~~SK- Dier- 21 (2e ex)~~
401 A 39

COLLEGE BIJENKUNDE

Inleiding.

De literatuur betreffende de sociale bijen is omvangrijk. Het is een "bos" waarin U gemakkelijk kunt verdwalen. De reden hiervan is, dat de meeste auteurs een sterk gerichte belangstelling hebben, waardoor Uw aandacht wordt gevestigd op zeer bepaalde aspekten.
Er is een tweede en groter gevaar. De bijenliteratuur zit overvol "waarheden", die niet of nauwelijks zijn bewezen. Dit feit manifesteert zich zelfs in de meest recente artikelen.
Hebt U het plan opgevat om imker te worden of een onderzoek aan bijen te verrichten, dan is het van groot belang, dat U een overzicht hebt van de bouw en verrichtingen van de honingbij en van de samenstelling en ontwikkeling van het bijenvolk. Het is nauwelijks voorstelbaar, dat U een enkel facet van b.v. het bijengedrag zult kunnen begrijpen, zonder dat U een meer uitgebreide kennis bezit. Bijen kunnen alleen in sociaal verband bestaan en dit impliceert meteen alle mogelijke betrekkingen tussen de individuen onderling, met de juveniele stadia en met het milieu binnen en buiten het volk.
Om Uw belangstelling te wekken en om het pad te effenen naar het imkeren of het bijenonderzoek, heb ik een overzicht samengesteld uit de genoemde bijenliteratuur, waarbij ik heb getracht, naast het noemen van feiten, duidelijke vraagtekens te plaatsen.

J.Beetsma

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS
0000 0016 8431

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN

269921

INHOUD.

Inleiding	
Literatuurlijst	1
Overzicht sociale insekten	3
Partiële klassificatie van de apoidea	4
Ontstaan sociaal gedrag	5
Overzicht sociale bijen	8
Ontwikkeling van de bijenteelt	9
Apis mellifera en A. indica rassen	12
Morfologie van de honingbij	14
Anatomie van de kop	17
Ontwikkelingsduur ei tot imago	18
Broedverzorging	18
Differentiatie	19
Structuurformules van enkele belangrijke stoffen	20
Broednestontwikkeling	21
Centrale zenuwstelsel en endocriene klieren	23
Maagdarmkanaal	24
Angelapparaat	25
Geslachtsorganen	26
Natuurlijke en kunstmatige inseminatie	33
Geslachtsbepaling	37
Sociale voortplanting (zwermen)	39
Stille moerwisseling	41
Redcellenbouw	42
Pheromonen	43
Werkverdeling	46
Voedseluitwisseling	48
Temperatuurregeling in het volk	49
Perceptie van water en CO_2	51
Reukzin	52
Smaakzin	53
Gezichtsvermogen	54
Lichtintensiteit	55
Vormen	55
Kleuren	58
Gepolariseerd licht	62

Tijdzin 63
Perceptie aardmagnetisch veld 64
" zwaartekracht 64
" geluid 65
" elektrisch veld 66
Evolutie van de bijendans 66
Dansvormen 68
Afstand aangeven 71
"Dialecten" 71
Richting aangeven 72
Complicaties 73
Structuur en werkingsmechanisme van de vleugels 75
Produkten van het bijenvolk 79
Honing 79
Stuifmeel 82
Was 83
Kithars 87
Bijengif 87
Bijenziekten 88
Bijenvijanden 93
Het Bijenseizoen - Bijenteelt 94
Wintervoorbereiding 94
Zwermverhindering 97
Koninginneteelt 99

LITERATUURLIJST BIJENTEELTCOLLEGE

Praktijk:

R.P.Groenveld	Het grote bijenboek	Wageningen	1961
A.Grout	The hive and the honey bee.	Dadant & Sons.Hamilton	1949
E.R.Jaycox	Beekeeping in Illinois	Univ.Ill.Urbana-Champaign. Circular 1000.	1969
J.W.Schotman	Handboek der moderne bijenteelt.	Breughel s'Graveland	

Algemeen:

C.G.Butler	The world of the honeybee.	Collins. London.	1954
H.A.Dade	Anatomy and dissection of the honeybee.	London	1962
K.von Frisch	Aus dem Leben der Bienen	Springer Verlag	1964
G.Nixon	Het leven der bijen	Prisma	1960
O.W.Richards	The social insects	Harper & Br. New York.	1961

Handboeken:

A.Büdel, E.Herold	Biene und Bienenzucht	Ehrenwirt Verlag. München	1960
R.Chauvin	Traité de biologie de l'abeille. 5 delen.	Masson & Cie.	1968
K.von Frisch	Tanzsprache und Orientierung der Bienen.	Springer Verlag	1965
R.Ribbands	The behaviour and social life of honeybees.	Bee Research Ass. London.	1953
R.E.Snodgrass	The anatomy of the honey bee.	Comstock Publ. Ass. Ithaca New York.	1956
E.Zander	Die Brutkrankheiten und ihre Bekämpfung	Eugen Ulmer. Stuttgart.	1923
	Krankheiten und Schädlinge der erwachsenen Bienen.		
	Der Bau der Biene.		
	Das Leben der Bienen.		
	Die Zucht der Biene.		

Speciale onderwerpen:

L.Bailey	Infectious diseases of the honey-bee.	Land Books Ltd.London.	1963
A.Borchert	Die Krankheiten und Schädlinge der Honigbiene.	S.Hirzel Verlag.Leipzig	1966
A.S.C.Deans	Beekeeping techniques	Oliver & Boyd. Edinburgh London.	

J.B.Free	Insect pollination of crops	Academic Press. London. New York	1970
D.Hodges	Pollenloads of the honey bee.	Bee Research Ass. London.	1952
F.Knoll	Die Biologie der Blüte	Springer Verlag	1956
H.Kugler	Blütenökologie		1970
H.H.Laidlaw. J.E.Eckert	Queen rearing	Univ.California Press Berkeley. Los Angeles.	1962
M.Lindauer *	Communication among social bees.	Atheneum. New York	1967
F.G.Smith	Beekeeping in the tropics	Longmans. London.	1960
F.Ruttner	Die Instrumentelle Besamung der Bienenkönigin.	Bukarest	1969
A.Maurizio. I.Grafl.	Das Trachtpflanzenbuch.	München	1969
C.D.Michener	The social behavior of the bees; a comparative study.	Cambridge	1974

* Verständigung im Bienenstaat,
Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 1975. D.M. 14.80

Overzicht van de Sociale Insekten

	Honingbijen	Hommels	Sociale wespen	Mieren	Termieten
Aantal sexuales	1 ♀	1 ♀ zomer jonge ♀♀	1 ♀	vele ♀♀ ongevleugeld zomer gevl.	1 ♀ en 1 ♂ ongevleugeld
mannetjes	zomer vele ♂♂	zomer ♂♂	zomer ♂♂	zomer ♂♂	regentijd gevl. sexuales
asexuales	vele ☿☿ werksters	0-vele ☿☿ werksters	0-vele ☿☿ werksters	vele ☿☿ werksters	♀♀ en ♂♂ arbeiders,soldaten pseudergaten
overwintering	♀ en ☿☿	♀	♀	♀♀ en ☿☿	-
voedsel	nectar/pollen	nectar/pollen	omnivoor	omnivoor	cellulose
nest	wasraat in holte	aardnest met wascellen	papierraten v. vergaan hout en riet	grond-boom nest	aardheuvels en holten in hout

PARTIËLE KLASSIFICATIE VAN DE APOIDEA, waarbij gelet op voorkomen van sociaal gedrag.

C.D.Michener. 1969

Familie	Subfamilie	Tribus (Groep)	Genus (Geslacht)
Colletidae			Meroglossa. Sol.
Halictidae	Nomiinae Sol.C?.Q?.Se?.		
	Halictinae	Augochlorini	Augochlora.Sol.C.Se.PS.
		Halictini	Halictus.Sol.C.PS.
	Dufoureinae.Sol.		
Andrenidae	Andreninae		Andrena.Sol.C?.
	Panurginae		Perdita.Sol.C.
Oxaeidae.Sol.			
Mellitidae.Sol.			
Fideliidae.Sol?.			
Megachilidae	Lithurginae.Sol.		
	Megachilinae	Megachilini	Osmia.Sol.C.Q.
		Anthidiini	Anthidium.Sol.C.
Anthophoridae	Nomadinae Sol.parasieten.		
	Anthophorinae	Exomalopsini	Exomalopsis.Sol.C.Se?.
		Anthophorini	Anthophora.Sol.
		Eucerini	Eucera.Sol.C.
		Melitomini etc.Sol.	
	Xylocopinae	Xylocopini	Xylocopa.Sol.
		Ceratinini	Allodaphe.Sol.Su.PS.
Apidae	Bombinae	Euglossini	Euglossa.Sol.C?.Q.
		Bombini	Bombus.PS.
	Apinae	Meliponini	Trigona.HS.
		Apini	Apis.HS.

Sol. Solitaire bijen: Elk wijfje maakt haar eigen nest(en) onafhankelijk van andere nesten. Het ei wordt in een cel op het voedsel gelegd (pollen en honing), dit voedsel is voldoende voor de gehele larvale ontwikkeling. De cel wordt door de moeder afgesloten. Soms is de moeder nog aanwezig bij de geboorte van het nageslacht.

C.Communal groups: Meerdere wijfjes in een samengesteld nest; elk wijfje bouwt haar eigen cellen en voorziet ze van voedsel. Voordeel: gezamenlijke nestbouw en -verdediging.

Q.Quasisocial groups: Meerdere wijfjes maken samen cellen en voorzien ze van voedsel.

Se.Semisocial groups: Werkverdeling tussen volwassen wijfjes. Eilegsters, verzorgst.

Su.Subsocial groups: Een volwassen wijfje en een aantal onvolgroeide nakomelingen die beschermd en progressief worden gevoed.

PS.Primitively social groups: ♀ verschilt evt.in grootte van de ♂♂, ♀ kan alleen nest starten, geen zwermen.

HS.Highly social groups: ♀ verschilt in uiterlijke kenmerken van ♂♂, ♀ kan niet alleen bestaan. Sociale voortplanting door zwermen.

De Apoidea behoren tot de Hymenoptera. Bij de Apoidea vinden we de hoogste ontwikkeling van sociaal gedrag. Het sociale gedrag bij de Vespidae en de Formicidae is waarschijnlijk onafhankelijk ontstaan. Bij de Sphecoidae vinden we broedkamers. Michener meent dat de Apoidea afstammen van de Sphecoidea, solitaire wespen w.o. de graafwespen. Het voedsel van de Sphecoidea bestaat uit andere insecten en spinnen, terwijl de Apoidea zich voeden met plantaardig materiaal. Nectar levert de koolhydraten, stuifmeel in hoofdzaak eiwitten.

Algemene kenmerken:

De tong (glossa) bij de Apoidea is altijd zeer goed ontwikkeld. Aanwezigheid van geveerde haren. De wijfjes hebben corbiculae (korfjes) voor het verzamelen van pollen.

Korfjes bij: Eucerini, Meliponini, Apini, Bombini en Euglossini en bij fossiele bij: Electrapis. De korfjes komen voor aan de buikzijde van het abdomen of aan verschillende delen van de poten.

De larven worden gevoed met hetzelfde voedsel, dat door de volwassen dieren wordt genuttigd, met dit verschil, dat nectar wordt opgezogen en weer opgegeven, of er zijn speciale voedersapklieren aanwezig.

De broedverzorging is een voorwaarde voor het ontstaan van een sociaal verband. Dit wil niet zeggen, dat broedverzorging altijd een sociaal verband geeft. b.v. Dermaptera (oorwormen).

Broedverzorging en statenleven komt ook buiten de Hymenoptera voor: Isoptera (termieten)

Voorwaarden voor het ontstaan van sociaal gedrag:

Het wijfje, in haar reproductieve fase, moet een lange levensduur hebben. De moeder moet op zijn minst zo lang bestaan, dat er een relatie met haar volwassen nakomelingen kan ontstaan. Wanneer eerst de nakomelingen worden geproduceerd en gevoed (ineens of progressief), dan is de volgende stap, hulp bij de cellenbouw en het voeden door de nakomelingen (werksters). Dit is het geval bij hommels, wespen en bijen.

Nu ontstaat een statenvorm waarbij de werkende kaste als het ware een verlengde puberteit doormaakt, de geslachtsrijping wordt onderdrukt.
Bij de wespen en hommels overwintert alleen de koningin, bij de honingbijen kan de koningin niet zonder volk overwinteren.
Noodzakelijk is de tolerantie t.o.v. bijen van dezelfde soort in het nest.
Solitaire bijen zijn vaak zeer aggressief tegenover soortgenoten.
Evenneens het vermogen om een deel van het stereotype gedrag weg te kunnen laten.
Typisch solitaire bijen hebben vaste gedragsketens; b.v. celbouw, voedselverzamelen, voedsel in cel opslaan, eileggen, celdekselen etc. Samenwerken resulteert in arbeidverdelen.
Bij de sociale bijen wordt de bij gestimuleerd bepaald werk te doen door de bestaande behoefte in het volk.

Nadelen van sociaal gedrag:

1. Veel individuen op een plaats, waardoor grote schade door predatoren, parasieten en ziekten.
2. Werksters doen niet mee aan de individuele voortplanting, zodat de genetisch effectieve populatie van een soort in een bepaald gebied, waarbij gelet op het aantal individuen per oppervlak, wordt gereduceerd door het beschikbare voedsel.

Voordelen:

1. Verdediging van een groot aantal individuen aan een kleine nestopening.
2. Het maken van een vrijwel constant klimaat in het broednest, zodat er een zekere onafhankelijkheid ontstaat t.o.v. het klimaat.

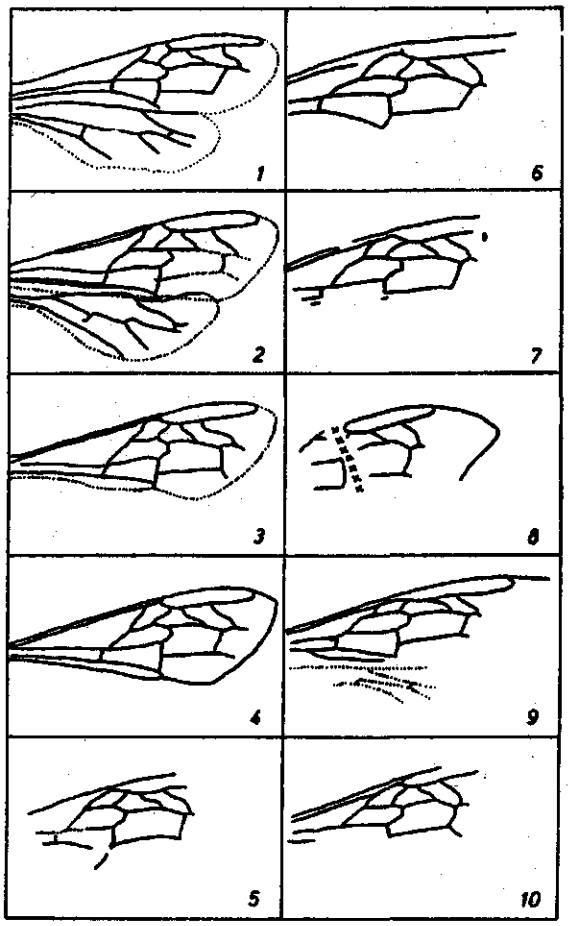
Fossiele bijen:

Sinds Midden-Krijt (90 milj.jaren) bloemplanten aanwezig met pollen.
Paleoceen (70 milj.) reeds geveerde haren gevonden. Mioceen (30 milj.) reeds wasklieren gevonden. Opvallend is een vrijwel gelijkblijvende vleugeladering.
Het geslacht Apis wordt ook wel opgedeeld in drie groepen: (geslachten)

1. Apis. 2. Megapis. 3. Micrapis.

Name	Fundort	Formation	Alter in Millionen Jahren
a. Electrapis (COCK.1909) meliponoides (B.-R.1906)	Samländischer und Danziger Bernstein	oberes Eocän	60
b. Apis Cuenoti (THEOBALD 1937)	Céreste, Basses-Alpes	oberes Oligocän	40
c. Apis oligocaenica (MEUN. 1915)	Rott am Siebengebirge	unteres Miocän	25
d. Synapis (COCK.1907) henschawi (COCK.) dormitans (STATZ) Kaschki (STATZ 1931)	Blätterkohlen-schichten aus Rott am Sieben-gebirge		
e. Hauffapis (ARMBR.1938) scheeri (ARMBR.) scheuthlei (ARMBR.) scharmanni (ARMBR.)	Randecker Maar bei Göppingen	oberes Miocän	15
f. Apis Armbrusteri (ZEUNER 1931)	Böttinger Marmor	oberes Miocän	15

Overzicht fossiele bijen



Vleugeladering van verschillende fossiele bijen.

Litt.: G.K.L.Goetze. Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese. Monogrph.Angew.Ent. nr. 19, 1964.

Soorten	Verspreidingsgebied	Raatbouw	Dans	Zwermen	Koninginnecellen
Apis dorsata Fabr.	Niet gedomesticeerd.				
Indische Oerbosbij.	India.Ceylon.Indo-China. Indonesië.	enkelvoudige raat tak of gevel. tot 2.70x1.20 m. (Muttoo '56)	vert.dans.	seizoensmigratie	♀ ☿ ♂ even groot 19-23,19,17 mm lang. ♂-cellen, randst. (± bultbroed) ♀-cellen, verticaal, "redceltype",mrt.apr. en okt.nov.4-6 (Thakar.Tonapi '61) Morse & Laigo '69 tot 8. redcellen ook laagste punt.
Apis florea Fabr.	Niet gedomesticeerd				
Indische dwergbij.	idem.	enkelv.raat rondom tak. bovenzijde voedsel	hor.dans	periodiek nest verlaten.	♀ en ♂ veel groter dan ☿. ♀- en ♂-cellen aan onderzijde raat. ♀-cellen verticaal.
Apis cerana Fabr.	Half gedomesticeerd.				
Oosterse honingbij	idem en China,Japan, Filippijnen.	Parallele raten in holte.	vert.dans	zwermt volledig zwermlustig	♀-cellen op de raat geen noodcellenbouw. ♀.tot 800 ei/dag.
Apis mellifera L.	Gedomesticeerd en wild.				
Westerse honingbij	westelijk van Oeral Afrika.	Parallele raten in holte.	vert.dans.	voortplantings-zwermen.	zwermcellen randst. nood- of redcellen op de raat. ♀. tot 3000 ei/dag.

