



PORTRETTE VAN BIJEN

OP BASIS VAN VERZAMELD STUIFMEEL



KBB



Thijs Gerritsen

Biodiversiteit van bijen in de gemeente Leeuwarden

PORTRETten VAN BIJEN OP BASIS VAN VERZAMELD STUIFMEEL

Biodiversiteit van bijen in de gemeente Leeuwarden

Colofon

Auteur	Thijs Gerritsen 891229002 Student Wildlife Management Hogeschool van Hall Larenstein Leeuwarden gijstheritsen@gmail.com
Opdrachtgever	Gjalt Faber Beleidsadviseur Gemeente Leeuwarden
Begeleidend docenten	Arjen Strijkstra Marcel Rekers
Medestudenten in project	Bart Franken Dymphy Seegers Tim van der Sluis Raisja Spijker Michiel van Welsem
Speciale dank aan	Arie Koster Gilberto Squizzato Sanne Losekoot David Kleijn Manja Kwak Theo Peeters
Status/versie	Eerste uitgave
Projectnummer	59400
Datum	5-mei-2014
Citatie	Gerritsen, T., 2014. Biodiversiteit van Bijen in de gemeente Leeuwarden, deelonderzoek portretten van bijen op basis van verzameld stuifmeel, Rapport 2014-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.

Dit rapport is onderdeel van een BSc afstudeeropdracht in het kader van de opleiding Diermanagement, major Wildlife Management, van Hogeschool Van Hall Larenstein in Leeuwarden. De informatie is vrij te gebruiken mits correct geciteerd.

In dit afstudeerrapport is gestreefd naar juistheid en volledigheid van de aangeboden informatie. Auteur, opdrachtgever, KBB en de opleiding of organisatie als geheel zijn in geen geval aansprakelijk voor enige directe of indirecte schade welke ontstaat door toepassing of verkeerde interpretatie van de resultaten, of gebruik van andere gegevens die in dit rapport vermeld staan.

Voorwoord

Ik was nogal eens vergeten dat ik een eigen afstudeeropdracht had. Dat klinkt nogal vreemd of zelfs ronduit vaag maar het is echt waar. Want hoe prachtig stuifmeelkorrels ook zijn, en ook al kunnen ze een beetje vliegen, ze hebben geen ogen of poten of haren. Bijen hebben die dingen wel en dus heb ik die beestje wel eens voorrang gegeven op het maken van stuifmeelpreparaatjes en het ellenlang tellen van wéér een klaverkorrel.

Begrijp me niet verkeerd, ik wil echt niet beweren dat de bijen er schuld aan hebben dat ik soms heb lopen treuzelen met mijn afstudeeropdracht, zij waren immers al dood. En ook niet dat het semi-interessant is om stuifmeel te determineren, dat dat uiteindelijk is gelukt is echt iets waar ik heel erg trots op ben.

Nee het getreuzel is echt mijn eigen (het liefst zou ik willen zeggen beslissing maar ik betwijfel of dat klopt) schuld. Want wat heeft het veel leuke dingen opgeleverd, allemaal dingen waar ik maar moeilijk afstand van kon nemen: wij als groep hebben fantastische mensen leren kennen, niet alleen elkaar maar ook vele anderen, stuk voor stuk met interesse voor bijen. Van willekeurige mensen op straat tot fanatici die al hun hele leven in de bijen zitten. En qua producten vond ik het symposium "Bijenvriendelijk in Leeuwarden" waarop we onze resultaten aan het grote publiek presenteerden toch echt wel een hoogtepunt.

Maar bovenal hebben we de bijen leren kennen. Eerlijk waar, ik ken echt geen ander insect met het knuffelgehalte van "de bij". Als er meer dan 40 mensen zich professioneel bezig houden met die beesten in dit land is dat veel maar eigenlijk is ie op een bepaalde manier van iedereen. Het zou fijn zijn als iedereen dat ook een beetje meer zo gaat voelen, en niet alleen met bijen. Maar dat is nu voor later, het is weer lente dus ik mag weer kijken naar bijen en blij zijn dat ze bestaan.

Thijs Gerritsen

7-april-2014, Leeuwarden

Samenvatting

Verontrustende berichten over de slechte staat van biodiversiteit in Nederland in het algemeen, en de achteruitgang van veel bijensoorten in het bijzonder, hebben de gemeente Leeuwarden doen besluiten in actie te komen om van de stad (voor zowel mens als dier) een prettigere leefomgeving te maken door de groene ruimte te verbeteren. Het voorgenomen beleid om dit te realiseren kent 5 speerpunten (soortdoelgroepen) welke specifiek ondersteund moeten worden: Vogels, Vlinders, Libellen, Overige water-gerelateerde fauna, en Bijen. Kennis omtrent de aanwezige soorten en hun verspreiding is noodzakelijk voor de totstandkoming van specifieke beleidsdoelen.

Met dat doel is het Bijenproject Leeuwarden ontstaan: het uitvoeren van een nulmeting van de Leeuwarder bijenfauna. De projectgroep bestaat uit 6 Bsc Wildlife Management studenten aan de Hogeschool Van Hall Larenstein die onder de supervisie van het Kenniscentrum voor Burgers en Biodiversiteit deze opdracht uitvoerden onder het mom van hun afstudeerproject. De 6 studenten onderzochten daarnaast ieder een bepaald aspect van het bijenleven in Leeuwarden. Voor U ligt het rapport dat specifiek ingaat op het bloemgebruik van bijen en de verschillende rollen die bijen spelen bij de bestuiving van planten.

Bestuiving is het proces waarbij o.a. dieren het stuifmeel (manlijke geslachtscellen) van planten overbrengen van de ene naar de andere plant van de zelfde soort. Hierdoor komt het stuifmeel op de vrouwelijke plantdelen terecht en kan bevruchting en zaadzetting plaatsvinden. Met name bijen spelen op deze manier een erg belangrijke rol in de voortplanting van planten, zowel in de landbouw als in de vrije natuur maar ook in de openbare ruimte en in particuliere tuinen.

Twee eigenschappen, die verschillen per bijensoort, bepalen de rol die elke soort speelt bij de bestuiving van een bepaald aantal plantengroepen (geen enkele bijensoort bestuift namelijk alle beschikbare plantensoorten).

Bloemconstantheid is de eerste eigenschap die bijen laten zien en die belangrijk is voor planten. Aangezien het voor de plant van belang is dat zijn stuifmeel via een bij terechtkomt bij een soortgenoot verwacht de plant van de bij dat deze niet of nauwelijks van plantensoort wisselt tijdens een foerageerronde. Indien de bij dit wel doet verspilt de plant namelijk stuifmeel aan andere soorten en kan er geen bevruchting plaatsvinden. De mate waarin bestuivers vasthouden aan 1 plantensoort wordt bloemconstantheid genoemd.

Paletbreedte is de tweede eigenschap die de rol van een bij als bestuiver bepaalt. Er bestaat veel variatie in de hoeveelheid plantensoorten waarop verschillende bijensoorten foerageren. Sommige soorten zijn uitgesproken specialisten die maar van een of enkele plantengeslachten of soms zelfs maar van enkele soorten gebruikmaken, andere soorten hebben nauwelijks een voorkeur voor bepaalde planten en gebruiken simpelweg de soorten die lokaal ruim voorhanden zijn. Hierdoor kan het wel voorkomen dat soorten die landelijk bekend staan als generalisten, lokaal een relatief specialistisch profiel vertonen. Een generalistisch bloemgebruik is dus voornamelijk een flexibel bloemgebruik.

In dit onderzoek zijn deze twee eigenschappen, bloemconstantheid en paletbreedte (of diversiteit), van drie groepen bijen (honingbijen, hommels, wilde bijen) onderzocht middels het analyseren van door bijen verzameld stuifmeel. Bijen werden gevangen, gedetermineerd, en het verzamelde stuifmeel werd afgenomen en geprepareerd voor microscopisch onderzoek. Het betrof 157 bijen, welke zijn gevangen tussen 24 april en 2 augustus 2013. Hieronder bevonden zich 44 honingbijen, 49 hommels, en 64 wilde bijen. Stuifmeelkorrels werden geteld en gedetermineerd waardoor er voor elke groep een bestuivingsprofiel ontstond. In totaal werden 40 stuifmeeltypen aangetroffen. Hiervan konden er 28 op naam worden gebracht. De overige 12 typen (A t/m L) konden niet worden gedetermineerd maar wel duidelijk worden onderscheiden van de overige stuifmeeltypen.

Er werden verschillen aangetroffen tussen de bloemconstantheid van de bijengroepen: honingbijen bleken significant bloemconstanter dan hommels. Wilde bijen namen een tussenpositie in. Paletbreedte (diversiteit) verschilde ook significant tussen groepen: wilde bijen en hommels hadden een diverser stuifmeelpalet dan honingbijen. Er werden ook sterke aanwijzingen gevonden dat het palet van wilde bijen diverser is dan dat van hommels.

De drie bijengroepen kennen duidelijke nuanceverschillen in de manieren waarop ze gebruikmaken van beschikbare plantensoorten. De volgende portretten, op basis van de aangetroffen stuifmeelgroepen, bloemconstantheid, en paletbreedte en -diversiteit, verduidelijken deze rollen:

Honingbijen zijn efficiënte bestuivers van een relatief klein palet aan planten. Deze groep vervult een belangrijke ecologische rol met name voor massale bloeiers (o.a. bomen) en planten die lokaal dominant aanwezig zijn.

Hommels vormen de "harde kern" van het bestuiversteam met hun brede palet aan bezochte plantengroepen waarvan ze flexibel gebruikmaken. Dit verklaart waarom hommels als groep aanwezig zijn in alle habitattypen in Leeuwarden.

Wilde bijen combineren bloemconstantheid met een breed plantenpalet en zijn als groep dus zeer belangrijke bestuivers. Verder past elke soort vaak beter bij 1 á 2 plantengroepen dan hommels; wilde bijen leveren bestuiving op maat.

Dit onderzoek heeft bijgedragen aan het karakteriseren van de verschillende rollen die honingbijen, hommels, en wilde bijen spelen als bestuivers, en wil benadrukken dat bloeiende planten, samen met nestgelegenheid, voor alle drie de groepen van doorslaggevend belang zijn voor hun voortbestaan. Realisatie van deze twee aspecten is goed mogelijk, ook in stedelijke omgevingen.

Inhoud

Voorwoord	3
Samenvatting	5
Aanleiding voor dit onderzoek	11
Introductie	12
Biodiversiteit	12
Ecosysteemdiensten	12
Bestuiving	12
Trends	12
Aantallen en achteruitgang	12
Tolerantie tegen uitsterven	13
Perspectief van planten	14
Uitgangssituatie	14
Signalen tussen planten en bijen	14
Signalen tussen bijen onderling	14
Bloemconstantheid	15
Bloemgebruik door bijen	16
Foerageerstrategieën	16
Socialiteit	17
Paletbreedte	17
Doel en onderzoeksvragen	18
Bijensoorten	19
Honingbijen	19
Hommels	20
Wilde bijen	21
Onderzoekslocatie	23
Materiaal en methode	24
Bijen vangen en determineren	24
Stuifmeelpreparatie en telwijze	24
Getalsmatige analyse	25
Resultaten	26
Stuifmeeltypen en bloemconstantheid	26
Diversiteit van stuifmeelpaletten	30
Waardplantwaarnemingen	32
Habitatinvloeden	33
Discussie	34
Interpretatie van de resultaten	34
Bestuiversportretten	39
De massa-specialisten	39
De fijnproevers	39
De vaklui	40
Afsluitende opmerkingen	41
Literatuur	42
Bijlage I Stuifmeeltypen	50
Bijlage II Waardplantwaarnemingen	53

Aanleiding voor dit onderzoek

De gemeenteraad van Leeuwarden heeft de wens uitgesproken om biodiversiteit in de stad te verbeteren middels beleid gericht op een aantal doelgroepen: Vogels, Vlinders, Libellen, Overige water-gerelateerde fauna, en Bijen.

Voordat dergelijke stappen kunnen worden ondernomen acht de gemeente Leeuwarden een overzicht van de huidige situatie omtrent deze aandachtsoorten in Leeuwarden noodzakelijk. Het Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, onderdeel van Hogeschool van Hall Larenstein, werd bereid gevonden vorm te geven aan een inventarisatie van de laatste doelgroep: bijen, waarna 6 studenten de uitvoering en rapportage omarmden ter verkrijging van hun bachelor diploma. De volgende deelonderzoeken zijn uitgevoerd binnen het Bijenproject Leeuwarden 2013:

- Inventarisatie van onbebouwde habitats
 - Heemtuinen, bermen, braakliggende terreinen (Seegers, 2014)
 - Parken, volkstuinten, plantsoenen (van der Sluis, 2013)
- Inventarisatie van bebouwde habitats (Spijker, 2014; van Welsem, in vrbr)
- Waardering van bomen voor honingbijen (Franken, 2013)
- Attitudeonderzoek onder bijengebruikers
 - Imkers (Franken, 2013)
 - Tuinbezitters (Spijker, 2014)
- Gebruiksaspecten van planten door bijen en bestuivingsportretten.

Dit document betreft de rapportage over het, hierboven, laatstgenoemde deelonderzoek en bespreekt manieren waarop bijen in Leeuwarden planten bestuiven. Doormiddel van een combinatie van lab- en veldwerk is het stuifmeel, dat door verschillende soorten bijen werd verzameld, geanalyseerd om zo een tipje van de sluier te kunnen lichten over hoe bestuiving plaatsvindt in Leeuwarden.

Voordat de resultaten worden besproken zal eerst een inleiding in de bestuivingsproblematiek worden gegeven, vervolgens wordt het perspectief van planten binnen deze problematiek belicht, en zal tenslotte het bloemgebruik door bijen nader worden behandeld. Hierdoor zullen de doelen en onderzoeksvragen van dit onderzoek inzichtelijker worden: welke eigenschappen van bijen zijn belangrijk voor de bestuiving?

Vervolgens wordt verder ingegaan op de verschillende in Nederland voorkomende groepen bijen en worden de locaties van het gedane veldwerk nader belicht. Dit alles wordt gevolgd door een bespreking van de gebruikte materialen en methodieken, en de verkregen resultaten. In de discussie worden de resultaten geïnterpreteerd, en aan de hand hiervan worden er portretten van de drie bestuiversgroepen gegeven en aanbevelingen gedaan die de bestaande situatie voor deze dieren kunnen verbeteren.

Introductie

Biodiversiteit

Ondanks de wereldwijde aandacht voor de consequenties van het verlies van biodiversiteit en de diensten die het levert (bekend als ecosysteemdiensten) voor de menselijke gezondheid en welzijn gedurende het afgelopen decennia (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Díaz *et al.*, 2006; Sala *et al.*, 2000), tonen biodiversiteitindicatoren geen tekenen van verbetering terwijl tegelijkertijd de druk op biodiversiteit wereldwijd toeneemt (Butchart *et al.*, 2010).

Ecosysteemdiensten

Een voorbeeld van een ecosysteemdienst waarvan bedreiging wordt verondersteld is bestuiving, een proces waarbij bloeiende planten worden bevrucht door een dierlijke overdracht van stuifmeel. Dit proces is, vanuit een menselijk standpunt, in het bijzonder belangrijk voor landbouw en voedselzekerheid: tenminste 35% van het gewicht aan landbouwgoederen is het resultaat van planten die afhankelijk zijn van dierlijke bestuiving (Klein *et al.*, 2007) en in Europa is 84% van de 264 gewassen aangewezen op insecten als bestuivers (Williams, 1994, in: Ghazoul, 2005). Schattingen omtrent de jaarlijkse wereldwijde economische waarde van deze dienst variëren tussen \$112 miljard (Constanza *et al.*, 1997, in: Kearns *et al.*, 1998), \$200 miljard (Richards, 1993, in: Kearns *et al.*, 1998) en €153 miljard (Gallai *et al.*, 2009). In Nederland is de economische waarde van bestuivende dieren onlangs geschat op €1 miljard per jaar (Blacquière, 2009).

Bestuiving

In het bijzonder geroemd om zijn bestuivende capaciteiten is de honingbij, vanwege de mogelijkheid om honingbijvolken te installeren op plekken die ontdaan zijn van hun natuurlijke bestuiverspopulaties. Als gevolg komt de economische opbrengst voornamelijk op het conto van deze bij terecht (Watanabe, 1994, in: Klein *et al.*, 2007; Klein *et al.*, 2007). Echter, het voortbestaan van een functie (bestuiving) die afhankelijk is van het voorkomen van 1 of enkele soorten, is onzekerder dan dat van een functie die wordt uitgevoerd door een groot aantal soorten (Peterson *et al.*, 1998). Soorten kunnen dus redundant lijken (i.e. hun functie in het systeem verschilt niet wezenlijk van die van andere soorten; ze lijken vervangbaar) maar desalniettemin bijdragen aan de desbetreffende functie door de waarschijnlijkheid van continuering te vergroten. Ze vormen als het ware een buffer tegen het eventuele uitsterven van andere vergelijkbare soorten. In ogenschouw genomen dat gedomesticeerde honingbijpopulaties in de VS (Natural Research Council, 2006; vanEngelsdorp *et al.*, 2008) en Europa (Potts *et al.*, 2010b) afnemen vanwege verschillende redenen (De la Rúa *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010a), ziet het ernaar uit dat bestuiving het risico loopt te sterk te verminderen.

Trends

Ghazoul (2005) betwijfelde of krimp van bijenpopulaties ook voorkomt bij populaties van wilde bijensoorten en, zo ja, of dit ongewenst zou zijn en bestuiving daardoor bedreigd wordt. In de economische zin zullen namelijk, onder de huidige omstandigheden, weinig soorten de honingbij kunnen vervangen als grootschalige bestuiver, voornamelijk vanwege dispersielimitaties en dieetrestricties. Feit is verder dat maar weinig afnamen van wilde bijen die plaatsvonden op grote schaal, dus die afnamen waarvan wordt aangenomen dat ze wereldwijd plaatsvinden, daadwerkelijk zijn gedocumenteerd. Daarbij is de geografische spreiding van deze afnamen zeer gelimiteerd: hommelpopulaties in het VK (Goulson *et al.*, 2008) en België (Rasmond & Mersch, 1988, in Potts *et al.*, 2010b), en bijen, zweefvliegen, en vlinders in het VK, Nederland, en België (Biesmeijer *et al.*, 2006; Carvalheiro *et al.*, 2013). Biesmeijer *et al.*, (2006) lieten zien dat de geobserveerde afname parallel liep aan een afname van insect-bestoven plantensoorten gedurende dezelfde periode. Recent toonden Carvalheiro *et al.*, (2013) echter aan deze afnames in soortenrijkdom van bijen in Nederland en Engeland in het bijzonder, de afgelopen decennia een halt zijn toegeroepen. Hiermee wordt benadrukt dat het herstellen van gemeenschappen die in het verleden (<1990) zwaar hebben geleden onder het verlies van soorten mogelijk is.

Aantallen en achteruitgang

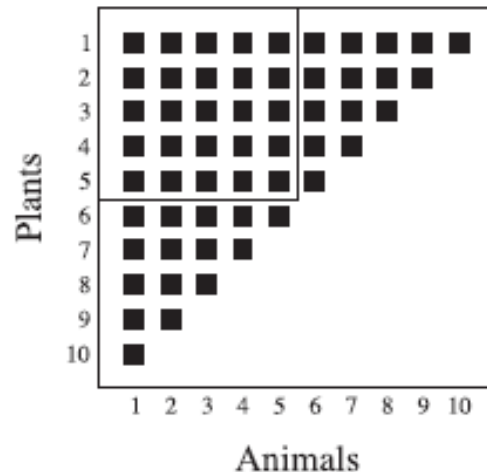
De aanname dat wilde bijen populaties ook elders afnemen berust voornamelijk op studies die antropogene landschapsaanpassingen en/of agrarische intensificatie in relatie hebben gebracht met wilde bijen soortenrijkdom en diversiteit (e.g. Steffan-Dewenter & Tschamntke, 1997; Steffan-Dewenter, 2002; Holzschuh *et al.*, 2007; Carré *et al.*, 2009; Nielsen *et al.*, 2012), waarbij subsequent werd ontdekt dat deze factoren de bestuiversgemeenschap wisselend beïnvloeden. De aanwezigheid van semi-natuurlijke landschapselementen blijkt echter in veel gevallen een positieve rol te spelen. Verder vonden Holzschuh

et al., (2007) dat het aanbod en de diversiteit van drachtplantsoorten, veroorzaakt door het gehanteerde biologische landbouwsysteem de diversiteit aan bijen het best verklaarde. Daarbij is het echter belangrijk in acht te nemen dat verschillende soorten bijen ook verschillend reageren op bloemstructuren en -rijkdom (Holzschuh *et al.*, 2007; Nielsen *et al.*, 2012). Zo vonden bijvoorbeeld Carré *et al.*, (2009) dat het voorkomen van sommige soorten positief beïnvloed wordt door een combinatie van semi-natuurlijke elementen, bebouwing, en gewassen. Er valt dus te concluderen dat een combinatie van voedselaanbod (lees: de juiste waardplantsoorten) en aanwezigheid van bepaalde structuurelementen (die waarschijnlijk samenhangen met nestgelegenheid) het voorkomen van bijensoorten bepaald.

Tolerantie tegen uitsterven

Gezien de grote mate van onrust rond deze specifieke groep dieren, is het gerechtvaardigd de vraag te stellen in welke mate de inter-afhankelijkheid van bijen en planten gevaar loopt indien 1 of enkele soorten (lokaal) uitsterven. Met andere woorden: hoe robuust zijn bestuiversnetwerken? Memmott *et al.*, (2004) hebben getracht deze vraag te beantwoorden door uit twee bestaande datasets zowel systematisch als willekeurig bijensoorten te verwijderen. Zij concludeerden dat bestuiversnetwerken relatief tolerant bleken tegen het uitsterven van soorten, zelfs wanneer de meest verbonden soorten werden verwijderd.

