dat gebeurde in het Krijt, het geologische tijdvak tussen 145 en 65 miljoen jaar geleden. In die 80 miljoen jaar maakten bloemplanten een explosieve ontwikkeling door. Ter vergelijking: als de leeftijd van de aarde op 1 uur wordt gesteld, dan kostte het de bloemplanten 1 minuut



Soortenrijkdom van verschillende groepen vaatplanten tijdens de Krijtperiode. Deze grafiek berust op fossielen van 3500 plantensoorten. Horizontaal: miljoenen jaren geleden.

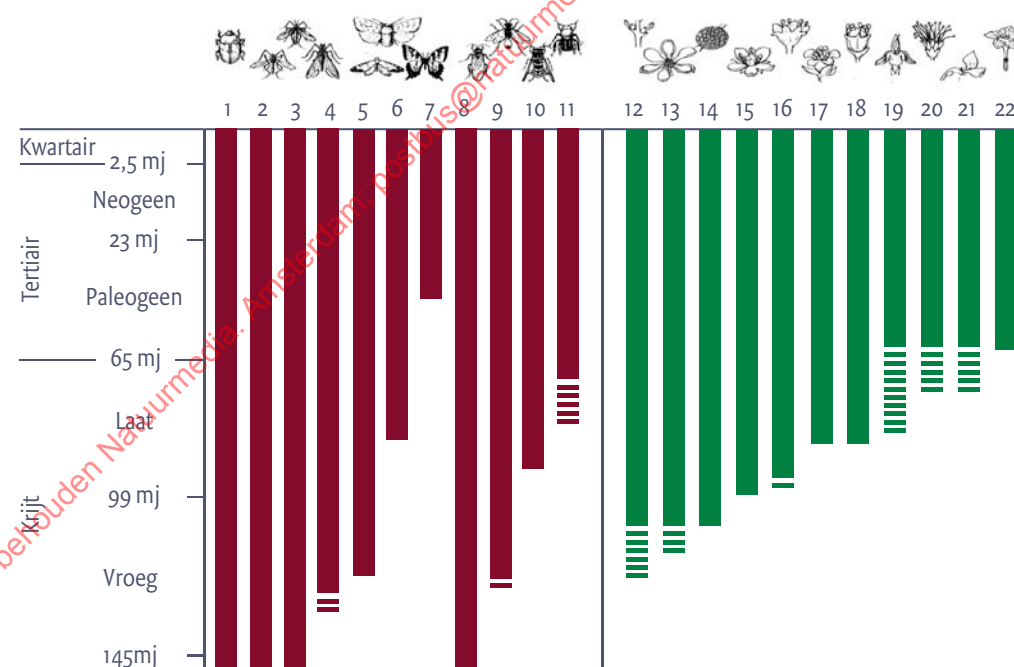


om alle oudere plantengroepen geheel of grotendeels te verdringen. Uit fossiele restanten blijkt dat vooral veel varensorten zijn uitgestorven sinds de opkomst van de bloemplanten. Een andere soortenrijke groep, de Cycadophyten (cycas- of varenpalmen) is zelfs praktisch verdrongen. Deze groep telt nu niet meer dan zo'n 100 soorten die soms alleen nog in botanische tuinen te zien zijn. Al deze spectaculaire veranderingen in de plantenwereld gebeurden onder de ogen van de dinosauriërs. Tegen de tijd dat die uitstierven, aan het einde van het Krijt, waren de bloemplanten in soortenrijkdom de onbetwiste winnaars binnen het plantenrijk. Bloemen bleken bij de concurrentiestrijd tussen de soorten een absolute troefkaart. Daarbij speelden insecten, die met de bloemen mee evolueerden, een cruciale rol. Zonder insecten zou er geen aanleiding zijn geweest om kleuren, geuren en een breed scala aan bloemvormen te ontwikkelen. Aanvankelijk zochten zij in bloemen de meest voedzame delen op, zoals stuifmeelkorrels of zaadknoppen. Vooral kevers deden zich in bloemen van primitieve plantensoorten te goed aan de voedingsrijke weefsels van de voortplantingsorganen. Ook verschillende vliegen kwamen op het zoete stempelvocht af. Maar omdat zaadplanten van oorsprong windbloeiërs zijn en bovendien tweehuizig, bevatte een plant óf mannelijke óf vrouwelijke bloemen. Dan is de kans reëel dat een insect uitsluitend mannelijke of alleen vrouwelijke bloemen bezoekt, waar de plant uit het oogpunt van bestuiving niet veel aan heeft. Na de ontwikkeling van tweeslachtige bloemen bood ieder bloembezoek een goede kans op pollenoverdracht en, nog belangrijker, nam de kans op kruisbestuiving toe. Wel ontstond hierdoor een ander probleem: het risico van zelfbestuiving is in tweeslachtige bloemen veel groter dan wanneer er tussen de mannelijke en vrouwelijke bloedelen enige afstand is. Dit risico werd weer ondervangen doordat, waarschijnlijk tijdens diezelfde Krijtperiode, zelfsteriliteit ontstond (stuifmeel kiemt niet op stempels van dezelfde plant). Daarmee werd kruisbestuiving effectief bevorderd. Waarom is die kruisbestuiving zo belangrijk?

### Kruisbestuiving

Als twee verschillende ouderplanten zich samen voortplanten, combineren ze hun genen. Daardoor ontstaan nakomelingen met nieuwe combinaties van erfelijke eigenschappen. Dit vergroot de genetische diversiteit. Hierdoor treffen wij binnen een populatie zelden twee genetisch identieke individuen aan. Door deze enorme diversiteit is de kans groot dat bij veranderingen in de omgeving bepaalde individuen kunnen overleven. Schommelingen in het klimaat, veranderingen in de bodem, effecten van concurrerende plantensoorten, ziekten, plaagorganismen en natuurlijk ook wijzigingen in het aanbod van bestuivers, kunnen beter worden opgevangen. Door natuurlijke selectie overleven de individuen die genetisch het beste aan de wijzigende omstandigheden zijn aangepast. De miljoenen jaren die verstreken sinds het verschijnen van de eerste bloemplanten, boden allerlei selectiekrachten voldoende tijd om het brede scala aan soorten dat wij nu kennen, tot ontwikkeling te brengen.

De intieme relatie tussen bloemen en insecten dateert uit het midden van de Krijtperiode. Sindsdien zijn de meeste bloemplanten voor hun voortplanting afhankelijk van insecten en is een aantal insecten voor hun voeding geheel afhankelijk van bloemen. Planten en dieren sloten, als het ware, een verbond met elkaar, waardoor de spectaculaire ontwikkeling van bloemplanten mogelijk was. Vanuit de tropen, waar de eerste bloemplanten ontstonden, veroverden zij alle continenten. Zij ontbreken alleen in de zandwoestijnen en de poolstreken. Met hun aandeel van 90% van alle plantensoorten zijn bloemplanten sinds jaar en dag de dominante landplanten.



Het ontstaan van enige bloembestuivende insectengroepen (links) uitgezet op een geologische tijdschaal, vergeleken met het ontstaan van de belangrijkste bloemvormen (rechts). Ingewikkelde bloemen (17-21) ontstonden laat, evenals top-bestuivers. 1: kevers; 2-4: vliegen en muggen; 5-7: vlinders en motten; 8: bladwespen; 9: wespen; 10: graafwespen; 11: bijen; 12: eenvoudige bloemen met weinig bloedelen; 13: ronde bloemen met veel bloedelen; 14: kleine onvolledige bloemen; 15-16: veelzijdig symmetrische volledige bloemen; 17: bloemen met vergroeidbladige kroon; 18: bloemen met onderstandig vruchtbeginsel; 19: tweezijdig symmetrische bloemen; 20: borstelachtige bloemen; 21: vlinderbloemigen; 22: bloemen met diepe trechtervormige kroon. mj = miljoen jaar geleden.



Magnoliabloem (*Magnolia wieseneri*). Deze hybride soort is tweeslachtig en bezit dus meeldraden en vruchtbeginsels. In dit opzicht verschilt de magnoliabloem van primitieve bloemen, die eenslachtig waren. Voor het overige lijkt deze bloem sterk op de primitieve bloemtypen. De bloemdekbladen, meeldraden en vrijstaande vruchtbeginsels staan spiraalvormig ingeplant op de verticale bloemas. Primitieve bloemen vertoonden nog geen onderscheid tussen kelkbladen en kroonbladen, bezaten talrijke meeldraden of vruchtbeginsels, spiraalsgewijs ingeplant op een kegelvormige bloemas. Evenals bij de oudste bloemplanten eten ook bij de magnoliabloem kevers graag van het stuifmeel en zorgen zo voor de bestuiving.



## 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 hommelmel 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 aan draagt. 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.**

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

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





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.



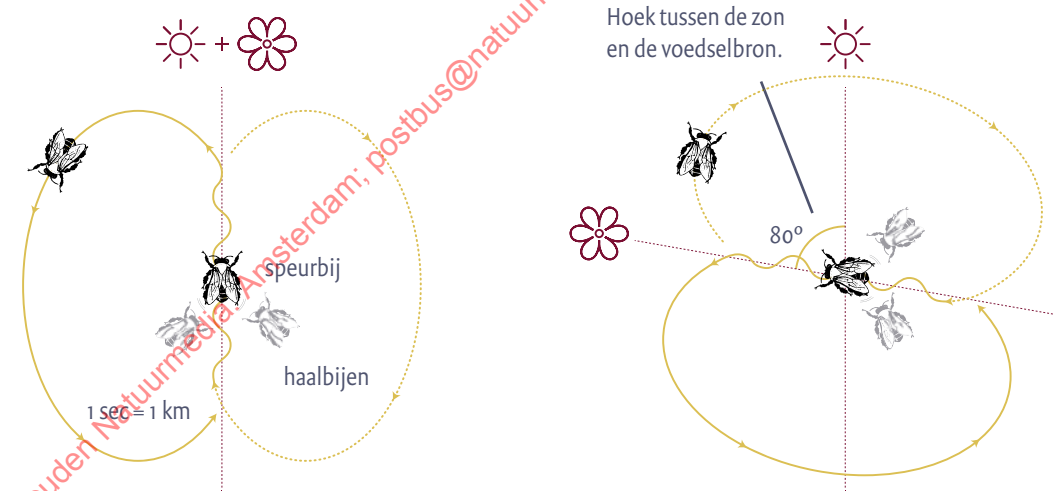
### Bijentaal: hoe vertellen wij het onze zusters?

De aartsvader van het bijengedragsonderzoek, Karl von Frisch, merkte in 1920 op dat een voedselbron op een nieuwe plek soms dagen onopgemerkt bleef. Maar zodra één speurbij de spijs had gevonden gingen dozijnen haalbijen erop af. Von Frisch vroeg zich af hoe bijen dit elkaar vertellen. Hij deed een proef met een klein bijenkastje met één raatraam dat hij tussen twee glazen ruitjes monteerde (een raatraam is een plaat van bijenwas bestaande uit de bekende zeshoekige cellen). Hij nam waar hoe een speurbij, nadat zij een nieuwe voedselbron had ontdekt, over de raat beweegt in een 8-vormig patroon. Wordt de speurbij extra belast, bijvoorbeeld door een grotere luchtweerstand als gevolg van een opgeplakt stukje zilverpapier, dan schat zij de afstand verkeerd in: het voedsel is dichterbij dan zij aan haar huisgenoten vertelt.

Het dansrepertoire van honingbijen omvat nog een vijftal andere danspatronen. Informatieoverdracht via deze bijentaal vertoont een verbluffende nuancering. Bovendien is gebleken dat verschillende bijenrassen verschillende 'dialecten' hebben, maar dat zij elkaar nog wel 'verstaan' (Su et al, 2008).



Een speurbij (midden) kwispelt met haar achterlijf om vele haalbijen (links) de weg te wijzen. De haalbijen volgen gespannen elke beweging en houden hun antennes tegen haar trillende achterlijf. Behalve richting en afstand krijgen zij ook de geur mee die de speurbij heeft meegenomen. Gewapend met deze informatie kunnen ze op foeraageertocht.



Hoe rijker de voedselbron, hoe harder de bij met haar achterlijf kwispelt.

Een 'speurbij' voert om andere bijen de weg te wijzen een 'dans' uit in de figuur van een 8. Tijdens het binnenste traject van de 8 'kwispelt' zij met haar achterlijf. Hoe vaker de danseres per tijdseenheid een 8 uitvoert, hoe dichterbij de voedselbron. De richting geeft zij aan met de hoek tussen het binnenste gedeelte van de 8 en de verticaal, de stippellijn. Als de voedselplek, gerekend vanuit de bijenkast (B in de figuur), precies in de richting van de zon ligt (voerplank 1), dan loopt zij, al kwispelend, recht naar boven. Wanneer de richting van het begeerde voedsel onder een hoek van bijvoorbeeld 80° ten opzichte van de zonstand ligt (voerplank 2) dan wordt de kwispeldans 80° gedraaid.







Een zweefvlieg (familie Syrphidae)  
op een gele composiet.

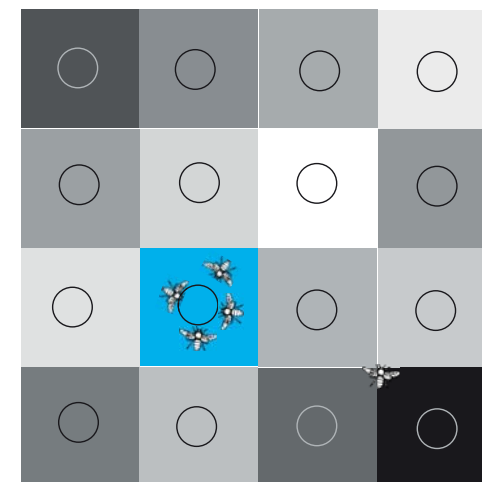
## Insecten: zien, ruiken en voelen

Bloemen verschillen in uiterlijk en geur. Een insect kan alleen bloemvast zijn als het die verschillen goed, en het liefst op enige afstand, kan waarnemen en ook onthouden. Insecten op zoek naar voedsel ontmoeten een rijk palet aan bloemkleuren, duizenden bloemengeuren en een grote variatie aan bloemvormen en oppervlaktestructuren. Zij benutten al deze kenmerken, en waarschijnlijk ook elektrische gradiënten, om zorgvuldig de bloemsoort te onthouden die een goede maaltijd oplevert.

### Kleuren zien

Hoewel Christian Sprengel al in 1793 concludeerde dat bloemen gekleurd zijn om insecten over grote afstand te lokken, dachten veel wetenschappers meer dan honderd jaar later nog steeds dat alle ongewervelde diersoorten, dus ook insecten, kleurenblind zijn. Deze dieren zouden hun omgeving in louter grijstinten waarnemen, als een zwart-wit foto. Rond 1910 was er een jonge onderzoeker in Wenen, Karl von Frisch, die zich dat niet kon voorstellen. Hij bedacht een eenvoudige proefopstelling, waarmee hij aantoonde dat honingbijen wel degelijk kleuren kunnen onderscheiden. Op enige afstand van een bijenkast legde hij op een tafel een blauw gekleurde kaart, waarop hij een glazen schaal met een paar druppels honing zette. Al snel kwamen enkele bijen op de honinggeur af, dronken ervan en vlogen terug naar hun nest. Daar gaven zij de buit af aan andere bijen, met als gevolg dat al gauw veel meer bijen het schaalje op de blauwe ondergrond meerdere keren opzochten. Zij hadden geleerd dat er iets te halen was. Nu legde von Frisch een aantal kaartjes van verschillende grijsgradaties in een soort schaakbordopstelling naast elkaar. Daartussen legde hij één blauw kaartje. Op alle kaartjes zette hij een schaalje met suikerwater, dat reukloos is. Wat bleek: de bijen die terugkwamen vlogen bijna allemaal rechtstreeks naar het blauwe kaartje. Ook als het blauwe kaartje een andere plek kreeg binnen de schaakbordopstelling, bleven de bijen het opzoeken. Daarmee was het bewijs geleverd dat bijen niet alleen kunnen leren, maar ook kleuren kunnen onderscheiden.

Von Frisch toonde aan dat bijen bovendien bloemvormen kunnen onderscheiden. En hij ontrafelde de 'bijentaal' die bijen gebruiken om informatie over plaats en omvang van een goede voedselbron aan hun nestgenoten over te brengen (zie pagina 34). Ook wist hij te doorgronden hoe bijen hun weg vinden naar een voedselbron, soms op kilometers afstand. Hun navigatiesysteem berust onder meer op gebruik van de zonnestand en hun vermogen om de polarisatie-richting van het licht waar te nemen. In 1973 kreeg von Frisch, tezamen met Niko Tinbergen en Konrad Lorenz, de Nobelprijs voor Fysiologie en Geneeskunde voor het onderzoek naar het gedrag van sociale dieren.