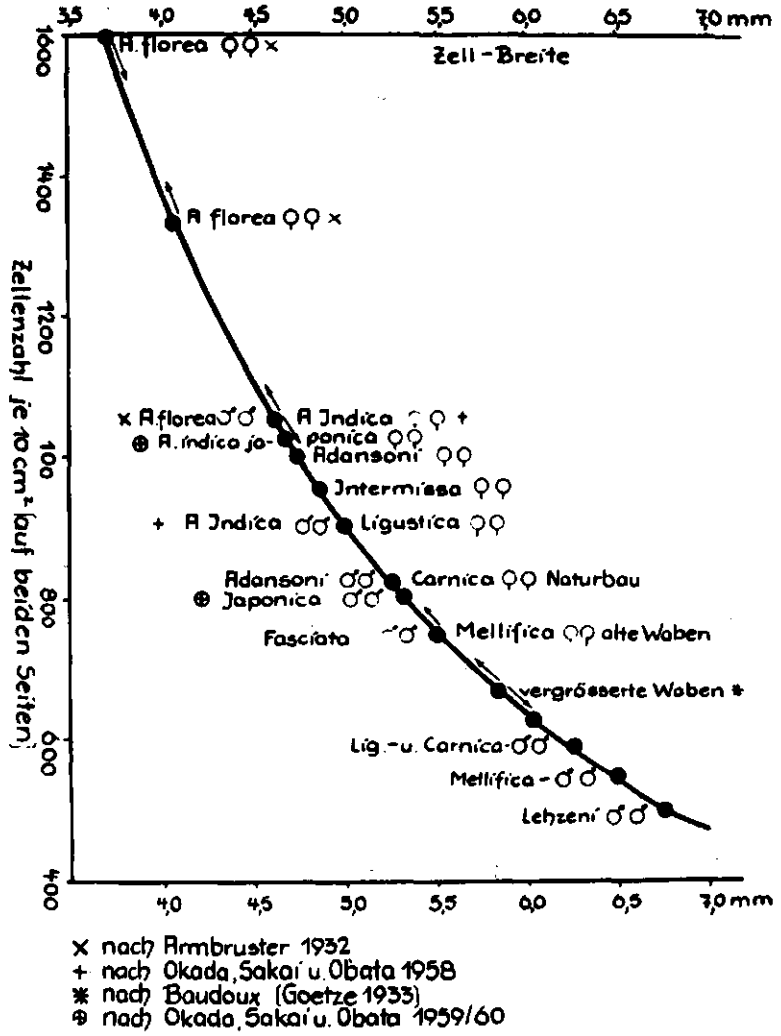
Bij Indische Oerbosbij wordt enkele keer raatbouw gevonden: 3 raten parallel (Morse & Laigo '69) bijenstraat 1,0 - 1,3 cm., cellen in de straat niet gebruikt en ondiep (0,6 - 1,4 cm).

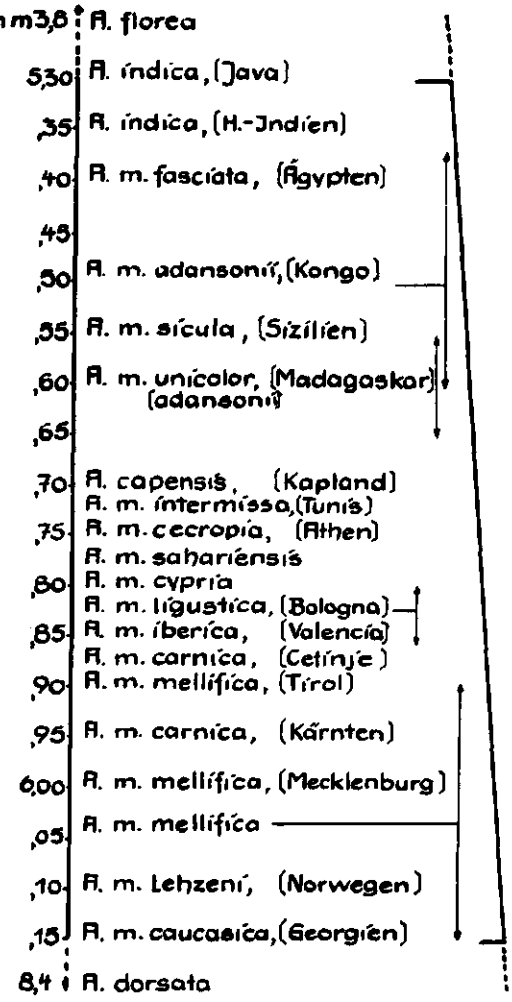
De soortnaam A.mellifera is in 1758 door Linnaeus gegeven: de honingdrager. In de duitse literatuur wordt meest de naam A.mellifica (de honingmaker) gebruikt. Deze naam werd in 1761 door Linnaeus gegeven.

Volgens Deodikar, Thakar en Tonapi '61 ligt waarschijnlijk de oorsprong van de honingbijen in het Indo-Maleisische gebied. Hier is een maximale concentratie van taxonomische verscheidenheid. Niet alleen de bovengenoemde soorten komen voor, maar ook de Meliponini ("angelloze" bijen) w.o. Melipona en Trigona. A.cerana heeft 2n=32 chromosomen bij het ♀ en n=16 bij het ♂. In feite zijn dit resp. 16 en 8 homomorfe paren. Numeriek is het ♂ haploid, maar genetisch diploid, het ♀ dan tetraploid.
Tot deze overweging is men gekomen na onderzoek van het chromosomenbeeld van A.florea (opgevat als een dwergmutant van A.dorsata). A.florea heeft n.l. 2n=16 en n=8 chromosomen. Gedacht wordt, dat bij een primitieve diploid (zoals A.florea) polyploidie is opgetreden, waaruit dan A.cerana is ontstaan. Polyploidie kan toename in grootte verklaren, maar niet de sprongsgewijze verandering van nestbouw. Hiervoor mutaties nodig. Of: primitieve A.diploid is gekruist met Trigona. Tr.Staudingeri (Afrika) is de best bekende tussenvorm tussen A. en Tr., heeft vert.raat (parallel) in een involucrum. Meliponini hebben 2n=18, n=9. Daarna polyploidie.

A.cerana en A.mellifera zijn praktisch als een soort op te vatten.
Er hebben zich geografische rassen gevormd. In het grensgebied van de Himalaya zijn kruisingen normaal. Alpatov '25 en Michailov '28 hebben de lichaamsgrootte van de A.m. rassen in Rusland onderzocht. Hierbij bleek, dat de bijen naar het noorden toe groter worden. Dit wordt gezien als een aanpassing aan het klimaat. De regel van Bergmann geldt voor Europese dieren in het algemeen. Ook voor A.cerana geldt deze regel, evenals voor A.florea.
Volgens de regel van Allen is er naar het zuiden een ontwikkeling van relatief lange ledematen. Hiertoe zouden de monddelen van de bijen ook kunnen worden gerekend.

De ontwikkeling van de bijenteelt:
In de Middeleeuwen werd slechts honing en was geroofd ten koste van de bijenvolken. De Zeidlers zwavelden de bijen af. Hiertoe zochten ze liefst de grootste (meest succesvolle) volken, die werden gedood. Een negatieve selectie dus. Dit gebeurt nu bij A.dorsata. (behalve, wanneer aan tempel).





RAATBOUW: APIS FLOREA

APIS DORSATA

De bijenteelt begon eigenlijk pas toen de bijen werden beschermd. Eerst de Klotz-beute (deel van boomstam), dan korven, later met losse raat, (Gravenhorster boogkorf) en tenslotte de kast met losse bouw.

Hulp bij voedselvoorziening:

Door het ontstaan van monocultures en door de verarming van de flora, is er praktisch geen overlevingskans voor wilde honingbijen. Daarom moet er met de volken worden gereisd.

Behandeling:

De volkssterkte wordt door de mens geregeld, zodat een maximale grootte tijdens drachtperioden. Zwermen worden gehuisvest; zwermverhindering door het maken van kunstzwermen. Suiker voeren en ruimte beperken voor een goede overwintering.

Veredeling:

Teeltkeus, gebruik van bevruchtingsstations en kunstmatige inseminatie.

Verdere bescherming:

Ziektebestrijding en het weren van vijanden.

Subspecies:	Rassen:	Voorkomen:	Opmerkingen:
Apis mellifera			
capensis		Z.Afrika	parthenogenetische ♀♀ gemengde volken met adansonii. Hybriden.
adansonii	adansonii	Z.Centr.Afrika	Laagvlaktevorm: hongerzwermen, geen broedpauze. x mellifera.
	unicolor	Madagascar.	
	monticola	Kilimanjaro	broedpauze in koude periode, wintertros.
	litorea	Tanganyika	
meda	fasciata	Egypte	In kleibuizen, niet winterhard. x mellifera.
	syriaca	Syrië, Israel, Jordanie.	x ligustica.
	cypria	Cyprus	"Golden Bee" in V.S. import geheel geel. verw.syriaca.
	remipes	Kaukasus	
	cecropia	Griekenland	
intermissa	intermissa	Tunesië	
	sicula	Sicilië	verw.intermissa.
	sahariensis	Sahara	
	iberica	Spanje	
mellifera	Lehzeni	Scandinavië	A.m.m. 16e eeuw naar Brazilië geëxporteerd.
	domestica	Engeland	
	silvarum	N.Rusland	
	carnica	Karinthië, Hongarije, etc.	grijs
	ligustica	Italie	geel abdomen, bruin scutellum. zwermtraag, thigmotactisch.
	caucasica	Kaukasus	grijs, sterk behaard, kan tegen lage temperatuur.
	nigra	Alpen	
	acervorum	Balkan	
	oeralbij		
Apis cerana			
	cerana	India, Ceylon	
	socialis	Achter-Indië	
	cerana	Japan	steekt weinig, maar bijt. (Trigona-kenmerk)
	sinensis	China	
	ussuriensis	China	
	javana	Java	

A.m.m. en andere mellifera rassen geëxporteerd naar N.en Z.Amerika en Australië.

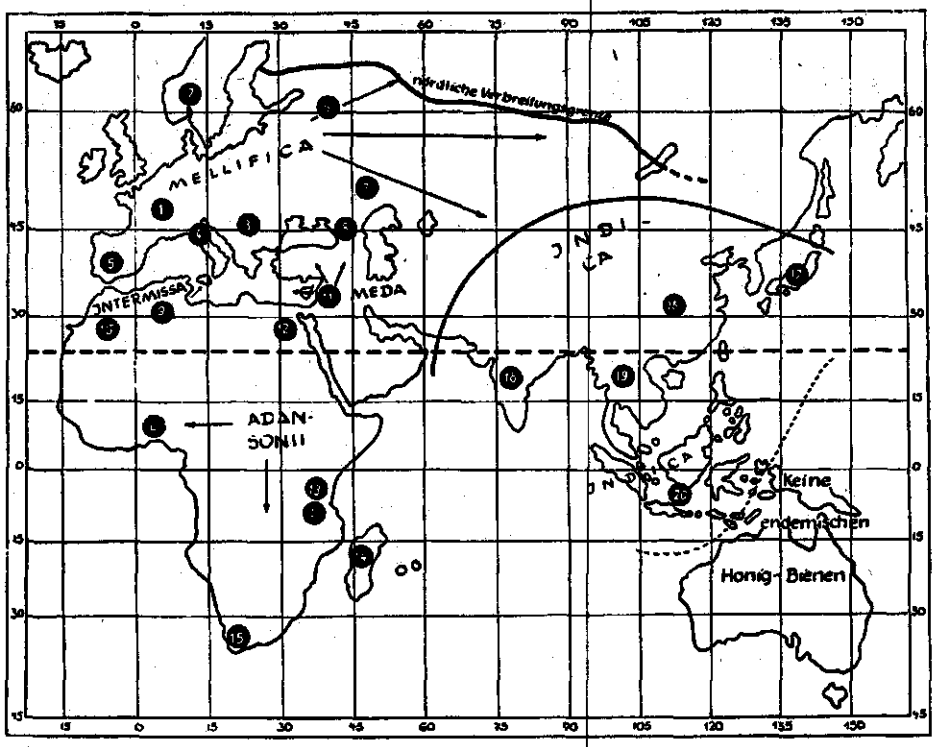
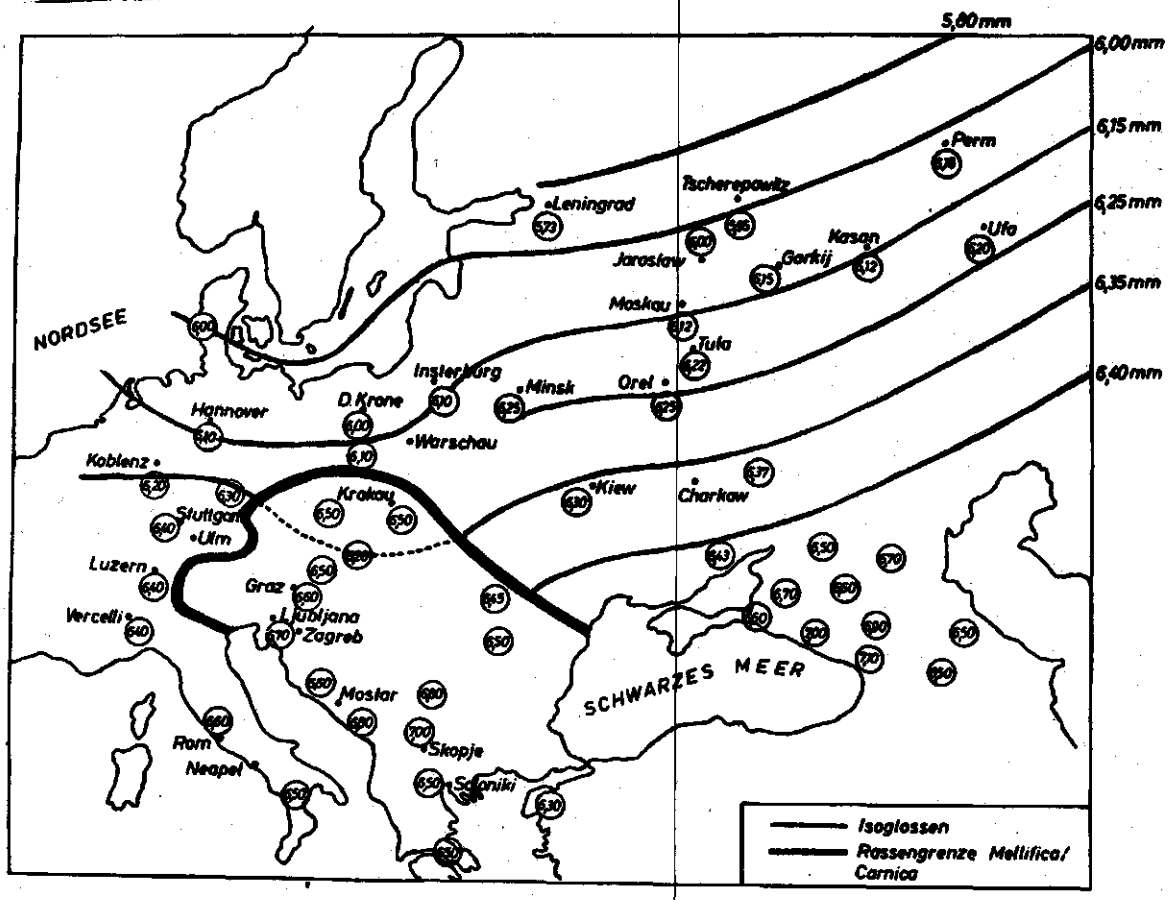
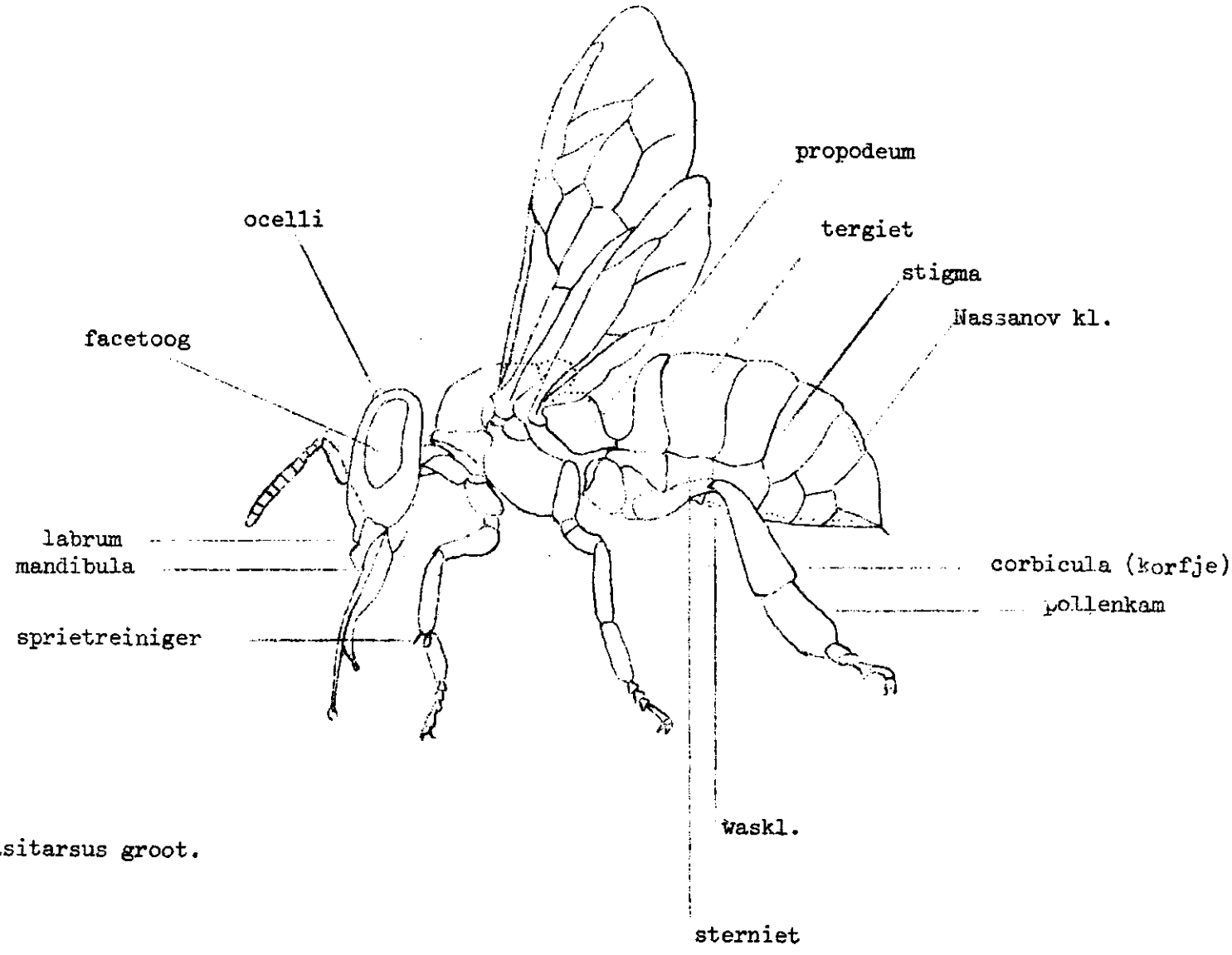


Abb. 6. Weltkarte der natürlichen Verbreitung der Rassen von *Apis mellifica* und *Apis indica.* – *Apis mellifica:* 1. mellifica, 2. Lehzehni, 3. carnica, 4. ligustica, 5. iberica, 6. silvarum, 7. acervorum, 8. caucasica. – *Intermissa:* 9. intermissa, → sicula, 10. sahariensis. *Meda:* 11. syriaca, ← cypria, 12. fasciata. – *Adansonii:* 13. monticola, 14. unicolor, L. litorea, 15. Capensis. – *Apis indica:* 16. sinensis, 17. cerana, 18. indica, 19. socialis, 20. javana (insularis)

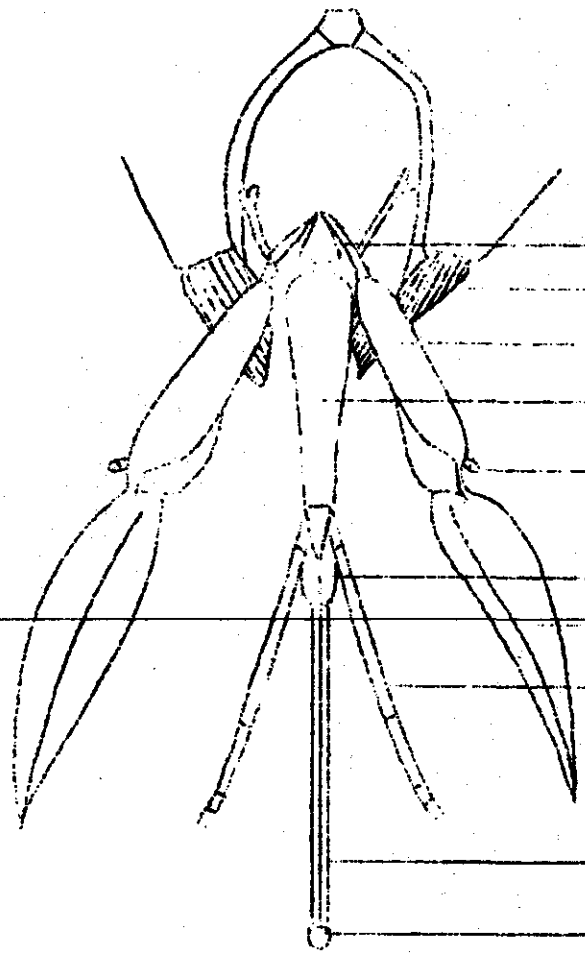


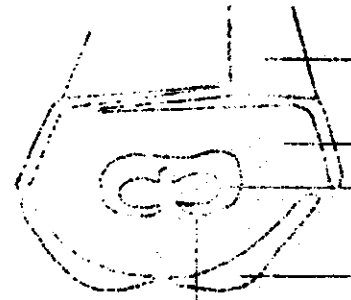


pootleden:

c. coxa
tr. trochanter
f. femur
ti. tibia
5 tarsomeren: basitarsus groot.
p.t. pretarsus

ONDERAANZICHT MONDDELEN





Morfologie van de honingbij.