Deze robuustheid bleek voornamelijk voort te vloeien uit de geneste aggregatie van deze netwerken (figuur 1). Dat wil zeggen dat, in tegenstelling tot een willekeurig netwerk, of een netwerk waarin er meerdere kleine kernen bestaan, er voor bestuiversnetwerken sprake bleek te zijn van één grote groep van dieren en planten. Deze groep is op de delen in generalisten (plant- en diersoorten 1-5, in de figuur verbeeld door het vierkant) en specialisten (plant- en diersoorten 6-10, de overige soorten in de figuur). De relaties (de blokjes in de figuur) tussen deze soorten verlopen als volgt: de generalisten onder de dieren verzorgen de bestuiving van de generalistische planten en sommige specialistische planten, en de specialisten onder de dieren bestuiven alleen de generalistische planten. Er blijken nauwelijks tot geen relaties te bestaan tussen specialisten onderling



Figuur 1. Een schematische weergave van de geneste aggregatie van bestuiversnetwerken (naar Bascompte *et al.*, 2003). Nummers vertegenwoordigen plant- en diersoorten, welke zijn gerangschikt op een aflopend aantal relaties per soort.

Dit patroon lijkt alomtegenwoordig voor bestuiversnetwerken (Bascompte *et al.*, 2003 beschouwden 25 bestuiversnetwerken en kwamen tot dezelfde conclusie) en maakt ze relatief uitstervingsbestendig, zeker vergeleken met netwerken van predator-prooi en parasiet-gastheer relaties, waar het verwijderen van de meest verbonden soort uit het wiskundige model een sterke afname in diversiteit veroorzaakte (Solé & Montoya 2001; Dunne *et al.*, 2002).

Perspectief van planten

Bij veel mensen zal de toon die vaak wordt gebruikt als men over de bloemetjes en de bijtjes praat, het gevoel oproepen dat de bestuiving van planten door insecten in het algemeen, en bijen in het bijzonder, gepaard gaat met een hoop vrijheid en blijheid. In de realiteit zijn de belangen van planten en bijen echter niet altijd hetzelfde.

Uitgangssituatie

Plantensoorten die zich voortplanten middels seksuele reproductie staan voor een lastige taak. Ze staan immers vast in de grond, en dat kan het samenbrengen van mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen tot een uitdaging maken. Zich seksueel voortplantende planten maken dus gebruik van vectoren die de mannelijke geslachtscellen (stuifmeel) deponeren op de vrouwelijke delen (stigma of stempel) van een bloem van een soortgenoot of dezelfde plant. Hiervoor rekruteren veel planten dierlijke vectoren, waaronder bijen. Ollerton *et al.*, (2011) schatten onlangs dat wereldwijd 308.006 van de 352.000 bloeiende plantensoorten (87,5%) worden bestoven door dieren. Dit percentage lijkt toe te nemen van de gematigde zones (78%) naar de tropen (94%).

Signalen tussen planten en bijen

Voor het overbrengen van stuifmeel dient een plant de aandacht van bijen en andere bestuivers te trekken (Goulson, 1999). Het stuifmeel (een bron van eiwitten) en de nectar (suikers) zijn, op zichzelf, al redenen voor een bezoek aan een plant. Echter, deze stoffen zijn voor de bij vaak pas in de directe nabijheid van de bloem opmerkelijk. Andere facetten dienen dus de aanwezigheid van de plant in het landschap kenbaar te maken.

Kleur is, vanuit ons perspectief, de meest voor de hand liggende manier waarmee planten bijen naar hun bloemen zouden kunnen lokken (Goulson, 1999). En inderdaad, bijen gebruiken kleur als een manier om belonende bloemen te leren herkennen (Menzel & Erber, 1978), en binnen het kleurenspectrum waarin bijen zien, hebben planten zich dus moeten aanpassen om op te vallen tussen andere planten en overige objecten (Chittka *et al.*, 1994). Hierbij maken planten in gelijke mate gebruik van blauwe, groene en ultraviolette (bijen zien geen rood) receptoren (Chittka *et al.*, 1994) om de aandacht van deze bestuivers te trekken.

Ook de **grootte** van een bloem kan verklaren waarom sommige planten succesvoller zijn in het rekruteren van bestuivers zoals bijen, dan anderen (Goulson, 1999). In het algemeen lijken grotere bloemen aantrekkelijker voor bijen (Conner *et al.*, 1996; Shykoff & Bucheli, 1995, maar zie Cresswell & Robertson, 1994) wat wellicht te maken heeft met een leerproces: grotere bloemen lijken in sommige gevallen meer nectar of stuifmeel te produceren (Duffield *et al.*, 1993). Het kan echter ook zo zijn dat grotere bloemen simpelweg eerder opvallen.

Verder kunnen sommige bloemen door hun **vorm** invloed uitoefenen op de bezoekfrequentie van bepaalde soorten bijen, die als bestuivers meer voordeel opleveren vergeleken met andere bestuivers (Goulson, 1999). Nectar en stuifmeel kunnen bijvoorbeeld alleen binnen het bereik liggen van bijen met een voldoende lange tong (Whittall & Hodges, 2007). Verder zijn er plantensoorten waarbij de bloembladstructuren de weg naar nectar en stuifmeel versperren en van de bij een bepaalde hoeveelheid kracht vereisen bij het opzij duwen van deze structuren (Laverty, 1994). Zo kan een plant bepaalde bestuivers selecteren. Voor bijvoorbeeld hommels zijn bloemen van brem (*Cytisus scoparius*) vaak goed bereikbaar, zij hebben genoeg kracht om de bloembladen uiteen te duwen, maar dat ligt anders voor kleinere bestuivers zoals zweefvliegen.

Tenslotte speelt ook **geur** een belangrijke rol met betrekking tot het aantrekken van bestuivers (Goulson, 1999). Zo is er aangetoond dat bestuivers discrimineren op basis van geurvariaties binnen dezelfde plantensoort, zoals voor *Cimicifuga simplex* die afhankelijk van de standplaatshoogte een andere geur voortbrengt die hommels, dan wel vlinders aantrekt (Pellmyr, 1986), en voor *Polemonium viscosum* waarbij naar muskus geurende bloemen vliegen aantrekken, en zoet geurende bloemen hommels ontvangen (Galen & Newport, 1988).

Signalen tussen bijen onderling

Het bezoek van een bij aan een plant heeft gevolgen voor de beschikbaarheid van die plant als voedselbron voor volgende bestuivers. Bijen doen er goed aan zo min mogelijk energie te investeren in bloemen die al door andere bestuivers zijn bezocht en geleeft. Indien er sprake is van een sociale

leefwijze, valt het aan te bevelen de ontdekking van profitabele bloemen door te geven aan nestgenoten. Een bij kan namelijk maar een beperkte hoeveelheid stuifmeel vervoeren.

Zowel sociale als solitaire bijen blijken in staat bloemen te kunnen discrimineren op basis van geursporen welke (waarschijnlijk in oorsprong onbedoeld (Goulson, 1999)) worden achtergelaten door soort- en/of nestgenoten (Frankie & Vinson, 1977; Giurfa & Núñez, 1992; Stout *et al.*, 1998; Schmidt *et al.*, 2003). Deze geursporen lijken zowel een aantrekkende (rekrutering van nestgenoten bij sociale soorten: Schmidt *et al.*, 2003) als afstotende (als de voedselbron is opgebruikt: Frankie & Vinson, 1977; Giurfa & Núñez, 1992; Stout *et al.*, 1998) werking te hebben en kunnen zelfs door andere soorten bijen worden opgemerkt, zoals bijvoorbeeld voor 4 soorten hommels is aangetoond (Stout *et al.*, 1998).

Bloemconstantheid

Het variabele gedrag van bijen voegt een grote hoeveelheid onzekerheid toe aan het verkrijgen van voortplantingssucces bij bloeiende planten, ongeacht de hoeveelheid moeite die een plant steekt in het aantrekken van bestuivers (Goulson, 1999). Arriverende bestuivers kunnen namelijk een andere plantensoort hebben bezocht en (met dat stuifmeel) de stigma verstoppert, na hun bezoek weer een andere soort bezoeken (waarmee in termen van voortplanting stuifmeel wordt verspild), of (zoals bij bijen) direct terugkeren naar het nest en het stuifmeel ter beschikking stellen aan hun larven. Zelfs indien de bij wel eenzelfde bloem heeft bezocht kunnen er problemen ontstaan indien dit een bloem van dezelfde plant betrof.

Voor planten is het dus bevorderlijk dat een bestuiver niet of nauwelijks van soort wisselt tijdens een foerageerronde zodat zo veel mogelijk stuifmeel terecht komt bij vruchtbare soortgenoten. Gelukkig voor planten blijken bijen dit gedrag, dat bekend geworden is onder de term bloemconstantheid (Plateau, 1901 in Goulson, 1999; Waser, 1986), in de praktijk ook daadwerkelijk te vertonen. Bloemconstantheid wordt waarschijnlijk gestimuleerd door een samenhang tussen het gebruik van een zoekbeeld van een profitabele bloem door bijen, en selectie op het verkorten van de hanteertijd van deze bloem waardoor nectar en/of stuifmeel sneller verzameld wordt (Goulson, 1999). Zo doet een bij ervaring op met het ontdekken en hanteren van een bepaalde bloem en wordt, als gevolg, de verzamelefficiëntie waarschijnlijk verhoogd.

Alle eerder genoemde eigenschappen van planten (kleur, grootte, vorm, geur, en combinaties hiervan) worden door bijen benut om belonende bloemen te selecteren (Wehner 1967 in Goulson, 1999; Koltermann 1969 in Goulson, 1999; Menzel & Erber 1978) met, vanuit het plantenperspectief, minder stuifmeelverspilling als gevolg (Goulson, 1999).

Voor bijen kan bloemconstantheid echter een sub-optimale foerageer strategie opleveren (Goulson, 1999) waarbij het mes soms aan twee kanten snijdt. Naast dat de bij geen tijd verspeelt aan niet-belonende bloemen (Koltermann, 1969 in Goulson, 1999; Barth, 1985) kan het net zo goed zijn dat ze de meer belonende bronnen van voedsel negeert (Wells & Wells 1983, 1986; Wells *et al.*, 1992; Hill *et al.*, 1997). Bloemconstantheid blijkt dus vaak niet absoluut te zijn, en bijen zullen nu en dan andere bloemen bezoeken tijdens een foerageervlucht, waarschijnlijk om veranderingen in het voedselaanbod te kunnen detecteren (Heinrich, 1979; Goulson, 1999). Met name hommels springen hierbij in het oog. Veel experimenten laten zien dat zij veelvuldig meerdere soorten per foerageervlucht bezoeken (Kratochwil & Kohl, 1988; Leonhardt & Blüthgen, 2012).

Bloembebruik door bijen

Studies naar de relaties tussen bijen en hun waardplanten tonen aan dat de foerageerbesluiten van bijen zijn gebaseerd op de kwaliteit (Heinrich, 1979; Goulson, 1999; Collevatti *et al.*, 2000), structuur (Roubik, *et al.*, 1982), en distributie (Heinrich, 1979; Cartar & Real, 1997) van deze grondstoffen. Met andere woorden; planten moeten bijen stuifmeel en nectar aanbieden waarmee de bij in staat kan worden gesteld zichzelf en haar nageslacht te voeden, de bij moet over de juiste vaardigheden beschikken om nectar en stuifmeel te vergaren uit, soms complexe, bloemvormen, en planten moeten zich bevinden binnen de actieradius van de bij.

Foerageerstrategieën

In een landschap waarin waardplanten niet overal evenredig beschikbaar zijn, staan bijen voor de lastige taak om zo efficiënt mogelijk stuifmeel en nectar te verzamelen (figuur 2; Goulson, 1999). Om het nog complexer te maken is er, naast de heterogene verdeling van planten, vaak ook nog eens sprake van een clustering van meerdere bloemen of bloemschermen per plant, en/of meerdere bloemen per bloemscherm (Goulson, 1999). Daar bovenop komt nog eens het gegeven dat bloemen een variabele hoeveelheid nectar en stuifmeel genereren (Pleasants & Zimmerman, 1979; Zimmerman, 1981; Brink, 1982) die ook nog eens (onvoorspelbaar) gebruikt worden door andere bestuivers (e.g. Thomson *et al.*, 1982). Op welke regels baseren bijen hun keuzes tijdens het foerageren?

Goulson (1999) geeft een beschouwing van twee foerageermodellen die het gedrag van bestuivers goed verklaren: de ideale vrije distributie (Fretwell & Lucas, 1970) en de marginale waarde theorie (Charnov, 1976).

De ideale vrije distributie voorspelt dat foeragerende bijen zich zo over voedselbronnen verdelen dat de proportie verzamelende individuen evenredig is aan de mate van opbrengst van een bepaalde bedekking met bloemen; de verhouding bijen tot nectar/stuifmeel opbrengst is onafhankelijk van de grootte van een pluk bloemen (Fretwell & Lucas, 1970). We verwachten dus wel meer bijen op plekken waar de opbrengst hoog is, dan op plekken waar deze laag is, maar niet in zulke proporties dat de bijen op de plekken met een hoge opbrengst meer voedsel kunnen innemen ten opzichte van de bijen op minder profitabele plekken (doordat bloemen bijvoorbeeld eerder gelegeerd worden door andere bestuivers).

Vervolgens zou een bij, volgens de marginale waarde theorie, een lap moeten verlaten zodra de mate van voedselinname onder dat van de lap als geheel valt (Charnov, 1976). Hiermee kan de optimale duur van een bezoek worden voorspeld, mits de mate waarin het zich voor de bij loont in een lap te blijven en de gemiddelde vliegtijd tussen lappen bekend zijn.

Goulson (1999) concludeert hieruit dat de strategieën die bijen volgen er op gericht zijn de verwachte opbrengst van het volgende bloembezoek te verhogen. Dit doen ze door bloemen die reeds bezocht zijn te vermijden, door voor meer profitabele individuele planten en bloemen van dezelfde



Figuur 2. Een breed aanbod aan planten plaatst bijen voor lastige keuzes waaruit complex gedrag voortkomt. Op welke eigenschappen van planten gaan bijen af en hoe lang houden ze vast aan hun keuze voor een bepaalde soort? Foto: een berm in Westeind, Dymphy Seegers.

soort te kiezen, en door meer profitabele soorten te selecteren, onder het gegeven dat hun kennis van alle beschikbare opbrengsten incompleet is.

Hierbij spelen limitatie door de eigen lichaamsgrootte en een mate van energetische optimalisatie tijdens het foerageren een belangrijke rol (Greenleaf, *et al.*, 2007). Het is dus ook niet verwonderlijk dat vliegafstanden tussen plukjes voedsel worden geoptimaliseerd (Witham, 1977) en bijen meer tijd spenderen op kwantitatief hoog profitabele plekken (Heinrich, *et al.*, 1977).

Socialiteit

De sociale omgeving van een soort is een andere dimensie die foerageerbesluiten beïnvloed. Zo maakt het rekruteringsysteem van honingbijen (von Frisch, 1967; Seeley *et al.*, 1991) het overbrengen van precieze locaties van grondstoffen mogelijk. Terugkerende hommels verspreiden de geur van een voedselplant en stimuleren daarmee het foerageergedrag van nestgenotes (Dornhaus & Chittka, 2001). Dit zou de foerageerefficiëntie kunnen vergroten, ook omdat honingbij- en hommelmeksters zich niet of nauwelijks hoeven te bekommeren om "overige" taken als paren en nestconstructie.

De noodzaak om in een complexe sociale omgeving te kunnen functioneren is verder in verband gebracht met verbeterde cognitieve capaciteiten vergeleken met solitaire soorten (Dukas & Real, 1991; Campan & Lehrer, 2002). We kunnen daarom verschillende foerageerpatronen verwachten van soorten waarbij de grootte en/of de sociale organisatie verschilt (Gathmann & Tschamntke, 2002; Steffan-Dewenter, *et al.*, 2002; Jha & Vandermeer, 2009; Wojcik & McBride, 2012).

Paletbreedte

Alhoewel de individuele foerageerkeuzes van een bij ons inzichten geven in de bestuiving van planten vormen zij niet altijd een directe weerspiegeling van het palet aan planten dat daadwerkelijk gebruikt wordt door een bepaalde soort; sterke bloemconstantheid staat niet gelijk aan specialisme.

Zo bevatten de stuifmeelladingen van individuele honingbijen en wormkruidbijen in veel gevallen stuifmeel van maar 1 plantensoort terwijl het palet dat gebruikt wordt door de soorten zeer sterk verschilt: honingbijen zijn uitgesproken generalisten terwijl wormkruidbijen zijn gespecialiseerd op enkele composieten (Free, 1963; Kratochwill & Kohl, 1988; Esser 2005; Peeters *et al.*, 2012; Leonhardt & Blüthgen, 2012). Ook indien individuen relatief vaak wisselen van plantensoort kunnen meerdere individuen samen een verschillend verhaal vertellen: zo verzamelen zowel sachembijen als hommels stuifmeel van relatief veel verschillende planten per individu. Als soort beperken sachembijen zich echter tot maar een paar plantensoorten (Stone, 1994; Peeters *et al.*, 2012) en foerageren hommels op een breed palet (Free, 1970; Kratochwill & Kohl, 1988; Raine & Chittka, 2007; Peeters *et al.*, 2012; Leonhardt & Blüthgen 2012).

Bijen maken dus keuzes op *individueel niveau*: **bloemconstantheid**, en *soortsniveau*: **paletbreedte**, en beide keuzes doen er toe voor de betrokken plantensoorten. Deze keuzes op soortsniveau maken ook duidelijk dat de algemene foerageerstrategie (het verhogen van de verwachte opbrengst bij het volgende bloembezoek) voor verschillende soorten verschillende implicaties oplevert ook al bevinden ze zich in hetzelfde habitat. Niet elke soort rekent namelijk dezelfde planten tot haar palet.

Doel en onderzoeksvragen

Binnen de ecosysteemdienst bestuiving ligt het gebruik van planten door bijen ten dele aan de basis van een succesvolle bevruchting en zaadzetting. Twee factoren zijn belangrijk bij het bloembebruik van planten door bijen: de bloemconstantheid, en paletbreedte (of diversiteit). Gezien de verscheidenheid aan bijensoorten mogen we verwachten dat ook het bloembebruik tussen soorten verschilt, waarschijnlijk parallel aan lichamelijke en sociale verschillen.

Ook de omgeving waarin een plant zich bevindt kan bepalend zijn voor het gebruik van deze specifieke plant door bijen. Het aanbod op de vangstlocatie van een stuifmeel verzamelende bij zou, wederom afhankelijk van de soort, wel of niet weerspiegeld kunnen worden in het verzamelde stuifmeel. Dit impliceert ten eerste dat, indien een bloembezoek geobserveerd wordt, dit geen garantie biedt voor het daadwerkelijk aantreffen van grote hoeveelheden stuifmeel van die specifieke plant. Ten tweede kan het bijvoorbeeld zo zijn dat op locaties met een groter aanbod aan waardplanten, de diversiteit van de stuifmeelladingen, van op deze locaties gevangen bijen ook groter blijkt, vergeleken met schaarsere locaties.

In overeenstemming met de voorgaande aannames zijn de volgende vragen geformuleerd, die de manier waarop bestuiving plaatsvindt in Leeuwarden moeten verhelderen:

1. Hoe verschilt de bloemconstantheid tussen soorten?
2. Hoe verschilt de diversiteit van stuifmeelpaletten tussen soorten?
3. In welke mate correspondeert het aangetroffen stuifmeeltype met de waardplantobservatie?
4. Hangt het aantal verzamelde stuifmeeltypen samen met het aanbod aan waardplanten?

Bijensoorten

Bijen vormen een soortenrijke groep insecten met tenminste 16.000 beschreven soorten wereldwijd (Danforth *et al.*, 2006) waarvan er 358 zijn waargenomen in Nederland (Peeters *et al.*, 2012). Een overzicht van de levensstrategieën benut door deze soorten is hieronder beschreven.

Honingbijen

Honingbijen (*Apis mellifera*) zijn obligaat sociaal en kennen we in Nederland, op enkele uitzonderingen na, alleen als gedomesticeerde dieren die kunstmatige nestkasten bewonen die beheerd worden door imkers (figuur 3). Er is in dit land waarschijnlijk geen sprake van een zelfstandige wilde honingbijpopulatie.

Nieuwe honingbijvolken ontstaan vaak tegen het einde van de zomer met het uitvliegen van de oude koningin. Dit uitvliegen wordt geforceerd door de werksters die de timing van het verschijnen van nieuwe koninginnen bepalen. De oude koningin kan zo plaats maken voor één van haar dochters. Bij wijze van startkapitaal vertrekt met de oude koningin ook de helft van de aanwezige werksterpopulatie om ergens anders een nieuwe kolonie te stichten. Meerdere nieuwe koninginnen kunnen hetzelfde moedernest verlaten waarbij elk een aandeel van de aanwezige werksterpopulatie met zich meeneemt. Wederom zijn het de werksters die de nieuwe koninginnen aansporen te vertrekken. Uiteindelijk zal een volk echter een punt bereiken waarop nieuwe delingen een te grote verzwakking zouden betekenen. Hierop staan de werkster het een nieuwe koningin toe (ze sporen haar niet aan het nest te verlaten), haar koninginzusters te doden waarna de overwinster het nest van haar moeder erft. (Peeters *et al.*, 2012).

Een uitvliegende groep honingbijen met koningin wordt een zwerm genoemd en deze hangt vaak een tijd lang aan bijvoorbeeld een boomtak in de open lucht terwijl verkenners uitvliegen op zoek naar een nieuwe nestlocatie. Zodra een locatie is gekozen (van nature een holte in een boom of rots) wordt begonnen met de constructie van raten om nectar in op te slaan die vanuit het moedervolk is meegenomen. Op deze voorraad wordt de winter doorstaan. (Peeters *et al.*, 2012).

Imkers proberen vaak het uitzwermen van volken in een eerder stadium te voorkomen door volken meer groeimogelijkheden te geven, bijvoorbeeld middels het toevoegen van meer lege raten, of door volken te splitsen en een nieuwe koningin te introduceren in het koninginloze volk. Indien een volk toch begint te zwermen zijn imkers vaak goed instaat een volk weer terug te halen door deze te vangen of vlakbij de hangplaats van de zwerm een lege kast aan te bieden. (Peeters *et al.*, 2012).

Zodra in het voorjaar de temperatuur zo rond de 12°C komt, voeren de bijen hun reinigingsvlucht uit waarbij ze zich ontdoen van hun uitwerpselen, iets dat ze, vanwege de hygiëne, alleen buiten doen. Vervolgens wordt gedurende de rest van de lente, zomer en late herfst stuifmeel (waarmee volgende generaties werksters, mannelijke bijen of darren, en toekomstige koninginnen worden groot gebracht) en nectar (waarvan honing wordt gemaakt zodat het volk de volgende winter kan overbruggen) verzameld. (Peeters *et al.*, 2012).