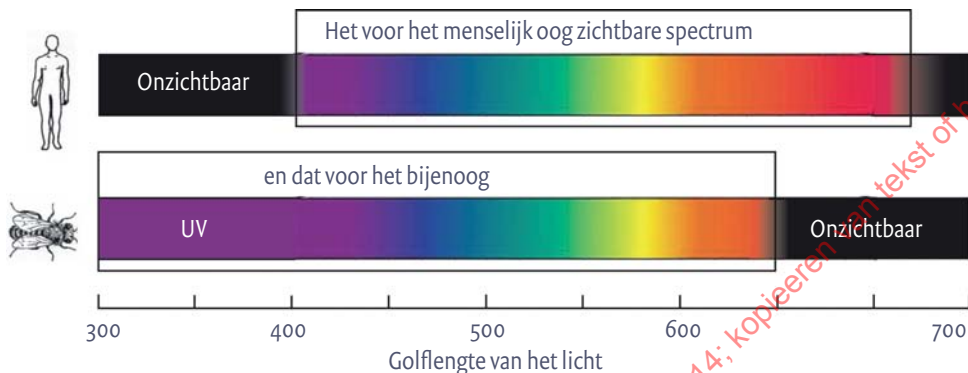
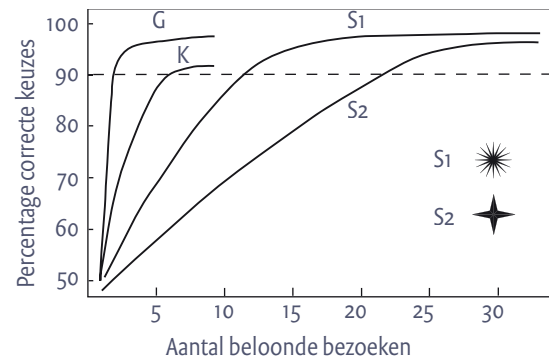


Het 'schaakbord experiment' waarmee Karl von Frisch aantoonde dat bijen kleuren kunnen onderscheiden.

### 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 schaal met suikerwater op een kaartje met kleur A. Als nu dezelfde bij (herkenbaar aan een merkje) bij haar tweede bezoek lege schaaltes 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.

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 lichtspectrum verschilt sterk van dat van insecten. Wij kunnen het kortgol-vige ultraviolet (UV) niet zien; bijen wel. De gevoeligheid van hun ogen is in het UV-gebied zelfs het hoogst. Zij mis-sen daarentegen een groot deel van het rode gebied van het spectrum.

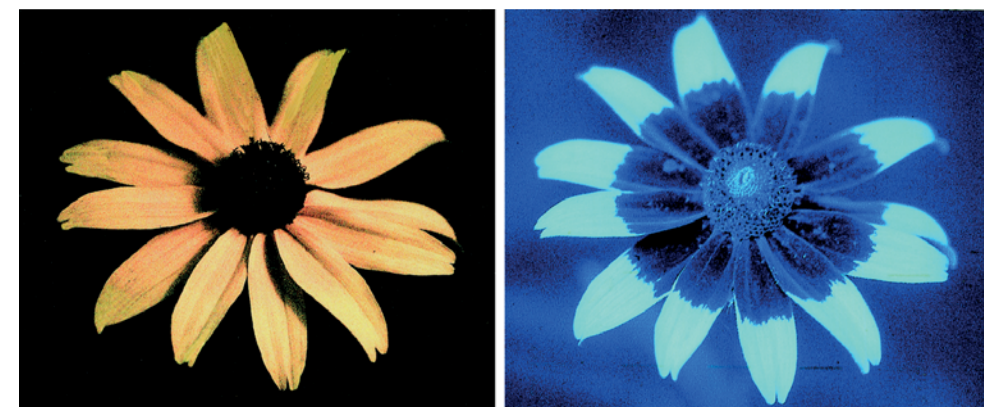
### Wat ziet een insect?

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 kortgol-vige 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 honing-bijen, 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 de-zelfde 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.





Een fruitboom krijgt bezoek van een rosse metselbij (*Osmia bicornis*): een mannetje dat vooral op de nectar afkomt. Stuifmeel blijft evenwel in het haarkleed hangen en zo draagt hij bij aan de bestuiving.

## De bloem als verleidster

Achter de kleurenpracht van een bonte wei of een kleurrijke berm gaat een harde strijd om het bestaan schuil. Iedere plantensoort doet moeite om op tijd de juiste bestuivers te lokken. In de loop van de evolutie heeft elke soort zijn eigen strategie ontwikkeld om de concurrentie voor te blijven. Iedere strategie is een unieke combinatie van vorm, kleur en geur van de bloem en het aanwezige voedsel. Ook is er sprake van 'bloemgedrag', zoals een dagritme in openen en sluiten of een beperkt aantal 'geuren' waarmee een specifiek insect wordt verleid te landen. Zo heeft iedere plantensoort een eigen gezicht. Voor bestuivers is het daardoor makkelijker om snel en trefzeker de lucratiefste voedselbron te vinden.

### Bloemkleur

Het bloemenrijk kent een rijk geschakeerd palet aan kleuren, dankzij het vermogen allerlei kleurstoffen aan te maken. Iedere plantensoort heeft daaruit, zo lijkt het, zijn eigen keuze gemaakt. Insecten kunnen daardoor op afstand in een gemengde vegetatie bepaalde bloemen onderscheiden, veel beter dan wanneer alle bloemen groen zouden zijn.

De vraag is of alle kleuren even vaak gebruikt worden. Indeling van de Nederlandse flora op bloemkleur leert dat de verdeling verre van gelijkmatig is. Geel en wit overheersen en zijn te vinden bij ongeveer 58% van onze inheemse soorten. Interessant is dat deze verdeling maar een enkel procentje verschilt van die in andere Europese landen. Zelfs enkele tropische flora's zoals van Afrika en Java tonen globaal dezelfde kleurenverdeling.

Veel factoren spelen een rol. Zo vraagt het ene pigment (kleurstof) qua productie een veel grotere fysiologische inspanning dan het andere. Het maken van kleurstoffen als anthocyaan of flavonol bijvoorbeeld kost, door hun ingewikkelde chemische samenstelling, een plant veel energie. De kleur is bovendien niet willekeurig: sommige plantensoorten ontwikkelden mogelijk in de loop van de evolutie een kleur die voor bepaalde insectengroepen aantrekkelijker is, waardoor de soort beter overleefde. Wij weten dat niet alle insecten alle kleuren goed zien. Honingbijen en hommels zien nauwelijks rood, terwijl zij geel en blauw juist heel goed zien, evenals UV. Dagvlinders zijn juist wel rood-gevoelig. Zweefvliegen en kevers vliegen meestal op witte, geelachtige of groene bloemen. Zo selecteert een plant met haar kleur bepaalde insecten.

#### BLOEMKLEUREN BIJ NEDERLANDSE PLANTENSOORTEN

wit	26%
groen	7%
geel	32%
roze-rood	15%
blauw	6%
paars	7%
violet	7%







Witte bloemen zijn qua energieverbruik 'goedkoop' voor een plant, want voor deze kleur hoeven geen kleurstoffen te worden aangemaakt. Sneeuwklokjes, die al bij lage temperaturen bloeien, hoeven in de kou daardoor geen energie te besteden aan kleurstofproductie. De witte bloemblaadjes van een sneeuwklokje reflecteren het opvallende licht volledig doordat de ruimtes tussen de cellen van het bladweefsel met lucht zijn gevuld. Dit gangenstelsel van luchtblaasjes weerspiegelt het erop vallende licht. Wanneer je een bloemblaadje tussen twee vingers fijnknijpt, waardoor de lucht er uit wordt geperst, wordt het blaadje bijna transparant.

Witte bloemen zijn 'mensen-wit': wij ervaren ze als wit omdat zij het hele voor ons zichtbare spectrum reflecteren (een mengsel van blauw, groen en rood). Het voor insecten zichtbare spectrum omvat ultraviolet, blauw, groen en een klein beetje rood (zie pagina 90). Een mengsel van al deze kleuren zou 'insecten-wit' kunnen heten. Nu blijkt dat vrijwel alle witte bloemen ultraviolet absorberen. Zij reflecteren slechts een deel van het insectenspectrum en zijn voor insecten dus niet 'insecten-wit'. Ultraviolet ontbreekt, waardoor bloemen die voor ons wit zijn, voor insecten 'gekleurd' zijn.

Dit geldt voor bijna alle witte bloemen. Het is aangetoond dat van 660 rode, blauwe en gele bloemsoorten gemiddeld 40% het UV reflecteert, terwijl niet meer dan 5% van 219 witte soorten UV-reflectie vertoont.

### Honingmerken

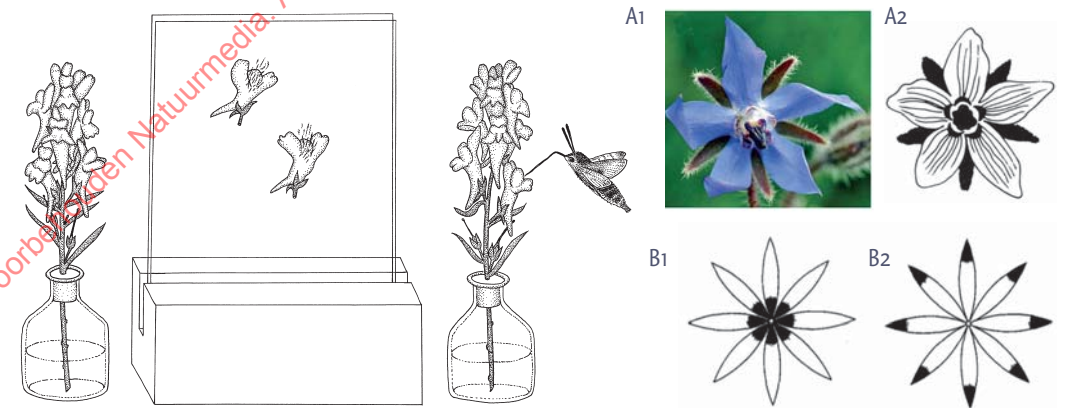
Van dichtbij gezien wordt de hoofdkleur van een bloem vaak onderbroken door lijnen, rijen van kleine vlekjes of grotere, anders gekleurde bloemdelen. Deze patronen, de honingmerken, hebben meestal contrasterende kleuren om de zichtbaarheid te vergroten. Zij zijn steeds naar het binnenste van de bloem gericht. Het zijn wegwijzers naar een nectarbron voor insecten die, op grond van eerdere ervaringen, leerden dat de voedselbron zich precies achter het honingmerk bevindt. Vooral bijen, hommels en vlinders beschikken over zo'n leervermogen.



Honingmerken. Van links af: vergeet-mij-nietje, een hemelsblauwe bloemkroon met vijf eigele schubjes rond de ingang van de kroonbuis. Witte klaverzuring, met rood geaderde bloemkroon en gele vlekjes aan de voet. Vingerhoedskruid, de kroonbuis is lichtpurper met donkerrode, licht gerande vlekken. Vlasbekje, met een flinke oranje vlek op de gewelfde onderlip.

### Vlasbekjes en kolibrevlinders

De Weense hoogleraar botanie Fritz Knoll heeft in 1926 de rol van het honingmerk aangetoond met een experiment in een kooi met vlasbekjes en een kolibrevlinder. Als de vlinder heeft geleerd zijn roltong via de nauwe spleet tussen de bovenlip en de oranje onderlip van de bloem naar binnen te brengen om in de spoor nectar op te zuigen, gebruikt hij de oranje vlek als visueel kenmerk bij het bezoek aan een volgende bloem. Als dan enkele bloemen tussen twee glasplaten worden ingeklemd, waardoor eventuele geurprikkels geen rol kunnen spelen, blijkt dat de vlinder, nu tevergeefs, probeert zijn uitgerolde tong net boven de oranje vlek in de bloem te steken. Een merktechniek maakt de contactpunten van de tong en de glasplaat zichtbaar (weergegeven als zwarte streepjes).



### Alleen voor insecten zichtbare patronen

Naast goed zichtbare honingmerken tonen veel bloemsoorten voor het menselijk oog onzichtbare patronen. Deze ontstaan door verschillen in reflectie van ultraviolet, het type straling dat veel insecten heel goed kunnen zien. Zo doen de kroonbladen van bernagie (A1) zich aan ons voor als egaal wedeblauw. Gefotografeerd met UV-gevoelige film blijkt er een duidelijke adering aanwezig, die ontstaat door plaatselijke absorptie van het UV. Deze voor het insectenoog zichtbare lijnen vormen honingmerken, die in de richting van het midden van de bloem wijzen (A2).

Uit een proef met *Helianthus rigidus* bleek dat honingbijen UV-honingmerken niet alleen kunnen zien, maar ze ook gebruiken bij bloembezoek. De straalbloemen van deze Amerikaanse zonnebloemsoort zijn helder geel, maar het centrale gedeelte is bovendien sterk UV-absorberend (B1). Een aantal van die straalbloemen werd voorzichtig los gemaakt en in een kring onder cellofaan gelegd. Onder een gaatje in het midden werd een buisje met suikerwater geplaatst. Honingbijen leerden al snel dat hier wat te halen viel. In de testsituatie werden de bijen bovendien geconfronteerd met een kring van omgekeerde straalbloemen (B2). In beide arrangementen waren de buisjes nu leeg. Ongeveer 90% van de bijen vloog direct naar de opstelling met het normale patroon. Na landing liepen zij in de richting van het centrum en zodra zij de grens met het UV-absorberende gebied passeerden, staken zij hun zuigsnuut uit en probeerden in het lege buisje voedsel te zoeken. De bijen die op de omgedraaide straalbloemen landden leken gedesoriënteerd, maar staken ook hun zuigsnuut uit als zij op het UV-absorberende gedeelte aankwamen, ver van het centrum van de opstelling. Dit experiment toonde aan dat bijen ultraviolet niet alleen kunnen waarnemen maar het ook als signaal bij hun zoekgedrag benutten.





## Vanille

Een van de meest gebruikte natuurlijke smaakstoffen ter wereld, vanille, komt uit de vrucht van een klimmende orchidee uit Mexico. In de natuur worden de bloemen bestoven door een lokale bijensoort, een *Euglossine* bij. Dat gaf een probleem bij de export van de vanilleteelt.

Toen de vanille-orchidee naar andere oorden in de tropen werd gebracht om ook buiten Mexico een lucratieve vanilleteelt op te zetten, bleek dat de planten geen vruchten maakten. De juiste bijensoort ontbrak. Pas toen men erachter kwam hoe men de bloemen met de hand kon bestuiven, konden ook buiten Mexico vanillestokjes worden geproduceerd. Op het eiland Bourbon (tegenwoordig La Réunion) ontdekte de jonge slaaf Edmond Albius in 1841 een zeer snelle en effectieve manier van bestuiven. Hij prikte met een dun stokje via de zijkant door de lip heen en duwde de stempel tegen de stuifmeelklompjes. Hiermee verdiende hij zijn vrijheid en zette hij Bourbon als vanille-eiland op de kaart.

Interessant is dat vele orchideeën naar vanille ruiken, in ons land bijvoorbeeld de grote muggeorchis. Een voorbeeld uit de Alpen is de zwarte vanilleorchis. Commerciële benutting is alleen mogelijk bij enkele tropisch-Amerikaanse *Vanilla* soorten (*Vanilla planifolia*, *Vanilla pompona* en *Vanilla X tahitensis*).



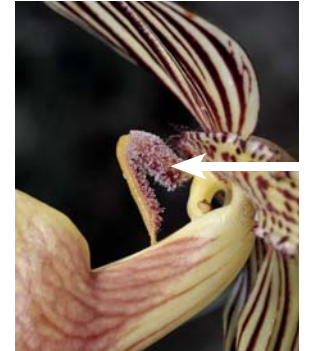
Bloem en onrijpe peulen (vruchten) van vanille (*Vanilla planifolia*) gefotografeerd op La Réunion.

### Waar en wanneer te zien

De Hortus Botanicus in Leiden is gespecialiseerd in orchideeën, voornamelijk uit Zuid-Oost Azië. Meer dan 2000 soorten zijn hier aanwezig. In samenwerking met Naturalis en de Universiteit van Leiden wordt onderzoek gedaan aan deze soorten, bijvoorbeeld aan de functie van geurstoffen. De orchideeën zijn ondergebracht in 6 kassen waarvan er 2 openbaar zijn.

### Een bedriegende verleider

De zeldzame orchidee *Paphiopedilum rothschildianum*, een venusschoentje, komt alleen voor rond de berg Kinabalu op Maleisisch Borneo en heeft sinds het moment van ontdekking in 1887 een bijzondere status. Zo werd bij de eerste beschrijving een valse locatie opgegeven om orchideeënzzoekers te misleiden. De plant is erg kostbaar. Ondanks dat men nu deze planten in laboratoria kan vermeerderen blijven de vindplaatsen van de laatste echt wilde populaties geheim.