De kop bestaat uit 6 segmenten; 3,4,5,6 dragen de monddelen.

De thorax bestaat uit 3 segmenten; 1,2 en 3 dragen de poten,
2 en 3 dragen de vleugels. De achtervl. is
d.m.v. haakjes (hamuli) aan de voorvl. verbonden.

Het abdomen bestaat uit 11 segmenten; 1 is in thorax opgenomen, (propodeum),
kenmerk van de Aculeata. (angeldragers)
4,5,6 en 7 onder de sternieten, wasspiegels.
(♀) 7, onder tergiet de Nassanovklier. (♂)
8 en 9 dragen geslachtsorganen. (inwendig)
10 en 11 vormen de angel.

Stigmata, zijdelings, in Th.2 en 3 en Abd.1. (propodeum) en Abd.2-8. Laatste in de angelkamer. De stigmata kunnen de in- en uitstroming van lucht regelen, via de trachaea naar de luchtzakken.

Sprietreiniger: Op eerste paar poten. De antenne wordt getrokken door een met haren bezette holte in de basitarsus, aangeduwd door de fibula, uitsteeksel van de tibia.

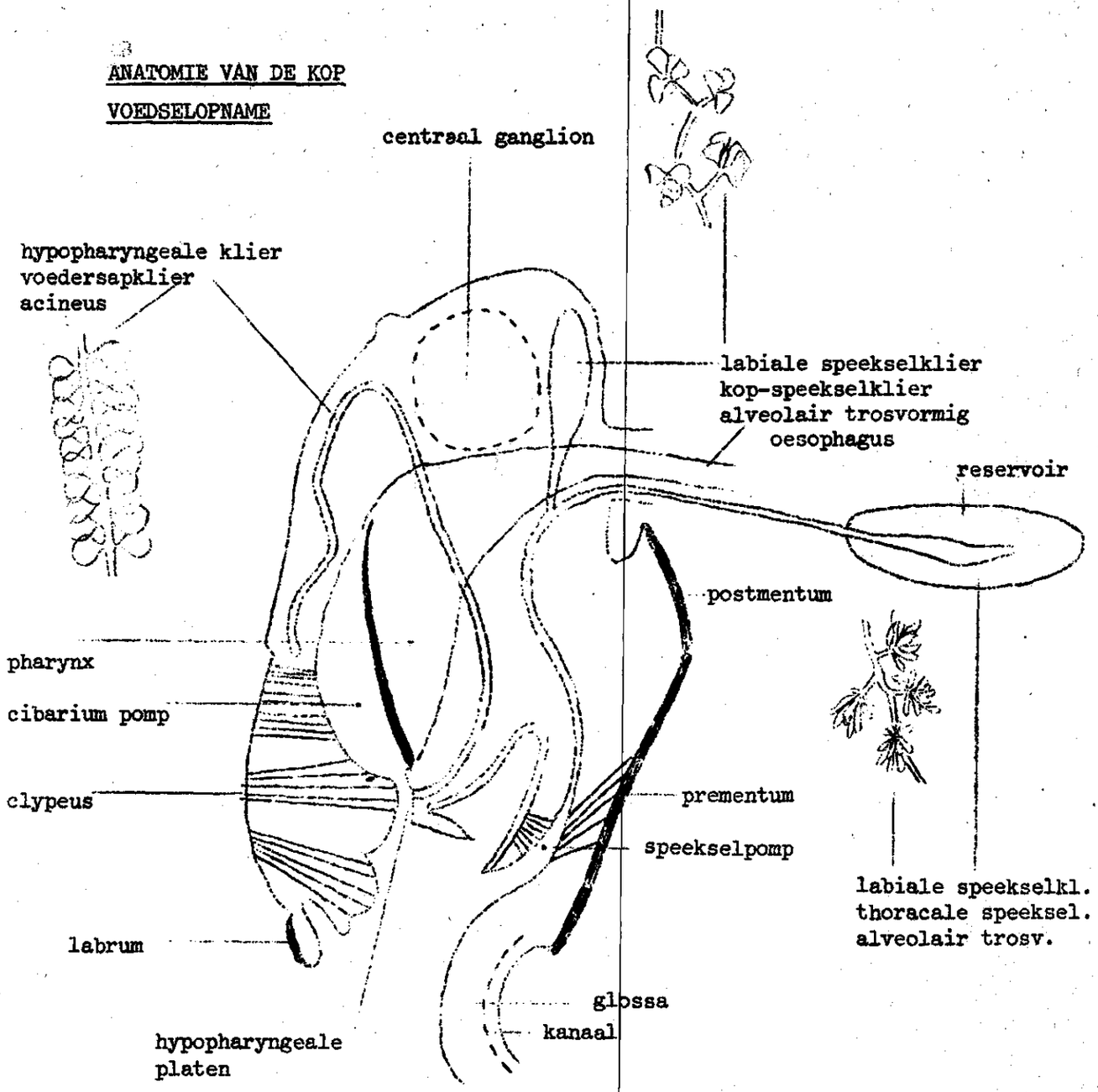
Elke poot heeft een pretarsus met twee klauwtjes (ungues) en een zuignapje).(arolium

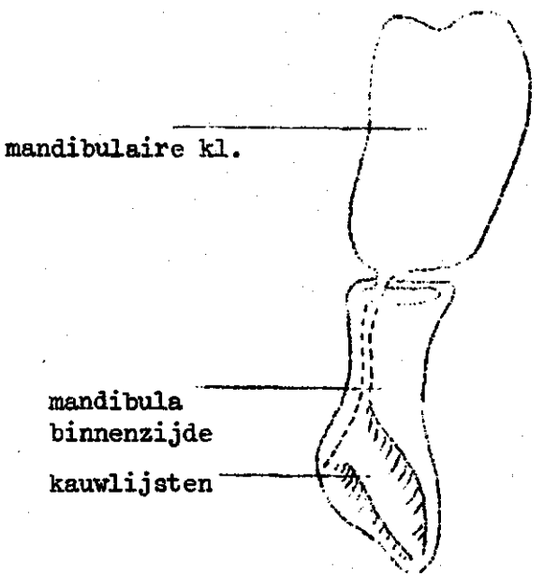
Kenmerken van de drie kasten:

	werkbij	koningin	dar
Facettenoog	klein,zijdelings	klein,zijdelings	groot, elkaar rakend.
Aantal ommatidia	6300	4920	13090
Aantal antenneleden van het flagellum:	10	10	11
Hersenen:	grote corpora pedunculata,(associatie centrum)	kleine	kleinst
Tonglengte:	lang 5,6-7 mm	kort 3,2-3,4 mm	kort
Kaken:	stompe rand	met snijtand	met snijtand
Mandibulaire klieren:	klein	goed ontw.	zeer klein
Hypopharyngeale kl.	sterk ontw.	geen, of deel ontw. niet functioneel	geen, of deel ontw. niet funct.
Tibia:	korfje en pollenpers	geen	geen
Basitarsus:	pollenkam	geen	geen
Abdomen:	eivormig	peervormig	breed
Angel:	recht	gebogen	geen
Weerhaken:	10 duidelijk	onduidelijk	-
Wasklieren:	4 paar, ventraal	geen	geen
Nassanovklier:	aanwezig, dorsaal	geen	geen
Renner en Baumannkl.:	geen	dorsaal	geen
Ovariolen:	1-10	130-180/ovarium	-
Spermatheca:	rudimentair ø 0,1 mm	ontw. ø 1,5 mm	-

ANATOMIE VAN DE KOP

VOEDSELOPNAME



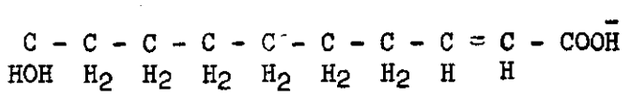


De "werkzame" tonglengte wordt gemeten met de glossometer. Tongverlenging tot 5% te verkrijgen door kweken van grotere bijen d.m.v. grotere celindrukken op kunstraat.
Werking tong: labellum raspt op voedsel, dit wordt via voedselkanaal opgezogen (werking cibariumpomp); doordat de monddelen naar voren geklapt zijn, wordt de speekselpomp afgesloten. Moet er speeksel worden afgegeven, dan moet de tong worden gebogen.
De hypopharyngeale klier: levert voedersap voor de larven, koningin en dar. Hoofdzaak waarschijnlijk proteïnen. Vooral aktief in voedsterbij-stadium. Verder produktie van enzymen.o.a. invertase, omzetting disacchariden tot monosacch.Proces vindt in de krop plaats. Middendarm ook invertase-productie.
Mandibulaire klier: ♀:9-oxo-deceenzuur, 9-OH-deceenzuur o.a. ♂: 10-OH-deceenzuur.
De klieren zijn gepaard.

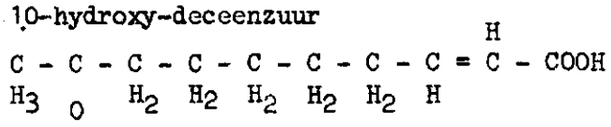
Vitamine K kan alleen in pollen uit de raat worden aangetoond, niet in vers pollen en kon.gelei. Haydak.Vivino '50. Opgeslagen pollen bevat vit.C (Manuilova '38, Haydak. Palmer '42.), niet aan te tonen in werksterlarvevoedsel. (Melampy. Breese Jones '39).
Pearson.Burgin '41 meenden, dat pantotheenzuur de beslissende factor is bij de differentiatie. Gardner '48, bij Drosophila wordt de levensduur verlengd o.i.v. pantotheenz. Bij de bijenkon. zien we inderdaad een veel langere levensduur dan bij de werkster.

Ontwikkelingsduur.

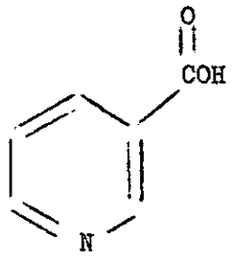
	werkbij	koningin	dar
ei	3 dagen	3 dagen	3 dagen
larve.(open)	5	5	6
1e vervelling:	5e dag	5e dag	5e dag
2e "	6e	6e	6e



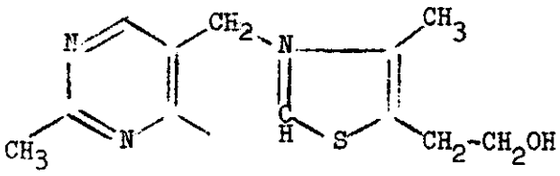
10-hydroxy-deceenzuur



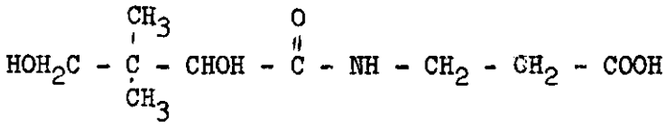
trans-9-oxo-deceenzuur



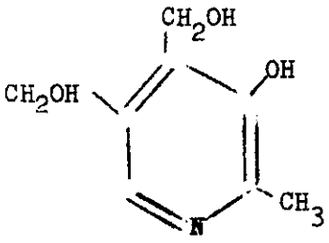
nicotinezuur



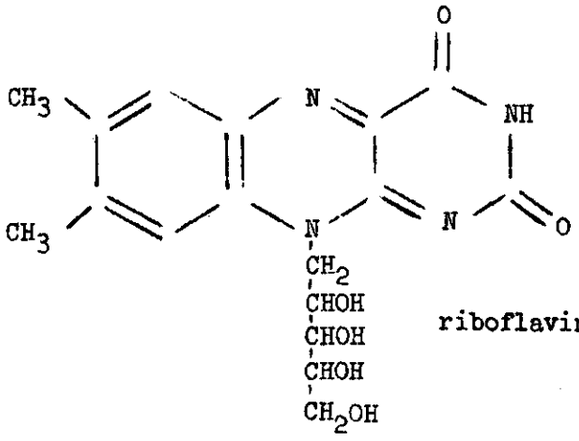
thiamine (aneurine, vit.B1)



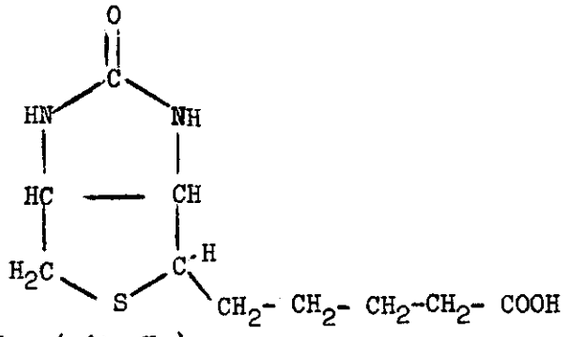
pantotheenzuur (onderdeel van CoA.)



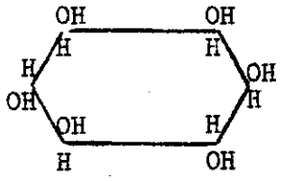
pyridoxine (vit.B6)



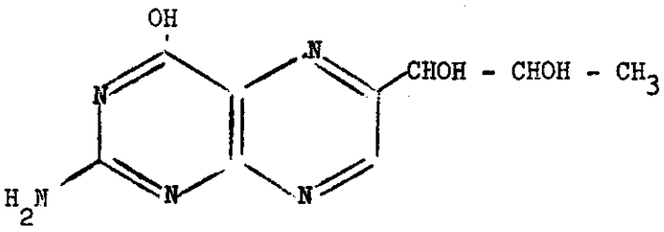
riboflavine (vit.B 2)



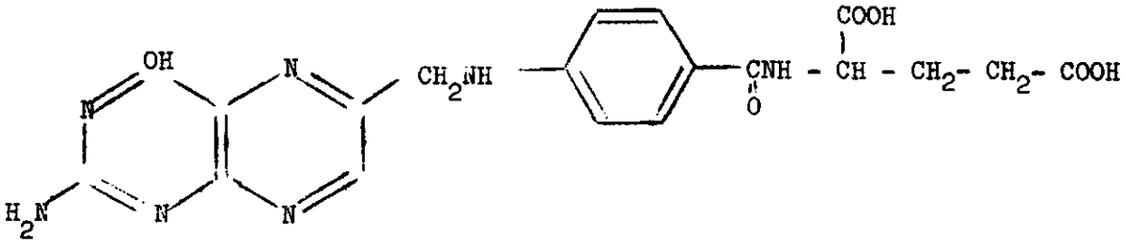
biotine (vit. H.)



inositol



biopterine



folinezuur

Biopterine komt uit de mandibulaire klieren. Kon.gelei: 25 gamma/gr; werkst.voedsel: 4 gamma/gr. In de nazomer bevat werkst.voedsel 2,5 x zoveel biopterine als in voorjaar. Heeft dit iets te maken met lange levensduur van winterbijen?
Rembold '67, heeft een nog niet nader beschreven dialyseerbare stof als determinerende stof aangewezen. Bij het kweken in vitro bleek dat wanneer werksterlarven gevoed worden met koninginnegelei niet alleen koninginnen, maar ook intermediaire vormen en werksters ontstaan. Wordt de koninginnegelei eerst geëxtraheerd, dan ontstaan uitsluitend werksters. Wordt aan de geëxtraheerde koninginnegelei de determinerende factor toegevoegd, dan ontstaan opnieuw koninginnen, intermediairen en werksters. In aanvulling op de bovenstaande tabel vindt Rembold dat koninginnegelei tienmaal zoveel pantotheenzuur, biopterine en neopterine bevat als werkstervoedsel. Wanneer een volk moerloos wordt gemaakt, dan bevatten de mandibulaire klieren van de voedsterbijen 10 x zoveel pantotheenzuur en 200 x zoveel biopterine als die van moergoede voedsterbijen; Rembold vond geen veranderingen in het secreet van de hypopharyngeale en thoracale klieren. De hier genoemde stoffen bepalen de differentiatie niet volgens Rembold, maar het lijkt wel waarschijnlijk, dat deze stoffen effekt hebben op de expressie van de koninginne-kenmerken (J.B.). De hier beschreven reactie bij moerloze bijen treedt kennelijk op bij een redelijk aantal bijen; anders zou dit verschil niet zo gemakkelijk zijn aan te tonen.
Rembold denkt aan koninginnelarve-specialisten (hypopharyngeaal plus mandibulair secreet) en werksterlarve-specialisten (alleen hypopharyngeale klier) bij de voedsterbijen.
Rembold vindt bij het in vitro opkweken van werksterlarven op werkstervoedsel, dat er uitsluitend werksters ontstaan. Weiss (1975) echter heeft ook intermediairen gekregen na het aanbieden van veel werkstervoedsel aan werksterlarven.
Het laatste woord in deze kwestie is nog niet gesproken.
Hoffmann '67, werksterlarven worden elk 140 x gevoed. Het voedsel bestaat uit een melkwitte, een heldere en een gele component, (verh. 2:9:3). De witte comp. zou afkomstig zijn van hypoph. en mand.kl., de heldere comp. van hypoph.kl. en kropinhoud. De gele comp. bevat pollen.
Smith '61, vond, dat het larvenvoedsel na de derde dag van melkachtig wit tot gelig wordt, met toenemend aantal pollenkorrels.
Kon.larven krijgen meer en ander voedsel.
Hoffmann '67, kon.larve wordt 1600 x gevoed, met evenveel witte comp. als heldere comp. De eerste drie dagen uitsluitend wit secreet.
De differentiatie begint kennelijk reeds zeer vroeg.