De werksters vervullen, naargelang hun leeftijd en de behoeften van een volk, verschillende taken. In de regel zijn de jongsten actief in de schoonmaak en verzorging van de larven en koningin, waarna ze vervolgens zullen promoveren naar bouwsters van raten, en voedselverwerkster (aannemen van nectar- en stuifmeelvoorraden), en tenslotte foerageerster. In de zomer leven werksters zo'n twee weken, bijen die de winter overbruggen houden het zes tot acht maanden vol. (Peeters *et al.*, 2012).

Darren worden opgevoed in grotere cellen dan de doorsnee werkster en dienen maar 1 doel: de voortplanting. Ze zijn niet in staat zelf voedsel op te nemen en zijn dus volledig afhankelijk van hun zussen voor hun energie. Jonge koninginnen en darren



Figuur 3. Honingbijen zijn in Nederland aangewezen op de imkerij voor hun voortbestaan. Ze worden gehouden in nestkasten op bijenstanden verspreid over het hele land. Foto: bijenstand bij de Potmarge, Marcel Rekers.

paren buiten op zogenaamde "ontmoetingsplaatsen". Voor de succesvolle dar betekent dit het einde van zijn leven; het uitstulpen van de penis vernielt zijn achterlijf waardoor hij sterft. Ook darren die blijven terugkeren naar het nest blijven niet lang leven maar worden uiteindelijk door de werksters verjaagd. (Peeters *et al.*, 2012).

Jongen koninginnen worden groot gebracht in speciale verlengde koninginnencellen of doppen. In tegenstelling tot darren paren zij veelvuldig. Voor hun is het namelijk noodzakelijk zoveel mogelijk werksters te kunnen voortbrengen en aangezien zij later in hun leven niet meer zullen paren krijgen zij daarvoor maar één seizoen de kans. Koninginnen leven uiteindelijk zo'n 4-6 jaar. (Peeters *et al.*, 2012).

Hommels

Nederland kent 29 soorten hommels waarvan er 22 sociaal leven, en 7 bekend staan als koekoekshommels. Alle in Nederland voorkomende hommels behoren tot hetzelfde genus: *Bombus*. In Leeuwarden zijn sinds 1870 10 hommelsorten waargenomen (Koster, 2001; Peeters *et al.*, 2012; Gerritsen *et al.*, 2013). De levenscyclus van hommels begint als volgt: geïnsemineerde vrouwtjes (koninginnen) verschijnen, na een winterslaap, in het voorjaar en stichten op een geschikte locatie (variërend van verlaten zoogdiernesten en boomholtes tot vogelkastjes, figuur 4) een nest, waaruit meerdere cohorten werksters voortkomen. Deze gaan vooraf aan een nieuwe geslachtelijke generatie, bestaande uit mannetjes en koninginnen in spé, die later in het jaar actief is. In Nederland worden de volgende klassen onderscheiden voor volksgrootte: klein (<50 individuen), middelgroot (51-150), groot (151-400), zeer groot (>400). (Peeters *et al.*, 2012).

Het moment waarop de koningin aanvangt met het produceren van mannetjes valt samen met het opkweken van nieuwe koninginnen door de werksters, die enkele larven meer dan 3 keer zoveel voedsel toedienen dan gebruikelijk. Dit omslagpunt betekent meestal ook dat de productie van werksters stil valt. Volken hebben verschillende omslagpunten in het seizoen. In de regel produceren de volken die vroeg omslaan meer mannetjes en de volken die laat omslaan meer nieuwe koninginnen. (Peeters *et al.*, 2012).



Figuur 4. Hommels leven in veelal in sociaal verband waarbij nesten zowel onder als boven de grond worden gebouwd. Op de foto is een akkerhommel (*Bombus pascuorum*) nest per ongeluk bloot gelegd. Meerdere werksters en broedcellen zijn daardoor zichtbaar: Michiel van Welsem.

Zodra de geslachtelijke generatie geproduceerd is verliest de stichtster langzaam haar dominante positie ten opzichte van de werksters, die daardoor zelf een gooi doen naar voortplantingssucces. Aangezien zij niet bevrucht zijn is het produceren van mannetjes hun enige optie. Alle bijen, en ook mieren en wespen, planten zich namelijk voort via een haplo-diploïde systeem waarbij vrouwtjes geboren worden uit bevruchte eitjes en mannetjes uit onbevruchte eitjes. Dit systeem vormt een van de fundamenteën van het ontstaan van (hoog ontwikkeld) sociaal gedrag bij sommige bijen- en wespen-, en alle mierensoorten doordat sterke zuster-zuster relaties samenwerking tussen individuen stimuleert (Johnstone *et al.*, 2012). Voor de hommelskolonies betekenen de rebellerende werksters, die dus niet worden bevrucht, het einde van de samenwerking. Langzaam neemt de cohesie af en valt het volk uiteen, waarna er conflicten ontstaan tussen werksters en de koningin en tussen werksters onderling. (Peeters *et al.*, 2012).

Niet alle hommelsorten kennen een sociale levenswijze, er zijn ook parasitaire soorten die de nesten van sociale soorten overnemen. Deze soorten noemen we obligaat parasitair, hun biologie staat alleen een parasitaire levenswijze toe. Nestovernames door koekoekshommels vinden plaats nadat de eerste werksters zijn geproduceerd door de stichtende koningin. De koekoekshommel dringt het nest binnen en legt haar eigen eieren (waaruit alleen mannetjes en koninginnen in spé voortkomen) in cellen die ze zelf bouwt met de reeds aanwezige was. De koekoekslarven worden vervolgens gevoed door de werksters van de aanwezige koningin. Het binnendringen kan zowel vreedzaam als met veel geweld plaats vinden.

Dat zelfde geldt voor het gedrag richting de residerende koningin: soms wordt deze verjaagd of doodgestoken, soms leven beide soorten vreedzaam samen. (Peeters *et al.*, 2012).

Wilde bijen

In Nederland leven 328 soorten wilde bijen verdeeld over 35 genera waarvan 75 soorten uit 19 genera sinds 1870 zijn waargenomen in Leeuwarden (Koster, 2001; Peeters *et al.*, 2012; Gerritsen *et al.*, 2013). Ongepaarde adulten of imago's verschijnen gedurende het voorjaar en/of de zomer, paren, en produceren nageslacht dat ofwel het volgende jaar in hetzelfde seizoen, of het volgende seizoen in hetzelfde jaar verschijnt. In het laatste geval is er dus sprake van 2 generaties per jaar zoals bij bijvoorbeeld de tweekleurige zandbij (*Andrena bicolor*) (Peeters *et al.*, 2012). Overwintering vindt bij deze soorten plaats als larve of adult in de cocon. Bij sommige soorten zijn het echter de volwassen geïnsemineerde vrouwtjes die overwinteren en zo, in vergelijking met de hierboven beschreven cyclus, de nestbouw en eileg als het ware uitstellen tot in het volgende jaar.

Om nageslacht te kunnen voortbrengen moeten mannetjes toegang tot vrouwtjes bewerkstelligen. Vanuit een technisch oogpunt bezit de laatste groep namelijk de limiterende "grondstof": onbevuchte eicellen, dit in tegenstelling tot de relatief makkelijk te produceren zaadcellen. Hierdoor ontstaat competitie om de schaarse eicellen en mannetjes hanteren verschillende strategieën in deze competitie waaronder (Alcock *et al.*, 1987):

- Afhankelijk van het aantal paringen dat een vrouwtje toestaat is er selectiedruk om, ofwel het eerste mannetje te zijn dat met een enkel vrouwtje paart (als het vrouwtje maar met één man paart), of wel het laatste mannetje te zijn dat met een enkel vrouwtje paart (als het vrouwtje met meerdere mannen paart).
- Afhankelijk van het aantal rivalen, de nestdistributie, en habitat eigenschappen, kiezen mannetjes er voor om ver te patrouilleren (veel rivalen, nesten en voedsel ruim verspreid) of om een klein territorium te verdedigen (weinig rivalen, nesten en voedsel geaggregeerd).

Na de bevruchting volgt het vrouwtje, afhankelijk van de soort, een van de volgende strategieën (Peeters *et al.*, 2012): Bij sommige soorten gaat ze opzoek naar een plek om te overwinteren (hibernaculum). Dit komt voor bij sociale soorten als groefbijen (*Lasioglossum*) en enkele solitaire soorten als de blauwe ertsbij (*Ceratina cyanea*). Andere, solitaire, soorten als zandbijen (*Andrena*) en behangersbijen (*Megachile*), beginnen de constructie van een nest waarbij cellen geproviandeerd worden en eileg plaats vindt. Tenslotte is er ook een groep, koekoeksbijen zoals wespbijen (*Nomada*) en tubebijen (*Stelis*), die op zoek gaan naar een gastheernest om te parasiteren.

Sociale wilde bijen

In Nederland zijn sociale wilde bijen (hommels uitgesloten) beperkt tot de genera *Lasioglossum* en *Halictus* (Peeters *et al.*, 2012). Deze groefbijen laten een breed scala aan sociaal gedrag zien, van solitair tot primitief eusociaal (hoog sociaal), waarbij de primitief eusociale cyclus plaats vindt zoals door Soucy (2002) beschreven voor de, ook in Leeuwarden voorkomende roodpotigegroefbij (*Halictus rubicundus*), welke veel overeenkomsten vertoont met die van sociale hommels: geïnsemineerde vrouwtjes van het sociale type verschijnen na de winterperiode en starten de constructie van een nest en het verzamelen van stuifmeel en nectar waarmee ze de eerste generatie (75-100% vrouwelijk) groot brengen. Zodra deze generatie is uitgekomen beperkt de koningin haar taken tot het leggen van eieren en het bouwen van broedcellen terwijl de werksters zich bezighouden met het verzamelen van bouwstoffen voor de tweede generatie. Deze tweede generatie bevat meer mannetjes (60%) dan vrouwtjes (40%) en deze individuen verspreiden zich, paren vervolgens, en tenslotte zoeken de vrouwtjes een plek om de winter door te komen. De mannetjes sterven. Solitaire leden van *H. rubicundus* produceren maar één generatie die ook voornamelijk uit mannetjes bestaat ($\pm 60\%$) en waarvan het uitkomen samenvalt met dat van de tweede generatie van de sociale types.



Figuur 5. Veel wilde bijen graven hun eigen nest in allerlei typen open grond, ook tussen de straatstenen in een woonwijk (Achter de Hoven)
Foto: Tim van der Sluis.

Solitaire wilde bijen

Met uitzondering van honingbijen, hommels, en sommige soorten groefbijen, zijn wilde bijen in Nederland solitair (Peeters *et al.*, 2012). Maar sommige van deze solitaire soorten nestelen wel in dichte aggregaties (e.g. Batra, 1978) en delen soms zelfs hun nesten (e.g. Eickwort, 1975). Beide gedragingen worden beschouwd als vroege stadia van sociaal gedrag (Schwarz *et al.*, 2007). De solitaire genera zijn onder te verdelen in groepen met eenzelfde neststrategie waaronder: soorten die ondergronds nestelen (tunnel-gravende bijen: figuur 5) en soorten die bovengronds nestelen (holte-nestelende soorten die o.a. gebruik maken van oude kevergangen, verlaten slakkenhuizen, of zelf holte creëren) (Peeters *et al.*, 2012). Bovengronds nestelende soorten kunnen verder onderverdeeld worden naar gelang de materialen die ze gebruiken voor de nestconstructie: bladeren (behangersbijen *Megachile*), zand (metselbijen *Osmia*) of hars (tronkenbijen *Heriades*) (Peeters *et al.*, 2012). Alhoewel het maken van onderscheid tussen verschillende nestgildes nuttig kan zijn om de soortensamenstellingen van bijen te bestuderen (Potts *et al.*, 2005) zijn er verschillende soorten die zowel onder- als bovengronds nestelen (Peeters *et al.*, 2012). Nesten worden alleen door vrouwtjes gebouwd.

Koekoeksbijen

Parasitair gedrag onder bijen kent vele gedaanten: soorten beroven elkaars stuifmeelvoorraden (kleptoparasitisme), nemen de nesten van soortgenoten over, vaak nadat het eigen nest verloren is gegaan (intraspecifiek broedparasitisme), en maken gebruik van de inspanningen van andere soorten (interspecifiek broedparasitisme). Deze laatste vorm kent zowel soorten die zich incidenteel bezondigen aan parasitisme (facultatief parasitair) en soorten wiens biologie geen andere levensstijl toelaat (obligaat parasitair). Als we het over koekoeksbijen hebben, beschouwen we alleen de obligaat parasitaire soorten. (Peeters *et al.*, 2012).

De verschillende soorten koekoeksbijen staan voor min of meer dezelfde problemen: ze moeten het nest van een gastheer lokaliseren, en vervolgens in dit nest zien te geraken zodat ze hun eieren in een geschikte broedcel kunnen leggen. Koekoeksbijen kennen zowel soorten die zich volledig op een gastheer hebben gespecialiseerd als soorten die meerdere gastheren het leven zuur maken. In het laatste geval is er echter wel vaak sprake van een hoofdgastheer waarop de meeste individuen van de desbetreffende parasiet zich richten. In vergelijking tot niet-parasitaire soorten dragen koekoeksbij vrouwtjes meer volgroeide eieren met zich mee (Alexander & Rozen, 1987) en leggen ze ook vaak meerdere eieren per geïnfecteerde broedcel.

Voor het lokaliseren van een gastheernest wordt voornamelijk afgegaan op geursignalen onder andere afkomstig van de stuifmeelvoorraad. Soorten zijn te onderscheiden naar de manier waarop vervolgens toegang wordt verkregen tot de broedcel: er zijn soorten die binnensluipen in een broedcel die nog in aanbouw is, en er zijn er die inbraak plegen op reeds gesloten broedcellen. (Peeters *et al.*, 2012).

In de broedcel voltrekt zich vervolgens het volgende tafereel: de uitgekomen larve gaat, zodra deze het mobiele stadium heeft bereikt, op zoek naar de gastheer- en overige larven (waaronder eventueel broers, zussen, overige parasitaire larven), en vernietigt deze. Dit kan zowel, afhankelijk van de soort, direct na het uitkomen gebeuren (1^e larvale stadium) of nadat de koekoeklarve eerst van de stuifmeelvoorraad heeft gegeten en enkele malen is vervelt (3^e of laatste stadium). Waar de larve in de overige stadia is aangepast op het eten van de stuifmeelvoorraad zijn ze in deze stadia, met hun vergrote en naar voren gerichte kaken, speciaal uitgerust om andere larven te doden. Bij het bloedbijen *Sphecodes* zijn het de volwassen vrouwtjes die de gastheerlarve, na inbraak, verwijderen. Na de stuifmeelvoorraad opgegeten te hebben verpopt de larve en vliegt, afhankelijk van de soort, in het voorjaar of najaar de nieuwe generatie koekoeksbijen uit. Deze individuen paren waarna de cyclus opnieuw begint. Voor de soorten die in het najaar uitvliegen geldt dat de bevruchte vrouwtjes eerst nog overwinteren voordat ze opzoek gaan naar nieuwe gastheernesten. (Peeters *et al.*, 2012).

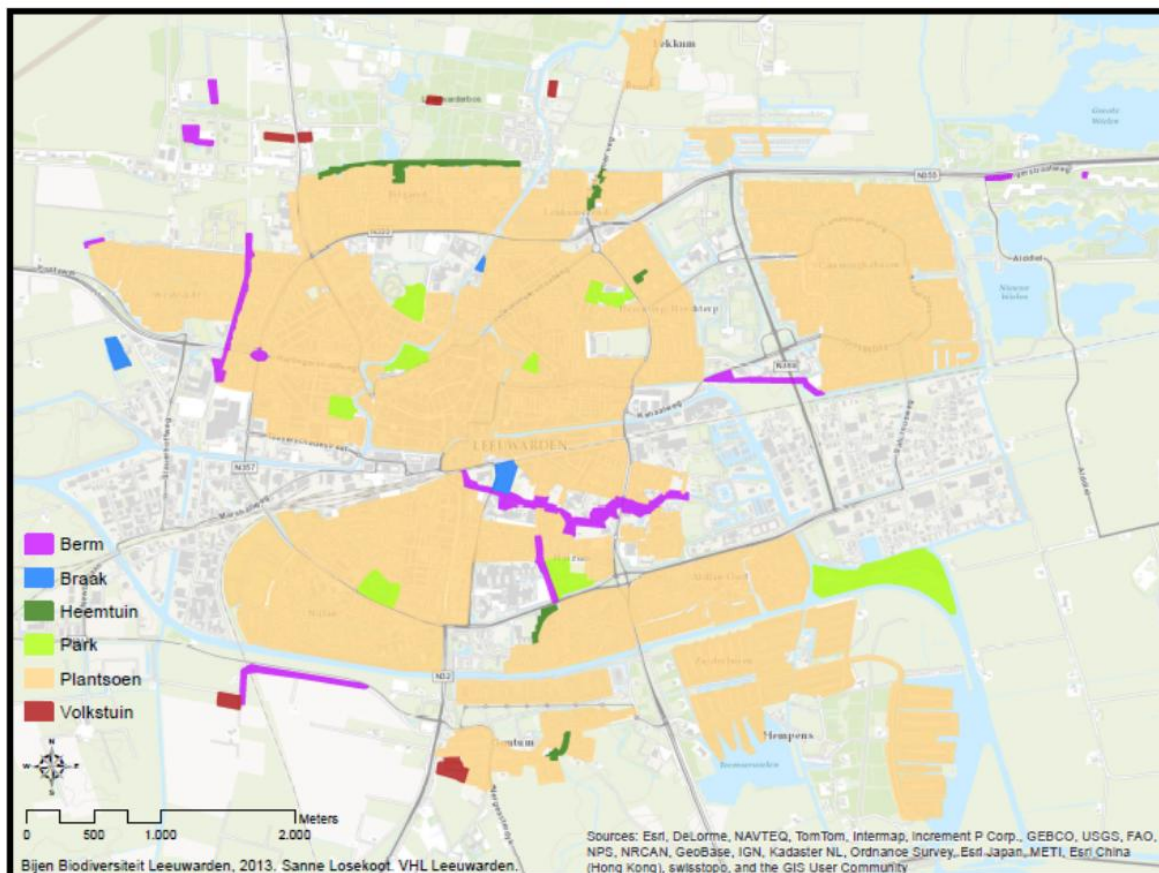
Onderzoekslocatie

Leeuwarden is de hoofdstad van de noordelijke provincie Fryslân en herbergt ongeveer 93.000 inwoners. Fryslân bestaat geografisch gezien (naar Hennekens *et al.*, 2010) voornamelijk uit zeekleigronden welke een brede strook langs de waddenkust vormen. Achter deze zeekleistrook vinden we, met name aan de westkant van de provincie, laagveengebieden waar op een enkele plek ook pleistocene afzettingen aan de oppervlakte komen. Het overige deel van Fryslân wordt bedekt door een keileemplateau dat zich uitstrekt tot de grens tussen Drenthe en Overijssel. Leeuwarden bevindt zich op de overgang tussen de zeekleistrook en de laagveengebieden en dit heeft consequenties voor de aanwezigheid van flora en fauna. Voor bijen in Nederland betekent dit in de regel een lagere diversiteit vergeleken met andere geografische regio's (Peeters *et al.*, 2012).

Stedelijke omgevingen vormen in potentie geschikt bijenhabitat aangezien de meeste facetten die verloren zijn gegaan in agrarische omgevingen gedurende de afgelopen 40-50 jaar, in enige vorm wel behouden zijn gebleven in steden: diversiteit aan bloeiende planten (voedsel), en structurele elementen als open grond en holtes (nestgelegenheid), beiden op zowel openbaar als privéterrein. Daarnaast kennen steden een verhoogde omgevingstemperatuur vergeleken met het omliggende gebied (Oke, 1973), iets dat voor insecten positief zou kunnen uitpakken. Studies naar bijen in steden zijn echter schaars vergeleken met studies naar bijen in ander habitat (Hernandez *et al.*, 2009).

Maar, gezien de toenemende verstedelijking in de wereld en het verlies aan contact met de natuur dat daarmee gepaard kan gaan, is het bestuderen van bijen in de stad wel degelijk belangrijk. Het vergroot onze kennis op het gebied van urbane ecologie en genereert handvaten voor voorlichting en educatie van mensen die normaal gesproken niet gauw met natuur in aanraking zouden komen.

Binnen Leeuwarden zijn bijen geïnventariseerd op 81 locaties die onder te verdelen zijn in zes habitattypen, te weten: heemtuinen, parken, volkstuinen, bermen, braakliggende terreinen, en plantsoenen (kleine park-achtige elementen in woonwijken) (figuur 6).



Figuur 6. Kaart van Leeuwarden met daarop de onderzochte locaties weergegeven per habitattypen. Realisatie: Sanne Losekoot.

Materiala en methode

Binnen de uitvoering van het onderzoek kunnen drie facetten worden onderscheiden: het vangen en tot op soort determineren van bijen, het prepareren, bekijken, tellen, en determineren van stuifmeel, en ten slotte het analyseren van de verkregen data.

Bijen vangen en determineren

Het Bijenproject Leeuwarden 2013 registreerde en verzamelde bijen in Leeuwarden, gebruikmakend van insectennetten (ø 30cm) gedurende het voorjaar en zomer van 2013 (rapportage volledige project: Gerritsen, *et al.*, 2013). Gevangen bijen werden in plastic potjes (ø 2-3 cm) gestopt ter identificatie en, om dubbeltellingen te voorkomen, pas vrijgelaten nadat een locatie volledig was bemonsterd. Indien een waarnemer over de juiste kennis beschikte werd ook het eventuele waardplantgebruik van de gevangen bij genoteerd, evenals alle bloeiende planten op de vanglocatie. Er kon dus niet van alle bijen worden vastgesteld op welke plant deze foerageerde en op niet alle vangstlocaties zijn bloeiende planten genoteerd.