Links: de geheime groeiplaats van *Paphiopedilum*. Midden in de bloem wordt een kolonie bladluizen nagebootst (zie pijl).

De soort kent net als andere venusschoentjes een curieuze bestuivingsmethode. De bestuiver is een zweefvlieg, die normaliter haar eitjes afzet in een kolonie bladluizen. De bloem lokt deze zweefvliegen door in geur, kleur en vorm deze bladluizenkolonies te imiteren.

De vlieg landt op de bloem en zoekt naar een geschikte plek om eitjes af te zetten. Vaak valt zij dan in de schoenvormige lip. De enige uitweg is een nauwe doorgang aan de achterkant van de lip. Als de vlieg zich hier doorheen wurmt passeert ze eerst de vrouwelijke stamper en daarna de mannelijke meeldraden. Als het haar eerste bloembezoek is, neemt ze alleen het stuifmeel mee. Als ze stuifmeel uit een vorige bloem bij zich draagt, laat ze dat achter op de stamper en zo wordt de bloem bestoven.

Wie de bloemen van deze plant in het wild van dichtbij bekijkt ziet regelmatig eitjes op de bloem zitten. De larven zullen helaas een hongerdood sterven want de beloofde luizen zijn er niet.

### Het Europese venusschoentje

De Latijnse naam *Paphiopedilum* komt van *Paphia* (bijnaam van Venus, de oude naam voor hoofdstad van Cyprus) en *Podilon* (schoen). Het geslacht *Cypripedium* is nauw verwant. Ook het in Europese bergen voorkomende vrouwschoentje (*Cypripedium calceolus*) gebruikt haar lip als insectenval. Soorten als zandbijen worden gelokt door geurstoffen en de belofte van nectar in de felgekleurde bloem, maar glijden in de lip. Ook hier is alleen ontsnapping mogelijk door een smalle opening, waarbij bestuiving plaats kan vinden. Er komen naar schatting 80 soorten *Cypripedium* op de wereld voor.





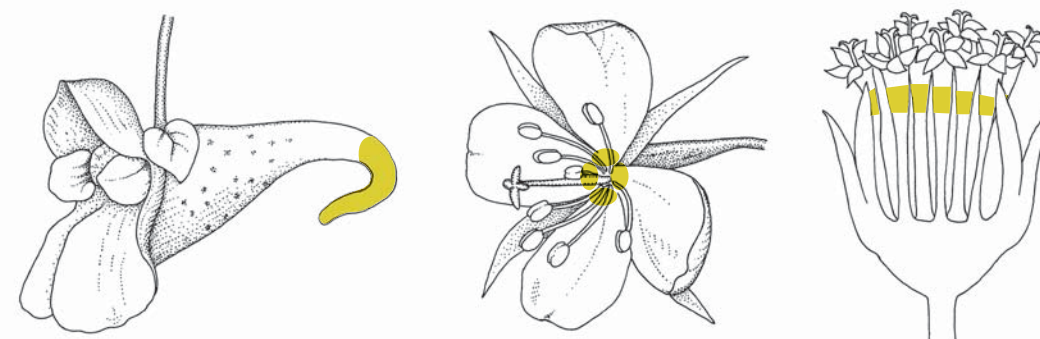
## Over nectar, stuifmeel en valse signalen

Hoewel we sinds Jac.P. Thijssse in 1934 spreken over 'bloemen en haar vrienden', komen deze vrienden alleen als zij er beter van worden. De gast moet voor zijn bezoek beloond worden met nectar of stuifmeel. Ontbreekt die beloning, dan leert de bezoeker al snel dat er niets te halen valt. Nectar dient als brandstof, onder meer voor het energievretende vliegen. Stuifmeel bevat bouwstoffen die gebruikt worden voor het onderhoud van het eigen lichaam en, bij alle bijensoorten, voor de productie van nakomelingen. Hoe belonen bloemen hun partners? Vooral met nectar en stuifmeel, en met valse beloften.

### Nectar

Nectar, de godendrank van de oude Grieken, is een energierijke zoete vloeistof. Als bloemen klaar zijn om hun bestuivers te ontvangen, vloeit de nectar uit hun nectariën, kliertjes die in verbinding staan met de zeefvaten (het floëem) van de plant. Zeefvaten transporteren bouwstoffen en producten van de fotosynthese (suikers). De nectariën gebruiken deze suikers (koolhydraten) voor de nectarproductie. Nectariën, ten onrechte ook wel honingklieren genoemd, kunnen afhankelijk van de bloemsoort op heel verschillende plaatsen in de bloem worden aangetroffen. Meestal zitten zij goed beschermd in het binnenste van de bloem, zodat insecten moeite moeten doen om erbij te komen. Als zij zich langs en tussen meeldraden en stampers door een weg banen, verzorgen zij onbedoeld de bestuiving van hun gastvrouw.

Lang niet alle bloemen produceren nectar. Zo'n 8% van de plantensoorten die door bijen worden bestoven, produceren alleen stuifmeel. Vlinders, specialisten in het opzuigen van nectar, negeren deze planten dan ook. Enkele voorbeelden zijn de bloemen van klaproos (papaverfamilie), bitterzoet (nachtschadefamilie) en gaspeldoorn (vlinderbloemfamilie).



Nectariën (geel) in verschillende bloemtypen. Bij het springzaad (links) is het onderste kelkblad uitgerekt tot een lange, aan het uiteinde teruggebogen spoor. De vier kroonbladen van het wilgenroosje (midden) bezitten een honingklieer aan hun basis. In de Canadese guldenroede (rechts) zit de kransvormige honingklieer boven in de kroonbuis.

Een koningspage drinkt uit een saliebloem. In dit geval voor de bloem tevergeefs want er is geen contact met de stempels of meeldraden. Salie is een typische hommelmelbloem.



Nectar smaakt zoet doordat het verschillende suikers bevat: een mengsel van sacharose (gewone tafelsuiker), glucose (druivensuiker) en fructose (vruchtensuiker). Het suikergehalte van nectar kan variëren, maar de gemiddelde waarde is 40%. Twee extremen zijn 8% in keizerskroon en 76% in wilde marjolein. De meeste bijenbloemen produceren nectar met 30 à 35% suikers. Naast suiker bevat nectar kleine hoeveelheden aminozuren, eiwitten, vetachtige stoffen, vitaminen en diverse smaakstoffen. De aminozuren zijn vooral van belang voor sommige vlindersoorten, zoals de dagpauwoog, die aanvullende voedingsstoffen nodig hebben voor de ontwikkeling van hun eitjes. In een proef kregen vlinders twee kunstbloemen aangeboden: de ene met suikerwater met een klein beetje aminozuurmengsel, de andere met zuiver suikerwater. De vlinders kozen bij voorkeur de bloem die ook aminozuren bevat. Met deze aminozuren kunnen ze zelf eiwitten synthetiseren. Mannetjes maken geen onderscheid: zij hoeven geen eitjes te maken.

Echte vlinderplanten blijken nectar te maken met hogere aminozuurgehaltenes dan bijenplanten. Toch drinken ook honingbijen liever nectar waarin aminozuren voorkomen dan puur suikerwater.

De hoeveelheid nectar die een bloem aanmaakt, is hooguit enkele milligrammen per etmaal. Grotere bloemen bevatten vaak meer nectar dan kleinere. Zo produceert het oranje springzaad dagelijks ongeveer 3 milligram nectar, maar een enkel bloempje van Canadese guldenroede niet meer dan 0,0002 milligram. De guldenroede heeft echter al gauw meer dan 1000 bloemen per plant, terwijl ieder bloemhoofdje nog eens uit 10 tot 15 bloempjes bestaat. De meer dan 15.000 bloemen, dicht bijeen, vormen zo een aantrekkelijke nectarbron.

NECTAR VAN ENKELE BLOEMSOORTEN			
Bloem	Productie per bloem (mg per 24 uur)	Suikerpercentage	Suikerproductie per bloem (mg per 24 uur)
Heemst	6,0	44	2,64
Bernagie	5,0-8,1	19-25	0,4-3,5
Struikhei	0,14-0,58	23-52	
Herik	0,15-0,36	17-73	0,05-0,2
Meidoorn	0,1-0,8	36-70	0,3
Witte klaver	0,05-0,4	25-52	0,01-0,2
Boswilg (katje)	0,025-0,029	66-79	0,016-0,023

**Zuinige planten houden insecten scherp**

Waarom maakt een bloem zo weinig nectar, in de meeste gevallen minder dan een milligram per dag? Daarvoor bestaan twee redenen. De eerste is dat de productie van suikers de plant veel energie kost. Zo heeft men kunnen meten dat een bloeiende zijdeplant (*Asclepias syriaca*) dagelijks, afhankelijk van de weersomstandigheden, tussen de 4 en 37% van de suikers die ze via fotosynthese produceert, besteedt aan de aanmaak van nectar. En een luzerneplant (*Medicago sativa*) stopt bijna twee maal meer energie in de aanmaak van nectar dan in zaadproductie. Maar er is ook een strategisch argument om niet teveel nectar aan te maken. Bij een overvloed aan nectar zullen de bezoekers snel verzadigd zijn. Ze zullen sneller ophouden naar bloemen van dezelfde soort te vliegen, met als resultaat dat het bestuivingssucces omlaag gaat. De plant moet dus een delicaat evenwicht bewaren: genoeg nectar om te lokken, maar zeker niet te veel. Inheemse wilde planten maken overigens in de regel meer nectar dan (gekweekte) tuinplanten. Bij tuinplanten met gevulde bloemen ontbreken meeldraden en stampers vaak.

Ongebruikte nectar wordt van tijd tot tijd geresorbeerd, ook nadat de bestuiving van de betreffende bloem voltooid is. Ook hierin betonen planten zich zuinig met energie.



Werksters zuigen in de kast honing op die ze continu met hun antennes keuren.

**Van nectar tot honing**

De nectar die een honingbij uit een bloem opzuigt, wordt na toevoeging van speeksel en sappen die verterende enzymen bevatten, opgeslagen in de honingmaag. Hier begint direct de afbraak van de aanwezige sacharose, waardoor glucose en fructose ontstaat. Na een verzamelvlucht van 5 tot 90 minuten waarin 100 tot 1500 bloemen worden bezocht, bevat een volle bijenmaag zo'n 40 milligram nectar. Deze lading moet worden gelost. Thuis gekomen geeft een haalbij de nectar over aan huisbijen, die de verdere bewerking op zich nemen. Het belangrijkste daarbij is het indikken van de nectar. Dat gebeurt onder meer door de nectar een half uur meermalen de monddelen te laten passeren waarbij een deel van het water verdampt. Het indampen wordt voortgezet door de nectar dun uit te strijken en er een warme luchtstroom langs te sturen door te waaieren met de vleugels. Met dit bewerkelijke proces dat enige dagen duurt, wordt een suikerconcentratie van ongeveer 80% bereikt. De indikking van nectar kost veel energie, zoveel dat het voor honingbijen niet loont om nectar met een suikerconcentratie lager dan ongeveer 25% te verzamelen. Bij lagere suikergehaltes kost de honingbereiding meer energie dan het eindproduct oplevert.



Een haalbij (links) geeft nectar over aan een huisbij.

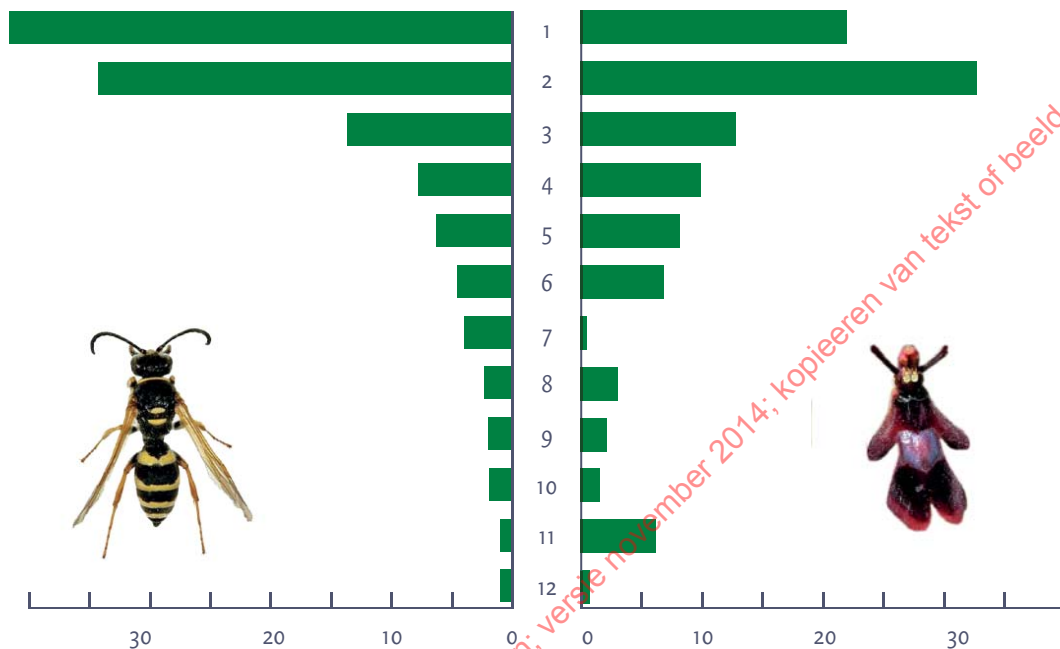
Na dit rijpingsproces is de honing door de hoge suikerconcentratie lang houdbaar en kan als wintervoorraad in afgesloten cellen van de honingraat worden opgeborgen. Geur en smaak van honing worden bepaald door aromatische stoffen uit de bloemen. Deze stoffen verschillen van plantensoort tot plantensoort en zijn in geringe hoeveelheden aanwezig in de nectariën van hun bloemen.

Enige zeer globale cijfers: voor 1 kilo honing moeten ongeveer 10 miljoen bloemen worden bezocht. Daarvoor zijn zo'n 130.000 vluchten nodig, waarbij in totaal ongeveer 100.000 kilometer wordt afgelegd. Een bijenvolk verzamelt per jaar 120 kilo nectar. In de zomer wordt 70 kilo gebruikt als voedsel, voor verwarming en als vliegbrandstof. De rest, 50 kilo, wordt opgeslagen als winterbrandstof in de vorm van 20 kilo honing. Deze cijfers zijn uiteraard sterk afhankelijk van het seizoen, de bezochte plantensoorten en de kwaliteit van het volk. Van nectar naar een potje honing: voor insecten een gigantische onderneming, die ook de mens met zijn technisch vernuft niet gemakkelijk voor elkaar zou krijgen.



### Valse signalen

Orchideeën zijn de aristocraten in de bloemenwereld. Een aantal soorten lokt bestuivers zonder daar een materiële beloning tegenover te stellen. Orchideeën groeien vaak op voedselarme bodem en moeten extra zuinig zijn op stikstof en fosfor (beide belangrijke bouwelementen voor stuifmeel). Ongeveer een derde van alle orchideesoorten produceert geen nectar. Er is geen los stuifmeel aanwezig, omdat orchideeën hun stuifmeel in de vorm van stuifmeelklompjes (pollinia) aan hun bestuivers vastplakken, die het hele klompje aan een andere bloem afgeven (zie op pagina 42). Onderzoek door de Zweed Bertil Kullenberg aan de vliegenorchis (*Ophrys insectifera*) heeft duidelijk gemaakt waarom bestuivers, als er geen nectar of stuifmeel valt te halen, toch de moeite nemen om een bloem te bezoeken. Deze ook bij ons inheemse orchidee wordt uitsluitend bezocht door mannetjes van een bepaalde graafwespenssoort, *Argogorytes mystaceus*, ('graafwespensorchis' zou dus passender geweest zijn). De bloem van de vliegenorchis produceert een geurstof, die vrijwel hetzelfde ruikt als de lokstof waarmee vrouwtjes van deze graafwesp de mannetjes aantrekken. Die laten zich door de bloem, die in kleur en beharing op een vrouwtjeswesp lijkt, verleiden en proberen met de bloem te paren: 'pseudocopulatie', in gewoon Nederlands: nepseks. Bij die paringspoging zet het mannetje een stuifmeelklompje, dat al eerder op een andere bloem was opgedaan, op de bezoekplaats af. De orchidee hoeft zo geen nectar te maken, alleen een heel klein beetje van het verleidelijke parfum. Het insect wordt er niet beter van. Het is een vorm van parasiteren van de plant op het voortplantingsinstinct van de bedrogen graafwesp. De geraffineerde lokmethode van vliegenorchis is niet uniek. Honderden orchideeënsoorten over de hele wereld lokken op deze manier hun eigen specifieke insectensoort. Het is een succesformule.



De 12 belangrijkste componenten van de lokstof van vrouwtjes van de graafwesp (links) zijn in vrijwel identieke verhoudingen aanwezig in de geur die de vliegenorchis verspreidt (rechts).