Woyke '67, telde het aantal ovariolen en bepaalde de inhoud van de spermathecae van kon. die werden gekweekt uit:

ei	1e dag larve	2e	3e	4e	
317	297	292	272	224	ovariolen
1,19	1,10	0,94	0,82	0,68	mm^3 spermatheca inhoud.

Met andere woorden, we krijgen grotere koninginnen, met meer ovariolen etc., naarmate eerder werd bepaald of uit een ei/larve een koningin moet ontstaan. Een zwermkoningin is vanaf het moment, dat het ei wordt gelegd voorbestemd kon. te worden. De differentiatie tot koningin start bij de redcel later, nl. 1e t/m 3e larvenstadium.
De grootste verschillen in vitaminegehalte worden gevonden bij 3 dagen oude larven. De 5 dagen oude ♀ larve heeft voedsel, dat wat vit.gehalte ± overeenkomt met ☿ larve (Lingens-Rembold '59).

Het onderzoek betreffende de kastendifferentiatie is steeds gericht geweest op de kwaliteit en de kwantiteit van het larvenvoedsel. Het onderzoek van Wirtz (1973) en Wirtz en Beetsma (1972) echter was gericht op de ontwikkeling van de larven van beide kasten. Wanneer jonge werksterlarven overgebracht worden in koninginne-cellen, dan nemen de corpora allata sterk in volume toe; bovendien blijkt uit histologisch onderzoek, dat de corpora allata aktief worden. Overeenkomstig de verwachting was de juveniel hormoon titer in de haemolymphe van 3 dagen oude koninginnelarve, tien maal zo hoog als bij werksterlarven. Door uitwendige applicatie van 1 γ Biojine (juveniel hormoon mimeticum) op 3 dagen oude werksterlarven in werkstercellen bleek de ontwikkeling tot werkster omgeschakeld te worden in een ontwikkeling tot koningin.
De expressie van de koninginne-kenmerken wordt sterker als na de kritieke periode extra voedsel wordt gegeven.

Hormonale insecticiden.
Wanneer de inductie tot koningin slaagt, dan ontstaan er dus koninginnen in werkstercellen. Deze situatie wordt door de bijen niet geaccepteerd; de gesloten cellen worden geopend en de inhoud (larve of pop) wordt verwijderd.
Wordt het juveniel hormoon mimeticum (JHM) toegediend aan 2 d. oude werksterlarven, dan zijn deze larven binnen een dag uit de raat verdwenen.
Wordt een volk gedurende langere tijd als verzorgingsvolk voor behandelde larven gebruikt, dan loopt de produktie van voedersap terug, zodat geen broed meer verzorgd kan worden en tenslotte is de koningin dood of verdwenen.
Uit deze ervaringen blijkt, dat wanneer een bijenvolk in contact komt met JHM. dat er sterfte optreedt. Deze situatie kan voorkomen wanneer JHM worden gebruikt

als insecticide; de bijen kunnen of via de bloemen of via het drinkwater in contact komen met deze stoffen.
Uit proeven van Beetsma en ten Houten (1974) is gebleken, dat bepaalde JHM zeer schadelijk voor het bijenvolk kunnen zijn. Toediening van verschillende JHM geschiedde via bespoten raapzaad (in een isolatiekooi) en door voeren in verdund honingwater in de kast. De ervaringen uit de proeven van Wirtz en Beetsma werden bevestigd: 1. differentiatie tot koningin trad op, 2. binnen een week waren alle larven verdwenen, 3. na 10-20 dagen waren de koninginnen dood of verdwenen, 4. de voedersapklieren degenereren binnen enkele dagen.
Later bleek, dat voeren met JHA ook effekt had op de ontwikkeling van de wasklieren. Ook treedt er een gedragsverandering op.
Wanneer de behandelde volken moerloos werden, was er geen enkele reactie waar te nemen. (b.v. bouwen van redcellen op stuifmeelcellen).
Na behandeling was er niet een opvallende sterfte van volwassen werkbijen.
Wanneer nu JHM gebruikt worden als insecticide is het nodig eerst de effekten op nuttige insekten te onderzoeken. Gezien de resultaten van Röseler moeten eveneens de hommels in dit onderzoek worden betrokken. De klassieke methoden van het insecticiden onderzoek zijn voor het testen van hormonale insecticiden ongeschikt.

BROEDONTWIKKELING EN -VERZORGING.

Wanneer we een raam uit het broednest bekijken, dan blijkt het voedsel en het broed ellipsvormig verdeeld te zijn. Van buiten naar binnen zien we : honing, pollen, eitjes, jonge larven, oude larven en gesloten cellen. Komen de bijen in het midden uit dan worden deze cellen gepoetst en de ♀ start daar weer eitjes te leggen, zodat er afwisselend een golf (ring) van eitjes etc. van binnen naar buiten "beweegt" wanneer we dagelijks het raam bekijken.

☿-cellen, klein en vlak, ♂-cellen, groter, bol; ♀-cellen, langwerpig, verticaal. ♂-cellen meest onderzijde van het raam. Zwermcellen, onderzijde raam. Redcellen op het raam, in het broednest.

Het totale broednest, over meerdere ramen verdeeld, heeft de vorm van een afgeplatte bol. Ook de bijen zitten min of meer in deze vorm, ook in de wintertros, als er geen broed is.

De grootte van het broednest is afhankelijk van verschillende factoren:

x. Productiviteit van de koningin (rasverschillen).
x. Sterkte van het volk (verzorgingsmogelijkheden, grootte van de "thermostaat"), (kleine volken hebben een relatief groot broednest).
x. voedsel voor ♀ en ☿☿, aanwezige dracht, pollen is zeer belangrijk.
x. Temperatuur en mogelijk daglengte.
x. Beschikbare ruimte.

Een goede ♀ legt per cel een eitje op de bodem, zij belegt het broedgebied aansluitend. Eierleggende werksters (mallemoer) leggen ± 10 eitjes per cel, vaak ook tegen de wand.

Een eitje is 1,5 mm lang. De 1e dag staat het op de celbodem, 2e dag iets scheef, 3e dag liggend. Voor een goede ontwikkeling tot imago is een temperatuur van ± 35°C nodig.

Volgens Du Praw '61, komen de larfjes op eigen kracht uit het ei, hiervoor zou de tussenkomst van de voedsterbij niet nodig zijn. Na kopbewegingen van het embryo volgt oplossen van het chorion, waarschijnlijk enzymatische werking. Laidlaw beweert, dat reeds voedsel wordt opgenomen via de transparante chorion. Smith '59 sluit zich aan bij deze bewering. Het voedsel is mogelijk nodig voor het uitkomen, eventueel als ondersteuning.

Bij de werkster wordt de cel in het 5e larvale stadium (na 4 vervellingen) verzegeld. Dan propt de larve zich volmet het resterende voedsel en start met het coconspinnen, daarna komt de verbinding tussen ventriculus en proctodeum tot stand en de faeces kan worden afgescheiden, ook de inhoud van de buisjes van Malpighi treedt naar buiten.

Hierna komt de strekking van de larve; de kop ligt naar buiten gericht, de ruwheid van het celdeksel zou hierbij het oriëntatiepunt zijn.

Na de vijfde vervelling op de celbodem een gele vlek: faeces + velletje.

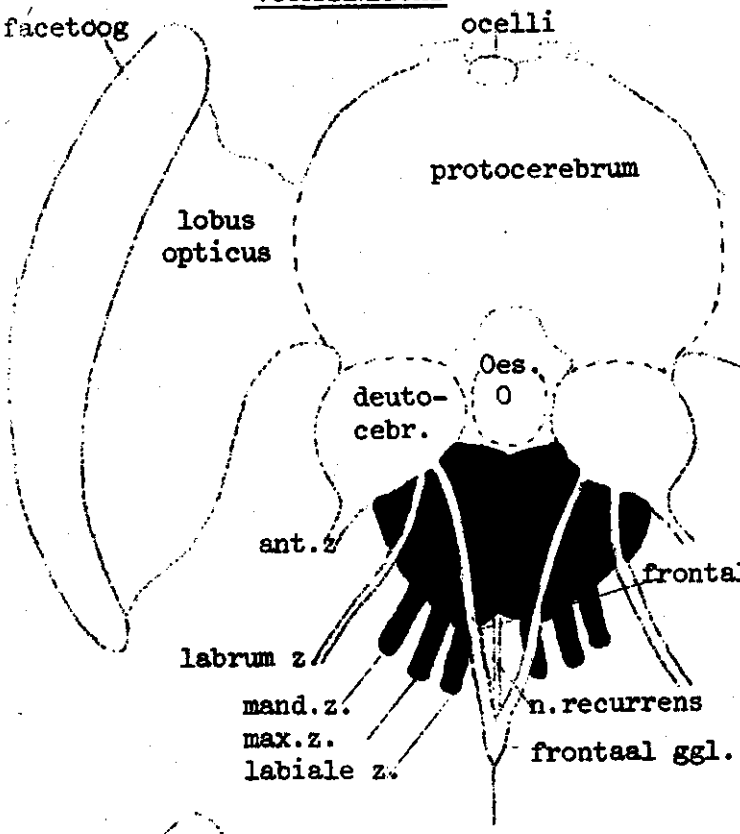
De larve heeft eenvoudige monddelen, geen ogen, knopvormige antennes en pootjes (onder epidermis) en inwendige vleugelaanleg (endoptera).

Als praepupa kop en thorax reeds gescheiden, abdomen niet.

De pop is kleurloos. Eerst beginnen de ogen te kleuren, dan de rest.

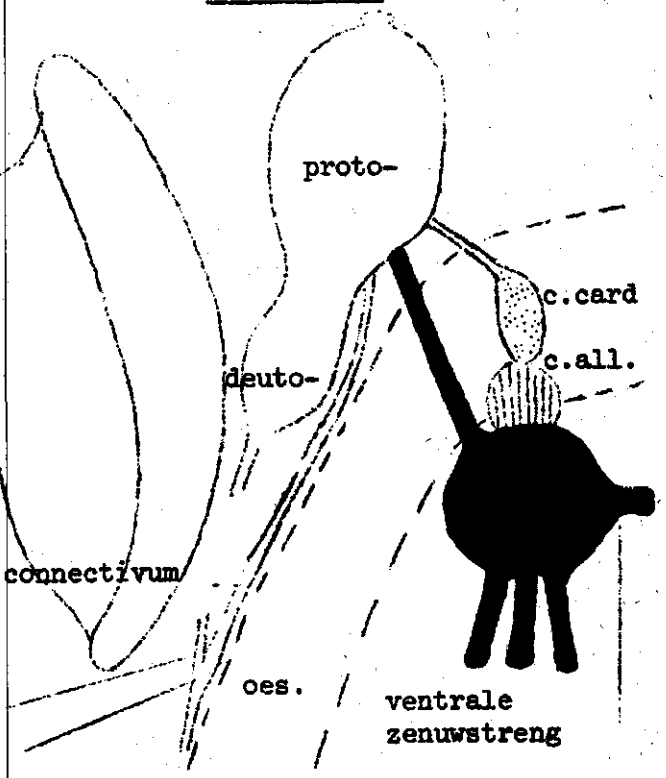
CENTRALE ZENUWSTELSEL IMAGO.

VOORAANZICHT

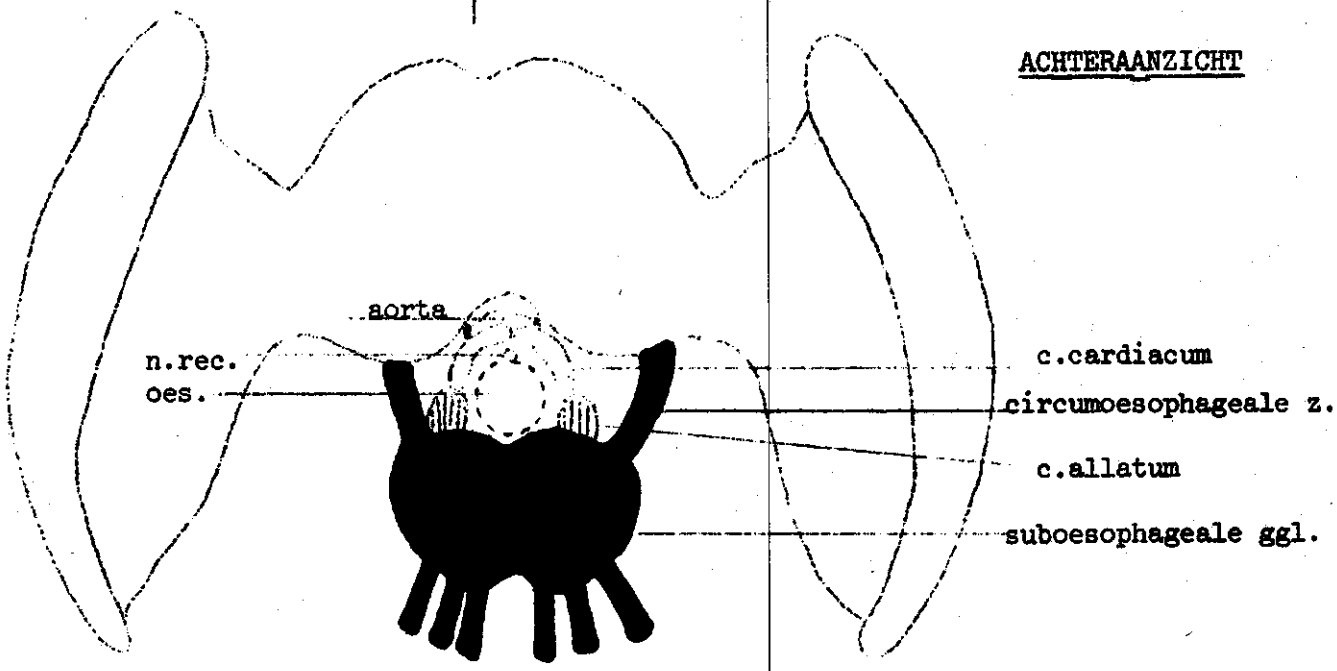


ENDOCRIENE KLIEREN.

ZIJAANZICHT



ACHTERAANZICHT

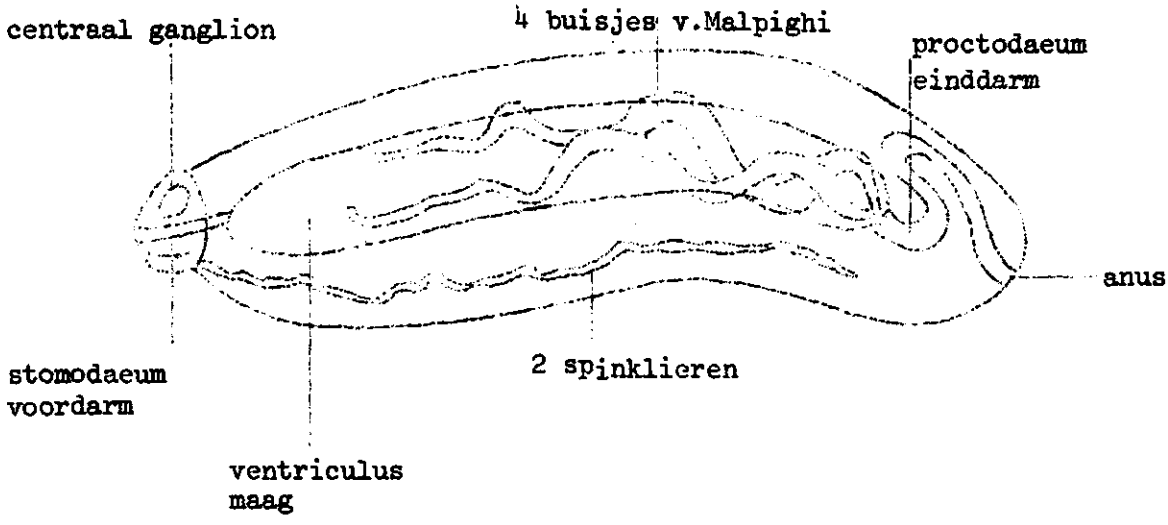


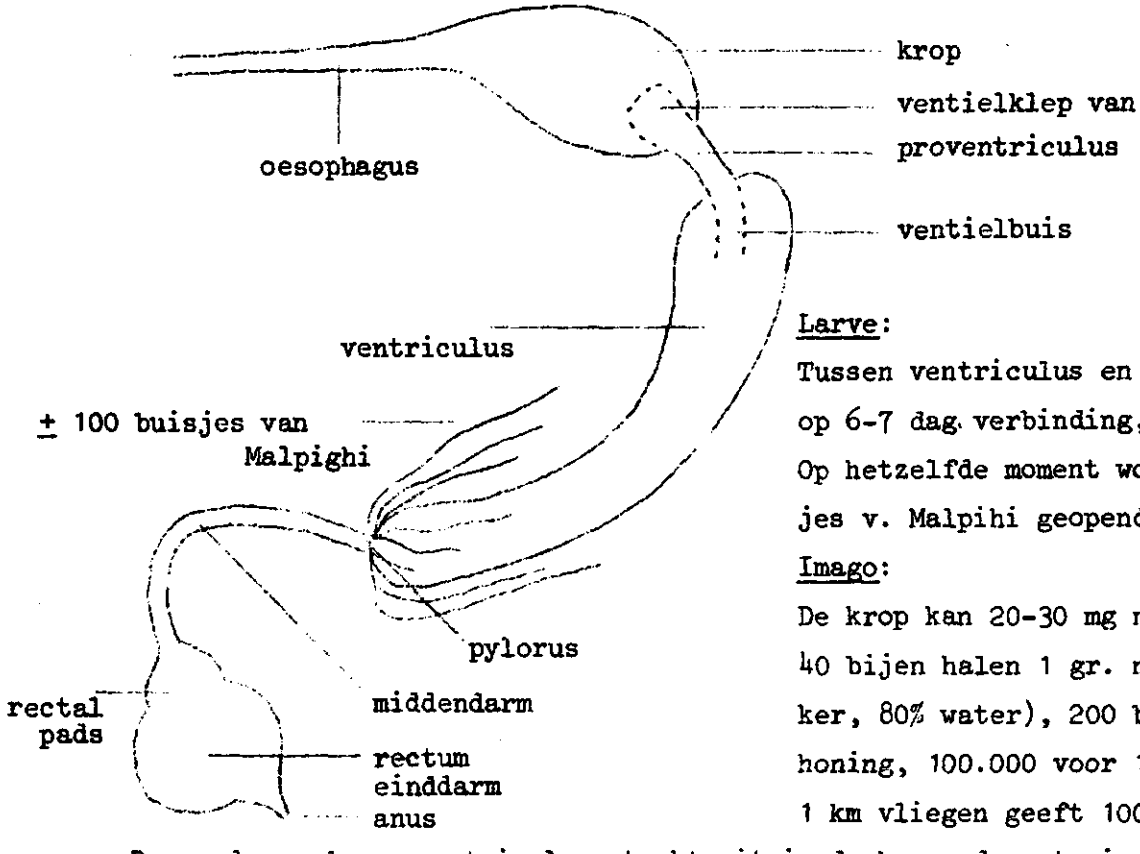
Verbonden aan het suboesophageale ganglion is de gepaarde ventrale zenuwstreng. Bij de larve zijn 11 ganglia aanwezig, bij het volwassen insect 7, waarvan 2 in de thorax en 5 in het abdomen.