Bijen waarvan identificatie in het veld niet tot op soortsniveau kon worden gerealiseerd werden verzameld en gedood. Deze individuen werden in het lab door de projectgroep geïdentificeerd tot op soortsniveau (voor de genera: zandbijen *Andrena*; sachembijen *Anthophora*; wolbijen *Anthidium*; hommels *Bombus*; klokjesbijen *Chelostoma*; zijdebijen *Colletes*; maskerbijen *Hylaeus*; slobkousbijen *Macropis*; behangersbijen *Megachile*; dikpootbijen *Melitta*; wespbijen *Nomada*; metselbijen *Osmia* en tubebijen *Stelis*) gebruikmakende van beschikbare tabellen (www.nev.nl/hymenoptera). Bij de hommels is er geen onderscheid gemaakt tussen aardhommels (*Bombus terrestris*) en veldhommels (*B. lucorum*). In het vervolg van dit verslag word naar dit soortenpaar gerefereerd als aardhommel (*B. terrestris*). Al het gedetermineerde materiaal is gecontroleerd door dhr. A. Koster die zelf de soortsdeterminatie van de groefbijen (*Lasioglossum*, *Halictus*) voor zijn rekening nam. Een referentiecollectie wordt bewaard op de Hogeschool van Hall Larenstein te Leeuwarden.

Stuifmeelpreparatie en telwijze

Stuifmeel van levende bijen, anders dan honingbijen en hommels, werd verzameld door het schudden van de potjes of door het stuifmeelverzamelapparaat van de bij (de scopa) tegen de wand aan te duwen. Voor honingbijen en hommels konden de stuifmeelladingen van de scopa's worden geduwd met behulp van een pin. Ook de bewegingen van de bijen zelf leidde soms tot het loskomen van een voldoende hoeveelheid stuifmeel voor analyse. Verder is er ook tijdens het spelden en identificeren stuifmeel verzameld van reeds dode bijen.

Preparatie van stuifmeel is uitgevoerd volgens van der Ham *et al.*, (1999) (zie figuur 7): stuifmeelladingen werden opgelost in een mix van water en kleurstof (Fuchsine) en aangebracht op een preparaat binnen de grenzen van een, met watervaste stift getekend, vierkant (ongeveer 1,5x1,5cm) waarna het overtollige water werd verdampt in een oven (40 °C). Op de van water ontdane preparaten werd een druppel vloeibare glycerine gel (verkregen middels een waterbad op 40 °C) aangebracht waarna een dekglasje volgde. De gehele preparatencollectie wordt bewaard op de Hogeschool van Hall Larenstein te Leeuwarden.



Figuur 7. Preparatie van stuifmeel in beeld. Het stappenplan verliep als volgt: na determinatie van de bijensoort werd deze van het stuifmeel gescheiden (1^e twee potjes). Het stuifmeel werd gemixt in een water/kleurstof mengsel en aangebracht op een dekglasje. Voor details zie tekst. Foto: Thijs Gerritsen.

Ter analyse van de preparaten werden transecten gecreëerd waarlangs minimaal 300 stuifmeelkorrels werden geteld voor statistische betrouwbaarheid (Cripps & Rust, 1989a, 1989b; Martins & Borges, 1999) en gedetermineerd (middels Hodges, 1984; Moore *et al.*, 1991; van der Ham *et al.*, 1999; Hesse *et al.*, 2009). Voor elk preparaat werd een beginpunt van een transect bepaald door het genereren van twee

getallen (www.random.org) waardoor een coördinaat op het preparaat kan worden verkregen, gebruikmakend van de kruistafel met nonius. Met de coin-flipper functie (www.random.org) is vervolgens de richting van het transect bepaald (kop: verticaal, munt: horizontaal). Vanuit het beginpunt liepen de transecten, afhankelijk van de richting, naar zowel boven als beneden of zowel naar links als rechts met een breedte van 25µm (de breedte van de schaalverdeling zichtbaar door de oculair). Alle korrels die tenminste de buitenste breedtelijn van de schaalverdeling raakten werden inbegrepen.

In het geval er meerdere transecten nodig waren om aan de minimale korreltelling te voldoen werd de richting van het 1^e transect gehandhaafd en vervolgens maar 1 getal gegenereerd (anders dan het getal dat gebruikt werd voor het eerste transect). Hiermee werd voorkomen dat transecten, binnen hetzelfde preparaat, elkaar konden kruisen waardoor dubbeltellingen werden voorkomen.

Getalsmatige analyse

Bij de berekening van stuifmeelpaet-diversiteit is gekozen voor de volgende indexeringen: Simpson, Shannon, en Fisher's Alpha verkregen middels het programma EstimateS (Colwell, 2006). Berekening van de indexeringen vond plaats op basis van het veelvuldig husselen van de geobserveerde data (100 randomisaties zonder terugplaatsing) waardoor het mogelijk is deze statistisch te analyseren.

Toetsing van de aangetroffen stuifmeeltypen per individu en verschillen tussen diversiteitsindexen werden uitgevoerd met univariabele variantie analyses ANOVA en, indien niet aan de homogeniteitsen van ANOVA werd voldaan, onafhankelijke monsters Kruskal-Wallis testen in SPSS (IBM, SPSS Statistics, Version 21). Voor de correlaties tussen bloeiende planten en verzamelde stuifmeeltypen per bij werd gebruik gemaakt van Pearson correlatie coëfficiënt en Spearman rank coëfficiënt. Om aan de voorwaarden voor normale verdeling van de Spearman rank coëfficiënt te voldoen werd een 10log-transformatie uitgevoerd op de stuifmeeltypen per bij.

Resultaten

Van 157 bijen, welke zijn gevangen tussen 24 april en 2 augustus 2013, zijn de stuifmeelladingen geanalyseerd (zie tabel 1). Hieronder bevonden zich 44 honingbijen (3 typen), 49 hommels (4 soorten), en 64 wilde bijen (6 genera).

Gedurende de onderzoek werd onderscheid gemaakt tussen drie typen honingbijen: individuen die direct in het veld zijn gevangen gedurende lente ($n=11$) en zomer ($n=13$) en naar de kast terugkerende individuen waarvan de herkomst onbekend is ($n=20$).

Voor de hommels betreft het de volgende soorten: tuinhommel (*Bombus hortorum*, $n=12$), steenhommel (*B. lapidarius*, $n=8$), aardhommel (*B. terrestris*, $n=17$), en akkerhommel (*B. pascuorum*, $n=12$).

Bij wilde bijen bestaan de 6 genera, met soorten in cursief, uit: Metselbijen (*Osmia rufa*, $n=12$), Zandbijen (*Andrena haemorrhoa*, *A. chrysosceles*, *A. bicolor*, *A. carantonica*, *A. fulva*, *A. angustior*, *A. tibialis*, en *A. nitida*, $n=23$), Behangersbijen (*Megachile willughbiella* en *M. centuncularis*, $n=6$), Groefbijen (*Lasioglossum sextrigatum* en *Lasioglossum spp.*, $n=7$), Sachembijen (*Anthophora plumipes*, $n=7$), en Zijdebijen (*Colletes daviesanus*, $n=9$).

Alle soorten staan landelijk bekend als polylectisch (=generalistisch bloemgebruik) met uitzondering van de zijdebijen (*Colletes daviesanus*) welke gespecialiseerd zijn op enkele composieten (Peeters *et al.*, 2012).

In de stuifmeelpreparaten van de onderzochte bijen zijn in totaal 40 stuifmeeltypen aangetroffen. Hiervan konden 28 stuifmeeltypen worden gedetermineerd variërend van geslacht (8 typen o.a. wilgen spp. *Salix*), familie (17 typen o.a. Lipbloemigen *Lamiaceae*), tot meerdere families (3 typen o.a. Leliefamilie *Liliaceae*, Lisfamilie *Iridaceae*) (zie bijlage I). De twee groepen die geïdentificeerd zijn binnen de Composietenfamilie (*Asteraceae*) zijn alleen gebaseerd op duidelijke verschillen in de korrels (zie bijlage I). 12 stuifmeeltypen (A t/m L) werden herkend als afzonderlijke taxonomische eenheid maar konden niet op naam worden gebracht (RTU methodiek: Oliver & Beattie, 1993).

Stuifmeeltypen en bloemconstantheid

Tussen de bijengroepen werden enkele verschillen gevonden in het totaal aantal verzamelde stuifmeeltypen (tabel 1). Ook het aantal typen die een bij uit een bepaalde groep gemiddeld verzamelde per foerageervlucht bleek te variëren.

In de scopaladingen van alle **honingbijen** zijn gemiddeld 1,86 (SEM 0,15) stuifmeeltypen aangetroffen uit 26 stuifmeeltypen waarvan er 1 niet in de overige bijengroepen is aangetroffen: berken spp. (*Betula*). Bij honingbijen werden relatief veel niet identificeerbare stuifmeeltypen aangetroffen: 12. 14 typen konden wel worden geïdentificeerd.

Voor **hommels** bedroeg het gemiddelde aantal stuifmeeltypen per monster 2,65 (SEM 0,22). Hommels verzamelden 31 stuifmeeltypen. Het aantal identificeerbare stuifmeeltypen bedroeg 21. De overige 10 typen konden niet worden geïdentificeerd. Er werden alleen typen aangetroffen die ook aanwezig waren bij wilde bijen en honingbijen.

Wilde bijen bedienden zich gemiddeld van 2,48 (SEM 0,16) stuifmeeltypen uit een palet van 33 stuifmeeltypen waarvan er 4 niet werden aangetroffen bij hommels en honingbijen: dennen spp. (*Pinus*), wilgen spp. (*Salix*), Ribesfamilie (*Grossulariaceae*), en Peperboompjesfamilie (*Thymelaeaceae*). Van de gevonden stuifmeeltypen konden er 24 wel en 9 niet worden geïdentificeerd.

Uit het gemiddelde aantal stuifmeeltypen per monster voor de verschillende bijengroepen valt op te maken dat hommels en wilde bijen relatief veel stuifmeeltypen verzamelen per foerageervlucht (een relatief lage bloemconstantheid). Daarmee vergeleken zijn honingbijen een stuk bloemconstanter.

Uit toetsing bleek dat hommels significant meer stuifmeeltypen verzamelden vergeleken met honingbijen: Kruskal-Wallis test ($X^2(2, n=93)=24.1, p=.025$).

Bijengroep		Honingbijen			Hommeis			Wilde bijen					
n		44			49			64					
Stuifmeeltypen		Germ SEM 1,86 0,15			Germ SEM 2,65 0,22			Germ SEM 2,48 0,16					
Subgroep	Veld lente	Veld zomer	Kast	Tuinhomeel	Akkerhomeel	Steenhomeel	Aardhomeel	Sachembij	Metselbij	Behangersbij	Groefbij	Zandbij	Zijdebij
n	11	13	20	12	12	8	17	7	12	6	7	23	9
Stuifmeeltypen	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM	Germ SEM
	2,82 0,23	1,92 0,24	1,3 0,16	3,92 0,51	2,67 0,4	2,63 0,42	1,76 0,22	3,57 0,48	3,42 0,45	2,83 0,31	2,29 0,47	1,96 0,2	1,56 0,24
Vlinderbloemigen		45,81 14,19	94,83 4,99	31,91 12,29	57,11 12,25	22,19 14,61	17,58 9,49		8,33 8,33	7,99 5,02	45,24 19,41		
Ranonkelfam., Papaverfam., Rataelaar spp.	19 10,10			8,03 8,03		27,34 15,74	29,02 11,24	0,36 0,36	37,23 8,93	7,89 7,89	9,42 7,65	5,12 4,38	
Kruisbloemigen	0,39 0,39	15,32 10,37			5,38 3,66	2,91 2,67	5,88 5,88		2,83 2,83	17,22 11,2	9,64 9,64	15,18 7,11	
Rozenfam., Esdoornfam.		23,08 12,16	5 5	10,26 5,74		11,98 11,98	5,88 5,88	5,22 4,31	14,75 7,78			46,07 10,27	
Composieten (paardenbloemen e.a.)	22,71 12,27		0,1 0,1		0,04 0,04	0,07 0,03			0,02 0,02	20,07 15,26		16,19 7,54	
Ruwbladigen	7,29 7,26			1,11 0,89	18,17 9,02		23,51 10,6	30,32 15,42	0,31 0,21			1,14 1,11	
Leliefam., Liefam.	42,63 13,77	0,02 0,02		4,47 3,17		0,32 0,32	0,02 0,02	8,64 8,5	5,73 5,56		0,04 0,04		8,69 6
Klokjes spp.					0,07 0,07	0,31 0,31				23,64 14,96			
Lipbloemigen		7,62 7,62		41,21 12,45	12,49 8,8			50,59 18,32	2,34 2,28				
Kaardenbolfam.				0,24 0,24	0,02 0,02			2,64 2,64	0,15 0,15				
Anjerfam.		0,07 0,07		0,66 0,5	0,11 0,08		0,12 0,12						
Linde spp.				0,63 0,63		0,07 0,07				2,49 2,49		0,3 0,3	
Heifam.							0,21 0,21		0,06 0,06			0,04 0,04	
Composieten (asters e.a.)						0,02 0,02				18,78 8,69	0,04 0,04		99,75 0,12
Grassenfam.		0,14 0,07	0,03 0,02			0,05 0,05	0,05 0,03						
Wegedoornfam.						24,93 16,32	11,55 7,91				14,18 14,18		
Populier spp.	0,06 0,06				6,3 6,3	0,04 0,04			2,58 2,58			1,3 1,3	
Paardenklastaniefam.				0,02 0,02			5,88 5,88		0,21 0,21			0,51 0,51	
Kamperfoeliefam.										0,03 0,03			
Berberisfam.	0,03 0,03											0,05 0,05	
Nachtschadefam.						9,76 9,76							
Teunisbloemfam.		7,52 7,52		0,74 0,74									
Hertshoofam.									0,81 0,81				
Dennen spp.											0,1 0,1		
Wilgen spp.									0,03 0,03				
Ribesfam.									0,48 0,48				
Peperhoempjesfam.									6,53 6,53				
Berken spp.	0,08 0,08												
Onbekend	0,64 0,64	0,02 0,02	0,003 0,01	0,06 0,07	0,03 0,07		0,02 0,03	0,19 0,36	1,72 3,23	0,18 0,6	1,71 4,4	0,45 1,48	0,02 0,04
Stuifmeeltypen onbekend		6	6	2	9	4	4	4	6	2	4	6	5
Stuifmeeltypen identificeerbaar (uniek)		8(1)	8	4	11	9	13	11	6	17(3)	7	7(1)	11
Totaal aantal stuifmeeltypen		14	14	6	20	13	13	15	10	23	9	11	17

Tabel 1. Monstergroottes (n) en gemiddeld aantal stuifmeeltypen ($\pm$ SEM) per bijengroepen en -soort met de gemiddelde percentages ($\pm$ SEM) van aangetroffen stuifmeeltypen per soort. De stuifmeeltypen zijn gerangschikt op frequentie van voorkomen van hoog (Vlinderbloemigen) naar laag (Berken spp.). Verder is per bijensoort het aantal onbekende, en bekende (plus unieke) stuifmeeltypen gegeven. Significante verschillen in het gemiddelde aantal stuifmeeltypen per bijengroep en soort zijn aangegeven in kleur (rood, groen, blauw), zwarte waarden verschillen niet significant van gekleurde waarden. Zie tekst voor significanties en gebruikte testen.

Honingbijen

Tussen de veldhoningbijen gevangen in de lente en zomer, en die gevangen voor de kast werd ook een verschil waargenomen in het totaal aantal verzamelde stuifmeeltypen, en het gemiddelde aantal per foerageervlucht (tabel 1).

Voor **lente veldhoningbijen**, zijn gemiddeld 2,82 (SEM 0,23) stuifmeeltypen aangetroffen. In totaal zijn er 14 stuifmeeltypen gevonden waarvan er 8 konden worden geïdentificeerd (waarvan 1 uniek: berken spp. *Betula*), en er 6 onbekend bleven. Lelies en Lissen (*Liliaceae*, *Iridaceae*) zijn het vaakst aangetroffen (gemiddeld 42,63% SEM 13,77) gevolgd door Composieten uit de paardenbloemgroep (*Asteraceae*: *Taraxacum*, *Cichorium*, *Hieracium*, *Lactuca*, *Sonchus*) (22,71% SEM 12,27).

Zomer veldhoningbijen verzamelden gemiddeld 1,92 (SEM 0,24) stuifmeeltypen uit een palet van 14 stuifmeeltypen. Hiervan konden er 8 worden geïdentificeerd en 6 niet. De meest dominante stuifmeeltypen betroffen Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) (45,81% SEM 14,19), Rozen en Esdoorns (*Rosaceae*, *Aceraceae*) (23,08% SEM 12,16), en Kruisbloemigen (*Brassicaceae*) (15,32% SEM 10,37).

Voor de **kasthoningbijen** ligt het gemiddelde aantal stuifmeeltypen op 1,3 (SEM 0,16) uit een totaal van 6 stuifmeeltypen (4 identificeerbaar, 2 niet). Alle 6 werden ook aangetroffen bij de veldhoningbijen. Verder lijken de kasthoningbijen zich sterk te richten tot Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) (94,83% SEM 4,99) vergeleken met alle andere bijen.

Er lijkt sprake van een trend waarbij bloemconstantheid afneemt van lente veldhoningbijen naar zomer veldhoningbijen naar kasthoningbijen. Deze laatste zijn duidelijk de meest bloemconstant.

Statistische analyse toont het volgende aan: het gemiddelde aantal stuifmeeltypen varieert significant tussen de drie groepen, bleek na toetsing middels ANOVA, ($F(2, 41)=13.6$, $p<.001$). Het aantal door lente veldhoningbijen verzamelde stuifmeeltypen is significant hoger vergeleken met zomer veldhoningbijen (Tukey Post-Hoc $p=.02$), en kasthoningbijen (Tukey Post-Hoc $p<.001$). Tussen zomerveldhoningbijen en kasthoningbijen werd er een verschil gevonden dat grenst aan significant (Tukey Post-Hoc $p=.075$).

Hommels

De variatie in het totaal aantal verzamelde stuifmeeltypen en het gemiddelde per foerageervlucht voor de vier hommelsorten wordt hieronder besproken (zie tabel 1).

De **tuinhommels** vertonen een gemiddeld aantal stuifmeeltypen van 3,92 (SEM 0,51) en maken in totaal gebruik van 20 stuifmeeltypen. De stuifmeeltypen die eruit springen zijn Lipbloemigen (*Lamiaceae*) (41,21% SEM 12,45) en Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) (31,91% SEM 12,29). Van de 20 typen konden er 11 worden geïdentificeerd en bleven er 9 onbekend.

Het gemiddeld aantal typen voor **akkerhommels** bedroeg 2,67 (SEM 0,4). Voor deze soort zijn met name Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) (57,11% SEM 12,25) aangetroffen (zie figuur 8). Ook Ruwbladigen (*Boraginaceae*) (18,17% SEM 9,02), en Lipbloemigen (*Lamiaceae*) (12,49% SEM 8,08) kwamen relatief vaak voor. In totaal werden 13 typen aangetroffen waarvan 9 identificeerbaar en 4 onbekend.

Voor **steenhommels** bedraagt het gemiddelde 2,63 (SEM 0,42) uit 13 stuifmeeltypen die allen geïdentificeerd konden worden. Dominante plantengroepen zijn Ranonkelfamilie, Papaverfamilie, en Ratelaar spp. (*Ranunculus*, *Papaveraceae*, *Rhinanthus*) (27,34% SEM 15,74), Wegedoornfamilie (*Rhamnaceae*) (24,93% SEM 16,32, hoger dan voor elke andere bijensoort), en Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) (22,19% SEM 14,61).



Figuur 8. Vlinderbloemigen (*Fabaceae*), zijn voor alle hommelsorten belangrijk. Foto: akkerhommel (*Bombus pascuorum*) op vogelwikke (*Vicia cracca*). Dymphy Seegers.

Ten slotte bedienen de **aardhommels** zich gemiddeld van 1,76 (SEM 0,22) stuifmeeltypen en in totaal van 15 stuifmeeltypen. Van deze 15 konden er 4 niet en 11 wel worden geïdentificeerd. Vooral Ranonkelfamilie etc. (*Ranunculus*, *Papaveraceae*, *Rhinanthus*) (29,02% SEM 11,24) en Ruwbladigen (*Boraginaceae*) (23,51% SEM 10,6) werden gevonden. In mindere mate zijn ook Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) (17,58% SEM 9,49) en Wegedoornfamilie (*Rhamnaceae*) (11,55% SEM 7,91) in trek.

Onder de hommels foerageerde de individuele tuinhommel op de meeste stuifmeeltypen, op enige afstand gevolgd door akker- en steenhommel, die beiden vergelijkbaar zijn in het aantal verzamelde typen. De aardhommel is de meest constante verzamelaar.

Deze variatie in het aantal pollentypes tussen de hommels bleek significant na toetsing middels een ANOVA, ($F(3, 45)=6.23$, $p=.001$). Het verschil tussen tuinhommels en aardhommels bleek significant (Tukey Post-Hoc, $p<.001$).

Wilde bijen

Net als bij de hommels en honingbijen bestaan er verschillen tussen de wilde bijen in het totaal en gemiddelde aantal verzamelde stuifmeeltypen (zie tabel 1).

Voor **sachembijen** zijn 10 stuifmeeltypen waargenomen met gemiddeld 3,57 (SEM 0,48) typen per monster. Van de 10 typen konden er 6 wel en 4 niet worden geïdentificeerd. Van de aangetroffen typen nemen Lipbloemigen (*Lamiaceae*) en Ruwbladigen (*Boraginaceae*) met respectievelijk 50,59% (SEM 18,32) en 30,32% (SEM 15,42) het merendeel van de inhoud van de monsters voor hun rekening.

Als we kijken naar **metselbijen** zien we dat deze een gemiddelde van 3,42 (SEM 0,45) stuifmeeltypen noteren. Geen enkele bijensoort bedient zich van meer stuifmeeltypen (23, 17 identificeerbaar, 6 onbekend), waarvan Ranonkelfamilie etc. (*Ranunculus*, *Papaveraceae*, *Rhinanthus*) (37,23% SEM 8,93, hoogste waarde vergeleken met andere bijensoorten) en Rozen en Esdoorns (*Rosaceae*, *Aceraceae*) (14,75% SEM 7,78) het dominantst zijn. Drie typen werden alleen bij metselbijen aangetroffen: wilgen spp. (*Salix*), Ribesfamilie (*Grossulariaceae*), en Peperboompjesfamilie (*Thymelaeaceae*).