### De bijenorchis doet het gewoon zelf

Een exclusieve relatie tussen insect en bloem op basis van valse lokstoffen is riskant voor de plantensoort. Als het insect uitsterft of door een veranderend klimaat vóór of juist ná de bloeitijd actief wordt, verliest de plant in één klap haar bestuiver en ook de kans op voortplanten. Ander nadeel: een orchidee kan alleen maar voorkomen in het verspreidingsgebied van het insect.

Er is een soort van het geslacht *Ophrys* die de voortplanting weer anders aanpakt en mogelijk ook daardoor in ons land een van de succesvolste orchideeënsoorten is geworden: de bijenorchis (*Ophrys apifera*). Bij deze orchidee vallen de stuifmeelklompjes vanzelf uit hun omhulsel, pal bovenop de stempel (of een beetje geholpen door de wind). De bloem bestuift zo zichzelf en is daardoor altijd van zaad verzekerd. Dat maakt haar onafhankelijk van de aanwezigheid van de juiste bijensoort, en dat is met name voordelig in het pioniermilieu waarin zij voorkomt, waar de insectengemeenschap nog niet goed ontwikkeld is. Je zou zeggen dat inteelt door al die zelfbestuiving een probleem is. Hoe dát werkt is uitgelegd in de beschrijving van de voortplanting van Nederlandse gentianen (zie pagina 48 en 49).



Bij dit zij aanzicht van de bijenorchis zijn de rijpe stuifmeelklompjes te zien, nauwelijks verhuld in een beursje (pijl).



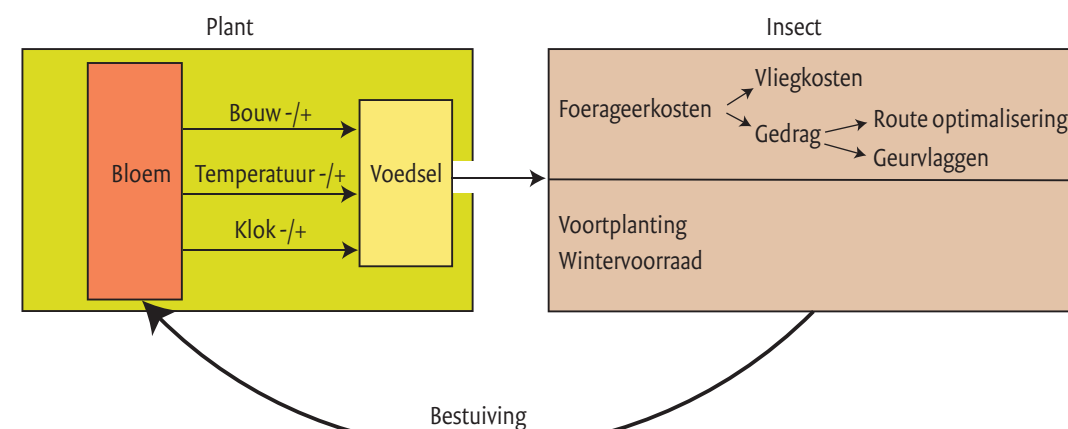
## Economie van vraag en aanbod

Bloeiende planten en hun bestuivers zijn van elkaar afhankelijk maar hebben tegengestelde belangen. De bestuivers verlenen een dienst, maar daar moet wat tegenover staan: voedsel. De planten bieden nectar en stuifmeel, en proberen op allerlei manieren afnemers te trekken om hun voortplanting veilig te stellen. Economisch gezien bestaat het bloem-insect partnerschap uit handel, en wel in energie. En beide partners zijn uit op winst.

### Energie

Voor zowel planten als bestuivers moeten de baten hoger zijn dan de kosten. Daarbij gaat het niet om euro's maar om energie ofwel milligrammen glucose. Bloeiende planten gebruiken tot wel 30% van het zonlicht dat ze vastleggen om nectar, een mix van energierijke suikers, te maken. Zij investeren dus fors in de samenwerking. Insecten maken bij hun foerageergedrag voortdurend de afweging: weegt het brandstofgebruik op tegen de opbrengst? De uitkomst bepaalt hun verdere gedrag. Bij bijen maken de gespecialiseerde speurbijen deze afweging, en ze geven de uitkomst via de bijendans door aan hun nestgenoten.

Door het partnerschap tussen bloemen en insecten te bekijken als een econoom die denkt in termen van energie, worden tal van subtiele details van dat partnerschap begrijpelijk. De insecten zitten aan de vraagkant. Voor hen geldt dat het vergaren van voedsel een surplus moet opleveren: na aftrek van de geïnvesteerde energie moet er nog iets overblijven. Zij moeten de optimale (1) foerageerroutes opzoeken, zuinig omgaan met (2) vlieggkosten, en met (3) geurmerken bezoekjes aan leeggehaal-



de bloemen en gevaarlijke plaatsen voorkomen. Planten zijn de aanbieders. Hun aanbod varieert met (4) bloembouw en (5) temperatuur. Ook voor hen geldt dat de energiehandel geen verlies mag opleveren. In ieder economisch model speelt verder het aspect (6) tijd een belangrijke rol. Deze zes punten krijgen hieronder aparte aandacht.

Kevers snoepen stuifmeel  
op een leeuwentand



Forageerroutes

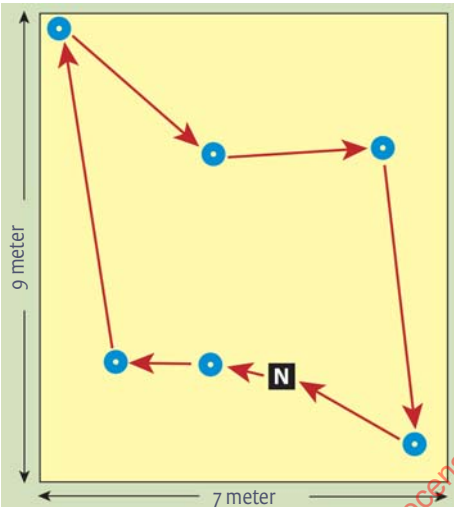
Hoe dichterbij huis gefoera-geerd wordt, des te voordeliger dat is in termen van transportkosten en tijdsbesparing. Maar soms is er geen voedsel in de buurt, en moeten insecten be-hoorlijke afstanden afleggen. Solitaire bijen foerageren het liefst binnen een straal van slechts enkele tientallen meters tot een paar honderd meter van hun nesthol. Hommels hebben een actieradius tot ongeveer 3 kilometer. Honingbijen gaan, als er dichtbij niet veel te halen valt, veel verder. Voor een echt rijke opbrengst, zoals bijvoorbeeld een bloeiend koolzaadveld die biedt, gaan zij tot 10 kilometer ver, soms zelfs verder. Een werkster kan op een drukke dag zo’n 250 kilometer afleggen. De belang-rijkste kosten zijn vlieggkosten, maar ook de energie besteed aan het opzoeken en opzuigen van de nectar uit de bloemen moet worden meegeteld. Het insect calculeert in zijn beslissingen zowel de reistijd als de tijd voor het voedsel verzamelen. Ook hier geldt: tijd is geld. Omdat bijen vaak een aantal dagen achtereen dezelfde reeks van voedselbronnen bezoeken, is het van belang om een zo efficiënt mogelijke route te kiezen. Insecten proberen altijd om te besparen op vlieggkosten en tijd, met gebruik van hun ruimtelijk leervermogen.



Een ranonkelbij (Chelostoma florissomne) vol stuifmeel van de scherpe boterbloem op weg naar haar nest.

Hommels en het handelsreizigersprobleem

Een lastig probleem uit de computerwetenschap is het handelsreizigersprobleem: hoe vind ik de kortste route tussen een aantal steden die ik wil bezoeken? Voor hommels geldt iets dergelijks: wat is de kortste route



tussen een aantal bloemen op verschillende afstand en in verschillende richtingen? In een afgesloten ruimte bezoch-ten hommels vanuit hun nest (N) zes kunstbloemen, waarbij hun routes werden gevolgd. De kortste route werd berekend door de computer. Onervaren hommels vlogen gemiddeld een route die 2,5 keer langer was dan de theoretisch kortste route. Naarmate zij de situatie beter leerden kennen verbe-terde dit: na 80 vluchten vlogen zij 1,5 keer de theoretisch kortste route. Blijkbaar ontdekten zij, door de verschillende gevlogen routes te onthouden en met elkaar te vergelijken, een efficiëntere route. Een knap staaltje! Niet alleen be-spaarden de hommels vlieggkosten (energie), maar ook tijd. Een foerageertocht langs de zes bloemen duurde aan het eind van de proef gemiddeld 4,5 minuut, tegen 7,5 minuut in het begin.

Vlieggkosten

Vliegen kost veel energie en is dus duur. Nectar fungeert daarbij als biobrandstof: de hierin aanwe-zige suikers leveren de energie voor de vlieggspieren. Die spieren zijn echte energievreters, want om de hoge vleugelslagfrequentie (bijna 200 bewegingen per seconde) te verzorgen, bezitten de vlieg-spiieren van bijen een verbrandingsintensiteit die per gram lichaamsgewicht 2 keer zo hoog is als die van kolibries, de topverbranders bij de gewervelde diersoorten. Een hommels verbrandt 0,6 milligram glucose per minuut vliegen, een hoeveelheid waarvoor zij ongeveer 1,5 milligram ( $\pm 1,5$  microliter) nectar heeft moeten ophalen. Eenmaal op de bloem ge-land, is het brandstofverbruik aanmerkelijk lager. Het energieverbruik om bij de honingklieren te komen en nectar op te zuigen is per tijdseenheid ongeveer 10 keer lager dan bij vliegen. Het is niet eenvoudig om te bepalen hoeveel bloemen bezocht moeten worden om 1 minuut vlieg-kosten te compenseren, doordat de hoeveelheid nectar van bloem tot bloem enorm verschilt. Van een aantal bloemsoorten is de nectarproductie bekend: om twee uitersten te noemen: een enkel guldenroedebloempje maakt 0,0002 milligram nectar per 24 uur, een kersenbloempje 32 milli-gram.

UURPRODUCTIE VAN NECTAR IN ENIGE BLOEMSOORTEN		
Bloemsoort	Nectarhoeveelheid (microliter/bloem/uur)	Suikerhoeveelheid (milligram/bloem/uur)
Hondsdraf	0,01	0,01
Knopig helmkruid	0,31	0,09
Witte dovenetel	0,39	0,18
Kleverige salie	0,80	0,38

In feite is het 24-uurs productiegetal niet zo interessant, want op een mooie dag worden de meeste bloemen regelmatig bezocht en zullen bezoekers een gedeeltelijk of zelfs geheel lege bloem aantref-fen. De productie in een korte periode, bijvoorbeeld een uur, geeft daarom een betere schatting van de hoeveelheid nectar die een insect aantreft. De tabel hierboven geeft de uurproductie in bloemen van 4 voor hommels belangrijke plantensoorten. Als we deze uurwaarden vergelijken met de ener-giebehoefte van een hommels, dan is uit te rekenen hoeveel bloemen van een bepaalde plantensoort een hommels moet bezoeken om die behoefte te dekken. Een foeragerende bij bezoekt iedere bloem gewoonlijk maar kort. Het is altijd: vlug, vlug, vlug. Hom-mels bewegen zich nog gehaaster dan honingbijen. Per minuut worden ettelijke bloemen aangevlo-gen en van hun nectar ontdaan. Het aantal bloembezoeken kan tot verscheidene tientallen per mi-nuut oplopen. Maar in een bloem van ridderspoor of monnikskap verdwijnt een hommels wel 20 seconden of langer, omdat daar zo’n 1,25 tot 2,5 milligram nectar te halen valt. Er is een duidelijke relatie: naarmate de opbrengst groter is, duurt het verzamelen langer. Alle genoemde cijfers zijn minder exact dan zij lijken. Het zijn gemiddelde waarden van getallen met een brede spreiding. Toch zijn zulke getallen noodzakelijk om de basis van de bloem-insect interac-tie te begrijpen. Zij helpen de economie ervan – geven en nemen, nauwkeurig op elkaar afgestemd – te doorgronden. Het reflecteert een harde werkelijkheid: zowel insecten als planten gaan voor de winst.



Het leervermogen van honingbijen gaat overigens verder dan alleen het onthouden van voertijdstoppen. Zo'n tijdsdruure kan worden gecombineerd met geurdruure. Zij kunnen leren dat, bijvoorbeeld, om tien uur in de morgen een beloning wacht op een schaalje met de geur van geraniol (een component van veel bloemgeuren) en om drie uur een schaalje met een beetje thijmolie. 's Morgens reageren zij niet op de thijmolie terwijl later op de dag de geur van geraniol hen onverschillig laat. Dat klopt met het feit dat honingbijen op verschillende momenten van de dag verschillende bloemsoorten, op verschillende plaatsen en met verschillende geuren, bevliegen. Hun inwendige klok fungeert als een bijzonder effectief instrument, dat hen helpt hun tijd zo efficiënt mogelijk te benutten. Zij besparen tijd en vliegkosten door bloemen die in bepaalde dagdelen minder nectar bieden, links te laten liggen.

Het was weer de Zweed Carl Linnaeus, die met een andere originele waarneming kwam: ook bloemen hebben een klok. Hij zag dat sommige bloemen zich altijd op hetzelfde tijdstip openen en vaak ook op een vast tijdstip sloten. Hij noemde dat, in het Latijn, zoals wetenschappers dat in die tijd deden: *Horologium Florae* (1751). Linnaeus maakte een lijst van 43 soorten, waarvan de bloemen maar een deel van de dag open zijn. Als die verschillende bloemsoorten, de een na de andere, zich openen, kunnen we, net als bij een klok, daaraan de tijd aflezen. Zo kwam hij op de term bloemenklok. In zijn lijst noteerde Linnaeus dat de gele morgenster er vroeg bij is: zijn bloemen gaan al tussen drie en vijf uur open, maar rond tien uur sluiten zij weer. Ook wilde cichorei toont overduidelijk zijn open en gesloten periodes: hun hemelsblauwe bloemen openen zich 's morgens tegen zes uur, maar wanneer je ze 's middags op dezelfde plek wilt opzoeken, zijn ze tot knoedeltjes vervormd. Paardenbloemen worden tussen acht en tien uur wakker en 'la dame-d'ouze-heures', zoals de Fransen gewone vogelmelk (*Ornithogalum umbellatum*) noemen, opent haar witte leliebloemen pas om elf uur, als de meizon hoog aan de hemel staat. Weer andere soorten, zoals nachtkoekoeksbloem en teunisbloem, beginnen pas 's avonds als de duisternis invalt hun bedwelmende geuren af te geven. En wie kent niet als hoogtepunt van de zomeravond, iets later, de zoete geur van wilde kamperfoelie? Deze avondbloeiers lokken vooral allerlei nachtvlindersoorten, vaak onopvallend van uiterlijk, soms schitterend gekleurd, zoals de rozerood getinte vlinder met de idyllische naam 'avondrood'.



Avondrood: een pijlstaartvlinder die dankzij een lange roltong nectar kan winnen uit diepe bloemen, zoals de nectarrijke kamperfoelie.

Dat een bloem maar beperkte 'geurtijden' hanteert heeft een goede reden: eigenbelang. Niet alleen kost de productie van de vaak ingewikkelde chemische verbindingen kostbare energie, maar ook moet een bloem buiten de openingstijden niet opvallen of aantrekkelijk zijn voor dieren die graag afkomen op de voedingsrijke bloemdelen.

De vraag rijst: waarom sluiten deze bloemen een deel van de dag, waardoor zij in die tijd potentiële bestuivers buitensluiten? Ook de bloemenwereld blijkt een universum waar een keiharde concurrentie heerst. Concurrentie om voedingsstoffen en licht, maar zeker ook om de beste bestuivers. Een bloemensoort kan ervoor 'kiezen' om maar een deel van de dag open te zijn, maar dan ook zoveel nectar produceren dat bestuivers er graag op afkomen. Bloemen die 's morgens bloeien, concurreren hierdoor niet met soorten die 's middags open zijn, of 's avonds. Dergelijke verschillen in bloeitijdstip maken wel dat een bloemenweide er 's morgens vaak heel anders uit ziet dan later op de dag. Los van het bloeitijdstip kunnen bloemen ook op het weer reageren: zoals iedere tuinliefhebber weet, sluiten veel bloemen bij slecht weer. Want als het te koud of te nat is, laten de meeste bestuivers het afweten.