De <u>prothoracale klieren</u> bevinden zich tussen 1e en 2e thoracale ggl. dicht bij het maagdarmkanaal van de larve.

Het <u>tritocerebrum</u> achter het deutocerebrum is alleen te herkennen aan de uitgaande zenuwen: frontale connectivum en labrum z.

MAAGDARMKANAAL. LARVE en IMAGO

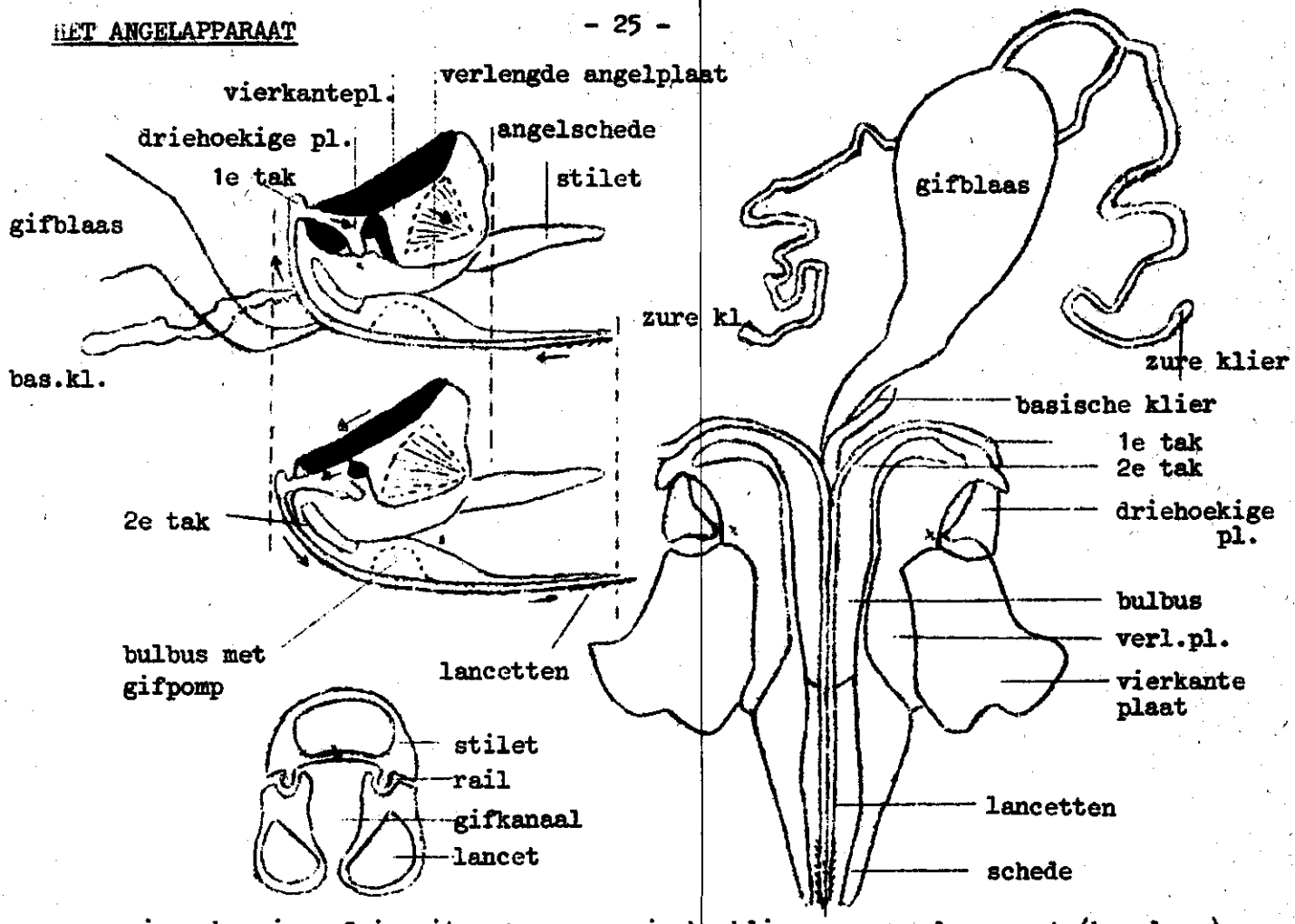




Larve:
Tussen ventriculus en proctodeum pas op 6-7 dag verbinding, en ontlasting. Op hetzelfde moment worden de buisjes v. Malpihi geopend.

Imago:
De krop kan 20-30 mg nectar bevatten, 40 bijen halen 1 gr. nectar (20% suiker, 80% water), 200 bijen halen 1 gr. honing, 100.000 voor 1 pond. gem. 1 km vliegen geeft 100.000 km.

De mond van de proventriculus steekt uit in de krop, draagt vier kleppen die pollenkorrels uit de kropinhoud halen en doorgeven naar de maag. De ventielbuis dient om te voorkomen dat maaginhoud in de krop komt bij het opgeven van voedsel.
De buisjes van Malpighi zijn ontstaan onder de oorspronkelijke buisjes in de larve.
6 rectal pads dienen vermoedelijk voor de absorptie van water uit het darmlumen.
Het rectum zwelt bij winterbijen geweldig op, normaal is er geen defaecatie in de kast, abnormaal: roer. De faeces wordt normaal verzameld in het rectum tot de reinigingsvlucht.



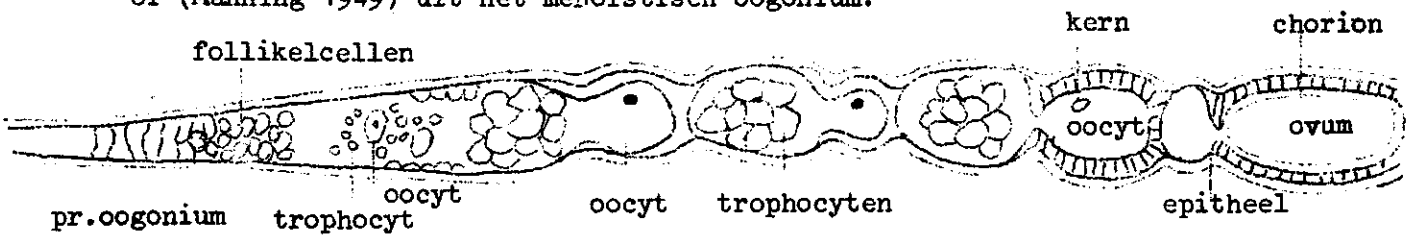
x is scharnier. Ovipositor + accessorische klieren = angelapparaat (homoloog). In de zure klieren wordt het angelgif gemaakt. Neumann en Habermann '54 toonden aan: histamine (verwijdt bloedcapillairen, speelt rol bij allergische reacties), Lecithinase en fosfolipase (tasten celmembraan aan) en hyaluronidase. (bacteriedodend, hyaluronzuur in bacteriemembraan). De klieren en de gifblaas hebben geen spieren in de wand; de gifblaas mondt uit bij een ruimte in de bulbus. De bulbus vormt een geheel met de stilet. In deze ruimte zit een klep, bevestigd op de lancetten. Bij een onderlinge beweging van stilet en lancetten werkt dit systeem als een zuig-perspomp. De basische klier mondt iets hoger uit in de ruimte tussen 1e en 2e tak. Veronderstelde functie(s): smering v.d. lancetten, beschermende laag rondom het ei geven voor transport door de vagina en/of lijmstof om ei op celbodem te plakken. De geproduceerde stof wordt niet gemengd met het gif. De twee 1e takken van de driehoekige platen gaan over in de lancetten; de twee 2e takken van de verlengde plaat gaan over in een stilet. De onderlinge beweging wordt geleid door de rails. De lancetten worden uitgestoken door contractie van de spieren tussen de vierkant pl. en de 2e tak; hierdoor kantelt de vierk.pl. en de driehoekige pl. wordt op scharnierpunt gedraaid naar voren en beneden. Intrekken van de lancetten wordt veroorzaakt door contractie van de spierbundels op de vierkante platen. Verliest een bij de angel, dan blijft het angelapparaat intact en werkt autonoom door. Hierdoor een effectiever doseren van gif. Rietschel '37 het tere integument

tussen de stigmaplaten en angelapparaat is een voorgevormde breekplaats. Verlies van angel is autotomie. De beschadigde bij kan soms nog dagen in leven blijven. Verlies van angel vindt alleen plaats wanneer dikhuidige dieren worden gestoken.

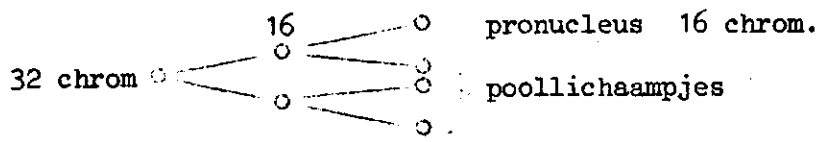
DE GESLACHTSORGANEN.

Koningin.

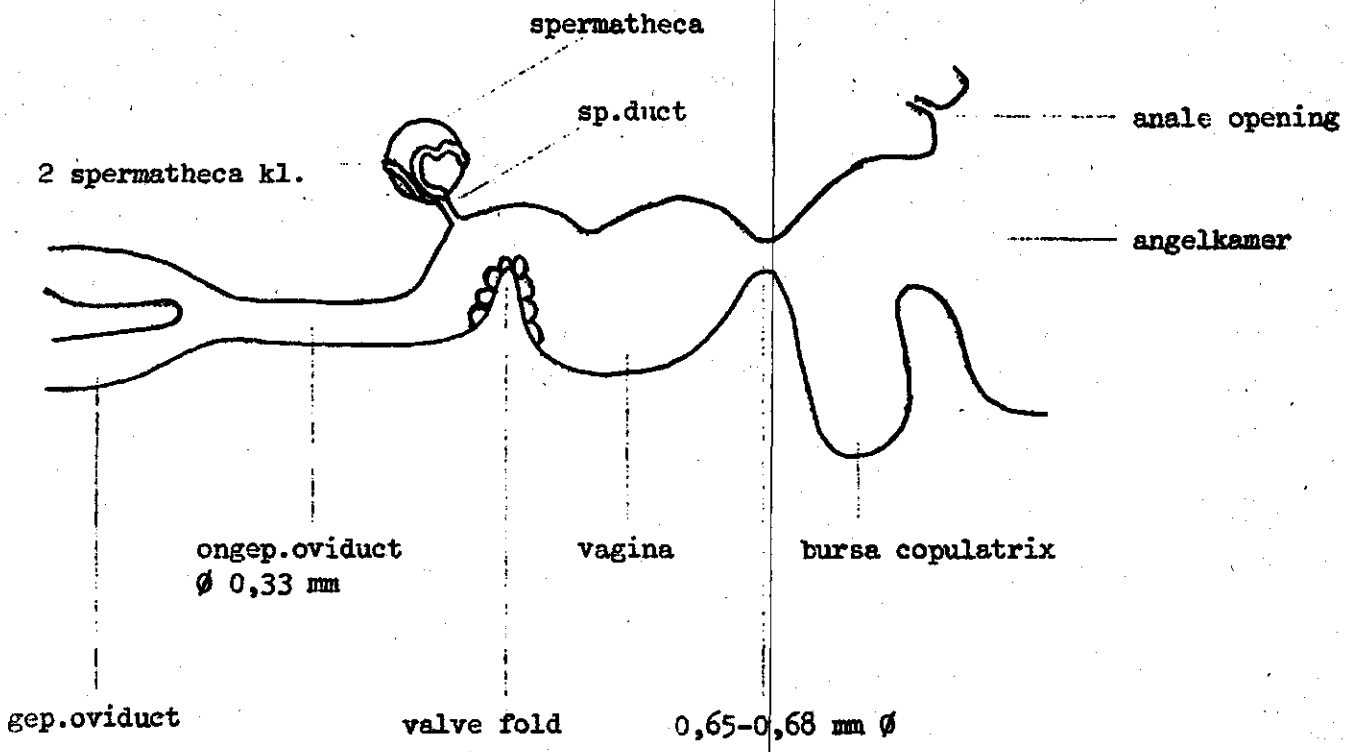
Twee peervormige ovaria vullen vrijwel geheel het abdomen van de koningin. Per ovarium werden door Laidlaw (1950) 130-185 ovariolen geteld. De eibuisjes zijn aan top zeer dun, alleen een veelkernige protoplasma massa te onderscheiden. Hierop volgt een zône waarin de primaire oögonia liggen, gevolgd door een groep follikelcellen. Elk primair oögonium deelt zich op in een oöcyt en 48 trophocyten (voedingscellen), de follikelcellen zijn nu wandstandig. Nog verder van de top zien we afwisselendeen groep trophocyten en een oöcyt, die omgeven zijn door follikelcellen. De voedingscellen leveren de dooiersubstantie. Deze opbouw van het ovariool heet: polytrooph. De follikelcellen ontstaan of uit de epitheelcellen of (Manning 1949) uit het meroistisch oögonium.

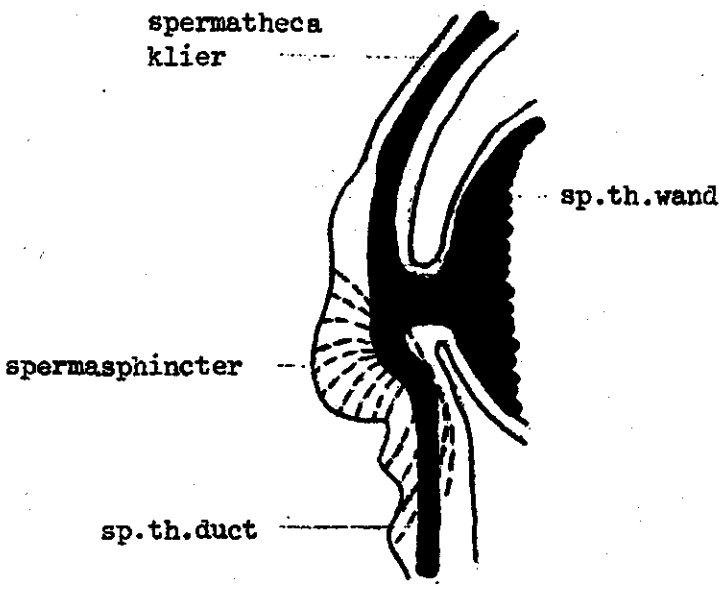


Tijdens de ontwikkeling komt de oöcyt steeds verder naar beneden te liggen. De follikelcellen vormen een compacte laag rondom de oöcyt en er komt een insnoering tussen oöcyt en trophocyt, maar er blijft een opening vrij. De trophocyten nemen in omvang toe, door opname van voedingsstoffen uit het bloed; ze zijn groter dan de oöcyt. Tenslotte groeit weer de oöcyt ten koste van de trophocyten, zodat de grootteverhouding omslaat. Tenslotte omsluiten de follikelcellen alleen de oöcyt en vormen dan het chorion. De opening in de follikelcellenlaag resulteert in een poortje in het chorion, de micropyle, hierdoor kunnen de spermatozoiden naar binnen dringen. Even voor het binnenkomen in de gepaarde oviduct, vindt de eirijping plaats. De oöcyt wordt ovum, door een reductiedeling (meiose) ontstaat een pronucleus en drie poollichaampjes.



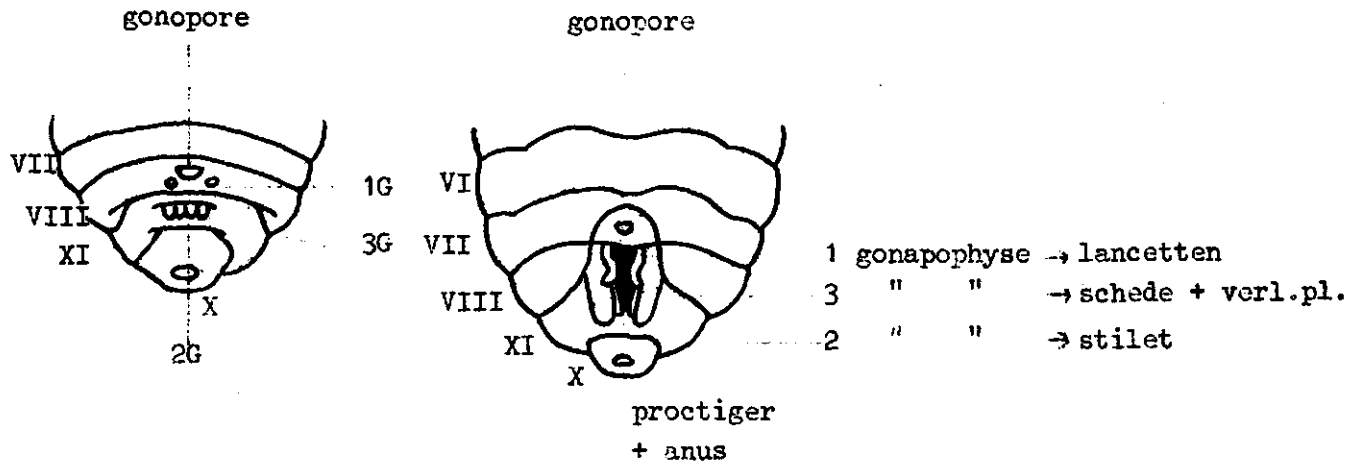
Vanuit de gepaarde oviduct komt het ei in de ongepaarde oviduct en vaginale zak met spermatheca.