Behangersbijen blijken gebruik te maken van 9 stuifmeeltypen waarbij het gemiddelde aantal stuifmeeltypen op 2,83 (SEM 0,31) ligt. Identificatie slaagde voor 7 typen, 2 typen bleven onbekend. Klokjes spp. (*Campanula*) komen het vaakst voor (23,64% SEM 14,96) gevolgd door Composieten uit de paardenbloemgroep (*Asteraceae*: *Taraxacum*, *Cichorium*, *Hieracium*, *Lactuca*, *Sonchus*) (20,07% SEM 15,26), Composieten uit de astergroep (*Asteraceae*: *Aster*, *Artemisia*, *Helianthus*, *Senecio*, *Solidago*, *Carduus*, *Cirsium*, *Arctium*, *Matricaria*, *Echinops*, *Tanacetum*) (18,78% SEM 8,69), en tot slot Kruisbloemigen (*Brassicaceae*) (17,22% SEM 11,2).

Het gemiddelde aantal stuifmeeltypen voor **groefbijen** bedroeg 2,29 (SEM 0,47). Van de 11 aangetroffen stuifmeeltypen werden er 7 geïdentificeerd (waarvan 1 uniek: dennen spp. *Pinus*), en bleven er 4 onbekend. Van de voor groefbijen waargenomen stuifmeeltypen zijn Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) verreweg het dominantst met gemiddeld 45,24% (SEM 19,41).

Voor **zandbijen** ligt het gemiddelde aantal stuifmeeltypen op 1,96 (SEM 0,2) uit 17 stuifmeeltypen. Van de 17 typen konden er 11 worden gedetermineerd en 6 niet. Zandbijen lijken vooral Rozen en Esdoorns (*Rosaceae*, *Aceraceae*) te gebruiken: met 46,07% (SEM 10,27) is dit stuifmeeltype nergens anders beter vertegenwoordigd. Met 16,19% (SEM 7,54) en 15,18% (SEM 7,11) zijn ook, respectievelijk, Composieten uit de paardenbloemgroep (*Asteraceae*: *Taraxacum*, *Cichorium*, *Hieracium*, *Lactuca*, *Sonchus*), en Kruisbloemigen (*Brassicaceae*) relatief sterk aanwezig.

Het stuifmeelpalet van **zijdebijen** kent de minste diversiteit van alle bijensoorten met een gemiddelde van 1,56 (SEM 0,24) uit 6 stuifmeeltypen. Van de 6 stuifmeeltypen kon er 1 gedetermineerd worden, 5 typen konden niet op naam gebracht worden. De gedetermineerde groep betreft Composieten uit de astergroep (*Asteraceae*: *Aster*, *Artemisia*, *Helianthus*, *Senecio*, *Solidago*, *Carduus*, *Cirsium*, *Arctium*, *Matricaria*, *Echinops*, *Tanacetum*) en was dominant (99,75% SEM 0,12).

Van alle wilde bijen gaven sachembijen de grootse voorkeur aan het gebruik van meerdere planten per foerageervlucht. Ook metselbijen wisselen relatief vaak van bloem. Een middenpositie qua

bloemconstantheid wordt ingenomen door behangersbijen. Met de groefbijen beginnen vervolgens de meer kieskeurige soorten waaronder ook zandbijen en zijdebijen gerekend kunnen worden.

Deze variatie in het aantal pollentypes tussen de wilde bijen bleek significant na toetsing middels een ANOVA, ($F(5, 58)=4.98$, $p=.001$). Significante verschillen werden gevonden tussen sachembijen en zandbijen (Tukey Post-Hoc, $p=.042$), sachembijen en zijdebijen (Tukey Post-Hoc, $p=.02$), metselbijen en zandbijen (Tukey Post-Hoc, $p=.008$), en metselbijen en zijdebijen (Tukey Post-Hoc, $p=.005$).

Diversiteit van stuifmeelpaletten

Indexering van de stuifmeelpaletten per bijengroep resulteert in duidelijke verschillen tussen de groepen, ongeacht de gebruikte index (figuur 9).

Variatie in de **Simpson**-diversiteitsindex tussen de bijengroepen bleek significant na toetsing middels de Kruskal-Wallis test ($X^2(2, n=157)=108.15$, $p<.001$). Significante verschillen tussen bijengroepen werden gevonden voor wilde bijen en hommels ($X^2(2, n=157)=46.31$, $p<.001$), wilde bijen en honingbijen ($X^2(2, n=157)=92.05$, $p<.001$), en hommels en honingbijen ($X^2(2, n=157)=45.73$, $p<.001$).

Toetsing voor de **Shannon**-diversiteitsindex toont de volgende uitkomst: variatie bleek significant na toetsing middels een ANOVA ($F(2, 154)=81.59$, $p<.001$). Significante verschillen tussen de bijengroepen werden gevonden voor wilde bijen en hommels (Tukey Post-Hoc $p<.001$), wilde bijen en honingbijen (Tukey Post-Hoc $p<.001$), en hommels en honingbijen (Tukey Post-Hoc $p<.001$).

Ook voor **Fisher's Alpha** werd een significante variatie tussen de bijengroepen aangetroffen na toetsing middels een ANOVA ($F(2, 154)=31.34$, $p<.001$). Significante verschillen tussen bijengroepen werden gevonden voor wilde bijen en honingbijen (Tukey Post-Hoc $p<.001$), en voor hommels en honingbijen (Tukey Post-Hoc $p<.001$).

In alle gevallen is het honingbijstuifmeelpalet dus minder divers dan dat van wilde bijen en hommels. Verder wijzen twee indexen (Simpson en Shannon) het wilde bijen stuifmeelpalet aan als zijnde significant diverser dan dat van hommels.

Honingbijen

Diversiteitspatronen voor honingbijen zijn voor elke index vergelijkbaar (figuur 10).

Variatie in de **Simpson**-diversiteitsindex tussen de honingbijen bleek significant na toetsing middels de Kruskal-Wallis test ($X^2(2, n=44)=27.6$, $p<.001$). Significante verschillen tussen de honingbijen werden gevonden voor veldhoningbij lente en kashoningbij ($X^2(2, n=44)=21.78$, $p<.001$), en veldhoningbij zomer en kashoningbij ($X^2(2, n=44)=18.97$, $p<.001$).

Ook voor de **Shannon**-diversiteitsindex werd een significante variatie waargenomen ($X^2(2, n=44)=27.59$, $p<.001$). Net als voor de Simpson-index werden significante verschillen waargenomen tussen veldhoningbij lente en kashoningbij ($X^2(2, n=44)=20.63$, $p<.001$), en veldhoningbij zomer en kashoningbij ($X^2(2, n=44)=20.2$, $p<.001$).

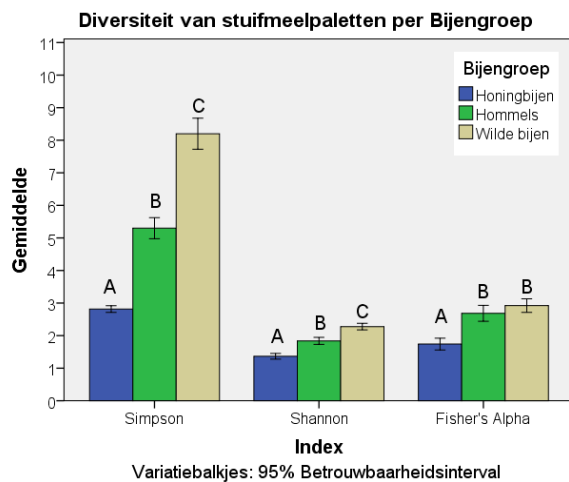
Fisher's Alpha volgt hetzelfde patroon als Simpson en Shannon. Significante variatie voor de gehele variabele ($X^2(2, n=44)=24.33$, $p<.001$) en significante verschillen tussen veldhoningbij lente en kashoningbij ($X^2(2, n=44)=22.89$, $p<.001$), en veldhoningbij zomer en kashoningbij ($X^2(2, n=44)=13.8$, $p=.015$).

Elke diversiteitsindex laat voor honingbijen hetzelfde patroon zien: honingbijen gevangen in het veld, ongeacht het seizoen, verzamelen stuifmeel van een diverser palet aan planten dan kashoningbijen.

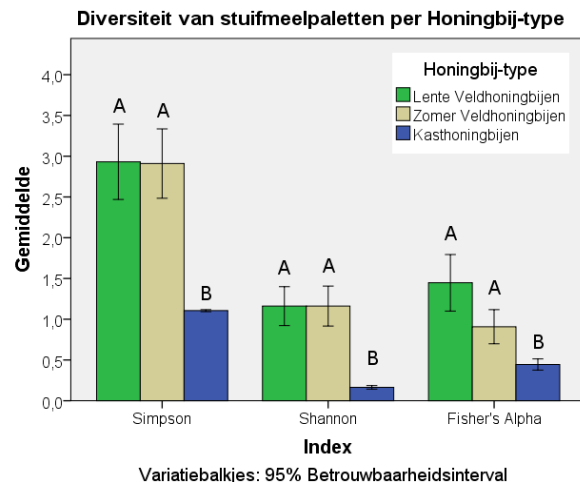
Hommels

Indexering van de diversiteit in de stuifmeelpaletten van de hommels levert een variabel beeld op (figuur 11).

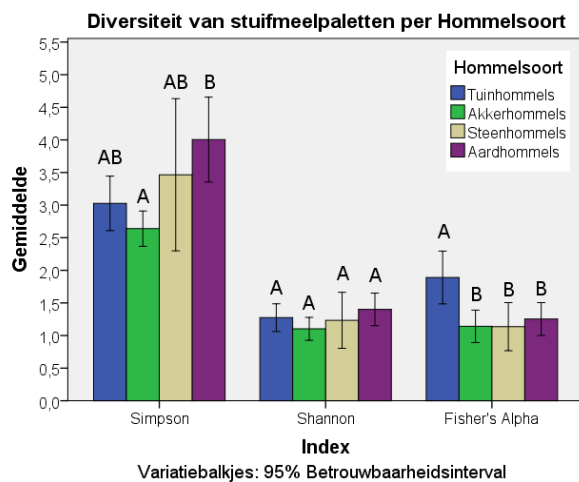
Variatie in de **Simpson**-diversiteitsindex tussen de hommels bleek significant na toetsing middels de Kruskal-Wallis test ($X^2(3, n=49)=12.77$, $p=.005$). Significante verschillen tussen hommels werden gevonden voor aardhommel en akkerhommel ($X^2(3, n=49)=18.79$, $p=.005$).



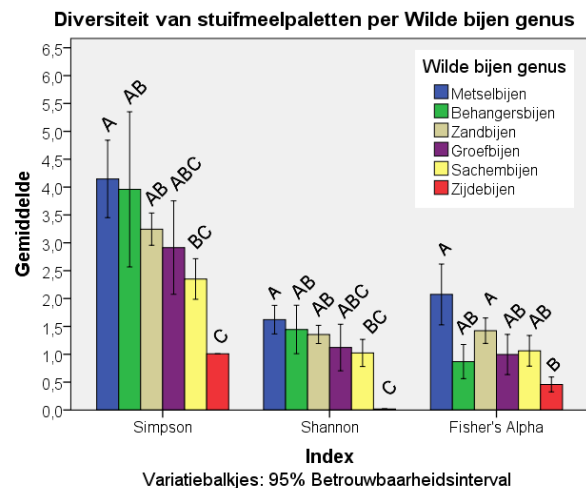
Figuur 9. Diversiteit van stuifmeeltypen per bijengroep middels drie diversiteitsindexen: Shannon, Simpson, Fisher's Alpha. Verschillende letters vertegenwoordigen significante verschillen tussen bijengroepen per index en niet tussen indexen. Variatiebalkjes vertegenwoordigen 95%-betrouwbaarheidsintervallen.



Figuur 10. Diversiteit van stuifmeeltypen per honingbij-type middels drie diversiteitsindexen: Simpson, Shannon, Fisher's Alpha. Verschillende letters vertegenwoordigen significante verschillen tussen honingbij-typen per index en niet tussen indexen. Variatiebalkjes vertegenwoordigen 95%-betrouwbaarheidsintervallen.



Figuur 11. Diversiteit van stuifmeeltypen per hommelseizoen middels drie diversiteitsindexen: Simpson, Shannon, Fisher's Alpha. Verschillende letters vertegenwoordigen significante verschillen tussen hommelseizoenen per index en niet tussen indexen. Variatiebalkjes vertegenwoordigen 95%-betrouwbaarheidsintervallen.



Figuur 12. Diversiteit van stuifmeeltypen per wilde bijen genus middels drie diversiteitsindexen: Simpson, Shannon, Fisher's Alpha. Verschillende letters vertegenwoordigen significante verschillen tussen wilde bijen genus per index en niet tussen indexen. Variatiebalkjes vertegenwoordigen 95%-betrouwbaarheidsintervallen.

Er werd geen significante variatie ontdekt tussen de **Shannon**-diversiteitsindexen voor de verschillende hommels.

Fisher's Alpha varieerde wel significant na toetsing middels een ANOVA ($F(3, 45)=6$, $p=.002$). Significante verschillen tussen hommels werden gevonden voor tuinhommel en aardhommel (Tukey Post-Hoc $p=.008$), tuinhommel en akkerhommel (Tukey Post-Hoc $p=.004$), en tuinhommel en steenhommel (Tukey Post-Hoc $p=.01$).

De verschillende diversiteitsindexen van de hommelstuifmeelpaletten laten zien dat er weinig verschillen bestaan tussen de soorten. De geobserveerde verschillen zijn wellicht eerder toe te schrijven aan verschillen tussen de rekenmethodes terwijl hommels als groep eigenlijk een vergelijkbaar palet aan stuifmeeltypen nuttigen. Aardhommels vertonen, in absolute zin, de meeste diversiteit volgens Simpson en Shannon, tuinhommels volgens Fisher's Alpha. Akkerhommels vertonen volgens elke index een lage diversiteit en steenhommels nemen overal een soort middenpositie in.

Wilke bijen

Voor de wilde bijen zijn er enkele patronen te ontdekken in de indexering van de stuifmeeldiversiteit (figuur 12).

Variatie in de **Simpson**-diversiteitsindex tussen de wilde bijen bleek significant na toetsing middels de Kruskal-Wallis test ($X^2(5, n=64)=36.83$, $p<.001$). Significante verschillen tussen wilde bijen werden gevonden voor zijdebij en metselbij ($X^2(5, n=64)=44.12$, $p<.001$), zijdebij en zandbij ($X^2(5, n=64)=30.78$, $p=.001$), zijdebij en behangersbij ($X^2(5, n=64)=40.92$, $p=.002$), en sachembij en metselbij ($X^2(5, n=64)=30.12$, $p=.014$).

Ook de **Shannon**-diversiteitsindex bleek significant te variëren tussen de wilde bijen na toetsing middels de Kruskal-Wallis test ($X^2(5, n=64)=34.51$, $p<.001$). Significante verschillen tussen wilde bijen werden gevonden voor zijdebij en metselbij ($X^2(5, n=64)=43.71$, $p<.001$), zijdebij en zandbij ($X^2(5, n=64)=32.07$, $p<.001$), zijdebij en behangersbij ($X^2(5, n=64)=36.83$, $p=.004$), en sachembij en metselbij ($X^2(5, n=64)=27.14$, $p=.045$).

Tenslotte werd ook voor **Fisher's Alpha** een significante variatie tussen de wilde bijen aangetroffen na toetsing middels de Kruskal-Wallis test, ($X^2(5, n=64)=30.31$, $p<.001$). Significante verschillen tussen wilde bijen werden gevonden voor zijdebij en metselbij ($X^2(5, n=64)=40.79$, $p<.001$), en zijdebij en zandbij ($X^2(5, n=64)=30.09$, $p=.001$).

Voor elke indexering verloopt diversiteit dus van hoog via metselbijen, behangersbijen, zandbijen, groef- en sachembijen naar laag voor de zijdebijen. Voor Fisher's Alpha verloopt het patroon anders; deze index plaatst behangersbijen tussen groef- en zijdebijen, de groepen met de lagere diversiteit. Voor elke index is een significant verschil gevonden tussen metselbijen en zandbijen enerzijds en zijdebijen anderzijds.

Waardplantwaarnemingen

Vanwege de gebruikte methodiek bij het vangen van kast-honingbijen was het voor deze groep onmogelijk waardplantobservaties te doen. Dit brengt het aantal bijen waarbij het gebruik van een plant geobserveerd had kunnen worden op 137. Bij 68 van deze in het veld gevangen bijen (49,6%) is het foerageren op een waardplant daadwerkelijk geobserveerd. In totaal betrof dit 31 plantensoorten (zie bijlage II).

Honingbijen

Bij veld-honingbijen, 24 individuen, werd 9 keer een waardplantwaarneming gedaan (37,5%). Hierbij ging het om 5 plantensoorten. In 8 van de 9 gevallen werd stuifmeel aangetroffen dat correspondeerde met de geobserveerde waardplant (88,9%). Dit stuifmeel bedroeg, indien aanwezig, gemiddeld 77,8% (SEM 10,4%) van het totaal aantal korrels per monster.

Hommels

Van de 49 gevangen hommels kon in 34 gevallen een waardplant worden geobserveerd (69,4%), welke als volgt verdeeld waren over de 4 hommelsoorten: tuinhommel 10 waarnemingen, akkerhommel 10 waarnemingen, steenhommel 5 waarnemingen, en aardhommel 9 waarnemingen. In totaal werd het

bloembezoek aan 16 plantensoorten geobserveerd. Tuinhommels gebruikten 7 soorten, akkerhommels 5, steenhommels 4, en aardhommels 5.

Stuifmeel corresponderend met de waargenomen waardplant werd in 26 van de 34 gevallen geobserveerd (76,5%). Het percentage aangetroffen korrels, indien aanwezig, bedroeg gemiddeld 70,2% (SEM 6,7%) van het totaal aantal korrels per monster.

Wilde bijen

Voor wilde bijen bedroeg het aantal waardplantwaarnemingen 25 van de in totaal 64 gevangen individuen (39%). Deze waren als volgt verdeeld over de 6 genera: sachembijen 4 waarnemingen, metselbijen 3 waarnemingen, behangersbijen 1 waarneming, groefbijen 2 waarnemingen, zandbijen 6 waarnemingen, zijdebijen 9 waarnemingen. Door de wilde bijen werden 12 plantensoorten bevrogen. Sachembijen bevrogen 2 soorten, metselbijen 3 soorten, behangersbijen 1 soort, groefbijen 2 soorten, zandbijen 4 soorten, en zijdebijen 2 soorten.

Met de geobserveerde waardplant overeenstemmend stuifmeel werd in 21 van de 25 gevallen waargenomen (84%). Gemiddeld bedroeg dit stuifmeel, indien aanwezig, 90,3% (SEM 2,6%) van het totaal aantal korrels per monster.

Voor elke groep geldt dus dat stuifmeel van de geobserveerde waardplant veelvuldig terug te vinden is in het stuifmeelmonster van de desbetreffende bij. Indien een waardplantbezoek werd geobserveerd bleek dit verder een goede indicatie te zijn voor de meest dominante stuifmeelgroep. Het voorkomen van deze stuifmeelgroep (gemeten als percentage van het totaal aantal korrels) varieerde niet significant tussen de groepen: Kruskal-Wallis test ($X^2(2, n=68)=1.92, p=.383$).

Habitatinvloeden

Het aantal bijen gevangen op locaties waarvan alle bloeiende waardplanten werden genoteerd bedraagt 58. Deze bijen zijn als volgt verdeeld over de drie groepen: 4 honingbijen, 32 hommels (alle soorten), en 22 wilde bijen (alle genera behalve zijdebijen). Zij verzamelden gemiddeld 2,8 (SEM 0,16) stuifmeeltypen. Om aan de voorwaarden voor normale verdeling te voldoen werd een 10log-transformatie uitgevoerd op het aantal stuifmeeltypen. Het aantal genoteerde waardplanten op de vangstlocatie varieerde van 8 tot 48 soorten met een gemiddelde van 24,7 (SEM 0,94).

Voor alle bijen samen werd er geen correlatie gevonden tussen het aantal op de vangstlocatie in bloei staande planten, en het aantal stuifmeeltypen verzameld door de op die locatie gevangen bijen. Zowel de Pearson correlatie coëfficiënt ($r(n=58)=-.053, p=.692$) als de Spearman rank coëfficiënt ($r_s(n=58)=-.095, p=.48$) bleken niet significant.

Voor hommels en wilde bijen werd ook getoetst of het aantal in bloei staande planten correleerde met het aantal verzamelde stuifmeeltypen. Voor hommels werd geen correlatie gevonden (Pearson correlatie coëfficiënt $r(n=32)=.176, p=.336$, Spearman rank coëfficiënt $r_s(n=32)=.176, p=.335$). Voor wilde bijen werd wel een correlatie gevonden. Hieruit bleek dat het aantal verzamelde stuifmeeltypen significant afnam met een hoger aanbod aan waardplanten (Pearson correlatie coëfficiënt $r(n=22)=-.474, p=.026$, Spearman rank coëfficiënt $r_s(n=22)=-.491, p=.02$). Wilde bijen lijken dus selectiever in hun bloembezoek in soortenrijkere omgevingen.

Discussie

Dit onderzoek heeft duidelijke antwoorden opgeleverd op de gestelde vragen:

Stuifmeeltypen en bloemconstantheid

1. Hoe verschilt de bloemconstantheid tussen soorten?

Alleen tussen hommels en honingbijen verschilde de bloemconstantheid significant, wilde bijen namen een tussenpositie in. Er bestaan verder duidelijke verschillen in bloemconstantheid tussen de soorten bijen waarbij elke groep bloemconstante soorten/groepen kent (e.g. aardhommel, zandbij, zijdebij, kast-honingbij). Voor hommels en wilde bijen bestaan er ook soorten die van relatief veel verschillende planten gebruikmaken tijdens een foerageervlucht (e.g. tuinhommel, sachembij, metselbij).

Diversiteit van stuifmeelpaletten

2. Hoe verschilt de diversiteit van stuifmeelpaletten tussen soorten?

Voor wilde bijen en hommels werd een diverser stuifmeelpalet aangetroffen dan voor honingbijen. Verder zijn er op basis van de resultaten sterke aanwijzingen gevonden dat het palet van wilde bijen ook diverser is dan dat van hommels. De hommelssoorten tonen veel overeenkomsten in diversiteit van hun stuifmeelpaletten, dit in tegenstelling tot wilde bijen, waarbij metselbijen en zandbijen een diverser palet bleken te verzamelen dan zijdebijen. Behangersbijen zouden tot de groep van diversere verzamelaars kunnen worden gerekend, net zoals sachembijen wellicht samen met zijdebijen de meest specialistische wilde bijen groep vormen. Voor honingbijen lijkt er een trend te bestaan waarin twee groepen een verschillend foerageerpatroon hanteren: honingbijen gevangen in het veld gedragen zich in termen van diversiteit vergelijkbaar met wilde bijen en vallen daarin significant te onderscheiden van hun naar de kast terugkerende soortgenoten.