De bloemenklok geeft in de linker helft het tijdstip aan waarop bloemen van verschillende soorten zich openen. De rechter helft, tussen 12 uur 's middags en 6 uur 's avonds, geeft de sluitingstijden weer. Tussen 6 en 7 uur openen rozestreepzaad en witte waterlelie; 7-8 uur: grote graslelie en sint-janskruid; 8-9 uur: rood guichelheil en echt duizendguldenkruid; 9-10 uur: kartuizer anjer en akkergoudsbloem; 10-11 uur: ijskruid en schijnspruur; 11-12 uur: tijgerlelie en gewone melkdistel. Tussen 12-1 uur sluiten de bloemen van akkergoudsbloem en slanke mantelanjers; 1-2 uur: muizenoor en rood guichelheil; 2-3 uur: wilde cichorei en paardenbloem; 3-4 uur: grote graslelie en rood havikskruid; 4-5 uur: nachtschone en witte klavervaring; 5-6 uur: witte waterlelie en middelste teunisbloem.

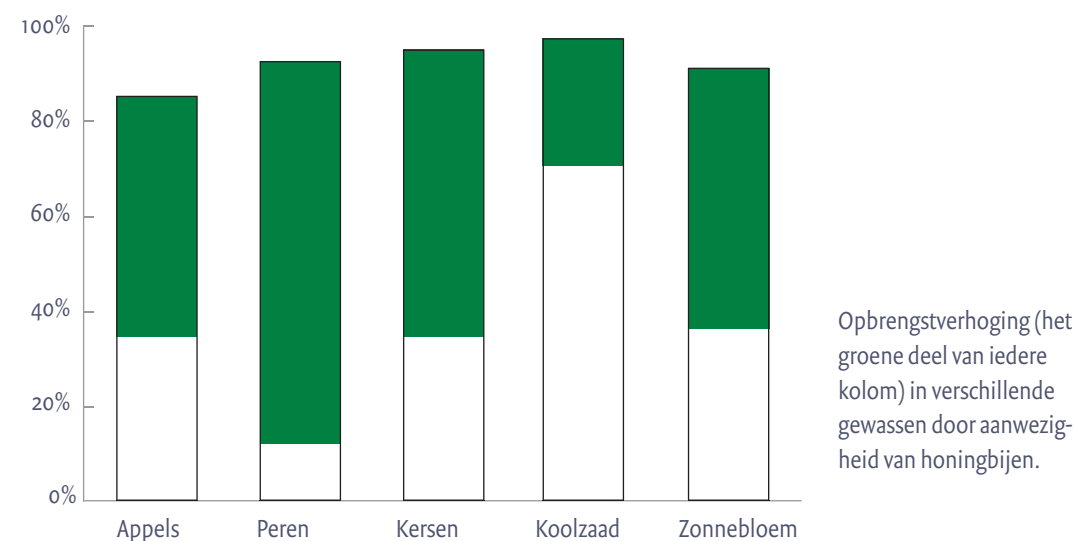


## Bloembestuiving onmisbaar voor landbouw

Zo'n 70% van de tweehonderd belangrijkste cultuurgewassen in de wereld heeft insecten nodig voor een goede vruchtzetting. Een diversiteit aan wilde bestuivers levert daaraan een onmisbare bijdrage. Naast deze gratis dienst leveren ook honingbijen en enkele commercieel gekweekte insectensoorten, zoals de aardhommel, hun bijdragen.

Zonder bloembestuiving is er geen voortplanting bij de meeste bloemplanten. Talloze insecten, op wereldschaal zo'n 150.000 soorten, helpen bij de overdracht van stuifmeel van de ene bloem naar de andere. Maar er is meer: pollentransporteurs zijn ook van levensbelang voor de mensheid. Een derde van al ons voedsel is afkomstig van door insecten bestoven planten. Daaronder vallen enkele honderden soorten groenten, hardfruit en kleinfruit, kruiden, noten, oliehoudende gewassen, enzovoort. Ruim driekwart van onze voedselgewassen is afhankelijk van insectenbestuiving. Overigens kunnen veel bulkgewassen, zoals tarwe, rijst en maïs, voor hun bestuiving op de wind vertrouwen.

Bij insectenbestuivers denken wij in de eerste plaats aan honingbijen. In verscheidene teelten leveren zij inderdaad een majeure bijdrage aan een goede bestuiving en zijn daarom van groot economisch belang.



In de Europese situatie vertegenwoordigt de opbrengstverhoging door honingbijbestuiving een waarde die (ten minste) 50 tot 100 keer hoger is dan de honingopbrengst. De waarde van een bijenkolonie is daarom veel hoger dan zijn feitelijke marktprijs.

Maar honingbijen zijn niet de enige bestuivers van onze cultuurgewassen, al is hun aandeel aanzienlijk. Tot voor kort werd zelfs 80% van alle insectenbestuivingen aan honingbijen toegeschreven. Voor de overige 20% zouden dan voornamelijk wilde bijen en zweefvliegen verantwoordelijk zijn. Recent onderzoek suggereert dat dit een grove onderschatting is van de bijdrage die deze bloembezoekers

Het inzetten van honingbijen in de fruitteelt geeft een betere opbrengst aan bijvoorbeeld appels, maar wilde insecten zijn vaak efficiënter.



aan onze voedselproductie leveren. Recent brachten 50 onderzoekers uit 20 landen veldgegevens over 41 gewassystemen bij elkaar. Daaruit bleek dat wilde insecten een veel grotere rol spelen dan eerder verondersteld werd. Het zijn regelmatig zelfs efficiëntere bestuivers dan honingbijen. Voor een goede zaad- of vruchtzetting is het daarom meestal beter om het aantal wilde bestuivers te verhogen dan om meer honingbijen in te zetten. Bloembestuiving door wilde bestuivers is een voorbeeld van een ecosysteemdienst: de natuur levert een voordeel op, gratis en voor niets. De rol van honingbijen is bij de bestuiving van het merendeel van onze cultuurgewassen aanvullend. Wel neemt hun belang toe als er niet voldoende wilde bestuivers zijn en dat is in de huidige grootschalige, intensieve landbouw bijna overal het geval.

Dat wilde bijen (hommels en solitaire bijensoorten) vaak effectievere bestuivers zijn komt door een andere lichaamsbouw en ander gedrag. Vruchtzetting in appelbloemen is meer dan 5 keer hoger na een bezoek van de gehoornde metselbij (*Osmia cornuta*) dan na een bezoek door een honingbij. Een metselbij landt midden op de bloem en maakt daarbij intensief contact met stempels en meeldraden. Bovendien zitten de stuifmeelverzamelharen allemaal aan de onderkant van haar achterlijf, waardoor ze gemakkelijk stuifmeel tegen de vijf stempels aansmeert. Honingbijen landen vaak op de kroonblaadjes en beroeren bij hun jacht naar nectar de stempels en meeldraden vrijwel niet. Ook wanneer zij wel boven op de voortplantingsorganen van de bloem landen, leidt dat hoogstens tot onvolledige bestuiving omdat bij hen het verzamelde stuifmeel grotendeels weggestopt zit in de pollenkorfjes aan de achterpoten. Bij de rosse metselbij (*Osmia bicornis*) is dat verschil nog groter. Deze algemeen voorkomende soort bereikt in een appelboomgaard een bestuivingsefficiëntie die gelijk is aan het werk van 120 honingbijen. Pluspunten voor metselbijen zijn dat ze meer bloemen per minuut bezoeken dan honingbijen, langere werkdagen maken en ook bij bewolkt weer vliegen (honingbijen zijn 'mooi-weer-bestuivers'). Ook hommels laten zich door slecht weer niet zo gauw uit het veld slaan, waardoor ook zij meer uren maken. Bovendien kunnen hommels, vergeleken met honingbijen, bepaalde bloemtypen gemakkelijker en sneller bestuiven. Bestuiving komt het best tot stand als meerdere bijensoorten de appelbloesem bezoeken. Bij teelt van blauwe bessen in de Verenigde Staten bleek bovendien dat een groter aandeel van wilde bijen niet alleen tot betere vruchtzetting, maar ook tot grotere bessen leidde. Verklaring? De bes bloeit vroeg in het jaar en dan gaan wilde bijen wel op pad maar de honingbij nog niet (Rogers 2014).



Een honingbij op een perebloesem

### Aandacht voor natuurlijke bestuivers

Nu bekend is dat naast honingbijen ook andere insectensoorten voor bestuiving van onze voedselgewassen zorgen, verdienen zij meer erkenning. Zeker nu veel soorten het moeilijk hebben of zelfs met uitsterven worden bedreigd door ons steeds intensievere landgebruik. Want agrarische terreinen, in Nederland ongeveer twee derde van het landoppervlak, zijn voor veel insecten onherbergzame oorden, in het bijzonder als de landbouw grootschalig en intensief is.

De actieradius van de meeste wilde bijen, zweefvliegen en andere insecten is niet groot, maximaal enkele honderden meters. Aanvliegen vanuit een natuurlijke habitat lukt dan ook niet in lege landschappen met grootschalige akkerbouw maar zonder houtwallen en natuurelementen als bosjes en natuurgebieden. Gelukkig is daar een vrij eenvoudige oplossing voor. Door langs akkers een strook grond in te zaaien met kruidachtige, bij voorkeur inheemse bloeiplanten ontstaan stroken met een bloemrijke vegetatie. Bestuivende insectensoorten en tal van parasitoïden (natuurlijke vijanden van schadelijke insecten) vinden nu voedsel en nestgelegenheid vlak bij het landbouwgewas. Daarom stimuleert de Europese Unie, via subsidies, voor bepaalde teelten de aanleg van deze kleurrijke akkerranden.



Langs veel akkers verschijnen (als onderdeel van de teelt) bloemrijke randen, een tafeltje-dekje voor diverse bestuivers die naast dit bestuivingswerk in de marge ook het grote werk in de akker zelf kunnen verrichten. Zadenmengsels van wilde bloemen worden door zaadleveranciers geleverd. De oorspronkelijke, natuurlijke flora van een streek verandert zo, maar veel bestuivers worden er door aangetrokken.

Maar alleen met akkerranden zijn wij er niet. Ook een groter aanbod van natuurlijke habitats is noodzakelijk om een verdere verschraving van de biodiversiteit en het verdwijnen van natuurlijke bestuivers te voorkomen. Om dat te bereiken, bereidt de Europese Unie een maatregel voor waarbij elke akkerbouwer 4 à 5% van zijn areaal moet gebruiken voor 'natuurbraak'. Daarbij gaat het naast akkerranden om bestaande en nieuwe landschapselementen zoals houtwallen en bufferstroken. De groene dooradering van ons landelijk gebied die daardoor ontstaat, heeft als bijkomend voordeel dat het de verbinding tussen natuurgebieden versterkt.





De paardenkastanje biedt veel nectar, maar er zijn cultivars met meer gevulde bloemen die deze eigenschap hebben verloren.

### Honingbijen en drachtplanten

Anders dan vlinders en wespen voeden bijen zich uitsluitend met nectar en stuifmeel. Imkers noemen nectar en stuifmeel samen 'dracht'. Ze hebben het over drachtverbetering en drachtplanten. Met dat laatste bedoelen ze voor honingbijen aantrekkelijke planten die veel nectar en/of stuifmeel in huis hebben. Die aantrekkelijkheid kan hem zitten in de massaliteit van de bloei, de goede bereikbaarheid van de zoete nectar of de hoeveelheid stuifmeel. Geur en kleur van de bloem helpen, samen met het weer, bij het lokken van de eerste bezoekers van de dag. Deze maken vervolgens thuis via de bijdans reclame voor hun vondst. Zonder goede reclame in het volk zelf zou het bij toevallige bezoekers blijven. De reclameboodschap kan in de tijd verschuiven: een drachtplant die 's ochtends aangeprezen wordt, kan overtroefd worden door een rijkere in de middag. Bloemen produceren elk op hun specifieke tijd van de dag nectar. Ook grondsoort, daglengte en grondwaterstand beïnvloeden de dracht.

Wat verder telt is de afstand tussen de bijenkast en de drachtplanten. Grofweg is de actieradius van een foeragerende honingbij 3 kilometer, anders kost het transport meer energie dan de lading oplevert. Van drachtplanten bestaan lijsten met nectar- en stuifmeelwaarde.



Via cursussen van de Nederlandse Bijenhouders Vereniging leert jong en oud omgaan met levende dieren.

Variëteiten, ondersoorten, cultivars en hybride cultuurgewassen kunnen overigens qua dracht erg verschillend uitpakken. Voor de dracht heeft het weer het laatste woord. Zelfs de beste drachtplant wordt niet bevlogen als het voor de bijen 'geen weer' is, te koud, te nat of te winderig. Voor acacia- of lindehoning is klam weer uitstekend, terwijl er na een lange droge zomer weinig heidehoning geoogst zal worden. Veel informatie over bijendrachtplanten en bijenbomen staat op [bijenhelpdesk.nl](http://bijenhelpdesk.nl) en [drachtplanten.nl](http://drachtplanten.nl) en in het boek *Bijenplanten* (A. Neve & R. van der Ham, 2014).

De Nederlandse BijenhoudersVereniging (NBV) is een landelijke vereniging van bijenhouders. De vereniging behartigt de belangen van imkers, verleent service aan imkers en helpt lokale afdelingen. Daarnaast zet de NBV zich in voor het verbeteren van de dracht (bijenvoedsel) en voor promotie van de bijenhouderij. Er is een breed aanbod aan cursussen. Verder vertegenwoordigt ze bijenhouders bij de overheid en onderhoudt ze contacten met organisaties van bijenhouders in buurlanden.

De NBV vertegenwoordigt met ruim zesduizend leden het merendeel van de bijenhouders in ons land. Sommige imkers beperken zich tot het houden van enkele bijenvolken, anderen hebben vijftientig of meer volken en verlenen vaak betaalde bestuivingsdiensten aan land- en tuinbouw. Voor een enkeling is bijenhouden een beroep.



Rijtje bijenkasten in de bloeiende struikhei.



Koolzaad wordt tijdens haar korte bloei effectief door honingbijen bestoven en is een goede drachtplant



## Niet zonder elkaar: samenhang in de levende natuur

Diversiteit, een rijkdom aan landschappen en soorten, maakt de vele kringlopen mogelijk die onze planeet zo overdadig groen maken. De ontelbare interacties tussen planten en insecten zijn daarin niet de geringste schakels, en veel ervan zijn verstoord. Veranderingen in de leefomgeving door bijvoorbeeld verdroging of overbemesting, bestrijdingsmiddelen, luchtvervuiling met stikstof of klimaatverandering hebben gevolgen voor afzonderlijke planten- of diersoorten, en via hun interacties ook voor hele ecosystemen. Naast de door de mens gedomesticeerde honingbij blijken wilde bestuivers (zoals hommels en vele soorten wilde bijen) minstens even belangrijk voor de wilde natuur en de landbouw. Dit hoofdstuk gaat over verstoorde en deels weer herstelde natuurlijke verhoudingen.

Iedere milieuverandering kan relaties tussen bloemen en insecten ontwrichten. Wanneer één partner wordt verstoord, raakt dat ook de andere. Een voorbeeld is de opdeling van grotere gebieden in kleinere eenheden: habitat fragmentatie ofwel versnippering. In dichtbevolkte gebieden is dat aan de orde van de dag. Wegen en bebouwing doorsnijden het landschap. Dat kan tot gevolg hebben dat het leefgebied van bestuivende insecten kleiner wordt, waardoor de levensvatbaarheid van plantenpopulaties in gevaar komt. Zo bleek uit een veldexperiment in Zweden dat de overlevingskansen van een populatie veldgentianen in grotere stukken natuurlijk grasland aanzienlijk hoger zijn dan in kleine gebiedjes. In de kleinere percelen worden de bloemen ongeveer vijf maal minder vaak door hommels bezocht dan in de grotere terreinen. Daardoor daalt de frequentie van succesvolle kruisbestuiving navenant. Gevolg: verminderde zaadvorming en een verlaging van de zaadkwaliteit. In de kleine populaties neemt bovendien de inteelt toe (zie ook het kader over gentianen op pagina 48 en 49).

Dit geldt niet alleen voor gentianen. Ander Zweeds onderzoek toonde hetzelfde effect aan bij steenanjer, een soort van open droge en kalkrijke standplaatsen waarvan de bloemen voornamelijk door vlinders worden bestoven. Ook hier leidde opdeling van het leefgebied tot minder insectenbezoek met als gevolg minder zaadvorming. Bij een heel andere plantensoort, de wilde kievitsbloem (zie pagina 41), bleek ook de populatiegrootte bepalend voor de kwaliteit en hoeveelheid van het zaad. Hoe groter



De ruim 1 centimeter diepe kelkbuis van de steenanjer is voor vlinders als dit zwartspruitdikkopje en het groot dikkopje geen probleem.