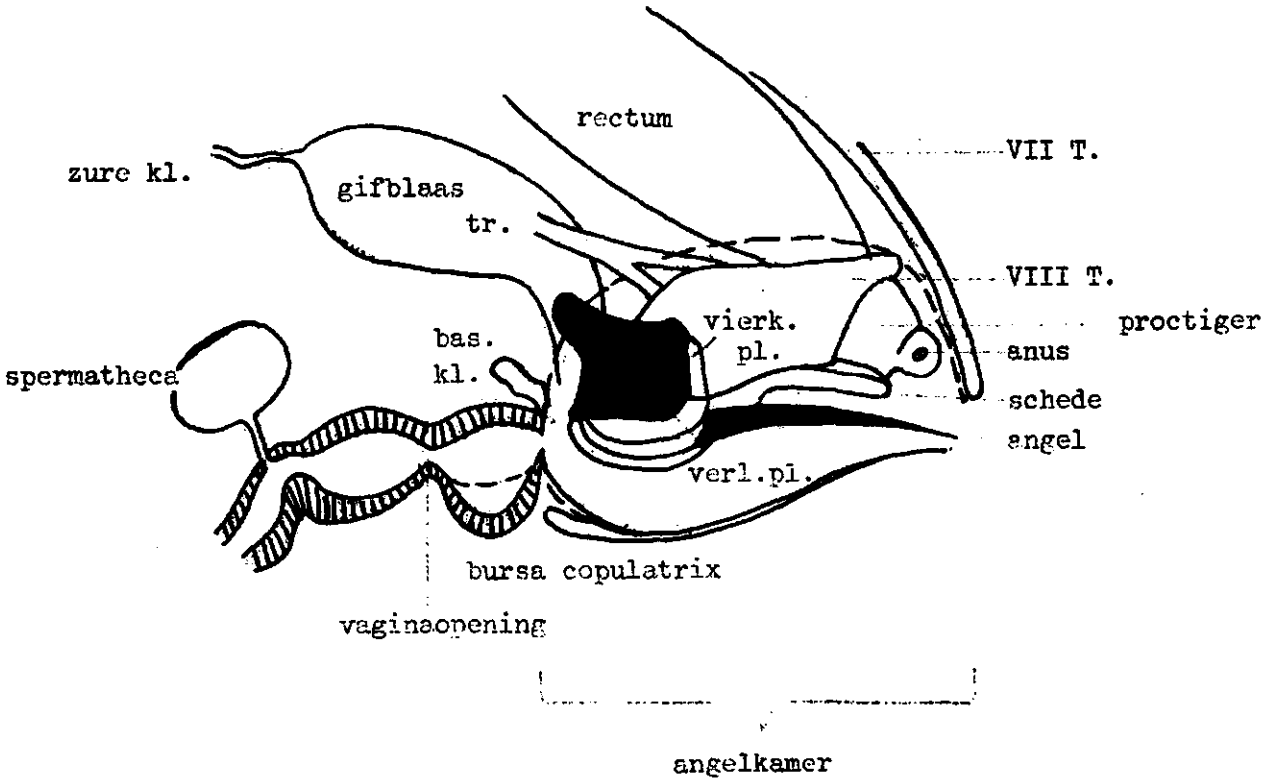


Het spermatheca heeft een diameter van ongeveer 1,5 mm. Bij de overgang van ductus naar sp.th.lumen, monden twee sp.th.klieren uit. De klieren maken een alkalische stof, die waarschijnlijk dient voor de voeding van de opgeslagen spermatozoiden. Gemiddeld worden er 5.10^6 spermatozoiden aangetroffen na de bruidsvlucht, deze kunnen 3-5 jaren in leven worden gehouden. Andere functie van het secreet is mogelijk de attractie van sp.zoiden, dit zou actieve voortbeweging inhouden. De functie van de sphincter is nog onduidelijk. Verondersteld wordt, dat de sphincter een rol speelt bij de bevruchting van het ei. Wanneer het ei over de valve fold kantelt, ligt het met de micropyle naar de ductus gericht. Op dit moment wordt een tiental sp.zoiden vrijgelaten en via de micropyle het ei binnendringen. Het overbrengen van de spermatozoiden zou mogelijk zijn, omdat er tevens een vloeistof wordt afgegeven. Waarom wordt het ene ei wel en het andere niet bevrucht? Flanders had het idee, dat via een antennereflex de spermasphincter in actie zou komen. Nauwe cellen wel sp.zoiden vrij,

ONTWIKKELING ANGELAPPARAAT



♀ LARVE VENTRAAL

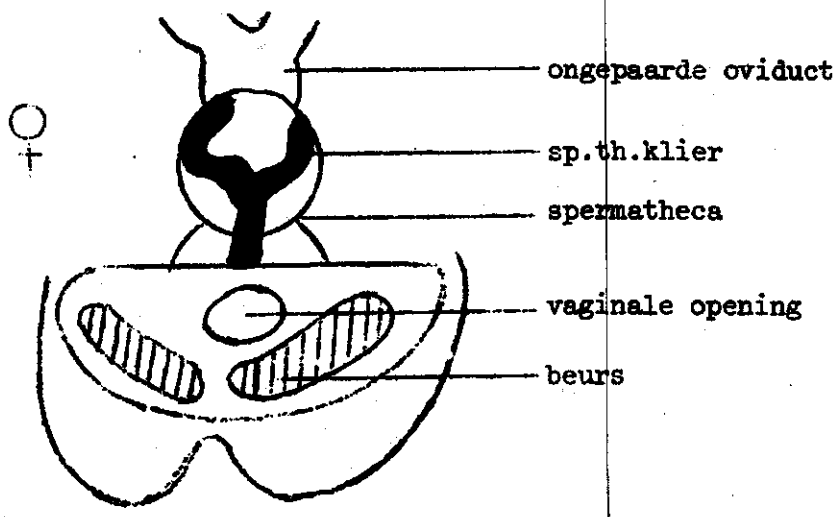


♀ ADULT LATERAAL.

ruime (♂) cellen niet. Maar zowel ♀ cel als ♂ cel kunnen ⚥ bevatten. Bij bultbroed wordt een onbevrucht ei in een nauwe (⚥) cel gelegd. Een ander idee is, dat bij passeren van een ei altijd sp.zoiden vrijkomen; wil versmelting met de pronucleus optreden, dan zou de micropyle door de bijen dichtgelikt moeten worden, anders drogen de sp.zoiden uit.

Werkbij

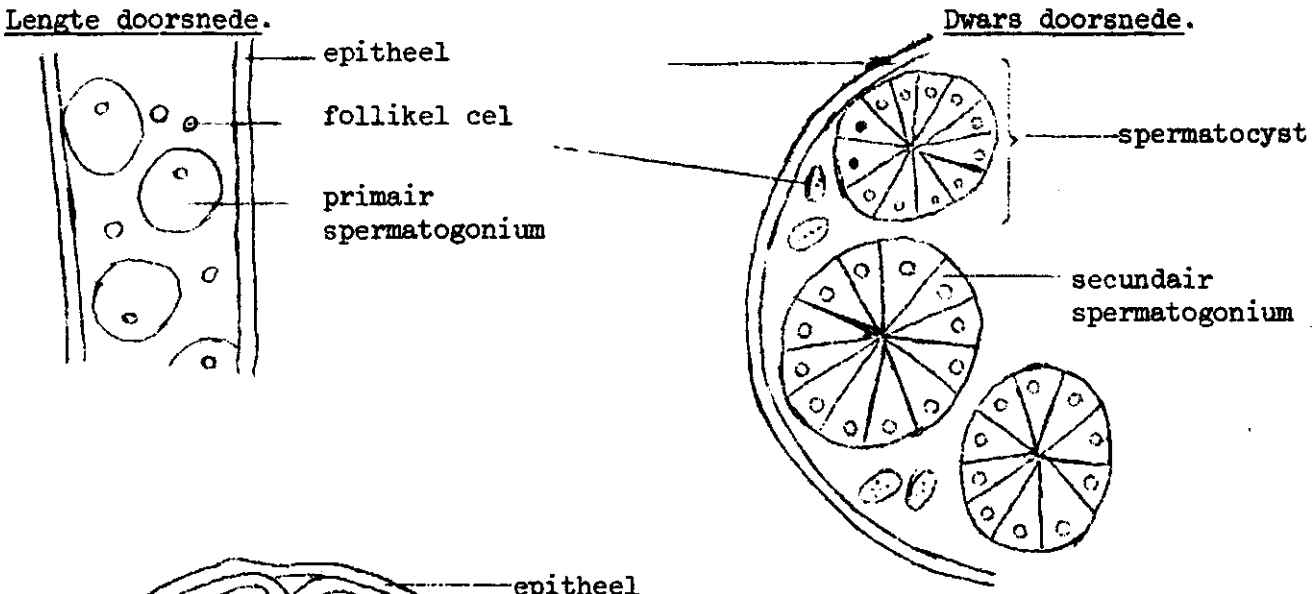
Links en rechts 2-10 ovariolen, meestal zonder oöcyten. Het spermatheca is rudimentair, de werkbij kan dus geen sperma opslaan en alleen onbevruchte eitjes afzetten. De werkbijen van A.mell.capensis hebben een spermatheca met een lumen.

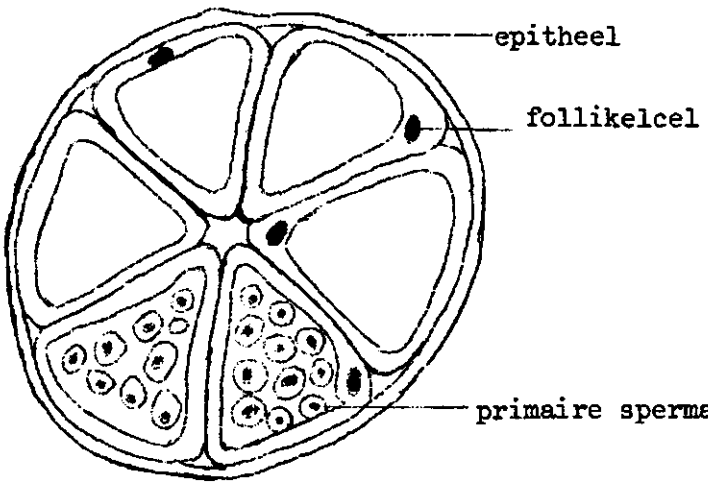


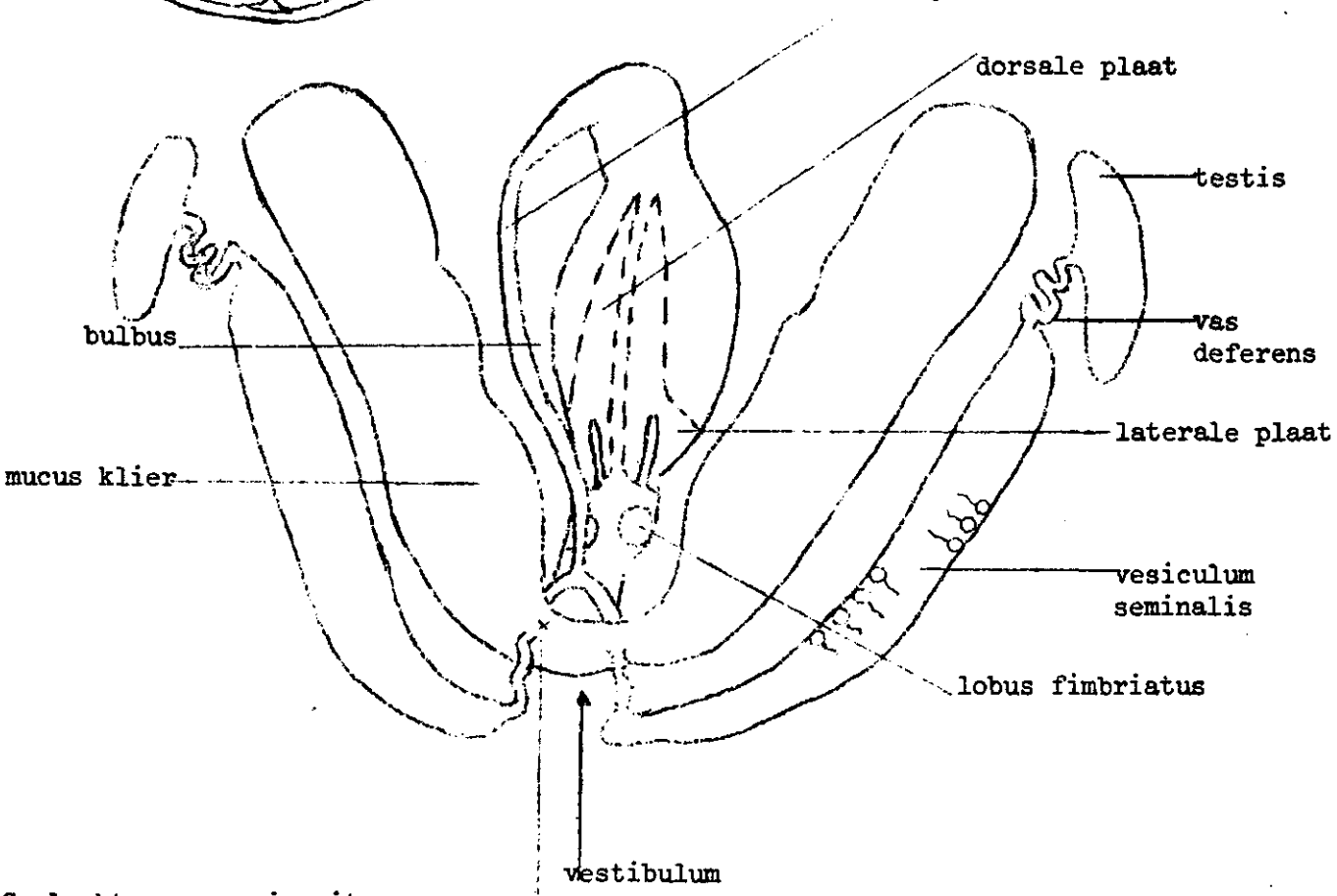
ACHTERAANZICHT

Dar:

In de testis bevinden zich de sperma-buisjes. Omgeven door een epitheel vindt men in de top van het buisje: primaire spermatogonia en follikelcellen.
Door deling ontstaan de secundaire spermatogonia. Op dwarse doorsnede blijkt het buisje gevuld te worden door 5 sec.sp.gonia. De follikelcellen leveren een schede rondom elk sp.gonium. Door deling ontstaan uit elk sec.sp.gonium de primaire spermatocyten. Dan volgt de reductiedeling, waarbij 2 sec.spermatocyten en uiteindelijk 4 spermatiden ontstaan. De celvormige spermatiden krijgen een filament en worden spermatozoiden.
De spermatozoiden worden opgeslagen in de vesiculae; ze liggen met de kop in het epitheelweefsel.
Deze opslag geschiedt 3-4 dagen na het uitkomen van de dar uit de cel.
Totaal aantal spermatozoiden: 10^7. Hierna reduceren de testes en 4 dagen later is de dar geslachtsrijp. De bronst duurt 6 weken. Aan de niet-uitgestulpte penis zijn o.a. te onderscheiden: de bulbus penis en de bursale hoorns.
De penis wordt uitgestulpt door contractie van het abdomen en de daardoor ontstane sterke drukverhoging van de haemolymfe. De bursale hoorns passen in bursae copulatrix. Eerst wordt het sperma afgegeven, gevolgd door mucus (wit).



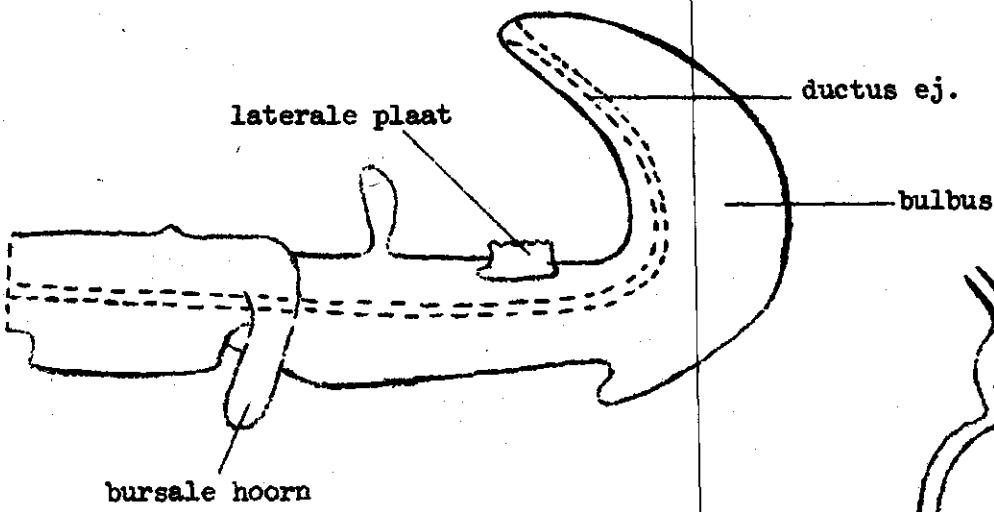


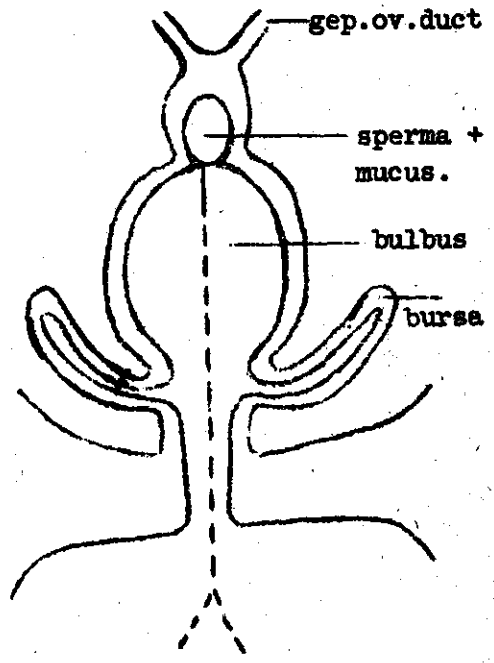


Geslachtsorganen in situ,
penis niet omgestulpt.

volgens Bishop (1920) openen de vesiculae sem.
zich hier pas tijdens de penisuitstulping.

De spermatozoiden komen geisoleerd vrij of bij uitzondering in bundeltjes: spermiodesmen. Dit is te controleren b.v. aan de kleur van de nakomelingen, wanneer een italiaanse koningin heeft gepaard met ital. en carnica-darren.
Een ejaculatiepomp is niet ontdekt, zoals bijv. bij wantsen.
Het sperma komt tot in de gepaarde oviduct, een mucusprop verhindert het verloren raken van sperma.
Soms keert de koningin terug naar de kast met het bevruchtingsteken nog vast in de schede. Het bevruchtingsteken bestaat uit mucus en eventueel het afgebroken deel van de penis.





Jan Dzierzon (1845) ontdekte, dat darren uit onbevruchte eieren ontstaan. Bij kruising van italiaanse koningin x donkere Silesische dar, ontstonden gele darren en koninginnen en werksters met gemengde kleuren. Het bleek dus, dat de darren geen vader hebben. Zoals werd verwacht produceerden leggende gele werkbijen gele darren.
De koningin heeft een rijpingsperiode van 6-9 dagen, na rijping is ze 3 weken bronstig. Vanaf de paring (bruidsvlucht) tot het begin van de ovipositie: 2-3 dagen (Mackensen).
De eiproductie van een koningin is door directe waarneming moeilijk vast te stellen.
Berlepsch (1860) schatte op een bepaald moment het totale aantal cellen met werksterbroed op: 38.619, de totale ontw.duur is 21 dagen, zo verkreeg hij een eiproductie/dag: 1839.

Dufour (1901):		1627
Brünnich (1922-23):	970-	1750
Merrill (1924):	1720-	2030
	± 1000-	2000/dag

Schattingen per seizoen:

Brünnich:	90-	150.000
Merrill:		177.000
Nolan: (1925)		195.000
Bodenheimer en Nerya		220.000/12 mnd.
	± 90.000 -	200.000

Een grove berekening leert ons, dat de koningin met 5.10^6 spermatozoiden in haar spermatheca, ongeveer 5.10^5 eitjes kan bevruchten (wanneer steeds 10 sp.zoiden/ei vrijkomen). Met een jaarproductie van 150.000 eitjes betekent dit, dat zij 3-4 jaren bevruchte eitjes kan leveren, hetgeen overeenkomt met de praktijkervaring.

NATUURLIJKE EN KUNSTMATIGE INSEMINATIE.