We zien aan de verschillende combinaties tussen bloemconstantheid en diversiteit van de gebruikte paletten dat er geen strakke relatie bestaat tussen het hebben van een bepaald dieet en het gebruik daarvan. Met andere woorden: bijen die gebruik maken van bijvoorbeeld een divers palet aan planten kunnen zowel op een constante manier te werk gaan (honingbijen, aardhommels, zandbijen) als veelvuldig van soort wisselen tijdens het foerageren (tuinhommels, metselbijen). Voor soorten met een beperkt palet geldt hetzelfde: zo zijn er soorten die van veel soorten tegelijkertijd gebruikmaken (sachembijen) en soorten die hun plantenpalet op een erg bloemconstante manier gebruiken (zijdebijen). Bloemgebruik heeft dus een sterk soortspecifiek karakter.

Waardplantwaarnemingen

3. In welke mate correspondeert het aangetroffen stuifmeeltype met de waardplantobservatie?

Voor honingbijen werd het hoogste corresponderende percentage aangetroffen: 88,9%, gevolgd door wilde bijen: 84%, en hommels: 76,5%. De mate van aanwezigheid van het corresponderende stuifmeeltype (honingbijen: 77,8%, wilde bijen: 90,3%, en hommels: 70,2%) verschilde niet significant tussen de drie groepen.

Habitatinvloeden

4. Verzamelen bijen op locaties met een hoger aanbod aan waardplanten, meer stuifmeeltypen?

Alleen voor wilde bijen werd bewijs gevonden dat hun foerageergedrag samenhang met het voedselaanbod gemeten als bloeiende planten. In tegenstelling tot de verwachting nam het aantal verzamelde stuifmeeltypen af met een toename in het aantal bloeiende planten.

Interpretatie van de resultaten

De verschillen in bloemconstantheid tussen honingbijen (1,86), wilde bijen (2,48), en hommels (2,65) lopen parallel aan de overeenkomsten in waardplantobservatie en aangetroffen stuifmeeltypen (honingbijen: 88,9%, wilde bijen: 84%, en hommels: 76,5%). Een hoog corresponderend percentage komt dus overeen met een hoge bloemconstantheid. Een logisch patroon: minder verzamelde stuifmeeltypen leiden tot een groter percentage voorkomen van de dominantste stuifmeelgroep. Verschillen tussen de corresponderende percentages van de bijengroepen bleken echter niet significant.

Eerdere bevindingen rond de mate waarin corresponderend stuifmeel aanwezig bleek bij wilde bijen, komen overeen met de 90,3% gevonden in dit onderzoek. Beil *et al.*, (2008) maten aanwezigheid van corresponderend stuifmeel in klassen en namen waar dat in 67,95% van de gevallen corresponderend stuifmeel 91-100% uitmaakte van het genomen stuifmeelmonster.

Het waargenomen verschil in bloemconstantheid tussen hommels (2,65) en honingbijen (1,86) is in het verleden vaker geobserveerd door verschillende onderzoekers (Free, 1963, 1970; Kratochwill & Kohl, 1988; Leonhardt & Blüthgen, 2012). In enkele bronnen uit de jaren 20 en 30, beschouwt door Grant (1950) worden ook dergelijke verschillen gemeld, echter op basis van een verdeling tussen compleet pure stuifmeelladingen enerzijds en overige ladingen anderzijds (100% vs <100%) waardoor nuancering van deze resultaten bemoeilijkt wordt.

Leonhardt & Blüthgen (2012) namen ook een verschil waar in de kwaliteit van het verzamelde stuifmeel tussen hommels en honingbijen. De stuifmeelladingen van hommels bleken zowel significant meer eiwitten als aminozuren te bevatten vergeleken met die van honingbijen. Dit verschil, en daarmee ook de tijdens dit onderzoek gevonden verschillen in bloemconstantheid en diversiteit van de stuifmeelpaletten, kan verklaard worden door beter te kijken naar de levensstijlen van beide genera. Alhoewel hommels en honingbijen beiden een sociale leefwijze kennen bestaan er namelijk duidelijke verschillen in de uitvoering, met name in het communiceren van voedselbronlocaties tussen nestgenotes.

Honingbijen: Het volk beslist

Een volk honingbijen verdeelt haar foerageerders over de potentiële bronnen van voedsel afhankelijk van de winstgevendheid van deze bronnen, welke worden bepaald door afstand tot het nest, kwaliteit, en kwantiteit (Seeley, 1985). Om de beste bronnen zo goed mogelijk te benutten volgen honingbijen regels waarmee ze de opbrengst van een bezochte bron berekenen en deze door-communiceren naar nestgenotes.

Ze doen dit zonder bronnen direct te vergelijken: de beste optie wordt niet bepaald doordat foerageersters meerdere bloemen tijdens een foerageervlucht bezoeken waarna ze 1 bron kiezen om informatie over uit te wisselen met hun zusters. Wat er wel gebeurt is dat elke bij maar een zeer beperkt beeld van het totale voedselaanbod ontwikkelt en de informatie over dit deel "eerlijk" adverteert middels de waggeldans (Seeley *et al.*, 1991). Samen creëren ze zo een coherent patroon waarbij de "beste" bronnen geëxploiteerd worden, en de slechtere bronnen worden verlaten.

Hierdoor komt de focus van honingbijen vooral op dichte concentraties van veel voedselplanten te liggen (von Frisch, 1967; Seeley *et al.*, 1991), waarbij de voedselkwaliteit er relatief minder toe lijkt te doen (Leonhardt & Blüthgen, 2012). Dit patroon zien we terug in de paletten verzameld door kashoningbijen welke een lage diversiteit bezitten en een zeer bloemconstant gedrag onthullen. Dit komt overeen met eerdere observaties (Free, 1963; Kratochwill & Kohl, 1988; Leonhardt & Blüthgen, 2012).

Verkenners, en de effecten van bloemaanbod

Honingbijen laten zich in hun foerageerkeuzes echter niet alleen leiden door de informatie die ze ontvangen van nestgenotes. Het diverse gedrag van veldhoningbijen valt daarmee misschien te verklaren. Biesmeijer & Seeley (2005) toonden aan dat de mate waarin bijen waggeldansen volgen afhangt van hun foerageerervaring. Voor "groene" bijen bleek dat ze hun eerste voedselbron in 60% van de gevallen vonden middels het volgen van dansende soortgenoten. Voor ervaren bijen lag dit percentage veel lager: 37% indien het foerageren onderbroken werd (regenbuien, vallen van de avond), en maar 17% indien de bij al actief aan het foerageren was (vaak na onsuccesvolle foerageertochten).

Veel van deze ervaren bijen zullen waarschijnlijk geen dans meer nodig hebben gehad voor het vinden van een voedselbron, ze wisten de locatie immers al. Dit betekent echter niet dat het zelfstandig verkennen van voedselbronnen niet voorkomt bij honingbijen. Vooral in tijden van voedselschaarste (door de bijen beleefd als weinig dansen) wordt er meer verkend. Zodra de frequentie en intensiteit van dansen toenemen neemt het verkennen weer af (Seeley, 1985).

Foeragerende veldhoningbijen (gevonden bloemconstantheid: 2,82) zouden tenminste in sommige gevallen verkennende bijen kunnen zijn die, doordat er geen waggeldans een sterke richting aan hun foerageergedrag toevoegt, diversere paletten verzamelen. Bewijs voor een dergelijke relatie ontbreekt echter. Wel bestaat er bewijs dat de kwaliteit van de door verkenners bezochte voedselbronnen minder

profitabel is vergeleken met de bronnen bezocht door rekruten. Er wordt namelijk minder vaak teruggekeerd naar bronnen die bezocht worden door verkenners vergeleken met bronnen die bezocht worden door rekruten (Seeley & Visscher, 1988).

Een betere verklaring voor de mindere bloemconstantheid van veldhoningbijen schuilt waarschijnlijk in effecten die het gevolg zijn van de dichtheden van beschikbare bloemen. Voor honingbijen is aangetoond dat ze constantheid laten varen indien de dichtheid van hun geprefereerde bloemen afneemt (Kunin, 1993) of zodra de vliegtijd tussen bloemen toeneemt (Greggers & Menzel, 1993). Dit gedrag komt overeen met theoretische modellen die voorspellen dat, zodra bloemen schaars worden, foerageerders specialisatie zouden moeten verruilen voor generalisatie en vice-versa (e.g. Levins & MacArthur 1969; Schoener 1969; Colwell 1973; Kunin & Iwasa 1996). In dit onderzoek kon een dergelijke relatie (zo als wel voor wilde bijen werd gevonden) echter niet worden aangetoond.

Hommels: Verfijnde smaken

Alhoewel hommels het niet geheel zonder voedselcommunicatie tussen nestgenotes moeten stellen is dit mechanisme niet zo geavanceerd als bij honingbijen (Dornhaus & Chittka, 2001): een terugkerende foerageerster verspreidt de geur van de door haar bezochte waardplant door het nest middels het rennen van rondjes. Hierdoor vindt een informatieoverdracht plaats (vermoedelijk alleen de identiteit van de plant en niet haar precieze locatie) en worden nestgenoten gestimuleerd te gaan foerageren. Honingbijen communiceren naast de identiteit van de plant ook over de locatie van de voedselbron ten opzichte van de stand van de zon en afstand vanaf het nest (von Frisch, 1967; Seeley *et al.*, 1991).

In het veld blijken hommels onderscheid te maken tussen voedselbronnen op basis van een hoger eiwitgehalte (Robertson *et al.*, 1999; Hanley *et al.*, 2008; Kitaoka & Nieh 2009) in tegenstelling tot honingbijen die daartoe niet in staat blijken (Keller *et al.*, 2005). Dit komt overeen met de eerder door Leonhardt & Blüthgen (2012) vermelde verschillen tussen eiwit- en amino-zuurgehalten van stuifmeelladingen verzameld door hommels en honingbijen, die parallel liepen aan de door hun en anderen (e.g. Free, 1970; Kratochwill & Kohl, 1988) gevonden verschillen in bloemconstantheid tussen hommels en honingbijen.

Het is aannemelijk dat de waargenomen verschillen in bloemconstantheid en diversiteit van de stuifmeelpaletten gedaan in dit onderzoek dezelfde oorzaak hebben: hommels gaan voor kwaliteit in stuifmeel en wisselen als gevolg relatief vaak van plantensoort tijdens het foerageren: *individueel* discrimineren ze bloemen op basis van hun beloning. Honingbijen laten zich strakker registreren door informatie van nestgenotes en vertonen daardoor een constanter bloemgebruik: *collectief* discrimineren ze bloemen op basis van hun beloning. Beide strategieën verhogen waarschijnlijk de verwachte opbrengst bij het volgende bloembezoek (Goulson 1999).

Naast verschillen tussen hommels en honingbijen bestaan er ook verschillen in bloemconstantheid tussen hommelse soorten (Free, 1970; Kratochwill & Kohl, 1988; Raine & Chittka, 2007; Leonhardt & Blüthgen 2012). De patronen die zijn gevonden in deze eerdere werken vertonen enkele overeenkomsten met de resultaten van dit onderzoek. Zo werden aardhommels bloemconstanter gevonden dan akkerhommels (Raine & Chittka, 2007; Leonhardt & Blüthgen, 2012), en steenhommels bloemconstanter dan akkerhommels (Raine & Chittka, 2007). Kratochwill & Kohl (1988) melden echter dat er geen verschil bestond tussen aardhommels en steenhommels. Geen van deze onderzoeken vermelden de significanties van deze verschillen.

Foerageerniches op basis van dichtheden

Op basis van studies naar het gebruik van planten in verschillende dichtheden door hommels vallen de gevonden verschillen in bloemconstantheid beter te begrijpen. Sowig (1989) vond dat op plekken waar veel bloemen van eenzelfde soort te vinden zijn, het hommels met een kortere tong (zoals aardhommels en steenhommels) zijn die domineren, indien planten meer verspreid staan of kleinere concentraties vormen zijn het hommels met een lange tong (zoals akkerhommel en tuinhommel) die meer voorkomen. Dit komt overeen met de waarnemingen van Teräs (1985) dat akkerhommels en tuinhommels voornamelijk verspreid-staande planten bezoeken.

Met name de lage bloemconstantheid van de tuinhommels (3,92) zou voort kunnen komen uit de combinatie van selectie op basis van de kwaliteit van stuifmeel, en de voorkeur voor kleinere concentraties planten: in de nabijheid van deze kleine concentraties is de trefkans op andere

plantensoorten waarschijnlijk groter waardoor de natuurlijke drang van de hommels om een “betere” plant te bezoeken vaker zal worden aangesproken, met een wissel in plantensoort als gevolg. Voor aardhommels geldt dan dat de voorkeur voor grotere concentraties van dezelfde planten de overstap naar een andere soort, gestimuleerd door een waargenomen kwaliteitsverschil in stuifmeel, minder waarschijnlijk zal maken.

Chittka *et al.*, (1997) vonden een dergelijk verband; hommels bleken hun bloemconstantheid te verlagen bij lagere dichtheden van hun geprefereerde waardplant, in overeenstemming met theoretische modellen (e.g. Levins & MacArthur 1969; Schoener 1969; Colwell 1973; Kunin & Iwasa 1996). Een dergelijke relatie tussen bloemconstantheid en aanbod aan planten werd tijdens dit onderzoek niet waargenomen.

Wilde bijen: Keuzes op een kleinere schaal

Een aantal facetten maakt dat de keuzes die wilde bijen tijdens hun bloembezoeken kunnen maken beperkter zijn dan die van hommels en honingbijen. De over het algemeen kleinere lichaamsgrootte van wilde bijen (Peeters *et al.*, 2012) limiteert hun dispersiecapaciteiten (beschouwd door Greenleaf *et al.*, 2007) en verklaart daarmee mede de observaties dat wilde solitaire bijen op een kleinere schaal opereren dan sociale bijen (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Veddeler *et al.*, 2006). Dat het voor wilde bijen belangrijk is dat bloeiende planten en nestmogelijkheden op beperkte afstand van elkaar aanwezig zijn, is dan ook een vaak gehoord advies aan beleidsmakers (Westrich, 1996; Koster, 2000; Peeters *et al.*, 2012).

Ondanks deze verschillen in landschapsbeleving en socialiteit werden er geen verschillen in bloemconstantheid aangetroffen tussen wilde bijen en hommels, en wilde bijen en honingbijen. Wel werd er waargenomen dat de bloemconstantheid van wilde bijen sterker beïnvloed werd door het lokale aanbod vergeleken met hommels en honingbijen. Het foerageergedrag van wilde bijen bleek te correleren met het voedselaanbod gemeten als bloeiende planten. Het aantal verzamelde stuifmeeltypen nam af met het aantal bloeiende planten. Dit komt overeen met de reeds genoemde theoretische modellen (e.g. Levins & MacArthur 1969; Schoener 1969; Colwell 1973; Kunin & Iwasa 1996).

Praktijkvoorbeelden van wilde bijen die hun foerageergedrag aanpassen op het aanbod zijn voornamelijk het product van studies naar oligolectische bijensoorten. Deze aanpassingen komen echter niet strikt overeen met de gevonden correlatie maar zijn voornamelijk het product van het wel of niet voorkomen van de geprefereerde waardplant. Indien deze waardplant bijvoorbeeld ontbreekt kunnen specialisten uitwijken naar andere bronnen van stuifmeel (beschouwd door Wcislo & Cane, 1996; Westrich, 2008). Westrich (2008) observeerde dat deze overstap gepaard ging met het verzamelen van meer stuifmeeltypen per bij. Indien vervolgens de geprefereerde plant in bloei komt worden de alternatieve waardplanten weer verlaten (Cane & Payne, 1988; beschouwd door Wcislo & Cane, 1996), en op locaties waar twee sterk gelijkende soorten bloeien worden beide door de specialisten gebruikt (Torchio *et al.*, 1967).

Oligolectische soorten veranderen dus van foerageergedrag in aan- of afwezigheid van hun geprefereerde waardplant, en zullen alleen bloemconstanter gaan foerageren indien een hoger aanbod ervoor zorgt dat deze specifieke waardplant beschikbaar wordt. Hierdoor kunnen we veronderstellen dat de algemene door modellen voorspelde reactie van bestuivers op een toenemend aanbod aan bloeiende planten (= meer bloemconstantheid) meer van toepassing is op polylectische dan op oligolectische

soorten, zoals is aangetoond tijdens dit onderzoek (voor de gevangen zijdebijen, figuur 13, ontbraken inventarisaties van bloeiende planten op de vangstlocatie).

Bloemconstantheid in het buitenland

Naast dat bloemconstantheid verschilde tussen



Figuur 13. Oligolectische soorten zoals deze zijdebij (*Colletes daviesanus*) profiteren alleen van meer soorten planten indien die toename betekent dat hun specifieke drachtplant beschikbaar wordt. In dit geval boerenwormkruid (*Tanacetum vulgare*). Foto: Arie Koster.

locaties met een verschillende soortenrijkdom aan bloeiende planten, waren er ook verschillen in bloemconstantheid tussen wilde bijen onderling. Dit komt overeen met eerdere waarnemingen (Chambers 1946, 1968; Raw, 1974; Cripps & Rust, 1989a, 1989b; Beil *et al.*, 2008). Net als voor bloemconstantheidsverschillen tussen hommels en honingbijen vermeldt Grant (1950) enkele bronnen uit de jaren 20 en 30, waarin ook verschillen tussen wilde bijen worden vermeld, echter op basis van een verdeling tussen compleet pure stuifmeelladingen enerzijds en overige ladingen anderzijds (100% vs <100%) wordt nuancering van deze resultaten bemoeilijkt. Voor 4 van de 6 wilde bijen (zijdebijen, zandbijen, metselbijen, en sachembijen) kan de gevonden bloemconstantheid vergeleken worden met eerdere bevindingen.

Beginnend bij de meest constante soorten van dit onderzoek zien we dat voor **zijdebijen** de geobserveerde bloemconstantheid (1,56) overeen komt met de waarnemingen van Esser (2005): hij stelt dat indien boerenwormkruid (*Tanacetum vulgare*) aanwezig is, deze bijen daarop constant foerageren (figuur 13). De verdeling van de gevonden stuifmeeltypen (tabel 1), de plantensoorten waarop deze bij is waargenomen (bijlage II), en het feit dat deze soort algemeen bekend staat als een specialist op deze plant en naaste verwanten zoals duizendblad (*Achillea millefolium*) (Peeters *et al.*, 2012) verklaren verder het foerageergedrag van zijdebijen.

Voor **zandbijen** (dit onderzoek: 1,96) in Engeland werden vergelijkbare waarden gevonden door Chambers (1946, 1968): uit de door hem weergegeven verdeling van stuifmeeltypen per bij kunnen we opmaken dat zijn zandbijen 1-2 typen gebruikten.

Ook voor de minst bloemconstante soorten is er referentiemateriaal. Raw (1974) vond bij **metselbijen** veelvuldig meer dan 3 stuifmeeltypen per bij, vergelijkbaar met de tijdens dit onderzoek aangetroffen 3,42 stuifmeeltypen. Middels directe observaties nam hij waar dat bezoeken aan andere taxa dan boterbloemen (*Ranunculus*) en eiken (*Quercus*) bedoelt waren om nectar te verzamelen. Stuifmeel van deze nectarplanten bedroeg 14% van de aanwezige korrels, 85% bestond uit boterbloem en eik.

Het foerageergedrag van **sachembijen** (bloemconstantheid tijdens dit onderzoek: 3,57) is bestudeerd door Stone (1994). Uit zijn publicatie valt op te maken dat tenminste twee stuifmeeltypen aanwezig waren in de ladingen van de sachembijen in mei bestaande uit o.a. smeewortel (*Symphytum orientale*) en paardenkastanje (*Aesculus hippocastanum* en *Aesculus X curnea*). Voor de bloei van die soorten foerageerden sachembijen vooral op longkruid (*Pulmonaria saccharata* en *P. officinalis*) maar er worden geen uitspraken gedaan over de daadwerkelijke stuifmeelladingen.

Verschillen tussen groepen in Leeuwarden

We zien dus dat de inhoud van stuifmeelladingen, aangevuld met informatie uit de literatuur, de verschillende foerageerstrategieën van de drie groepen bijen prijsgeeft. Verder zien we ook dat deze verschillen in karakter tussen honingbijen, hommels, en wilde bijen niet perse uniek zijn voor Leeuwarden. Hierdoor zou het beeld kunnen ontstaan dat bijen vooraf "geprogrammeerd" zijn om altijd en overal dezelfde regels te volgen. Bijen reageren echter wel degelijk op lokale omstandigheden en in het volgende hoofdstuk is getracht de Leeuwarder karakters van de drie bijen als bestuivers te portretteren en deze aan te vullen met groepspecifieke drachtplanten en waargenomen habitatvoorkeuren.

Bestuiversportretten

Hieronder wordt er per bijengroep een karakterschets gegeven die de groep als bestuiver tekenend. Op basis van de stuifmeelanalyses met de daarbij aangetroffen plantengroepen, bloemconstantheid, paletbreedte en-diversiteit komen de soms subtiele maar vaak duidelijke verschillen tussen groepen en soorten aan het licht. Aanvullingen vanuit ander onderzoek, reeds geciteerd in het interpretatie-hoofdstuk, worden in enkele gevallen herhaald om de rol van de groep te verduidelijken omdat niet alle gedragingen van bijen kunnen worden weergegeven met alleen stuifmeelanalyse.

De massa-specialisten

Honingbijen zijn efficiënte bestuivers van een relatief klein palet aan planten. Zeker in combinatie met hun grote actieradius en hoge aantallen, aangestuurd door de waggeldans, vervult deze groep een belangrijke ecologische rol met name voor massale bloeiers (o.a. bomen) en planten die lokaal dominant aanwezig zijn (bijvoorbeeld witte klaver *Trifolium repens*). Gezien de gevonden verschillen tussen kast- en veldhoningbijen die wijzen op een trend richting wilde-bijen-gedrag (diverser stuifmeelpalet), zullen ook honingbijen (indien massale dracht afwezig is) profiteren van meer diversiteit in het plantenlandschap van de gemeente Leeuwarden. Dit lijkt met name in de lente het geval.