Groot dikkopje drinkt uit de bloem van een muggenorchis

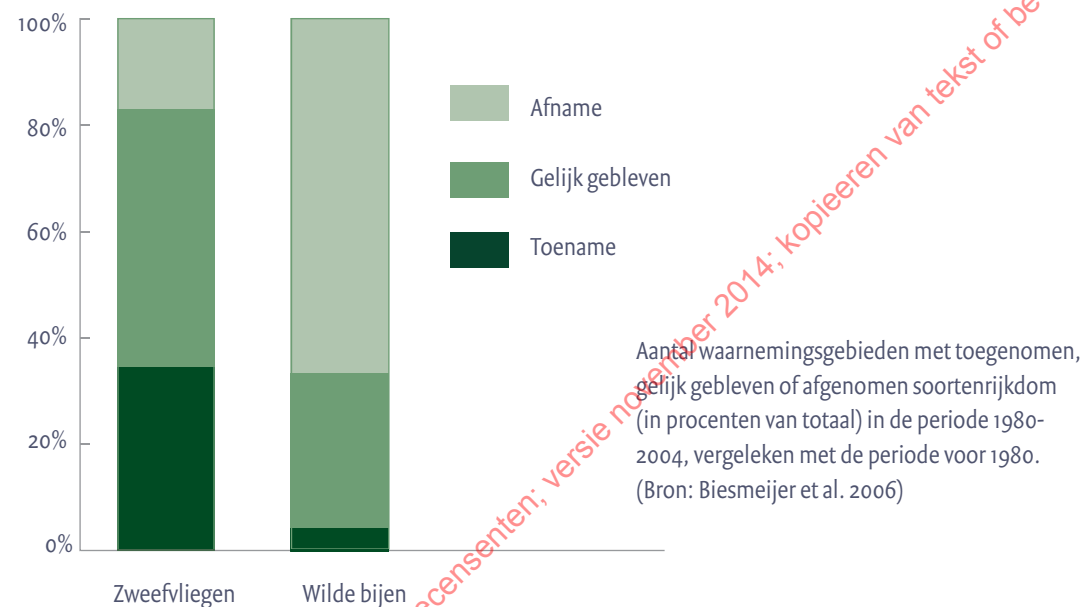


de populatie, hoe hoger het percentage planten dat door insectenbestuiving (hommels en andere bijensoorten) tot zaadzetting komt. Hoe kleiner de populatie, hoe groter het aantal planten dat door zelfbestuiving tot (verminderde) zaadzetting komt.

Ook andere habitatveranderingen, zoals het slechten van houtwallen of het opruimen van ongebruikte stukjes land, akkerranden en bosranden, leiden tot verminderde diversiteit aan voedselplanten voor insectenbestuivers. Daarnaast speelt de afname van natuurlijke nestgelegenheden de insecten parten. Dit soort opruimacties zijn een belangrijke oorzaak van de achteruitgang van inheemse bijen in aantal en soortenrijkdom, wat zijn weerslag heeft op de plaatselijke flora. Voor het behoud van diversiteit van planten en insecten zijn, naast bescherming en herstel van grotere natuurgebieden, ook de zogenaamde half-natuurlijke landschapselementen cruciaal, bijvoorbeeld houtwallen, bermen, dijktafsluitingen en slootkanten. Bij een zorgvuldig beheer fungeren zij als toevluchtsoorten voor plant- en diersoorten die het in grootschalige landbouwgebieden niet kunnen bolwerken.

### Biodiversiteit en bijen

De biodiversiteit krimpt wereldwijd als gevolg van het uitsterven of lokaal verdwijnen van soorten. Dat soorten uitsterven is niet nieuw, het gebeurde altijd al. Maar het gaat nu, als gevolg van menselijk handelen, 100 tot 1000 maal sneller dan ooit eerder in de geschiedenis van het leven op aarde. Geldt deze wereldwijde trend van achteruitgang van de biodiversiteit ook voor de Nederlandse flora en fauna? In 2006 bleek dat het aantal inheemse bijensoorten in de periode 1980-2004 in tweederde van de 99 waarnemingsgebieden lager was dan vóór 1980. Vooral de zeldzamere soorten, die nectar en stuifmeel verzamelen van één of enkele zeer specifieke plantensoorten, worden minder vaak gezien. Zo is de knautiabij in navolging van de achteruitgang van zijn voedselplant (beemdkroon) een bedreigde soort geworden. Minder kieskeurige soorten, die op verschillende plantensoorten foerageren, zoals het roodgatje (*Andrena haemorrhoa*), bleven constant of werden zelfs algemener.



Tegelijkertijd zijn vooral plantensoorten die door gespecialiseerde bijensoorten worden bestoven achteruitgegaan, zoals een aantal vlinder- en lipbloemigen. De achteruitgang is minder duidelijk bij samengesteldbloemigen, die een breed scala van bestuivers aantrekken, waaronder zowel generalistische bijensoorten en zweefvliegen als enkele specialistische bestuivers.

Deze achteruitgang van zeldzame plantensoorten leidt dus tot achteruitgang van de specifieke bestuivers waarvan ze afhankelijk zijn: de soortenrijkdom van de Nederlandse bijen staat onder druk. Meer dan de helft van onze inheemse bijen staat nu op de Rode Lijst van bedreigde diersoorten. En sommige zeldzame hommelsorten verdwenen al in de periode 1950-1980.

De situatie is echter niet hopeloos, want sinds 1990 is de diversiteit niet verder achteruit gegaan. Uit een recente studie (Carvalheiro et al., 2013) naar de soortenrijkdom van bloembezoekende insecten en van de Nederlandse flora, blijkt dat het aantal solitaire bijensoorten in de periode 1990-2009 voor het eerst sinds jaren zelfs enigszins is toegenomen. Ook de soortenomvang van onze flora vertoont een trendbreuk: na een lange periode van soortenverlies treedt er een licht herstel op. Zo is de Rode Lijst van bedreigde vaatplanten uit 2012 tien soorten korter dan de vorige lijst uit 2000 (2% van het totaal). Waardoor dit komt is niet geheel duidelijk. Misschien begint natuurbescherming gekoppeld aan milieusparende landbouw zijn vruchten af te werpen. Het kan ook zijn dat de meest gevoelige soorten al eerder verdwenen en dat de overgebleven soorten in onze 'nieuwe' landschappen kunnen overleven. Tenslotte komen er ook nieuwe soorten onze kant op als gevolg van het warmere klimaat.

### De knautiabij, een fijnproever

Wilde bijensoorten die gespecialiseerd zijn op één of enkele bloemsoorten, hebben het moeilijker dan minder kieskeurige soorten. Knautiabijen (*Andrena hattorfiana*) zijn zeer eenkennig in hun voedselkeuze. Zij voeden hun jongen exclusief met stuifmeel van één plantensoort: beemdkroon (*Knautia arvensis*). Beide soorten, insect en plant, gaan achteruit. Beemdkroon is nog redelijk algemeen in Zuid-Limburg, langs de grote rivieren en lokaal in de kuststreek, maar is zeker veel minder talrijk dan enkele decennia geleden. Knautiabijen worden nog heel zelden buiten Zuid-Limburg gezien. Te vroeg maaien van hooilanden en wegbermen maakt dat beemdkroon, een vaste plant, vaak moeilijk in bloei komt. Waarschijnlijk is dat de belangrijkste oorzaak van de achteruitgang van de knautiabij.



Bovendien moeten de bijen voldoende waardplanten binnen hun bereik hebben om aan voldoende voedsel te komen. In te kleine populaties van beemdkroon, plekken met minder dan 25 planten, is de bij maar heel zelden te zien. Omdat uit Zweeds onderzoek is gebleken dat de knautiabij een effectievere bestuiver van beemdkroon is dan andere insectensoorten, is de achteruitgang van de bij wellicht mede de oorzaak van de achteruitgang van beemdkroon.



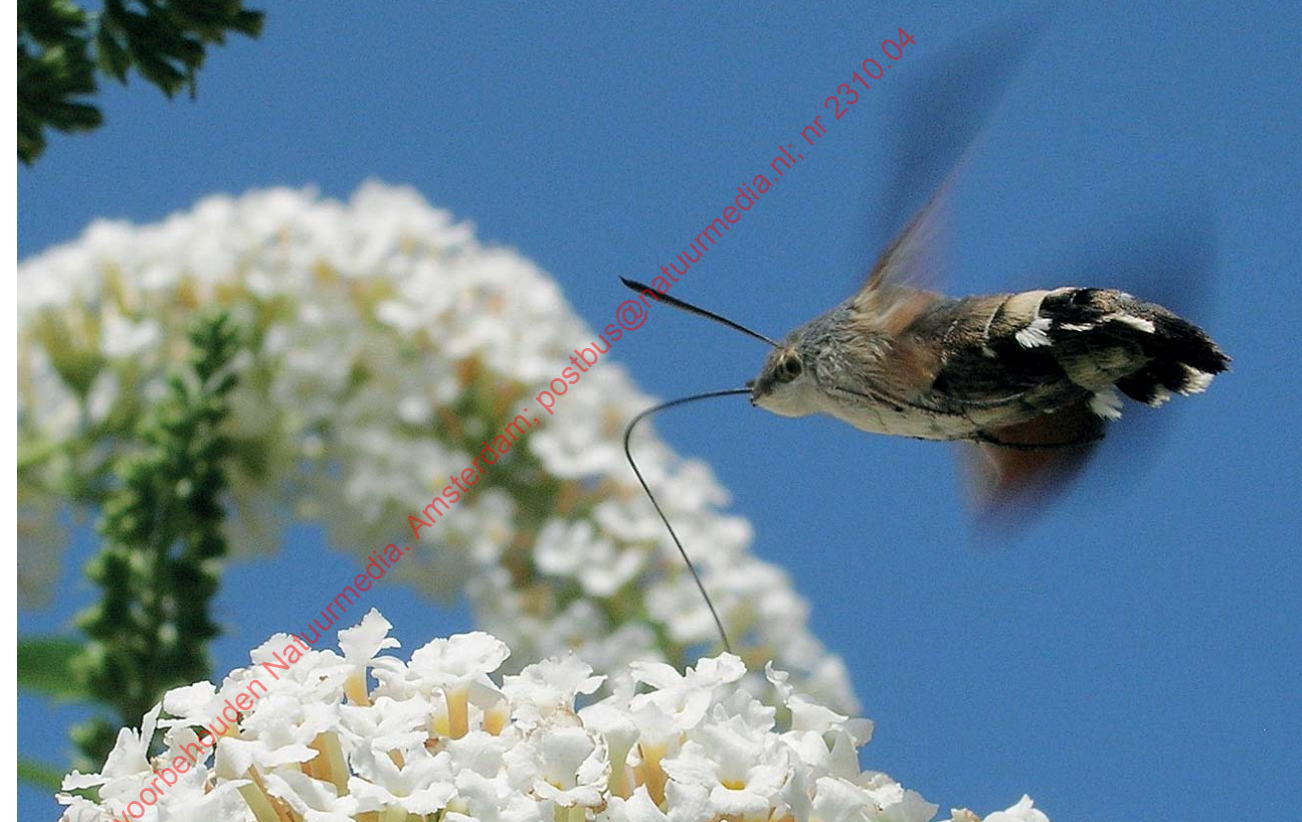
### Geen bloemen geen vlinders

Het nectaraanbod bepaalt hoe succesvol vlinders zijn. Is er veel nectar dan kunnen ze in korte tijd veel brandstof verzamelen, wat grote activiteit mogelijk maakt. Mannetjes kunnen veel vliegen om een vrouwtje te vinden. Vrouwtjes gebruiken juist weer veel energie bij het zoeken naar plekjes om eitjes af te zetten, want die ei-afzetplekken zijn vaak heel specifiek en de vrouwtjes veeleisend. Het gentiaanblauwtje bijvoorbeeld gebruikt hiervoor in Nederland uitsluitend klokjesgentiaan. Niet alleen moet het vaak een speciale plantensoort zijn, ook worden eisen gesteld aan standplaats en groeiwijze. Veel bloeiende planten van een bepaalde soort betekent meer kansen voor succesvolle voortplanting en meer vlinders in de volgende generatie.

De eerste vlinders, zoals de kleine vos, komen al te voorschijn als de temperatuur op een zonnige dag in februari boven de 10 graden komt. In de natuur komt het klein hoefblad als een van de eerste soorten in bloei en daarop zie je dan ook vroege vlinders. In stedelijk gebied en tuinen zijn er in het vroege voorjaar meer bloeiende planten, zoals sneeuwbal en krokus. Vanaf maart neemt de bloei in tuinen en in het buitengebied toe, dan komen ook de popoverwinteraars zoals bont zandoogje, boomblauwtje en koolwitje tevoorschijn. In het vroege voorjaar is nectar meestal geen probleem, maar in juni wordt op veel plaatsen gemaaid. Vaak betekent dit dat er dan plaatselijk geen bloeiende planten meer aanwezig zijn. Vlinders bezoeken alle soorten bloemen met nectar, maar ze hebben wel duidelijke voorkeuren. Dat heeft te maken met de hoeveelheid en de kwaliteit van de nectar. Planten met veel hoogwaardige nectar zoals knooppkruid, koninginnekruid en distel zijn favoriet. De laatste vlinders zijn nog actief in november, op de laatste bloemen.



Het landkaartje houdt ook van fluitenkruid en berenklauw. Landkaartjes komen tegenwoordig in het hele land voor, overal waar bomen en struiken zijn. Het landkaartje drinkt nectar uit verschillende plantensoorten zoals boterbloem, braam en akkerdistel, maar als een van de weinige dagvlinders bezoekt hij ook witte schermbloemigen. Schermbloemigen zijn zeer in trek bij zweefvliegen en andere insecten, bij vlinders veel minder. De voorjaarsgeneratie van het landkaartje, die in april en mei vliegt, zie je vaak drinken op fluitenkruid. De zwart-witte zomergeneratie foerageert in juli op berenklauw.



Kolibrievlinder op vlinderstruik

### Over trekvlinders, kroeglopers en honkvaste soorten

Vlinders zijn te verdelen in drie groepen, van erg mobiel tot zeer honkvast. Trekvlinders als de atalanta en de kolibrievlinder vliegen honderden kilometers. Omdat ze zo mobiel zijn vinden ze altijd wel plekken waar ze kunnen bijtanken. Daarnaast zijn er vlinders die 'kroeglopers' kunnen worden genoemd. Dat zijn soorten die kilometers kunnen zwerven naar bloeiende planten. Ze drinken er wat en vertrekken weer. Typische tuinvlinders als dagpauwoog, kleine vos en koolwitje horen tot deze groep. Minder mobiel zijn veel graslandvlinders, zoals bruin zandoogje en icarusblauwtje. Ze kunnen honderden meters afleggen, maar dat doen ze alleen via bloemrijk grasland. Een berm kan uitstekend als verbindingssbaan fungeren.

Sommige soorten zijn echt honkvast, bijvoorbeeld de kommavlinder. Dit zijn over het algemeen kritische soorten, die hoge eisen stellen aan hun leefgebied. Deze vlinders zijn erg gevoelig voor een tekort aan bloemen. De zeldzame zilveren maan is voor zijn voortplanting afhankelijk van het moerasviooltje, de waardplant waar de rupsen op leven. Het volledig maaien van vochtige veenweidegraslanden in de vliegtijd kan leiden tot het verdwijnen van deze vlinder, doordat de moerasviooltjes het moeilijk krijgen. Laat maaien leidt niet tot problemen. Maar als nectarplanten ontbreken, zullen de vlinders vertrekken naar naburige percelen waar wel nectar is, maar waar ze zich niet kunnen voortplanten.

Zijn er tegenwoordig minder bloeiende planten en heeft dat invloed op de vlinderstand? Om dit te onderzoeken hebben vrijwilligers van de Vlinderstichting gekeken naar bloeiende planten op de honderden routes waar jaarlijks vlinders worden geteld. Er is een vergelijking gemaakt tussen 1994/1995 en 2007/2008. Belangrijke vlinderplanten bleken distels, knooppkruid, vlinderbloemigen, koninginnekruid en nog tien andere soorten. Het bleek dat in de laatste telperiode het nectaraanbod op die routes in 13 jaar met meer dan 30% was verminderd. Het aantal getelde vlinders was in dezelfde periode met 28% achteruit gegaan. Verder was er een duidelijk positief verband tussen de aanwezigheid van distels en knooppkruid en het aantal vlindersoorten. In tuinen is de vlinderstruik het meest in trek.



In een natuurlijke vegetatie groeien vaak veel verschillende plantensoorten door elkaar. Is iedere plant daardoor alleen maar omgeven door concurrenten? Dat is niet zonder meer het geval. Een plekje in zo'n verzameling soorten biedt ook voordelen. Zo wordt de kans op bestuiving soms groter. Dat heeft de Engelse onderzoeker Jaboury Ghazoul in 2006 ontdekt bij knopherik, een algemeen

Een hoge natuurlijke biodiversiteit bevordert bestuivingskansen en speelt in de wilde natuur, maar dus ook in landbouwgebieden, een niet te onderschatten rol.