Tot 1963 was de paring van koningin en dar een mysterieuze zaak. Er waren slechts een aantal losse waarnemingen. Soms werden er op de grond een gepaarde ♀ en ♂ gevonden. Fyg vond zelfs een dar die met een werkbij had getracht te paren. Behoudens een enkele bewering (Smith) schijnt een bruidsvlucht in gevangenschap uitgesloten te zijn. Morse onderzoekt het achtervolgingsgedrag van de darren, wanneer hij in een vliegtent een maagdelijke koningin laat vliegen. Enige achtervolging vindt wel plaats maar tot een paring komt het niet. Het initiatief voor een bruidsvlucht ligt niet bij de jonge ♀, maar bij de ♂♂. Zodra de ♀ uit haar cel is gekropen, wordt ze vijandig behandeld. Er wordt aan haar poten en vleugels getrokken, waarop de ♀ reageert met wegvluchten. Tenslotte wordt de opwinding zo groot, dat de ♀ de kast verlaat (Hammann '58).

De koningin kan nu eerst een oriëntatievlucht maken of meteen op bruidsvlucht gaan. Ruttner '56-'57 vermeldt, dat bij de bruidsvlucht, de ♀ eerst recht omhoog vliegt en dan in grote cirkels gaat vliegen. Na 1-2 min. zou ze door darren worden ontdekt. Volgens Nedel '60 geeft de ♀ pas attractiestof af tijdens het rondvliegen. Deze stof 9-oxo-deceenzuur, is afkomstig uit de mandibulaire klieren. Deze klieren hebben een uitmonding tussen mandibel en wang. De opening is van een klepje voorzien, dat opengaat als de mandibels worden geopend (da Costa Cruz). Nedel vindt na de bruidsvlucht steeds een leeg mand.kl.reservoir. Gary '63 heeft als eerste de paring waargenomen. Hij bevestigde jonge ♀♀ aan een lijn welke vastzat aan een ballon of aan een andere lijn tussen twee masten. Op deze wijze kon hij de ♀ op verschillende hoogten brengen. Zodra de ♀ boven 4,50 meter kwam, zag hij darrenkegels in de wind in naar de ♀ vliegen. Dit verschijnsel kon hij imiteren, door een stukje filtreerpapier met 9-oxo-deceenzuur op deze hoogte te brengen. De attractie wordt dus door deze stof veroorzaakt.

Beetsma en Schoonhoven hebben electrofysiologisch aangetoond, dat de ♂-antenne inderdaad reageert op de geur van een ♀ en van 9-oxo-deceenzuur. Gary zag verder, dat andere darrengroepen werden aangetrokken door de darrenkegels. Dit is niet een kwestie van onderlinge attractie van de darren door een darren-geurstof. Darrenextracten hadden geen effect. Wel is het een visuele attractie, die gaat werken na de geurwaarneming. Verkoold papier, vlinders en werkbijen worden in deze situatie ook aangevlogen.

De ♀ wordt van onderen benaderd; de darren vliegen af op het laagste punt: uiteinde van het abdomen. Hierbij hebben de darren tevens het sterkste silhouet-contrast tegen de lichte hemel. De dar gaat op het abdomen van de ♀ zitten, brengt de penis in de schede. Er treedt bij de dar een verlamming op na het inbrengen van de penis en de dar slaat achterover, waarna met een

hoorbaar plofje de penis knapt en de dar los raakt. Bij de proeven van Gary ondervond hij vaak moeilijkheden met het tot stand komen van de paring. Het bleek, dat de ♀ haar angelkamer gesloten hield tijdens het vliegen in een beperkte cirkel. Het wel of niet vrij vliegen speelt hierbij kennelijk een rol. Gary '69 heeft kunstmatige angelkamers gemaakt. Een houten buisje ø 3,2-4 mm en 1,6-10 mm diep, bevestigd aan een kooitje met 9-oxo-deceenzuur geeft na "bestijgen" binnen 2-4 seconden een geslaagde "paring".

DARRENVERZAMELPLAATSEN.

Zmarlicki en Ruttner hebben resp. in Amerika en Oostenrijk darren-verzamelplaatsen aangetoond. Met een maagdelijke ♀ aan een ballon bevestigd worden verschillende gebieden afgezocht. Opvallend is dan, dat op vrij nauwkeurig omschreven plaatsen darrenkegels naar de ♀ vliegen en enkele meters daarbuiten niet. Deze verzamelplaatsen worden in heuvelachtig gebied gevonden en kunnen jaar na jaar op dezelfde plaatsen weer worden aangetoond. Het is nog niet duidelijk welke factoren deze gebieden geschikt doen zijn om als verzamelplaats te dienen.

HOE HOOG VLIEGEN DE DARREN?

Butler en Fairey '64 vonden samenhang met de windsnelheid. Aan een horizontaal uitgestoken vlaggemast van een watertoren werd een verticale lijn gehangen. Op verschillende hoogten werden aan deze lijn dode ♀♀ bevestigd; de draad was geimpregneerd met 9-oxo-deceenzuur. Bij zeer zwakke wind wordt tot 24 m hoog gevlogen, bij toenemende windsnelheid van 4-7 m/sec komen slechts enkele darren boven 12 m en bovendien vinden meer darren de "♀". Bij windstilte verdwijnen de darren weer snel, de geurstimulus is weg. Butler meet op deze wijze, dat de geurinvloedssfeer zich over 60 m uit kan strekken. Hij gelooft niet in verzamelplaatsen. De darren zouden zo maar wat rond vliegen en dan toevallig in een geurgebied terecht komen. Butler: eerst geurstimulus dan visuele prikkel.

WEERSOMSTANDIGHEDEN.

Als het weer slecht is dan vindt geen bruidsvlucht plaats. Duren deze slechte omstandigheden 3 weken, dan gaat de ♀ over tot ovipositie (bronstperiode is voorbij). We krijgen een darrenbroedige koningin, die niet meer op bruidsvlucht kan gaan. Er worden alleen onbevruchte eitjes geproduceerd waaruit ♂♂ ontstaan. Mackensen ontdekte bij A.m. caucasia en -ligustica dat er toch enkele ♀♀ kunnen ontstaan. Het percentage vrouwelijke eieren is steeds kleiner dan 1% van het gelegde aantal. Is de ovipositie nog niet gestart, dan kan de koningin (herhaald) op bruidsvlucht gaan.

PAREN MET MEERDERE DARREN.

Dit is opgemerkt door Roberts en Mackensen '39-'40. Plaatste men een bevruchtingsvolkje met een ligustica ♀ (geel) in een gebied met ligustica en caucasica (zwart) ♂♂, dan ontstonden naderhand zowel gele ☿☿ als intermediaire ☿☿, dus meervoudige paring aangetoond.

BEVRUCHTINGSSTATIONS.

De bruidsvlucht is oncontroleerbaar. Willen we een ras-♀ met darren van een bepaald ras laten paren, dan moet er voor gezorgd worden, dat geen andere ♂♂ aanwezig zijn.

Op Schiermonnikoog zijn uitsluitend Carnica-bijen toegestaan, op Ameland uitsluitend Caucasica-bijen. De Waddenzee ± 30 km tot de kust, is een goede barrière, want de actieradius van een ♀ is 2 km en van een dar 15 km (over land).

Dit bleek uit proeven van Peer '57 in Canada. De Duitse bevruchtingsstations worden als voldoende geïsoleerd beschouwd met een bijenvrij gebied met een straal van 7 km water, het is de vraag of dit voldoende is.

Op het station wordt het ontstaan van ♂♂ bevorderd door het geven van extra ♂♂-raat.

Bevruchtingsstations.

Er moet gezorgd worden voor een hoge darrendichtheid i.v.m. het feit, dat 7-8 darren per maagd.koningin nodig zijn. Natuurlijk mogen de bevruchtingsvolkjes geen darren van een ander ras bevatten. Voor alle zekerheid worden de vliegopeningen afgeschermd met een spijlen-roostertje; onderlinge afstand spijlen: 5 mm. Dit rooster levert geen moeilijkheden op voor de koningin.

Samenstelling nucleus voor verzending: 1 raam voedsel, 1 raam uitlopend broed (levert jonge bijen, om koningin en larven te voeden), 1 leeg raam en twee afgeklopte ramen bijen. De bijen wordt met behulp van een trechter de gelegenheid gegeven via een moerrooster in het kastje te kruipen (geen darren). Ruime ventilatie voor transport.

Bezwaren bevruchtingsstations:

1. voor elk ras of type een apart station nodig.
2. tijdstip en bevruchtingspercentage is afhankelijk van het weer.
3. contrôle en transport naar afgelegen plaats is tijdrovend.
4. volkomen isolatie is moeilijk.

KUNSTMATIGE INSEMINATIE.

Volkomen selectie is nu mogelijk. Er zijn twee typen apparaten ontwikkeld: Mackensen en Roberts en van Laidlaw. De laatste jaren zijn er reeds weer variaties ontworpen.

Hoe komen we aan het sperma? Darren van 8 d. oud worden met chloroform bedwelmd of op het abdomen gedrukt, waardoor de penis uitstulpt. Hierop is een wit slijmbolletje te zien, omgeven door een zalmkleurig sperma laagje. Het sperma wordt van het bolletje gezogen, door de spuit tangentiaal daarop te richten. Zodra slijm in het spuitje komt, is deze verstopt. Eerst wordt aqua dest. opgezogen, dan een luchtbel, daarna pas het sperma.
Een dar levert 10.10^6 sp. zoiden, 7-8 paringen: $7\text{-}8.10^7$; sp. theca bevat 5.10^6 sp.zoiden; er gaat dus kennelijk veel verloren.
Voor de K.I. kan van een dar $\pm$ 1 mm^3 worden verzameld, van drie darren wordt de spuit gevuld met 2,5 mm^3 sperma.
De koningin laat men in een buisje lopen en daarna achteruit krabbelen in de houder, zodat de abdomenpunt naar buiten steekt. Dan aansluiten op CO_2. Een speciale haak dient, na opening van de angelkamer, om de valve-fold naar beneden te duwen. K.I. bij koninginnen van 1-15 d. oud. Wil men een gebruikskoningin insemineren, dan 4 x inseminatie: (4x 2,5 mm^3):

1e.	in spermatheca	3×10^6	sp.zoiden
2e.	"	$4,1 \times 10^6$	"
3e.	"	$4,9 \times 10^6$	"
4e.	"	$5,5 \times 10^6$	"

Voor genetisch onderzoek is een K.I. wel voldoende.
Spermatozoiden worden geteld met een haemocytometer.
Wordt K.I. zonder narcose uitgevoerd, dan start minder dan 20% van de koninginnen binnen 30 dagen met ovipositie. Bij invoeren in een volk werden deze koninginnen mishandeld of gedood.

<u>Kunstmatige inseminatie</u>.

+ CO_2 narcose 3 dagen, per dag 10 minuten, start na 6 dagen.
Normaal begint het leggen van eitjes 2-4 dagen na de bruidsvlucht.
D.m.v. CO_2 narcose kon <u>Mackensen</u> (zonder K.I.) ook darrenbroedige koninginnen maken. Na 6-7 uren is het grootste deel van het sperma in het sp.theca,na 18-48 uren is de eileider vrijwel leeg, daarom steeds 24 uur wachten met de volgende inseminatie. 40 inseminaties per dag is mogelijk.
Wat de CO_2 behandeling in feite doet, is niet bekend. Werkbijen worden er fysiologisch ouder door.
In Amerika (Baton Rouge) gebruikt men de K.I. bij het <u>veredelingswerk</u>.
Men maakt inteeltstammen*, moeder x zoon, broer x zuster, die op een bepaald

* Na CO_2 behandeling worden darrenbroedige koninginnen verkregen. Met het sperma van de geproduceerde darren, wordt de moeder geinsemineerd.

moment onderling weer gekruist worden. De inteelt geeft verlaagde levensvatbaarheid van de eitjes; tot 50% gaat dood. Bij kruising van de stammen ontstaat het Heterosis-effect. Men werkt met hybriden = "two-way hybrids" en via bevruchtingsstation met "four-way hybrids".

Bij de veredeling wordt gelet op:

x honingopbrengst (Farrar); moeilijke vergelijking, door verschillen o.a. plaats en populatiegrootte.

x regelmatig broednest.

x resistentie tegen Amerikaans vuilbroed (ziekte v. d. larven).
A.P. Sturtevant '43 had reeds gedeeltelijk resistente stammen door selectie. Nu met K.I. AFB resistente stammen. Stam W 39 100% resistent (in 3 jaren) 1949.

x levensvatbaarheid van de eitjes.

Van de genetica is weinig bekend en selectie op uiterlijke kenmerken is dus hachelijk. Wat men verder graag zou willen weten: In hoeverre spelen erfelijke factoren een rol bij: levensduur, uithoudingsvermogen, activiteit, temp. gevoeligheid.

Genetisch onderzoek wordt bemoeilijkt door voorkomen van multipele allelen: b.v. cubitaal index.

Monofactorieel is het voorkomen van witte ogen bij darren: Michailov '31 heterozygoot koningin x wit oog dar geeft werksters 1:1, zwart : wit oog.

GYNANDROMORPHIE.

Werksters en koninginnen kunnen zowel mannelijk (andro) als vrouwelijk (gyn) weefsel hebben. Boveri '15 veronderstelde: de eicel deelt voor de bevruchting en de spermakern verenigt zich met een dochterkern (biparentaal). De andere dochterkern: mannelijke delen: maternaal (ook Mackensen '51).

Morgan '05 geeft een andere mogelijkheid: spermakern + eikern geeft biparentaal weefsel; extra spermakern geeft: mannelijke delen: paternaal.

Rösch '27 koelde bevruchte eieren en kreeg daardoor gynandromorphen.

Woyke '66 vindt diploïde darren, die ontstaan uit bevruchte eieren. In het larvestadium worden deze larven er door de werkbijen uitgepikt en opgegeten. Een door hem zo genoemde "kannibalisme-stof" (extraheerbaar) zou hierbij een rol spelen.

GESLACHTSBEPALING.

Bij de mens wordt het geslacht bepaald door de geslachtschromosomen. Heterozygoot XY; mannelijk. Homozygoot XX: vrouwelijk. Nachtsheim dacht oorspronkelijk, dat het geslacht bij de honingbij wordt geregeld door het

aantal gesl. chrom. Dus diploid ♀: XX, haploid ♂: X. Whiting P.W. '43 onderzocht de gesl. bepaling bij een parasitaire wesp: Habrobracon juglandis. De ♀♀ hebben twee gesl. chrom. heterozygoot, dus XY. De hiervan afkomstige ♂♂ hebben (haploid) dan X of Y. Bij paring van een XY ♀ met X ♂ ontstaan; XY ♀♀ en XX ♂♂ uit de bevruchte eitjes en X en Y ♂♂ haploid uit de onbevruchte eitjes. (Dit verschijnsel toonde Woyke, J. '66 ook bij de honingbij). Bij Habrobracon zijn echter geen twee gesl. chrom, maar er is sprake van liefst negen gesl.allelen. Dus: a,b,c,d,e,f,g,h,i. De ♂♂ hebben dus: aa,bb, cc, of dd. etc. of a,b,c of d. etc. De ♀♀: ab,bc,cd of de etc.
Mackensen, O. '51 neemt aan, dat bij de honingbij ook een serie multipele gesl. allelen voorkomen. De kans op AA, BB etc. is echter klein. Volgens Mackensen zijn de gesl. allelen gekoppeld aan letale factoren, die in homozygote toestand het leven onmogelijk maken. Sinds het onderzoek van Woyke weten we nu, dat er niet van een direkt werkende letale factor kan worden gesproken. Het is n.l. zo, dat de homozygote (diploide) darren, ontstaan uit bevruchte eitjes, alleen tot volwassen dier kunnen uitgroeien bij kweek in vitro, dus zonder tussenkomst van de werkbijen. Normaliter worden de diploide darrenlarven reeds uit het broednest gehaald en door de werksters opgegeten.
Deze zaken blijken het duidelijkst bij inteeltproeven.
Stel, dat een ♀ oöcyten A en B levert en een dar spermatozoiden C. Dan zal het resultaat zijn: AC en BC ♀♀ en A en B ♂♂. Kruisen we nu broeder x zuster, dan zien we het volgende:

o ♀ AC ♀ AC ♀ BC ♀ BC met A of B geeft
; AA en AC ♀♀ AB en BC ♀♀ AB en AC ♀♀ BB en BC ♀♀ en A en B en C ♂♂
Dus bij de helft van de bevruchte ♀♀ is 50% van de bevruchte "eitjes" letaal, de homozygoten AA en BB kunnen niet bestaan.
Kruisen we nu de uit deze eitjes ontstane ♀♀ terug met de ♂♂ A en B uit het moedervolk, dan ontstaan de volgende combinaties:

♀ AC ♀ AC ♀ AB ♀ AB ♀ BC ♀ BC met ♂ A of B:
: AA en AC ♀♀. AB en BC ♀♀. AA en AB ♀♀. AB en BB ♀♀. AB en AC ♀♀. BB en BC ♀♀ en ♂♂ A en B en C. Nu blijkt bij tweederde van de bevruchte ♀♀ 50% van de bevruchte "eitjes" letaal te zijn.
Bij de moeder X zoon kruising heeft men slechts met twee gesl. allelen te doen, er is een constante levensvatbaarheid van 50% van de bevruchte eitjes. Volgens Mackensen gaat dit 5 generaties goed, bij voortgezette inteelt tot 8 generaties daalt het levensvatbaarheidsniveau tot 20% en tenslotte tot 10%. Hier gaan dus kennelijk andere factoren een rol spelen.

Op deze wijze kunnen we nooit goede produktievolken krijgen, maar bij een verlies van de helft van het broed beschikt men nog wel over een voldoende testvolk. Pas de kruising met een andere ingeteelde stam geeft het goede productievolk met heterosiseffect.

Sociale voortplanting.

Zwermen.

Reeds in 1792 werd door de secretaris van de blinde onderzoeker Huber de zwermvoorbereiding beschreven. In een observatiekast werden 16 zwermcellen gebouwd, waarvan 10 werden uitgebouwd. Deze cellen waren in verschillende stadia van ontwikkeling, ze bevatten larven van verschillende leeftijd.
8 dagen nadat het bouwen van de cellen was begonnen, legde de ♀ nog steeds enkele eitjes. Het abdomen van de ♀ was wel veel kleiner geworden. De ♀ werd niet gevoed, maar mishandeld en opgejaagd. Tenslotte wordt het hele volk opgewonden en een zwerm verlaat de kast. Zwermcellen worden meest aan de onderzijde van de raat gebouwd. De stand is verticaal. De aantallen variëren van 5-20 (Misschien rasverschillen?).
Morse et al.(1966) namen waar, dat het lichaamsgewicht van de koningin afneemt op het moment, dat de eitjes gelegd worden in zwermcellen. 1/3 van het gewicht is verloren, als de doppen zijn gesloten (dit is het maximum). Na het zwermen herstelt zich het lichaamsgewicht in 5 dagen. Het verlies aan gewicht van de ♀ komt niet door het "shaken" door de ♂♂. Taranov en Ivanova '46 zien bij het begin van de bouw van zwermcellen een toenemende hofstaat van 10-12 tot 22 bijen, die de ♀ voedsel opdringen. De ♀ zou geen lege cellen meer kunnen vinden, weigert het voedsel en zou tenslotte eieren in zwermcellen leggen, dan start het mishandelen van de ♀.
Het opgewonden gedrag kort voor het uitvliegen van de zwerm werd beschreven door M.Lindauer (1955): de Schwirrlauf. Twee of drie bijen dringen zig-zag lopend door de bijenmassa en vibreren daarbij met het abdomen, bovendien is trillen met de vleugels hoorbaar. Het aantal "schwirrlauf-bijen" neemt zeer snel toe. Dit gedrag kan zich alleen bij zeer nauw contact verspreiden (Martin, 1963).
Het zwermen komt meest voor tussen 10 en 15 uur bij drukkend weer in juni.