Het beeld dat geschetst wordt door de waargenomen stuifmeeltypen (tabel 1.1) voor honingbijen is dat van een open landschap waarin stinzenflora en paardenbloemen opduiken tussen de grasmatten van de parken en bermen in Leeuwarden in de lente. In de zomer maken deze groepen plaats voor rozenhagen en klaver gezelschappen aangevuld door koolzaad-achtigen die domineren in meer brake situaties. Specifiek belangrijke plantengroepen voor honingbijen zijn: Lelies en Lissen (*Liliaceae*, *Iridaceae*) in het voorjaar en Vlinderbloemigen (*Fabaceae*) in het najaar.

Franken (2013) analyseerde het gemeentelijke bomenbestand en identificeerde een top 15 van honingbijbomen voor Leeuwarden die gebruikt kan worden bij de her- en aanplant van bomen. Een top 10 van kruidige planten waarop honingbijen in Leeuwarden foerageerden zijn te vinden in Seegers (2014). Andere plantensoorten die honingbijen ten goede zullen komen zijn onder andere rode klaver (*Trifolium pratense*), weegbreesoorten (*Plantago*), koolzaad (*Brassica napus*), papaversoorten (*Papaver*), klimop (*Hedera helix*), en zonnebloemsoorten (*Helianthus*) (beschouwd in Keller *et al.*, 2005).

De fijnproevers

Hommels vormen de "harde kern" van het bestuiversteam met hun brede palet aan bezochte plantengroepen die door elke soort bezocht wordt. Hommels zijn kwaliteitsbewuste bloembezoekers die flexibel gebruikmaken van verschillen in eiwitgehaltes tussen plantensoorten. Dit verklaart waarom hommels als groep aanwezig zijn in alle habitattypen in Leeuwarden.

Er valt echter wel onderscheid te maken in de niches die de soorten innemen op basis van de aangetroffen stuifmeeltypen (tabel 1.2). De langtongige tuinhommel en akkerhommel maken beide relatief veel gebruik van lipbloemigen (o.a. hondsdrif *Glechoma hederacea*, bosandoorn *Stachys sylvatica*, en dovenetelssoorten *Lamium*) die met hun vaak diepe bloembuizen minder bereikbaar zijn voor steenhommel en aardhommel. Deze twee soorten kenmerken zich door het veelvuldig foerageren op wegedoornen (o.a. sporkehout *Rhamnus frangula*) en ratelaar (*Rhinanthus*). Stuifmeelverschillen tussen bijen met een andere tonglengte worden weerspiegeld door de verschillende voorkeuren voor concentraties van planten. Bijen met een lange tong prefereren verspreid staande planten, en bijen met een korte tong verkiezen dichte concentraties van eenzelfde soort (Teräs, 1985; Sowig, 1989).

Een dergelijke verdeling in niches op basis van tonglengte is echter niet geheel passend: tuinhommels en steenhommels weten beide de rozen en esdoorns goed te vinden. Hetzelfde kan gezegd worden van akkerhommels en steenhommels bij hun gebruik van ruwbladigen. Alle soorten maken veelvuldig gebruik van vlinderbloemigen zoals witte en rode klaver (*Trifolium repens*, *T. pratense*), gewone rolklaver (*Lotus corniculatus*), wikkesoorten (*Vicia*), en lathyrussoorten (*Lathyrus*) (zie ook Kratochwill & Kohl, 1988; Kleijn & Raemakers, 2008).

Seegers (2014) toont een top 10 van waardplanten van hommels in Leeuwarden. Overige soorten die van belang zijn voor hommels zijn: lindes (*Tilia*), reuzen-balsemien (*Impatiens glandulifera*), weegbreesoorten (*Plantago*), en dovenetels (*Lamium*) (Kratochwill & Kohl, 1988; Kleijn & Raemakers, 2008).

De vlucht

Wilde bijen combineren bloemconstantheid met een breed plantenpalet en zijn als groep dus zeer belangrijke bestuivers. Verder past elke soort vaak beter bij 1 á 2 plantengroepen dan hommels; wilde bijen leveren bestuiving op maat. De relatief beperkte actieradius van wilde bijen vertaalt zich voor de soorten niet in strikte habitatrestricties behalve voor de specialistische zijdebijen. Zij werden als enige soort in maar 1 habitatype aangetroffen: wijken (Gerritsen *et al.*, 2013). Dit hoeft echter niet puur te liggen aan beperkte dispersiecapaciteiten maar is waarschijnlijk het product van de standplaatsfactoren van boerenwormkruid. Ook voor de andere soorten lijkt het stuifmeelpalet in grote lijnen overeen te komen met het meest geprefereerde habitat (Gerritsen *et al.*, 2013). Seegers (2014) geeft een top 10 van waardplanten voor alle wilde bijen in Leeuwarden.

Sachembijen concentreren zich op lipbloemigen en ruwbladigen (o.a. hondsdrif *Glechoma hederacea*, gevlekt longkruid *Pulmonaria officinalis*, smeerwortel *Symphytum officinale*) die in Leeuwarden veelvuldig terug te vinden zijn in met name heemtuinen maar ook in parken en langs de ecologische oevers.

Metselbijen verkiezen ranonkels en rozen (o.a. scherpe en kruipende boterbloemen *Ranunculus acris*, *R. repens*, bramen *Rubus*, appel *Malus*, en rozenstruiken *Rosa*), soorten die op veel plekken in Leeuwarden tegen te komen zijn: bermen met een mild maaieregime, lichte verruigingen in parken en heemtuinen, op volkstuincomplexen, en ook incidenteel in voor- en achtertuinen.

Behangersbijen zijn zomer-actieve bijen en gebruiken voornamelijk composieten, kruisbloemigen en klokjes (kool *Brassica*, ruig klokje *Campanula trachelium*), soorten die in de zomer veel in tuinen zijn waargenomen.

Groefbijen bedienen zich van vlinderbloemigen welke in vrijwel alle milieus in Leeuwarden groeien. Waardplantwaarnemingen van groefbijen betreffen voornamelijk paardenbloem (*Taraxacum*), en kool (*Brassica*). Het is dus niet verassend dat groefbijen overal in Leeuwarden zijn waar te nemen.

Zandbijen vormen een mixje tussen mestelbijen en behangersbijen met hun gebruik van rozen en esdoorns (meidoorn *Crateagus*, rozen *Rosa*, braam *Rubus*), composieten (paardenbloemen *Taraxacum*) en kruisbloemigen (kool *Brassica*). Veel parkachtige omgevingen, struwelen, en verstoorde plekken in bermen kennen dit soort vegetaties.

Zijdebijen zijn de enige "echte" specialisten met hun exclusieve gebruik van boerenwormkruid (*Tanacetum vulgare*) en in mindere mate sterke verwanten van deze soort (bijvoorbeeld duizendblad *Achillea millefolium*). Deze plantensoort(en) kan op veel plekken in Leeuwarden aangetroffen worden, vaak in bebouwde omgevingen waar boomspiegels en andere onbeheerd plekken makkelijk volgroeien.

Door deze relatief grote mate van specialisatie van wilde bijen op een select groepje planten, zal het uitvallen van een bijensoort een relatief grotere impact hebben op de bestuiving van specifieke plantengroepen vergeleken met hommels. Elke soort vervult immers een uniekere rol. Het gericht verhogen van het aantal bloeiende plantensoorten in ruimte en tijd (vroeg lente t/m eind zomer) zal dus de positie van deze groep bijen versterken (zie ook Gerritsen *et al.*, 2013).

Afsluitende opmerkingen

Dit onderzoek heeft bijgedragen aan het benadrukken van de verschillende rollen die bijen spelen als bestuivers en deze profielen kunnen gebruikt worden in een raamwerk voor beleid en educatie: ze tekenen de grove karakters van de drie bijengroepen.

De massa-specialisten, fijnproevers, en vaklui kunnen, naar de woorden van onze opdrachtgever namens de gemeente Gjalte Faber, inderdaad gezien worden als belangrijke ecologische medewerkers in de gemeente Leeuwarden. Bloeiende planten zijn voor alle drie de groepen van doorslaggevend belang voor hun voortbestaan en een grote verscheidenheid aan soorten en aantallen bloeiende planten zal bestuivers van verschillend pluimage (we mogen ook de vlinders, zweefvliegen, kevers e.a. niet vergeten) aantrekken en van voedsel voorzien.

Met name voor wilde bijen is continuïteit van bloeiende planten van belang: hun beperkte actieradius maakt ze relatief gevoelig voor lokale ingrepen. Hommels en honingbijen hebben over het algemeen een groter vliegbereik en zullen dus makkelijker kunnen uitwijken als bloemen lokaal verdwijnen.

Ook nestgelegenheid mag niet onvermeld blijven als die andere pijler onder het bijenbestaan. Voor honingbijen is dit puur een mensenzaak, maar ook voor wilde bijen en hommels kunnen we direct en indirect bijdragen aan hun voortplanting door ruimte over te laten voor bijvoorbeeld open grond en rommelhoekjes, of natuurlijk door het plaatsen van bijenhôtels.

Pessimisme over de kansen voor bijen hoeft niet altijd de boventoon te voeren. Veel acties gericht op het creëren van meer bloemen en nestgelegenheid hebben een aantoonbaar positief effect op het voorkomen van soorten, (ook) in stedelijke gebieden. Daarnaast is natuur in de stad toegankelijk en misschien ook wel gebruiksvriendelijker voor mensen dan een gemiddeld natuurgebied. Dit biedt kansen voor het verspreiden van een natuurvriendelijke boodschap aan een groot publiek, zeker als "de bij" daarbij als ambassadeursoort een rol kan spelen. Naast het belang van het behouden van soorten bijen in het algemeen (dus ook in de stad) is deze brugfunctie van stedelijke natuur een belangrijk argument om groen in de stad te stimuleren.

Aan de slag!

Literatuur

Carvalho, L.G., Kunin, W.G., Keil, P., Aguirre-Gutierrez, J., Ellis, W.E., Fox, R., Groom, Q., Hennekens, S., Landuyt, W., Meas, D., de Meutter, F.V., Michez, D., Rasmont, P., Ode, B., Potts, S.G., Reemer, M., Roberts, S.P.M., Schaminee, J., WallisDeVries, M.F., Biesmeijer, J.C., 2013. *Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants*, Ecol Lett, 16:870–878.

Alcock, J., Barrows E.M., Gordh, G., Hubbard, L.J., Kirkendall, L., Pyle, D.W., Ponder, T.L., Zalom, F.G., 1978. *The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps*, Zoological Journal of the Linnean Society, 64(4): 293–326.

Alexander, B., & Rozen, J.G., 1987. *Ovaries, ovarioles, and oocytes in parasitic bees* (Hymenoptera: Apoidea), Pan-Pacific Entomologist, 63: 155–164.

Barth, F.G., 1985. *Insects and Flowers, the Biology of a Partnership*, George Allen and Unwin, London.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J. M., 2003. *The nested assembly of plant–animal mutualistic networks*. Proc. Natl Acad. Sci. USA 100: 9383–9387.

Batra, S.W.T., 1978. *Aggression, Territoriality, Mating and Nest Aggregation of Some Solitary Bees* (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae), Journal of the Kansas Entomological Society, 51(4): 547–559.

Beil, M., Horn, H., Schwabe, A., 2008. *Analysis of pollen loads in a wild bee community* (Hymenoptera: Apidae) – a method for elucidating habitat use and foraging distances, Apidologie, 39: 456–467.

Biesmeijer, J.C., & Seeley, T., 2005. *The use of waggle dance information by honey bees throughout their foraging careers*, Behav Ecol Sociobiol, 59:133–142.

Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. *Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands*. Science, 313, 351–354.

Blacquièr, T., 2009. *Visie Bijenhouderij en Insectenbestuiving*, Plan Research International B.V., Wageningen.

Brink, D., 1982. *A bonanza-blank pollinator reward schedule in Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae), Oecologia, 52: 292–294.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Strien, A., van., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Hernández Morcillo, M., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J., Watson, R., 2010. *Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines*, Science, 328: 1164–1168.

Campan, R. & Lehrer, M. 2002. *Discrimination of closed shapes by two species of bee, Apis mellifera and Megachile rotundata*, Journal of Experimental Biology, 205: 559–572.

Cane J.H., & Payne, J.A., 1988. *Foraging ecology of the bee Habropoda laboriosa* (Hymenoptera: Anthophoridae), an oligolege of blueberries (Ericaceae: Vaccinium) in the southeastern United States. Ann. Entomol. SOC. Am., 81: 419–27.

Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M., Vaissière, B.E., 2009. *Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops*. Agriculture, Ecosystems and Environment, 133, 40–47.

- Cartar, R.V., Real, L.A., 1997. *Habitat structure and animal movement: the behaviour of bumble bees in uniform and random spatial resource distributions*, *Oecologia*, 112:430–434.
- Chambers, V.H., 1946. *An Examination of the Pollen Loads of Andrena: The Species that Visit Fruit Trees*, *Journal of Animal Ecology*, 15(1): 9-21.
- Chambers, V.H., 1968. *Pollens collected by species of Andrena (Hymenoptera: Apidae)*, *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 43(10-12): 155–160.
- Charnov, E.L., 1976. *Optimal foraging: the marginal value theorem*, *Theoretical Population Biology*, 9: 129–136.
- Chittka, L., Gumbert, A., Kunze, J., 1997. *Foraging dynamics of bumblebees: correlates of movements within and between plant species*. *Behavioural Ecology*, 8: 239–249.
- Chittka, L., Shmida, A., Troje, N., Menzel, R., 1994. *Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera*, *Vision Research*, 34: 1489–1508.
- Collevatti, R.G., Schoereder, J.H., Campos, L.A.O., 2000. *Foraging behavior of bee pollinators on the tropical weed Triumfetta semitriloba: flight distance and directionality*, *Rev Bras Biol*, 60:29–37.
- Colwell, R.K., 1973. *Competition and coexistence in a simple tropical community*. *American Naturalist*, 107: 737–760.
- Colwell, R.K., 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species form samples. Version 8. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Conner, J.K., Rush, S., Kercher, S., Jennetten, P., 1996. *Measurements of natural-selection on floral traits in wild radish (Raphanus raphanistrum). 2. Selection through lifetime male and total fitness*. *Evolution*, 50: 1137–1146.
- Cresswell, J.E. & Robertson, A.W., 1994. *Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wildflower, Campanula rotundifolia (Campanulaceae)*. *Oikos*, 69: 304–308.
- Cripps, C., & Rust, R.W., 1989a. *Pollen Preferences of Seven Osmia Species (Hymenoptera: Megachilidae)*, *Environ. Entomol*, 18(1): 133-138.
- Cripps, C., & Rust, A.W., 1989b. *Pollen Foraging in a Community of Osmia Bees (Hymenoptera: Megachilidae)*, *Environmental Entomology*, 18(4): 582-589.
- Danforth, B.N., Sipes, S., Fang, J., Brady S.G., 2006. *The history of early bee diversification based on five genes plus morphology*, *Proc Natl Acad Sci USA*, 103(41): 15118–15123.
- De la Rúa, P., Jaffé, R., Dall'Olio, R., Muñoz, I., Serrano, J., 2009. *Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees*. *Apidologie* 40 (2009) 263–284.
- Díaz, S., Fargione, J., Stuart Chapin, F. III, Tilman, D., 2006. *Biodiversity loss threatens human well-being*, *PLoS Biol*, 4(8): 277.
- Dornhaus, A., & Chittka, A., 2001. *Food alert in bumblebees (Bombus terrestris): possible mechanisms and evolutionary implications*, *Behav Ecol Sociobiol*, 50:570-576.
- Duffield, G.E., Gibson, R.C., Gilhooly, P.M., Hesse, A.J., Inkley, C.R., Gilbert, F.S., Barnard, C.J., 1993. *Choice of flowers by foraging honey-bees (Apis mellifera) – possible morphological cues*. *Ecological Entomology*, 18: 191–197.
- Dukas, R., & Real, L.A., 1991. *Learning foraging tasks by bees: a comparison between social and solitary species*, *Animal Behaviour*, 42: 269-276.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D., 2002. *Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance*. *Ecol. Lett.* 5: 558–567.

Eickwort, G.C., 1975. *Gregarious Nesting of the Mason Bee Hoplitis anthocopoides and the Evolution of Parasitism and Sociality Among Megachilid Bees*, *Evolution*, 29(1): 142-150.

Esser, J., 2005. *Die Seidenbiene Colletes daviesanus Smith 1846 – Lebensstrategie einer spezialisierten Wildbiene*, NIBUK, Neuenkirchen-S.

Franken, B.P.A.W., 2013. *Biodiversiteit van Bijen in de gemeente Leeuwarden, deelonderzoek Bomen voor (honing)bijen*. Rapport 2013-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.

Frankie, G.W., & Vinson, S.B., 1977. *Scent marking of passion flowers in Texas by females of Xylocopa virginica texana (Hymenoptera: Anthophoridae)*, *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50: 613-625.

Free, J.B., 1963. *The flower constancy of honeybees*. *Journal of Animal Ecology*, 32: 119-31.

Free, J.B., 1970. *The flower constancy of bumblebees*, *Journal of Animal Ecology*, 39: 395-402.

Fretwell, S.D., & Lucas, H.L., 1970. *Territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds*, *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.

Frisch, von, K., 1967. *The dance language and orientation of bees*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Galen, C., & Newport, M.E.A, 1988. *Pollination Quality, Seed Set, and Flower Traits in Polemonium viscosum: Complementary Effects of Variation in Flower Scent and Size*, *American Journal of Botany* 75 (6): 900-905.

Gallai, N., Salles, J., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. *Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline*, *Ecological Economics*, 68: 810-821.

Gathmann, A., Tschardt, T., 2002, *Foraging ranges of solitary bees*, *Journal of Animal Ecology*, 71:757-764.

Gerritsen, T., Franken, B.P.A.W., van der Sluis, T.K.M., Seegers, D.A.W., van Welsem, M., Spijker, R.R., 2013. *Bijenbiodiversiteit in Leeuwarden: hoe bijenvriendelijk is Leeuwarden?* Strijkstra, A.M., Rekers, M., (red.) Rapport 2013-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.

Ghazoul, J., 2005. *Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis*. *Trends Ecol. Evol.* 20, 367-373.

Giurfa, M., & Núñez, J.A., 1992. *Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers*, *Oecologia* 89 (1): 113-117

Goulson, D., 1999. *Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution*, *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2:185-209.

Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B., 2008. *Decline and conservation of bumble bees*. *Annu. Rev. Entomol.* 53, 191-208.

Grant, V., 1950. *The Flower Constancy of Bees*, *Botanical Review*, 16(7): 379-398.

Greenleaf, S.S., Williams, N., Winfree, R., Kremen, C., 2007. *Bee foraging ranges and their relationship to body size*, *Oecologia*, 153:589-596.

Ham, van der, R.W.J.M., Kaas, J.P., Kerkvliet, J.D., Neve, A., 1999. *Pollenanalyse – Stuifmeelonderzoek van honing voor imkers, scholen en laboratoria*, Kaas, J.P., & de Ruiter, A., (red.) Stichting Landelijk Proefbedrijf voor Insectenbestuiving en Bijenhouderij Ambrosiushoeve (thans PPO Bijen), Hilvarenbeek.

Hanley, M.E., Franco, M., Pichon, S., Darvill, B., Goulson, D., 2008. *Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants*, *Functional Ecology*, 4: 592-598.

- Heinrich, B., 1979. *Bumblebee economics*, Harvard University Press, Cambridge.
- Heinrich, B., Mudge, P., Deringis, P., 1977. *A laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: Bombus ternarius and B. terrestris*, Behav Ecol Sociobiol, 2:247–266.
- Hennekens, S.M., Smits, N.A.C., Schaminée, J.H.J., 2010. *SynBioSys Nederland versie 2.5*, Alterra, Wageningen UR.
- Hernandez, L.J., Frankie, G.W., Thorp, R.W., 2009. *Ecology of Urban Bees: A Review of Current Knowledge and Directions for Future Study*, Cities and the Environment, 2(1): 1-15.
- Hesse, M., Halbritter, H., Zetter, R., Weber, M., Buchner, R., Frosch-Radivo, A., Ulrich, S., 2009. *Pollen Terminology, an illustrated handbook*, Springer-Verlag, Wien.
- Hill, P.S.M., Wells, P.H., Wells, H., 1997. *Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour*, Animal Behaviour, 54: 615–627.
- Hodges, D., 1984. *The Pollen Loads of the Honey Bee*, Bee Research Association, London.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschardt, T., 2007. *Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context*. Journal of Applied Ecology 44, 41–49.
- Jha, S., & Vandermeer, J.H., 2009. *Contrasting bee foraging in response to resource scale and local habitat management*, Oikos, 118: 1174–1180.
- Johnstone, R.A., Cant, M.A., Field, J., 2012. *Sex-biased dispersal, haplodiploidy and the evolution of helping in social insects*, Proc. R. Soc. B, 279: 787–793.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. *Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions*, Annual Review of Ecology and Systematics, 29: 83–112.
- Keller, I., Fluri, P., Imdorf, A., 2005. *Pollen nutrition and colony development in honey bees: part I*. Bee World 86: 3–10.
- Kitaoka, T.K., Nieh, J.C., 2009. *Bumble bee pollen foraging regulation: role of pollen quality, storage levels, and odor*, Behav. Ecol. Sociobiol. 63: 501–510.
- Kleijn, D., & Raemakers, I., 2008. *A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species*, Ecology, 89(7): 1811–1823.
- Klein, A., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschardt, T., 2007. *Importance of pollinators in changing landscapes for world crops*, Proc. R. Soc. B, 274: 303–313.
- Koster, A., 2000. *Wilde bijen in het stedelijk groen, een evaluatie van ecologisch groenbeheer*, Alterra, Wageningen.
- Koster, A., 2001. *Wilde bijen in relatie tot het groenbeheer in Sneek*, Alterra, Wageningen & Gemeente Sneek.
- Kratochwil, A., & Kohl, A., 1988. *Pollensammel-Präferenzen bei Hummeln - ein Vergleich mit der Honigbiene*, Mittelbadischer Landesverb. Nat.kd. Nat.schutz, 3: 697–715.
- Kunin, W.E., & Iwasa, Y., 1996. *Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays – density effects and floral constancy*. Theoretical Population Biology, 49: 232–263.
- Kunin, W.E., 1993. *Sex and the single mustard: population density and pollinator behaviour effects on seed-set*. Ecology, 74: 2145–2160.
- Laverty, T.M., 1994. *Bumble bee learning and flower morphology*, Animal Behaviour 47 (3): 531–545.