*Knopferik bezit bloemen van 2 à 3 centimeter groot. Opvallend zijn hun vruchten, de als een parelsnoer geledede hauwen. De soort is vaak te vinden op akkers, en op verruigde en braakliggende terreinen.*

Biodiversiteit is meer dan alleen de diversiteit aan soorten. Het gaat om de diversiteit aan soorten die onderling in een samenhangend geheel – een ecosysteem – met elkaar en hun omgeving verbonden zijn. Ieder onderdeel, iedere soort, speelt in dat systeem een rol. Verlies aan biodiversiteit is dus meer dan alleen het verlies van soorten. Het systeem rafelt uiteen, er vallen gaten, en het wordt daarmee instabieler. De mensheid teert op de aanwezigheid van stabiele ecosystemen. Alleen daarom al is het zaak biodiversiteit te beschermen en het natuurlijk kapitaal in stand te houden. Als de knautiabij wegvalt gaat het leven ogenschijnlijk gewoon door. Maar het is wel een teken dat het netwerk van planten en dieren, waarvan deze soort deel uitmaakt, zichtbaar en vaker nog onzichtbaar voorgoed beschadigd is.



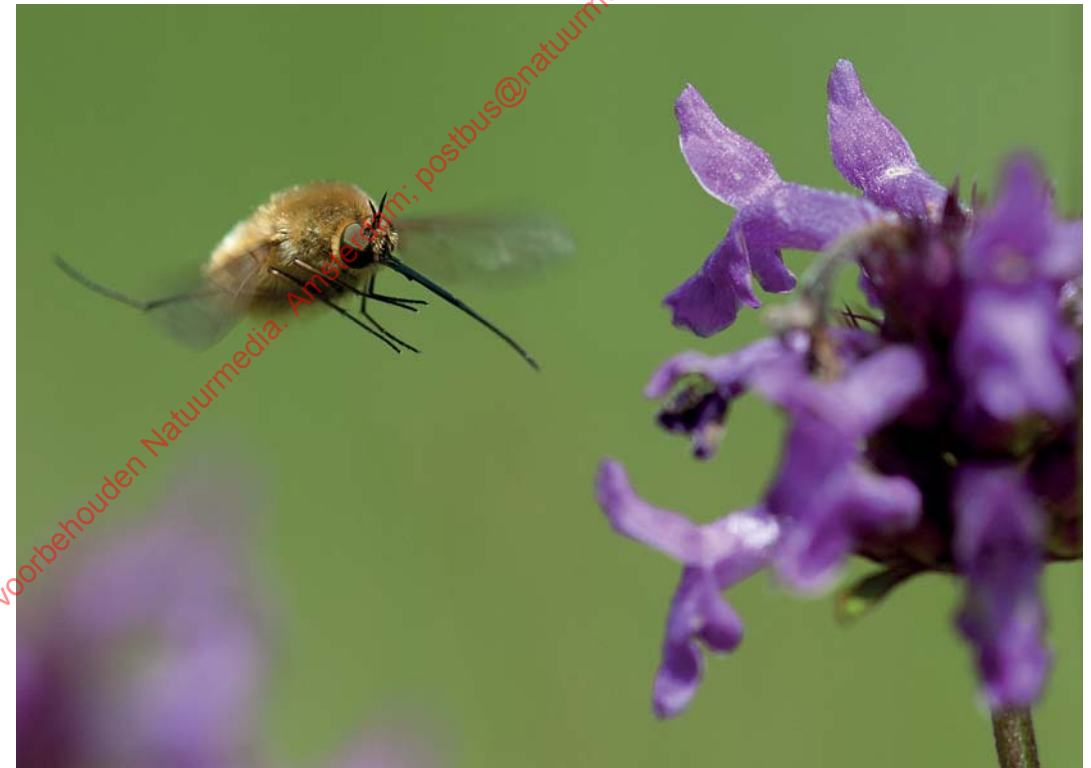
### Tenslotte

Bloemen zijn de vreugdekreten van de natuur en hebben voor ons een sterk symbolische waarde. Wij bieden onze geliefde een bos rode rozen. Wij gaan het huwelijk in met een bruidsboeket. Wij tonen onze dankbaarheid of betuigen ons respect met bloemen. Wij geven onze gestorvenen bloemen mee naar hun eindbestemming. Waarom verbinden wij juist bloemen aan onze emoties? Is het omdat bloemen voor vernieuwing van het plantenleven zorgen en daarbij de wieg voor een nieuwe generatie vormen? Of omdat bloemen, hoewel zij de kortst levende delen van een plant zijn, een cruciale fase in het voortbestaan van de soort vertegenwoordigen?

Nauwkeurige observaties in veld en laboratorium tonen aan dat achter de dichtelijke sfeer die bloemen in onze beleving omgeeft, een bikkelharde concurrentiestrijd schuilt. Talrijke plantensoorten beconcurreren elkaar om de beste plekjes. Daarbij is hulp van buitenaf onmisbaar. Met bloemen zoekt de plant contact met de buitenwereld, vooral met insecten. Zij worden uitgenodigd om, tegen ruime beloning, te helpen stuifmeel naar een soorteigen bloem over te brengen. Dit bestuivingsproces is de zichtbare inleiding van bevruchting en kiemvorming. Wij zijn getuige van dat samenspel van bloem en insect, een interactie voorafgaand aan de versmelting van het mannelijk genenpakket met het vrouwelijke: voortplanting, de spil van het leven.



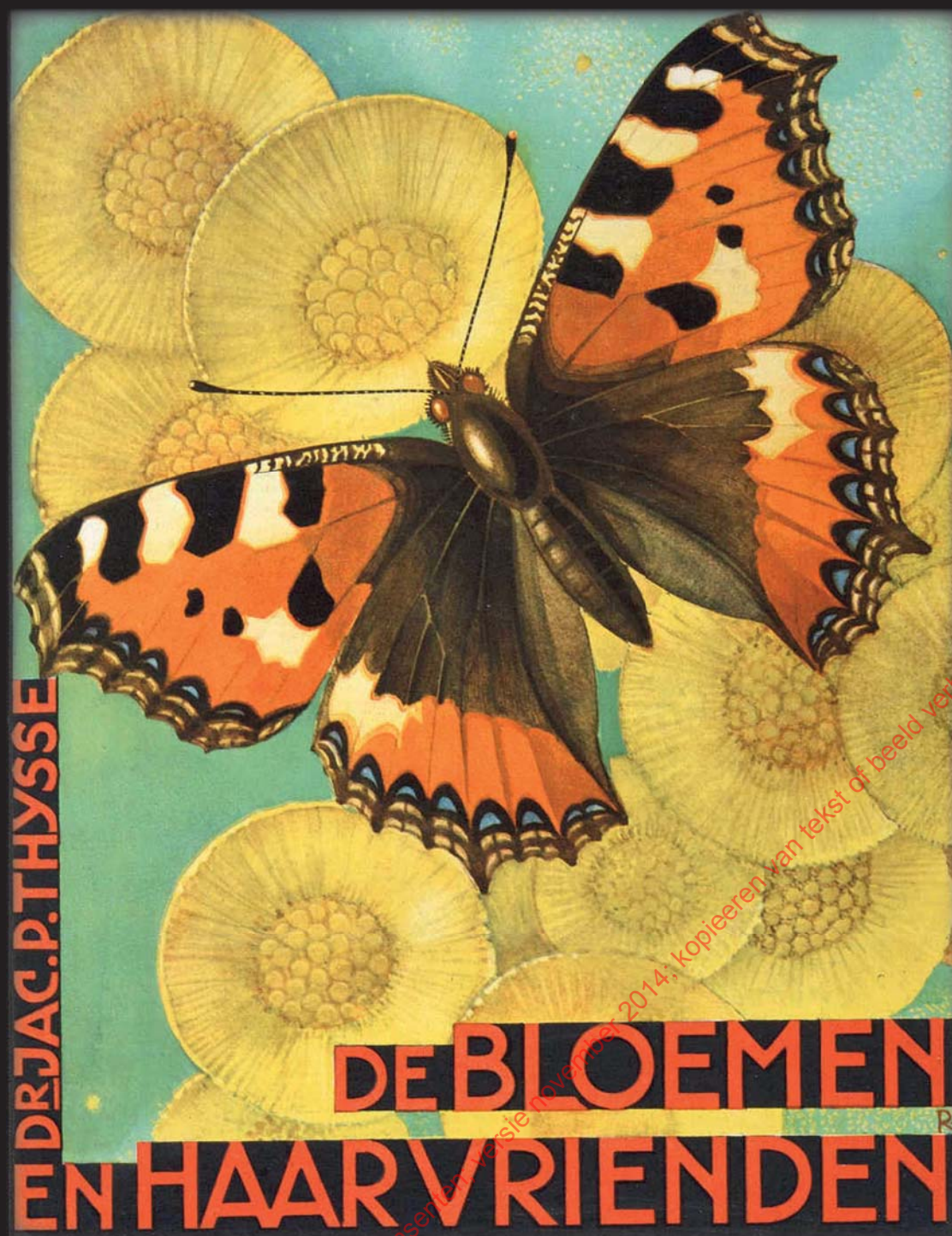
Verscholen in de bloem zit een zilvertje (Clossiana euphrosyne), een in Nederland en Vlaanderen sinds halverwege de twintigste eeuw uitgestorven vlindersoort. In de rest van Europa komt de vlinder nog regelmatig voor, zoals op deze foto, voedselzoekend op een wilde lelie (*Lilium bulbiferum*).



Een vlieg van het geslacht *Bombylius* (wolzwever) nadert een betonie (*Stachys officinalis*). De vliegen komen voor de nectar, die ze met hun lange snuit opzuigen. Net als een kolibrie (en pijlstaartvlinders) zweven ze vóór de bloem en houden zich dan in balans met de voorpoten. Met hun lange tong zijn ze in het voordeel ten opzichte van een kort-tongige bij. Wereldwijd zijn er binnen de warmteminnende familie van de wolzwevers meer dan 5000 soorten onderscheiden.

Voor de plantenwereld is bestuiving door insecten van levensbelang. Bloemen zijn daarom in detail aangepast aan de zintuiglijke vermogens van insecten. De diversiteit aan bloemvormen – het brede spectrum van stralende kleuren, het rijke bouquet aan bloemgeuren – zijn ontstaan om insecten te helpen bij hun zoektocht naar nectar en stuifmeel, en het deze helpers gemakkelijk te maken dezelfde bloemsoort weer te vinden en bloemtrouw te tonen. Insecten, op hun beurt, zijn in hun gedrag en fysiologie prachtig aangepast aan hetgeen die bloemen bieden. De structuur van hun monddelen en pollentransportsystemen zijn nauwkeurig afgestemd op hun functie; de gevoeligheid van hun zintuigen past precies bij de signalen die bloemen afgeven; hun gedrag, met inbegrip van het gecompliceerde leergedrag, is voortreffelijk aangepast aan hun partnerschap met bloemen. De plantenwereld heeft zich in hoge mate afhankelijk gemaakt van insecten, vertegenwoordigers van de dierenwereld. Daartegenover staat dat de dierenwereld, en ook de mens, voor zijn voeding volledig afhankelijk is van de plantenwereld. Achter die wederzijdse afhankelijkheid schuilt een panorama van interacties tussen plant en dier, dat, nu wij het gedeeltelijk doorzien, onze beleving van de natuur alleen maar verdiept.





## Verder lezen

- Barth, F.G. (1982) *Biologie einer Begegnung: Die Partnerschaft der Insekten und Blumen*, Deutsche Verlags-Anstalt GmbH, Stuttgart, 304p. Engelse editie: (1985) *Insects and flowers. The biology of a partnership*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 297p. *Prachtig geïllustreerd boek voor in biologie geïnteresseerde leek toegankelijk en helder geschreven.*
- Blacqui re, T., van Straalen, N., Buit r, R. (red.) (2010) *Bijen*. Bio-Wetenschappen en Maatschappij, Cahier 4, 8p. *Heldere samenvatting van de biologie en betekenis van bijen, met de nadruk op honingbijen.*
- Halder, I. van, Hallers, L. ten, Pavlicek, T. (2001) *Vlinders in de tuin*. Tuinidee n en praktische tips. KNNV, Utrecht en Vlinderstichting, Wageningen, 128p. *Een praktisch overzicht hoe een tuin aantrekkelijk te maken voor vlinders, solitaire bijen, zweefvliegen, libellen, enz.*
- He  , D. (1990) *Die Bl te. Struktur, Funktion,  kologie, Evolution*. Mit Anleitungen zu einfachen Versuchen. Zweite, verbesserte und erg nzte Auflage. Eugen Ulmer, Stuttgart, 458p. *Fraai ge llustreerde, vrij diepgaande maar goed toegankelijke studie van bloemen met ruime aandacht voor bestuivingsmechanismen.*
- Meeuse, B.J.D., Morris, S. (1984) *De voortplanting van bloemen*, Spectrum, Utrecht, 152p. Engelse editie: (1984) *The sex life of flowers*. Facts on File, New York, 152p. *Breed opgezette en goed toegankelijke beschrijving van bloembestuiving. Mooie kleurillustraties. Beschrijft bloembio logie, bestuivingsmethoden en plant-dier co-evolutie.*
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. (1996) *The natural history of pollination*. HarperCollins, London, 479p. *Breed opgezet, goed gedocumenteerd, vrij diepgaand overzicht van bestuivingsbiologie.*
- Thij se, Jac. P. (1934) *De Bloemen en haar Vrienden*. Uitgave Verkade's Fabrieken N.B., Zaandam, 93p. *Zie korte lofzang in de inleiding van dit boek.*
- Willmer, P. (2011) *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 792p. *Gedegen en omvangrijk, beknopt maar helder gepresenteerd en ge llustreerd overzicht van bloembestuiving in bijna encyclopedische breedte.*



## Overzicht van voornaamste bronnen, per hoofdstuk



### Een opmerkelijke verbintenis

Ollerton, J., et al. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.



### Waarom bloeien bloemen?

Hagberg, K. (1964) *Carl Linnaeus. De bloemenkoning*. Strenght, Amsterdam, 302p.  
 Sprengel, C.K. (1793) *Das entdeckte Geheimniß der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. F. Vieweg, Berlin, 444p. (Reprint 1972, J. Cramer, Lehre).



### Hoe bloemen bloeien?

Barrett, S.C.H. (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nat. Rev. Genet.* 3: 274-284.  
 Edlund, A.F., et al. (2004) Pollen and stigma structure and function: the role of diversity in pollination. *Plant Cell* 16: S84-S97.  
 Iwano, M., Takayama, S. (2011) Self/non-self discrimination in angiosperm self-incompatibility. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15: 78-83.  
 Jacquemyn, H., et al. (2003) Bestuiving bij orchideeën. Over bloemen en bijen, verleiding en bedrog. *Natuur.focus* 2: 109-114.  
 Shivanna, K.R. (2003) *Pollen biology and biotechnology*. Science Publishers, Enfield, NH, 301p.



### Zelfbevruchting of kruisbevruchting

Lennartsson, T., et al. (2000) Ecological significance and heritability of floral reproductive traits in *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *Basic Appl. Ecol.* 1: 69-81.  
 Lloyd, D.G., Schoen, D.J. (1992) Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.* 153: 358-369.  
 Petanidou, T., et al. (1995) Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in The Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 44: 55-74.  
 Petanidou, T., et al. (2001) Differential pollination success in the course of individual flower development and flowering time in *Gentiana pneumonanthe* L. (Gentianaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 135: 25-33.  
 Wheelwright, N.T., et al. (2006) Pollinator limitation, autogamy and minimal inbreeding depression in insect-pollinated plants on a boreal island. *Am. Midl. Nat.* 155: 19-38.



### Gekust door de wind

Cruden, R.W. (2000) Pollen grains: why so many? *Plant Syst. Evol.* 222: 143-165.  
 Culley, T.M., et al. (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17: 361-369.  
 Friedman, J., Barrett, S.C.H. (2009) Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Ann. Bot.* 103: 1515-1527.



### Bloembezoekers

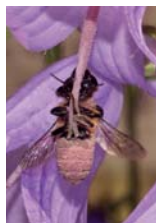
Bos, F. (2002) *Hommels in beeld - hommels herkennen*. KNNV, Zeist, 33p.  
 Brantjes, N.B.M. (1976) *Bloemengeur bij maneschijn*. Oecologisch onderzoek met nachtvlinderbloemen. Dissertatie Katholieke Universiteit Nijmegen.  
 Heer, K. de (2014) *Bijen in beeld - wilde bijen herkennen*. KNNV, Zeist, 32p.  
 Huigens, M.E., Mol, M. (2013) *Nachtvinders als bestuiver*. *Vlinders* 4, 14-17.  
 Labouche, A., Bernasconi, G. (2010). Male moths provide pollination benefits in the *Silene latifolia*-*Hadena bicurris* nursery pollination system. *Funct. Ecol.* 24, 534-544.  
 Mol, M. (2013). Are moths important pollinators? MSc-thesis, Utrecht University and Dutch Butterfly Conservation.  
 Reemer, M., et al. (2009) *De Nederlandse zweefvliegen*. *Diptera: Syrphidae - herkenning, verspreiding en leefwijze*. KNNV, Zeist, 444p.  
 Waser, N., Ollerton, J. (2006) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago University Press, Chicago, 445p.