Leonhardt, S.D., & Blüthgen, N., 2012. *The same, but different: pollen foraging in honeybee and bumblebee colonies*, *Apidologie*, 43:449–464.

Levins, R., & MacArthur, R., 1969. *An hypothesis to explain the incidence of monophagy*. *Ecology*, 50: 910–911.

Martins, R.P., & Borges, J.C., 1999. *Use of Ludwigia (Onagraceae) Pollen by a specialist Bee, Diadasina distincta (Hymenoptera: Apidae), at a Nesting Site in Southeastern Brazil*, *Biotropica*, 31(3): 530–534.

Mommott, J., Waser, N.M., Price, M.V., 2004. *Tolerance of pollination networks to species extinctions* *Proc. R. Soc. Lond.*, 271: 2605–2611.

Menzel, R. & Erber, I., 1978. *Learning and memory in bees*, *Scientific American*, 239: 102–110.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.

Moore, P.D, Webb, J.A., Collinson, M.E., 1991. *Pollen Analysis*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Natural Research Council, 2006. *Status of Pollinators in North America*, National Academic Press

Nielsen, A., Dauber, J., Kunin W.E., Lamborn, E., Jauker, B., Moora, M., Potts S.G., Reitan, T., Roberts, S., Söber, V., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C., Tscheulin, T., Vaitis, M., Vivarelli, D., Biesmeijer, J.C., Petanidou, T., 2012. *Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: A pan-European approach*. *Basic and Applied Ecology* 13: 489–499.

Oke, T.R., 1973. *City Size And The Urban Heat Island*, Atmospheric Environment Pergamon Press 1973. 7: 769–779.

Oliver, I., & Beattie, A.J., 1993. *A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity*, *Conservation Biology*, 7 (3): 562–568.

Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. *How many flowering plants are pollinated by animals?* *Oikos*, 120: 321–326.

Peeters, T.M.J., Nieuwenhuizen, H., Smit, J., Meer, F., van der. Raemakers, I.P., Heitmans, W.R.B., Achterberg, C., van. Kwak, M., Loonstra, A.J., Rond, J., de. Roos, M., Reemer, M., 2012. *De Nederlandse bijen* (Hymenoptera: Apidae s.l.) – Natuur van Nederland 11, Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey – Nederland, Leiden.

Pellmyr, O., 1986. *Three pollination morphs in Cimicifuga simplex; incipient speciation due to inferiority in competition*, *Oecologia* 68 (2): 304–307.

Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C.S., 1998. *Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale*. *Ecosystems*, 1: 6–18.

Pleasants, J.M., & Zimmerman, M., 1979. *Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spots*, *Oecologia*, 41: 283–288.

Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010a. *Global pollinator declines: trends, impacts and drivers*. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.25 No.6 345–351.

Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., Settele, J., 2010b. *Declines of managed honeybees and beekeepers in Europe?* *J. Apic. Res.* 49, 15–22.

Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2005. *Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape*, *Ecological Entomology*, 30: 78–85.

Raine, N.E., & Chittka, L., 2007. *Flower Constancy and Memory Dynamics in Bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus)*, *Entomol Gener* 29(2–4): 179–199.

- Raw, A., 1974. *Pollen Preferences of Three Osmia Species (Hymenoptera)*, Oikos, 25(1): 54-60.
- Robertson, A.W., Mountjoy, C., Faulkner, B.E., Roberts, M.V., Macnair, M.R., 1999. *Bumble bee selection of Mimulus guttatus flowers: the effects of pollen quality and reward depletion*, Ecology 80: 2594-2606.
- Roubik, D.W., Ackerman, J.D., Copenhaver, C., Smith, B.H., 1982, *Stratum, tree, and flower selection by tropical bees: implications for the reproductive biology of outcrossing Cochlospermum vitifolium in panama*. Ecology, 63(3):712-720.
- Sala, O.E., Stuart Chapin, F. III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.E., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. *Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100*, Science, 287: 1770-1774.
- Schmidt, V.M., Zucchi, R., Barth, F.G., 2003. *A Stingless bee marks the feeding site in addition to the scent path* (Scaptotrigona aff. depilis), Apidologie 34: 237-248.
- Schoener, T.W., 1969. *Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments: an energy-time approach*. Brookhaven Symposium on Biology, 22: 103-114.
- Schwarz, M.P., Richards, M.H., Danforth, B.N., 2007. *Changing Paradigms in Insect Social Evolution: Insights from Halictine and Allodapine Bees*, Annu. Rev. Entomol., 52:127-150.
- Seegers, D.A.W., 2014. *Biodiversiteit van bijen in de gemeente Leeuwarden, deelonderzoek bijen in de heemtuinen, bermen en braakliggende terreinen*, Rapport 2014-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.
- Seeley, T.D., & Visscher, P.K., 1988. *Assessing the benefits of cooperation in honeybee foraging: search costs, forage quality, and competitive ability*, Behav Ecol Sociobiol, 22:229-237.
- Seeley, T.D., 1985. *The information-center strategy of honeybee foraging*, Fort Zool, 31:75-90.
- Seeley, T.D., Camazine, S., Sneyd, J., 1991. *Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources*, Behavioral Ecology and Sociobiology, 28(4): 277-290.
- Shykoff, J.A. & Bucheli, E., 1995. *Pollinator visitation patterns, floral rewards and the probability of transmission of Microbotryum violaceum, a venereal disease of plants*. Journal of Ecology, 83: 189-198.
- Sluis, van der, T.K.M. 2013. *Biodiversiteit van bijen in de gemeente Leeuwarden, deelonderzoek bijen in de parken, volkstuinten en (wijk)plantsoenen*, Rapport 2013-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.
- Solé, R.V., & Montoya, J.M., 2001. *Complexity and fragility in ecological networks*. Proc. R. Soc. Lond. B 268: 2039-2045.
- Soucy, S.L., 2002. *Nesting Biology and Socially Polymorphic Behavior of the Sweat Bee Halictus rubicundus (Hymenoptera: Halictidae)*, Annals of the Entomological Society of America, 95(1):57-65.
- Sowig, P., 1989. *Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae)*, Oecologia, 78: 550-558.
- Spijker, R.R., 2014. *Biodiversiteit van bijen in de gemeente Leeuwarden, deelonderzoek naar de relatie tussen bijen, de tuin, en de mens*, Rapport 2014-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.
- Steffan-Dewenter, I., & Tscharnkte, T., 1997. *Bee diversity and seed set in fragmented landscapes*. Proc. Int'l Symp. on Pollination, 231-234.
- Steffan-Dewenter, I., 2002. *Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies*, Ecological Entomology, 27: 631-637.

Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., Burger, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2002. *Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds*, Ecology, 83:1421–1432.

Stone, G., 1994. *Activity patterns of females of the solitary bee Anthophora plumipes in relation to temperature, nectar supplies and body size*, Ecological Entomology, 19: 177- 189.

Stout, J.C., Goulson, D., Allen, J.A., 1998. *Repellent scent-marking of flowers by a guild of foraging bumblebees (Bombus spp.)*, Behavioral Ecology and Sociobiology 43 (4-5): 317-326.

Teräs, I., 1985. *Food plants and flower visits of bumblebees (Bombus: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland*. Acta Zool Fenn 179:1-120.

Thomson, J.D., Maddison, W.P., Plowright, R.C., 1982. *Behaviour of bumblebee pollinators on Aralia hispida Vent. (Araliaceae)*, Oecologia, 54: 326–336.

Torchio, P.F., Rozen, J.G. Jr., Bohart, G.E., Favreau, M.S., 1967. *Biology of Dufourea and of its cleptoparasite, Neopasites (Hymenoptera: Apoidea)*, J. NY Entomol. Soc., 15: 132-146.

vanEngelsdorp, D., Hayes Jr, J., Underwood, R.M., Pettis, J., 2008. *A survey of honey bee colony losses in the U.S., Fall 2007 to Spring 2008*. PLoS ONE 3, e4071. DOI:10.1371/journal.pone.0004071.

Veddeler, D., Klein, A., Tschardtke, T., 2006. *Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales*, Oikos, 112(3): 594–601.

Waser, N.M., 1986. *Flower constancy: definition, cause and measurement*. American Naturalist, 127, 593–603.

Wcislo, W.T., & Cane, J.H., 1996. *Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies*, Annu. Rev. Entomol., 41: 262-263.

Wells, H., & Wells, P.H., 1983. *Honeybee foraging ecology: optimal diet, minimal uncertainty or individual constancy?* Journal of Animal Ecology, 52: 829–836.

Wells, H., & Wells, P.H., 1986. *Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of honey bees, Apis mellifera*. Journal of Animal Ecology, 55: 881–891.

Wells, H., Hill, P.S., Wells, P.H., 1992. *Nectivore foraging ecology: rewards differing in sugar types*. Ecological Entomology, 17: 280–288.

Welsem, van, M., in voorbereiding. *Titel*, Rapport 2014-1x. Uitgave Kenniscentrum Burgers en Biodiversiteit, Van Hall Larenstein, Leeuwarden.

Westrich, P., 1996. *Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats*, in: Matheson, A., Buchmann, S.L., O'Toole, C., Westrich, P., Williams, I.H. (Eds.), The Conservation of Bees, Academic Press, London: 1–16.

Westrich, P., 2008. *Flexibles Pollensammelverhalten der ansonsten streng oligolektischen Seidenbiene Colletes hederæ Schmidt & Westrich (Hymenoptera: Apidae)*, Eucera, 1(2): 17-29.

Whittall, J.B., & Hodges, S.A., 2007. *Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers*, Nature 447: 706-709.

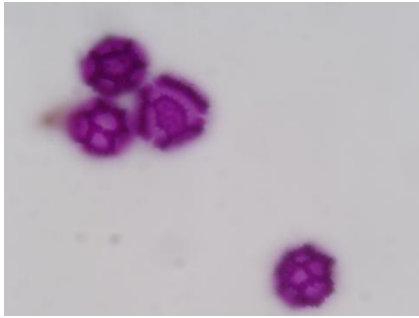
Witham, T.G., 1977. *Coevolution of foraging in Bombus and nectar dispersing in Chilopsis: a last dreg theory*, Science, 197:593–595.

Wojcik, V.A., & McBride, J.R., 2012. *Common factors influence bee foraging in urban and wildland landscapes*, Urban Ecosyst, 15:581–598.

Zimmerman, M.L., 1981. *Patchiness in the dispersion of nectar resources: probable causes*, Oecologia, 49: 154–157.

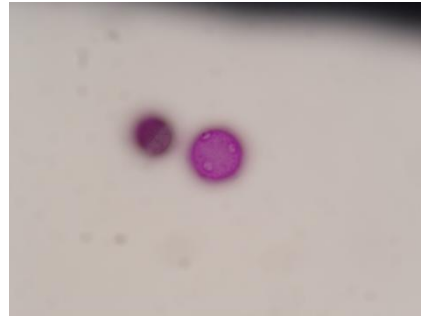
Bijlage I Stuifmeeltypen

1 Asteraceae: *Taraxacum* e.a.



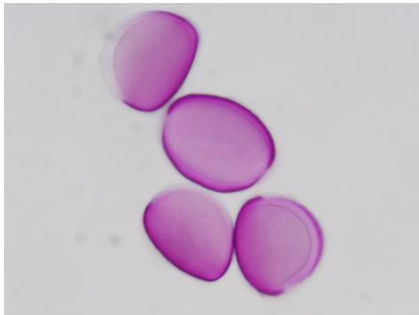
X60

2 Caryophyllaceae



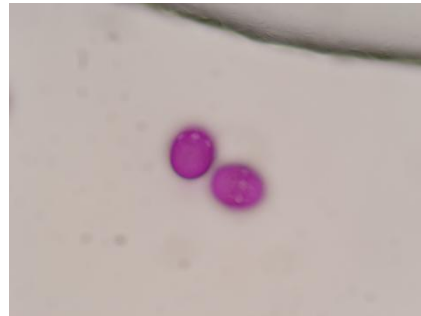
x60

3 Liliaceae, Iridaceae



X60

4 Boraginaceae



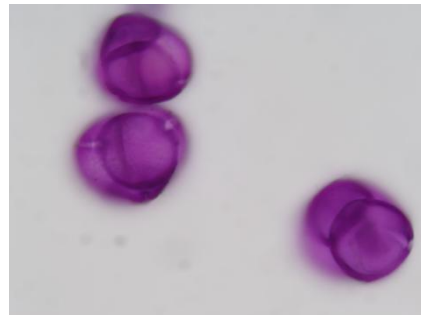
x60

5 Betula



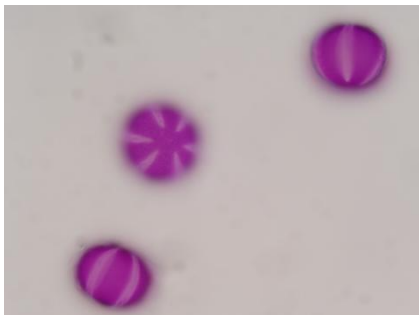
X60

6 Ericaceae



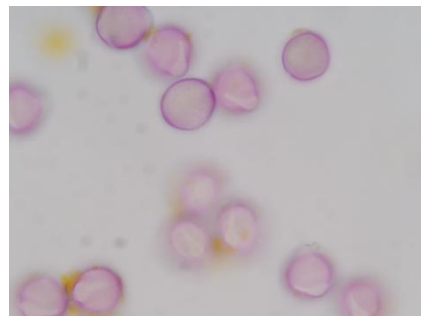
X60

7 Lamiaceae



X60

8 Rhamnaceae



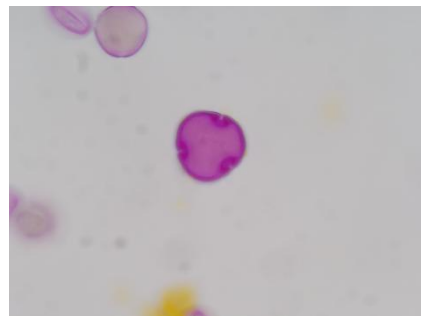
x60

9 Hypericaceae



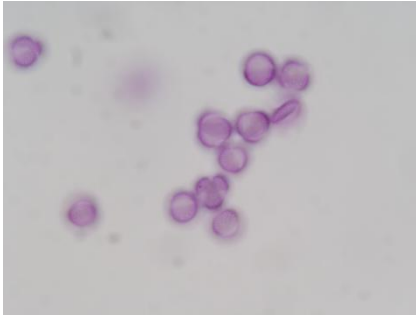
x60

10 Tilia



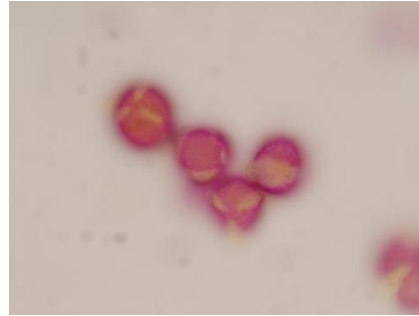
x60

11 Brassicaceae



x60

12 Ranunculaceae, Papveraceae, Rhinanthus



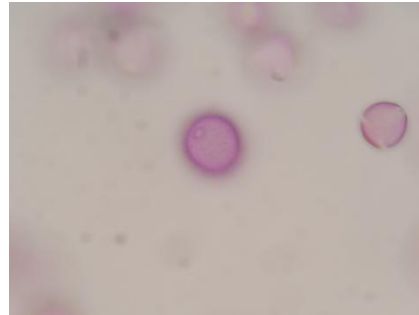
x60

13 Solanaceae



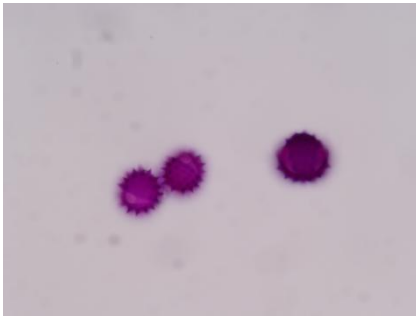
x60

14 Poaceae



x60

15 Asteraceae: Aster e.a.



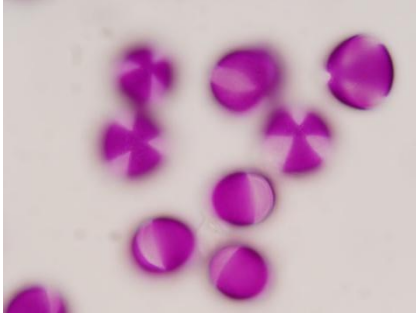
x60

16 Salicaceae: Populus



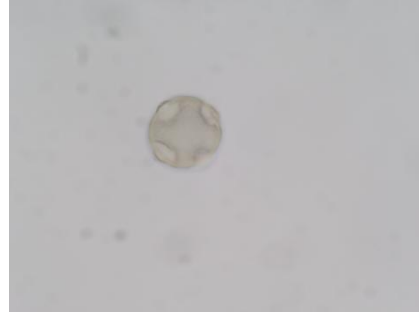
x60

17 Rosaceae, Aceraceae



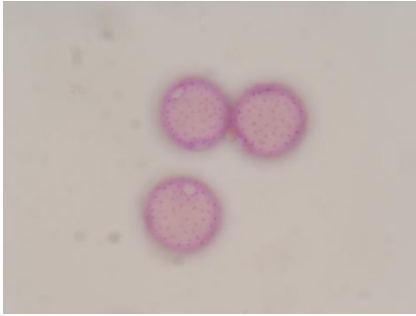
x60

18 Berberidaceae



x60

19 Campanula



x60

20 Pinus



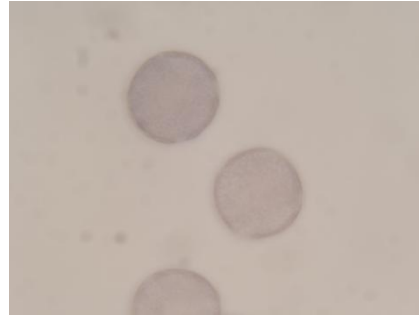
x60

21 Salicaceae: Salix



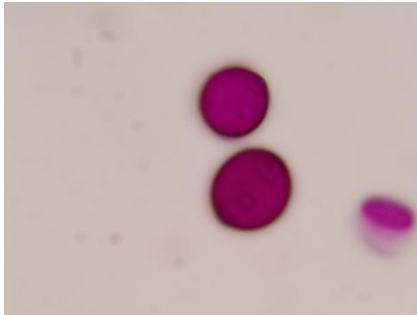
x60

22 Thymelaeaceae



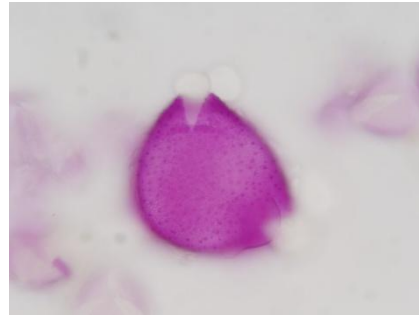
x60

23 Grossulariaceae



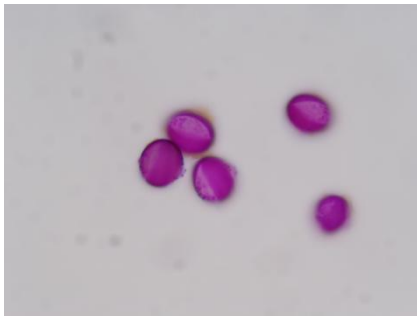
x60

24 Dipsacaceae



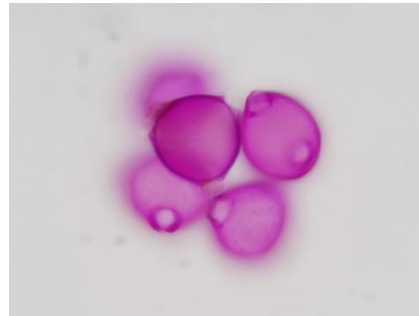
x60

25 Hippocastanaceae



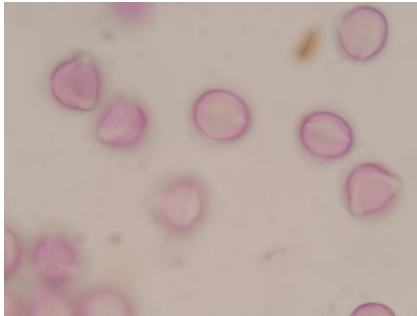
x60

26 Onagraceae



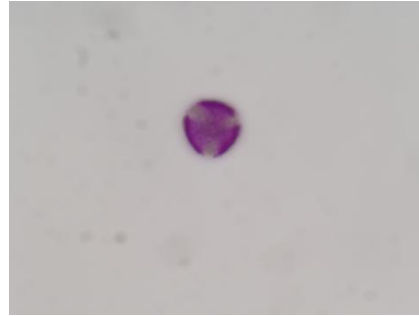
x60

27 Fabaceae



x60

28 Caprifoliaceae



x60

Bijlage II Waardplantwaarnemingen

Hommels

	Totaal	Tuinhommels	Akkerhommel	Steenhommel	Aardhommel
Bosandoorn	8	3	5		
Ratelaar	5	1		1	3
Smeerwortel	5		2		3
Rode klaver	3	2	1		
Koolzaad	2			2	
Brem	1				1
Dagkoekoeksbloem	1	1			
Dwergmispel	1	1			
Gele dovenetel	1	1			
Wilg	1				1
Witte klaver	1		1		
Gewoon barbarakruid	1		1		
Kievietsbloem	1	1			
Rolklaver	1			1	
Sint-Janskruid	1			1	
Veldlathyrus	1				1

Wilde bijen

	Totaal	Sachembij	Metselbij	Behangersbij	Groefbij	Zandbij	Zijdebij
Boerenwormkruid	8						8
Paardenbloem	4				1	3	
Hondsdrif	3	3					
Ruig klokje	2			1		1	
Witte klaver	1		1				
Blauwe druifjes	1		1				
Papaver	1		1				
Slanke sleutelbloem	1	1					
Gewoon barbarakruid	1					1	
Rhododendron	1					1	
Puntwederik	1				1		
Duizendblad	1						1

Honingbijen

	Totaal	Veld Lente	Veld Zomer
Sneeuwroem	3	3	
Paardenbloem	3	2	1
Blauwe druifjes	1		1
Rimpelroos	1	1	
Tuinboon	1	1	