### Bloemplanten veroveren de aarde

Crepet, W.L., Niklas, K.J. (2009) Darwin's second "abominable mystery": Why are there so many angiosperm species? *Am. J. Bot.* 96: 366-381.  
 Fenster, C.B., Martén-Rodriguez, S. (2007) Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *Int. J. Plant Sci.* 168: 215-228.  
 Sargent, R.D. (2011) Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 603-608.  
 Velthuis, H.H.W. (2012) Diversiteit en concurrentie bij bijen. *Ent. Ber.* 72 (1-2): 99-106.





### Bloemtrouw

Gegeer, R.J., Thomson, J.D. (2004) Does the flower constancy of bumble bees reflect foraging economics? *Ethology* 110, 793-805.

Goulson, D., Wright, N.P. (1998) Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae) *Behav. Ecol.* 9: 215-219.

Grüter, C., Ratnieks, F.L.W. (2011) Flower constancy in insect pollinators. Adaptive foraging behavior or cognitive limitation? *Commun. Integr. Biol.* 4: 633-636.

Slaa, E.J., et al. (2003) The effect of intrinsic and extrinsic factors on flower constancy in stingless bees. *Apidologie* 34: 457-468.



### Insecten: zien ruiken en voelen

Carlson, J.E., Hanson, B.S. (2006) Detection and coding of floral volatiles in nectar-foraging insects. In: Dudareva, N., Pichersky, E. (eds) *Biology of floral scent*, CRC Press, Boca Raton, FL, 243-261.

Clarke, D., et al. (2013) Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. *Science* 340: 66-69.

Frisch, K. von (1965) *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer-Verlag, Berlin, 578p. Engelse editie (1967): *Dance language and orientation of bees*. Belknap Press, Cambridge, Mass., 592p.

Heuschen, B., et al. (2005) A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Syst. Evol.* 252: 121-137.

Joosten, S.P.J., et al. (2007) Bloemkleurpolymorfie en hommelveoorkeur. *Ent. Ber.* 67 (1-2): 2-6.

Kevan, P.G., Lane, M. (1985) Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 82: 4750-4752.

Kooi, C.J.H. van der, et al. (2014) Iridescent flowers? Contribution of surface structures to optical signaling. *New Phytol.* 203: 667-673.

Menzel R., Backhaus W. (1991) Colour vision in insects. In: Gouras P. (ed.) *Vision and visual dysfunction. The perception of colour*. Mac Millan Press, London, 262-288.

Vaknin, Y., et al. (2000) The role of electrostatic forces in pollination. *Plant Syst. Evol.* 222: 133-142.



### De bloem als verleidster

Anisko, T. (2013) *Victoria. The seductress: a cultural and natural history of the world's greatest water lily*. Beckon Books, San Diego, CA, 468p.

Dinkel, T., Lunau, K. (2001) How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. *J. Insect Physiol.* 47: 1111-1118.

Kevan, P.G. (1983) Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. In: Jones C. E., Little R. J. (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions, New York, 3-30.

Knudsen, J., et al. (2006) Diversity and distribution of floral scent. *Bot. Rev.* 72: 1-120.

Mohan Ram, H.Y., Mathur, G. (1984) Flower colour changes in *Lantana camara*. *J. Exp. Bot.* 35, 1656-1662.

Nuttman, C., Willmer, P. (2003) How does insect visitation trigger floral colour change? *Ecol. Entomol.* 28: 467-474.



### Over nectar, stuifmeel en valse signalen

Ellis, A.G., Johnson, S.D. (2010) Floral mimicry enhances pollen export: the evolution of pollination by sexual deceit outside of the Orchidaceae. *Am. Nat.* 176: E143-E151.

Gardener, M.C., Gillman, M.P. (2002) The taste of nectar – a neglected area of pollination ecology. *Oikos* 98: 552-557.

Johnson, S.D., Jürgens, A. (2010) Convergent evolution of carrion and faecal scent mimicry in fly-pollinated flowers and a stinkhorn fungus. *S. Afr. J. Bot.* 76: 796-807.

Roulston, T.H., Cane, J.H. (2000) Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Syst. Evol.* 222: 187-209.

Schiestl, F.P. (2005) On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* 92: 255-264.





### Economie van vraag en aanbod

- Abbott, K.R., Dukas, R. (2009) Honeybees consider flower danger in their waggle dance. *Anim. Behav.* 78: 633-635.
- Doorn, W.G. van, Meeteren, U. van (2003) Flower opening and closure: a review. *J. Exp. Bot.* 54: 1801-1812.
- Goulson, D., et al. (2000) Identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *J. Chem. Ecol.* 26: 2897-2911.
- Jarau, S., et al. (2004) A stingless bee (*Melipona senigra*) marks food sources with a pheromone from its claw retractor tendons. *J. Chem. Ecol.* 30: 793-804.
- Kwak, M.M. (2002) Hommels als bloembezoekers: bestuivers en profiteurs. *Ent. Ber.* 62 (3-4): 73-81.
- McKone, M.J., et al. (1995) An exception to Darwin's syndrome: floral position, protogyny, and insect visitation in *Besseyia bullii* (Scrophulariaceae). *Oecologia* 101: 68-74.
- Pyke, G.H. (1991) What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- Saleh, N., et al. (2006) Facultative use of the repellent scent mark in foraging bumblebees: complex versus simple flowers. *Anim. Behav.* 71: 847-854.
- Schlindwein, C., et al. (2005) Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Syst. Evol.* 250: 147-156.
- Suttle, K.B. (2003) Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecol. Lett.* 6: 688-694.
- Whitehead, M.R., et al. (2012) Pollination: the price of attraction. *Curr. Biol.* 22: R680-R682.



### Bloembestuiving onmisbaar voor landbouw

- Blacqui re, T. (2009) Visie Bijenhouderij en insectenbestuiving. Analyse van bedreigingen en knelpunten. Rapport 227. Plant Research International B.V., Wageningen.
- Breeze, T.D., et al. (2014) Agricultural policies exacerbate honeybee pollination service supply-demand mismatches across Europe. *Plos One* 9 (1): 1-8.
- Garibaldi, L.A., et al. (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339: 1608-1611.
- Neve, A., Ham, R. van der (2014) Bijenplanten: nectar en stuifmeel voor honingbijen. EIS Kenniscentrum insecten en andere ongewervelden & Naturalis Biodiversity Center, Leiden
- Rogers, S.R., et al. (2014) Bee species diversity enhances productivity and stability in a perennial crop. *Plos One* 9 (5): 1-8.

- Rundl f, M., Smith, H. (2011) STEP Deliverable 4.2. Review of the uptake of mitigation strategies counteracting pollinator loss across Europe. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 22p.
- Scheper, J., et al. (2013) Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 16: 912-920.
- Simoens, C., et al. (2003) Economische betekenis van de honingbij. *Maandblad voor Imkers*, oktober 2003: 288-289.
- Velthuis, H.J., Doorn, A. van (2006) A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie* 37: 421-451.
- Winfree, R., et al. (2011) Valuing pollination services to agriculture. *Ecol. Econom.* 71: 80-88.



### Niet zonder elkaar: samenhang in de levende natuur

- Biesmeijer, J.C., et al. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- Broek, J. van den, et al. (Red) (2012) Biodiversiteit. *Bio-Wetenschappen en Maatschappij* 31 (4): 1-86.
- Carvalho, L.G., et al. (2013) Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecol. Lett.* 16: 879-878.
- Cornelissen, B., Visser, A. (2011) Concurrentie tussen honingbijen en wilde bijen. *Bijenhouden* 2011/1: 16-17 en 2011/2: 16-17.
- Fritz, A.L., Nilsson, L.A. (1994) How pollinator-mediated mating varies with population size in plants. *Oecologia* 100: 451-462.
- Kwak, M., 2012. Bijen en bloemen. In: Peeters, T.M.J. et al. *De Nederlandse Bijen* (Hymenoptera: Apidae s.l.) – Natuur van Nederland deel 11, Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey – Nederland, Leiden, 35-45.
- Le F on, V., et al. (2010) Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137: 143-150.
- Lennartsson, T. (2002) Extinction thresholds and disrupted plant–pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83: 3060-3072.
- Oostermeijer, J.G.B., et al. (2000) Pollination in rare plants: is population size important? *Det Norske Videnskaps-akademi. I. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie* 39: 201-213.
- Potts, S.G., et al. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25: 345-353.



## Over de auteurs

### Koos Biesmeijer (1964)

Bioloog, wetenschappelijk onderzoeker. Wetenschappelijk Directeur van Naturalis Biodiversity Center en bijzonder hoogleraar functionele biodiversiteit aan de Universiteit van Amsterdam. In zijn onderzoek heeft hij de afgelopen 20 jaar onder andere ontdekt hoe tropische angelloze bijen communiceren, in welke mate de wilde bestuivers in West Europe achteruit zijn gegaan gedurende de afgelopen 80 jaar, en welke bestuivers verantwoordelijk zijn voor bestuiving van onze gewassen.

Mail: [koos.biesmeijer@naturalis.nl](mailto:koos.biesmeijer@naturalis.nl).

### Tineke Brascamp-van der Lee (1946)

Landbouwniversiteit Wageningen, Levensmiddelentechnologie; PR & Voorlichting; bijschoolcursussen. Was redacteur wetenschappelijke / technische teksten, voorlichter, beleidsmedewerker. Hobbyimker, actief in het imkerverenigingsleven; hoofdredacteur vakblad Bijenhouden (2009-2014). Mail: [tineke@brascamp.nl](mailto:tineke@brascamp.nl).

### Reinout Havinga (1979)

Bioloog, botanicus. Onderzoek aan gebruik van wilde planten in Suriname; sinds 2009 verantwoordelijk voor de botanische collectie in de Hortus Botanicus Amsterdam. Enkele titels: Sustainability aspects of commercial medicinal plant harvesting in Suriname (2008); Tamarindus indica – Patterns of use in traditional African medicine (2010); Planten in de Hoofddrol (2010). Website van de Amsterdamse plantencollectie: [www.dehortus.nl/zoekeenplant](http://www.dehortus.nl/zoekeenplant).

Mail: [reinout@dehortus.nl](mailto:reinout@dehortus.nl)

### Ties Huigens (1975)

Bioloog, entomoloog. Projectleider bij de Vlinderstichting. Daarvoor lange tijd onderzoeker bij het Laboratorium voor Entomologie, Wageningen Universiteit. Naast vele Engelstalige wetenschappelijke publicaties o.a. auteurs en eind-

redacteur van de boeken Muggenzifters en mierenneukers: insecten onder de loep genomen (2006), Nachtvinders belicht: dynamisch, belangrijk, bedreigd (2013), Nachtvinders: de nieuwe veldgids voor Nederland en België (2015). [www.researchgate.net/profile/Ties\\_Huigens](http://www.researchgate.net/profile/Ties_Huigens). Mail: [ties.huigens@vlinderstichting.nl](mailto:ties.huigens@vlinderstichting.nl)

### Monique van Kessel (1983)

Werkte na haar studie Biologie aan de Wageningen Universiteit vijf jaar aan bestuivingsonderzoek bij Koppert B.V. Recent werkzaam als freelance onderzoeker via haar bedrijf Bio8 [www.bio8.nl](http://www.bio8.nl), mail: [moniquevankessel@bio8.nl](mailto:moniquevankessel@bio8.nl).

### Sheila Luijten (1965)

Populatiebioloog, promotie in 2001. Specialisatie in demografie, bestuiving, reproductie en genetica van plantenpopulaties. Mede-oprichter Stichting Science4Nature ([www.science4nature.nl](http://www.science4nature.nl)): praktijktoepassing van populatiebiologische processen voor natuurherstel. Flora- en ecologieonderwijs aan het Instituut voor Interdisciplinaire Studie (IIS) van de UvA, het Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica (IBED) van de UvA. Wetenschappelijke onderzoeksprojecten: Institute of Biology, Leiden (2008-2010), Canberra (2005) en Montpellier (2002-2004). Floristisch onderzoek bij Stichting FLORON (2006-2007). Publicaties in o.a. Journal of Ecology, Conservation Biology, Plant Biology, Biological Conservation en De Levende Natuur.

### Nick Meijdam (1966)

Bioloog. Voorheen bij Stichting Het Utrechts Landschap, momenteel stafmedewerker Educatie & Presentatie bij de Botanische Tuinen Utrecht. Schreef bijdragen aan Mijn eerste tuinboek, Mijn eerste moestuin en Tijdreis in je ei-

gen tuin (KNNV Uitgeverij); artikelen voor de tijdschriften van Het Utrechts Landschap, Monumenten en Roots. Mail: [n.a.j.meijdam@uu.nl](mailto:n.a.j.meijdam@uu.nl)

### Marjon Mol (1990)

Afgestudeerd als bioloog met afstudeerrichting Behavioural Ecology aan Universiteit Utrecht. Werkzaam geweest als onderzoeksstagiair bij Universiteit Utrecht (departement Geneeskunde van Gezelschapsdieren) en Wageningen Universiteit (onderzoeksgroep Behavioural Ecology), master thesis geschreven voor de Vlinderstichting. Publicaties o.a. Are moths important pollinators? (2013), Nachtvinders als bestuiver (2013). Mail: [marjonmol@live.nl](mailto:marjonmol@live.nl)

### Gerard Oostermeijer (1963)

is ecooloog en docent aan het Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica (IBED) van de Universiteit van Amsterdam. Voorzitter van Stichting Science4Nature, secretaris van het Hugo de Vries Fonds ([www.hugodevriesfonds.nl](http://www.hugodevriesfonds.nl)). In zijn vrije tijd is hij landschaps- en natuurfotograaf ([www.oostermeijerphotography.nl](http://www.oostermeijerphotography.nl)). Auteur van meer dan 90 wetenschappelijke publicaties over plantenecologie en natuurbeheer. Schreef mee aan en/of illustreerde de boeken: 't Fort Abcoude: geschiedenis en natuur (1991), Verspreiding van Zaden (2000) en Planten Tellen (2012). Mail: [g.oostermeijer@gmail.com](mailto:g.oostermeijer@gmail.com).

### Rolf Roos (1954)

Bioloog, publicist, documentairemaker. Uitgever bij Natuurmedia, Amsterdam. Recensent en columnist bij Vroege Vogels. Enkele titels waarvan hij initiatiefnemer, auteur en/of mederedacteur was: Milieu van de Natuur (1992), Bewogen kustlandschap (1995), Opgewarmd Nederland (2004), serie Duinen en mensen (Kennemerland, Noordkop, Texel), Planten in de hoofddrol (2010), Woorden over de wildernis (2014). Docu-

mentaires o.a. Kleine dans van zee, zand en vogels; Friezen van de Oude Duinen. Mannen en eieren. Artikelen o.a. op [www.duinenenmensen.nl](http://www.duinenenmensen.nl). Mail: [postbus@natuurmedia.nl](mailto:postbus@natuurmedia.nl)

### Louis Schoonhoven (1931)

Biologie Groningen. Oud-hoogleraar entomologie Wageningen Universiteit. Interesse in relaties van insecten met planten. Onderzoek aan smaak- en reukzintuigen van insecten, zoals rupsen en vlinders, en hun rol bij het voedingsgedrag. Enkele titels: Chemisch-Ecologische Flora van Nederland en België (met H. van Genderen en A. Fuchs), KNNV, Utrecht. (1996); Insect-Plant Biology. 2nd Ed. (met J.J.A. van Loon en M. Dicke), Oxford University Press, Oxford (2005). Mail: [l.schoonhoven@hetnet.nl](mailto:l.schoonhoven@hetnet.nl)

### Kars Veling (1960)

Is projectleider bij de Vlinderstichting en houdt zich bezig met alle drie de pijlers van deze organisatie: onderzoek, voorlichting en educatie. Door middel van gericht onderzoek, deels door duizenden vrijwillige veldmedewerkers, wordt in kaart gebracht waar soorten voorkomen, hoe het met ze gaat en welke maatregelen nodig zijn voor behoud en herstel. Door deze kennis bij de beheerders te brengen wordt concreet aan bescherming gewerkt. [www.vlinderstichting.nl](http://www.vlinderstichting.nl)

### Rogier van Vugt (1983)

Was al voor zijn vijfde levensjaar gebiologeerd door de natuur. Eerst vooral dieren, later planten. Tegenwoordig werkzaam als Hoofd Kassen bij de Hortus botanicus te Leiden waar een grote collectie van vooral Zuidoost-Aziatische planten is gehuisvest. Planten zijn niet alleen werk maar ook een hobby: elke vakantie staat in het teken van de inheemse flora in Zuidoost-Azië. Mail: [r.r.van.vugt@hortus.leidenuniv.nl](mailto:r.r.van.vugt@hortus.leidenuniv.nl)