De voorzwerm.

Meestal zodra de eerste zwermcel wordt gesloten, komt de voorzwerm af met de oude koningin. De zwermtros vormt zich meest op vrij korte afstand van de kast op een laaghangende tak b.v.

Afwijkende toestanden:

1. Door slechte weersomstandigheden kan het zwermen dagen lang worden uitgesteld. Huber zag "wachtbijen" bij de zwermcellen, om deze te beschermen tegen beschadiging door een eventueel reeds uitgelopen jonge ♀. (Redcellen zouden niet worden beschermd). Bovendien worden de gevangen gehouden koninginnen gevoed. De oude ♀ zou ongehinderd de zwermcellen kunnen vernietigen en dit kan voorkomen bij aanhoudend slecht weer; dan dus geen zwerm. Abortieve ♀-cellen is een veel voorkomend verschijnsel, dit heeft Morse met een bijenval kunnen constateren. Deze toestand kan ook overgaan in een stille moerwisseling (zie verder).

2. De "voorzwerm" vliegt af met een jonge koningin. Wordt wel zingende voorzwerm genoemd (Lees).

Vaak wordt een vleugeltop van de oude ♀ afgeknipt, om te verhinderen dat ze met de zwerm wegvliegt. De ♀ valt voor de kast op de grond en de zwerm trekt weer terug. De imker vindt de geknipte en gemerkte ♀ en weet dan in welke kast hij zwermcellen moet verwijderen.

Taranov (1947) beschrijft de opeenvolging van gebeurtenissen bij het zwermen:

1. overmaat voedsterbijen t.o.v. het aantal aanwezige larven.
2. het lastigvallen van de ♀, waardoor ze minder eieren gaat leggen.
3. trosvorming van de overmaat aan voedsterbijen, tot inactieve "zwermbijen".

De afnemende activiteit van een volk tijdens de zwermvoorbereiding is opvallend.

Ribbands (1951) vergeleek de honingopbrengst van niet zwermende volken met volken in zwermstemming: resp. gemiddeld 33 en 13 lb. De potentiële haalbijen zouden inactieve "zwermbijen" worden.

Tijdens zwermvoorbereiding is er volledige ontwikkeling van voedersapklieren (Maurizio 1950) en verhoogde ovariumontwikkeling (Perepelova 1928). Volgens Perepelova kan de ovariumontwikkeling geremd worden en de zwermcellen worden afgebroken door het bijhangen van jong broed. Het is moeilijk te zeggen wat primair is bij de zwermvoorbereiding. Is het de overmaat aan voedsterbijen, ontstaan door beperkte groei van het broednest (beperkte dracht, ruimte in de kast, eiproductie) en daarna lastig vallen van de ♀, met reductie van ovipositie en vergroten van de onbalans voedsterbijen/larven? Wordt de ♀ alleen maar lastig gevallen, zodra er ♀-cellen zijn? Of, is het mishandelen en niet voeden van de ♀ primair?

Welke bijen zwermen?

Rösch (1930): de zwerm is samengesteld uit bijen van alle leeftijdsgroepen en wel ongeveer in dezelfde verhouding als ze voorkomen in het moedervolk.

Butler (1940) komt tot de conclusie, dat meest jongere bijen in de zwerm voorkomen. Hij merkte 2x per week pas uitgekomen bijen en vergeleek de aantallen gemerkte bijen in de zwerm met het totale aantal gemerkte bijen.

jonger dan 3 d.		4-6% in de zwerm	32-35 d.	10-19% in de zwerm
voedsterb.	4-15	54-82	36-39 d.	5-12
"	16-19	38-73	40-43 d.	0-2
vliegbijen	20-23	35-57		
"	24-27	22-38		
"	28-31	17-30		

Wat blijft achter na het zwermen?

Volgens Taranov (1947) is het achtergebleven aantal bijen evenredig met de grootte van het broednest. Dit kan zijn 1/2 tot 1/3 van het oorspronkelijke volk.

De nazwerm.

Normaal komt de nazwerm ± 8 dagen na de voorzwerm (gesloten stadium 7 d.).
Deze bevat een of meer jonge ♀♀, wat vaak te zien is aan de vorm van de zwermtros, die min of meer opgedeeld is. De nazwerm zit meest hoog. Raakt de ♀ verloren, dan blijft de tros niet stabiel en vervliegt. Met de ♀ kan de tros dagenlang stabiel blijven. De hiervoor verantwoordelijke stof wordt in de mandibulaire klieren van de ♀ gemaakt, het bleek 9-hydroxy-deceenzuur te zijn (Butler, Callow en Chapman 1964). Deze stof op een filtreerpapiertje houdt een moerloze zwerm bijeen. (Dit geldt voor oude en jonge ♀).
Het is niet nodig de kast te openen om te weten of "rijpe" zwermcellen aanwezig zijn. Door tegen de kast te kloppen hoort de imker "tuten" en "kwaken".
Wanneer de volgroeide ♀ nog in de cel zit en reageert op een trilling van buiten dan trilt ze met de vleugels, waardoor een kwakend geluid ontstaat.
De bijen knagen de was van de top van de ♀-cel, zonder aan de cocon te komen.
In deze toestand heet de dop "rijp". Volgens Morse (1969) bevat de cocon een stof die het knaaggedrag van de ♀♀ remt. Worden ♀-cellen (redcellen) weggeknaagd, dan maken de bijen een gat in de basis van de cel waar geen spinsel zit (Beetsma).
De ♀ snijdt het overgebleven dunnen cocondeksel open. Op de raat begint ze te "tuten". De eerst uitgekomen ♀ gaat meteen de kast rond en steekt andere ♀♀ in de cel dood. Komen er meerdere ♀♀ tegelijk uit, dan volgt een vechtpartij.
Vanuit de zwermtros zoeken speurbijen naar een goede nestgelegenheid.
Na terugkomst dansen: geur, richting en afstand aangeven. Op een bepaald moment worden verschillende richtingen aangegeven. Krijgt een der richtingen de

overhand, dan komt het teken tot wegvliegen d.m.v. de schwirrlauf (Lindauer 1955). De nieuwe woonplaats kan op een afstand van 3-5 km liggen.

Hongerzwerm.

Wordt een volk tijdens een drachtpauze niet gevoed, dan is er kans op een hongerzwerm. Het gehele volk trekt uit de kast. Een sterke dracht kan daarentegen het zwermen uitstellen.

Speeldoppen.

Het gehele jaar door worden "zwermcellen" gestart aan de onderzijde van de raat. De ♀ belegt ze niet, er worden geen zwermcellen van gemaakt.

Zwermen vangen.

De zwerm wordt meest gevangen in een kieps. Dit is een kleine wijde korf. Zijn de bijen van een tak in de kieps gestoten, dan wordt de kieps met een doek gesloten. Tot de avond wordt de zwerm op een koele plaats bewaard, dan afgeklopt in een kast met b.v. kunstraat. Zwermende bijen kruipen graag in een donkere ruimte.

Een zwerm die net afgevlogen is, steekt niet, omdat ze de honingkrop hebben volgezogen. Is de zwermtros op een lastige plaats, dan verdrijven met een carbollap.

Stille moerwisseling.

Dit is vervanging van de oude ♀ door een jonge ♀ zonder dat er wordt gezwermd. De oude ♀ schijnt niet meer te voldoen, er worden 1-4 cellen gebouwd. De eerst uitgekomen ♀ doodt de andere jonge ♀♀, gaat op bruidsvlucht en start ovipositie. De oude- en de jonge ♀ kunnen enige tijd tegelijk eitjes leggen in hetzelfde broednest. Stille moerwisseling kan resulteren in een zwerm (Alfonsius '32, Cale '46).

Zwermtheoriën.

Gerstung (1891) poneerde de broedvoedseltheorie: een overmaat aan bijenmelk veroorzaakt het zwermen. Verondersteld: 1. voedseluitwisseling tussen alle bijen in het volk. 2. strakke werkverdeling overeenkomstig de leeftijd. 3. jonge bijen raken hun eiwitoverschot kwijt in de vorm van de bijenmelk. 4. als er te weinig larven zijn wordt bijenmelk aan de ♀ gevoerd, waardoor zij meer eieren gaat leggen. 5. elke voedsterbij kan 5-10 larven voeden. Heeft de ♀ haar maximale eiproductie bereikt, dan is er een overschot aan bijenmelk. 6. het voeden van darren is de tweede uitwijkmogelijkheid, maar tenslotte worden er ♀♀ gekweekt en dit geeft uiteindelijk de zwerm.

Na huisvesten van een zwerm, is de overmaat aan broedvoedsel duidelijk, toch geen zwermcellen.

In de zomer bij drachtpauze, vermindering broednest (najaar broedafname), overmaat broedvoedsel, geen zwermcellen.
Koch (1934) denkt aan een tijdelijke uitputting van de ♀, waardoor eiproduktie vermindert. Maar kleine volken met kleine broednesten, waar geen sprake is van uitputting, hebben sterke zwermdrift (Lehnart 1935).
Demuth (1922) maakt ook bezwaar tegen de broedvoedseltheorie. Als hij een volk het broednest afneemt, nieuwe ramen biedt, dan zou er een overmaat van voedsterbijen komen. De eerste drie dagen (eitjes) geen bijenmelkconsumptie, daarna een klein groeiend broednest. Er zou een groot overschot aan bijenmelk zijn en toch geen zwermvoorbereiding. (Is er een snelle aanpassing, waarbij aantal bijen met ontwikkelde voedersapklieren geregeld wordt door aantal te voeden larven? J.B.).
Langstroth (1890) Newell (1913) ondervonden, dat het zwermen enkele weken kan worden uitgesteld door het geven van ruimte (extra broedkamer).
Demuth (1922) kwam met de congestion-theory. Wanneer alle cellen bezet zijn met broed en voedsel, dan kan de ♀ haar eitjes niet of niet voldoende kwijt. Het gaat hier om de "congestion" in het door de bijen bezette deel van de raten.
Demuth's zwermverhindering bestaat uit: 1. broed wegnemen of 2. ♀ wegnemen of 3. broed en ♀ scheiden (boven elkaar plaatsen). Bij deze methode komt er juist een groter overschot aan bijenmelk.
Simpson (1953) maakte sterk overbevolkte volken, krijgt dan wel zwermen, maar niet in alle gevallen.
Redcellen.
Wanneer de ♀ op een of andere manier verloren gaat, dan worden in dit volk nieuwe koninginnen gekweekt uit jonge werksterlarven. De ♀-cellen verschijnen dus op het broednestoppervlak. Het lijkt alsof enkele cellen at random worden gekozen. Het onderscheid met de werkstercel is al vrij gauw te zien. De zeshoekige vorm wordt veranderd tot een ruimere ronde cel en tevens is de hoeveelheid voedsel groter. Niet alle gestarte cellen worden ook inderdaad ♀-cellen. Vrij veel ronde cellen zijn de volgende dag leeg of gevuld met honing. Een enkele keer ontstaat uit de afgeronde cel een ☿ of een ♂.
Op het moment, dat de koningin verdwijnt, bevinden zich pas gelegde eitjes in de raten. D.w.z. gedurende de eerste vijf dagen zijn er in ieder geval larfjes tot en met 2 dagen oud aanwezig. Bij voorkeur worden koninginnen gekweekt uit de werksterlarven van 1 en 2 d. oud. Toch blijkt er een maximum te zijn in het aantal redcellen. Gemiddeld 10-12 redcellen worden in de eerste 3-4 dagen gebouwd en daarna niet meer, alhoewel er nog "bouwmateriaal" aanwezig is. Dit doet vermoeden, dat er een remmende werking uitgaat van de jonge

redcellen op de bouw- en voedsterbijen. Worden dagelijks de gebouwde redcellen verwijderd (of alleen de larven eruit genomen) dan is de remmende werking verdwenen (althans gedeelte van de dag) en er worden in 8 dagen 80 redcellen (totaal) gebouwd. In dit geval wordt er geen onderscheid gemaakt tussen jonge en oude werksterlarven. Wel moet er op worden gewezen, dat deze redcellen wel gestart maar niet uitgebouwd hoefden te worden. Hierin is kennelijk een verschil. Wordt een volk in twee kamers gescheiden door een "moerrooster" gezet, dan worden in de bovenste kamer (de koningin zit beneden en kan niet naar boven) meest geen koninginnecellen gestart. Bij de koninginneteelt is het echter een gewoonte om in de bovenste kamer wel redcellen te laten uitbouwen, er is kennelijk een beperkte invloed van de koningin.

Ook van de gesloten redcellen gaat een inhiberende werking op de werkbijen uit. Wordt na 7-8 dagen opnieuw jong broed aangeboden, terwijl de redcellen intact blijven, dan worden geen redcellen gebouwd. Worden de gesloten redcellen verwijderd en op dezelfde manier gehandeld, dan start de redcellenbouw opnieuw. Het maximale aantal is dan ongeveer de helft van het oorspronkelijke aantal. Waarschijnlijk is hier sprake van een inhiberende geurstof. Worden de koninginnelarven gedood door bevriezen (2 u. bij -20°C) dan blijft de remmende werking bestaan.

Hypothese: (Beetsma) door het wegvallen van de invloed van de koningin (zie verder) ontstaan een aantal voedsterbijen, gespecialiseerd in het grootbrengen van koninginnelarven. Was hierop geen rem aanwezig, dan zouden alle voedsterbijen koninginnen gaan kweken. Dit is niet het geval, want de verzorging van de werksterlarven gaat gewoon door. De remmende factor neemt toe met het aantal koninginnecellen (is afkomstig van deze larven) waardoor er niet meer specialisten ontstaan. Er wordt een evenwichtstoestand bereikt.

Pheromonen.

Wanneer we de koningin in het broednest vinden, dan is zij steeds omgeven door een tiental bijen. Deze hofstaat bestaat steeds weer uit andere bijen. De koningin wordt gevoed, belikt en betast. Het gehele lichaam is attractief, maar de kop toch het meest. In de kop bevinden zich de mandibulaire klieren. De geproduceerde stoffen hebben een regelende werking. Karlson en Lüscher (1959) stellen voor deze stoffen pheromonen te noemen (pherein=overbrengen; horman=opwekken). Als definitie wordt gegeven: pheromonen zijn stoffen, die door een individu naar buiten worden afgegeven, door een individu van dezelfde soort worden opgenomen en daar een specifieke werking hebben. Ze werken in zeer kleine hoeveelheden. Wanneer we de koningin (en dus de regelende stoffen) uit een volk nemen, dan zien we de volgende verschijnselen:

1. onrust en stertselen; binnen 30 min. na verdwijnen v.d. koningin;
2. bouw van red- of noodcellen binnen enkele uren (Butler 1954) op lege cellen, pollencellen, cellen met larve of ei;
3. ovariumontwikkeling bij de werkbijen binnen twee weken (De Groot en Voogd 1954).

Het eerste idee over een remmende stof op ovariumontwikkeling is van Hess (1942). Butler heeft als eerste onderzoeker uitvoerig de werking van de regelende stoffen onderzocht. Volgens hem was de Queen Substance verantwoordelijk voor de ordehandhaving in het volk. Zodra hij de koningin in een dubbelwandig gazen kooitje plaatste (tussenruimte gaaswanden 1¼ cm) dan zag hij genoemde verschijnselen optreden. Het feit, dat de koningin wel gezien, gehoord en geroken kan worden is dus niet voldoende. Er moet een nauw contact bestaan tussen de bijen en de koningin. exp.

Vaak remden jonge maagden de bouw van redcellen meer dan oudere gepaarde koninginnen. Of een kon. eitjes legt, niet meer legt of darrenbroedig is, is niet van invloed.

D.m.v. een draaiend kooitje, met voor een deel gaaswand, kon hij de contactduur ♀-☿☿ met de draaisnelheid regelen. Met deze opstelling vond Butler: hoe groter het volk, hoe langer het contact moet duren om redcellenbouw te remmen. Een ♀ uit een groot volk, waarin zwermcellen worden gebouwd, levert wel genoeg queen substance om in een klein volk de ♀-cellenbouw te remmen. Volgens Butler is het aantal gebouwde redcellen afhankelijk van de grootte van het tekort aan QS, maar ook van het ras.

Worden moergoede bijen steeds overgebracht naar een moerloos volk, dan worden er geen redcellen gebouwd, de stof (of bepaald gedrag?) kan worden overgebracht. Butler denkt, dat QS wordt doorgegeven tijdens de voedseluitwisseling. Hofstaatbijen die de ♀ hebben gelikt, geven binnen 5 min. voedsel aan een of meer bijen. De met de antenne tastende bijen gaven binnen 5 min. geen voedsel af.

Bij de ovariumontwikkeling zien we overeenkomstige feiten.

De Groot en Voogd (1954) werkten met 200 bijen in een Liebefeldkastje, met water en een mengsel van pollen en suiker. Per kastje werd een ♀-kop, -thorax, of -abd. aangeboden. Het bleek dat de kop de grootste remmende werking had op ovar. ontw., daarna het abd. en tenslotte (zeer weinig) de thorax. exp

Butler en Simpson (1958) toonden aan, dat de werkzame stof afkomstig is uit de mandibulaire klieren. De ♀ zou door het poetsen de stof over het lichaam verspreiden. QS is met alcohol of aether uit de klieren te extraheren. Verheijen-Voogd 1959 heeft aangetoond, dat de QS niet door de bijen ingeslikt behoeft te

worden. Zij maakte met alcohol een extract van 10 ♀♀ en mengde dit met minder van 2,5 g. suiker. Dit voedsel had dezelfde remmende werking op de ovar. ontw. als een koningin. Wordt hetzelfde extract aangeboden met meer suiker, dan is er geen werking meer, alhoewel de bijen de stof toch binnen krijgen. Van belang is hoe de stof wordt aangeboden. De eerste situatie was een "koningin", de tweede voedsel. Volgens haar is het alleen nodig, dat de bijen de stof ruiken of proeven. De bij die besmet is met QS wordt een pseudo-koningin. Het nauwe contact is verzekerd door de voedseluitwisseling.
Bij proeven betreffende de vervanging van de ♀ door een steentje met QS (Beetsma) blijkt, dat het gedrag van belang is. Worden verschillende concentraties QS onderzocht op remmende werking t.o.v. redcellenbouw, dan blijkt er een optimale concentratie te bestaan (200 gamma). Boven en onder deze concentratie kan de stof wel worden geroken en voor een deel ook geproefd; toch is er geen behoorlijke hofstaat en remming van redcellenbouw. Waarschijnlijk is er alleen een informatieoverdracht (moergoed gedrag) wanneer er een hofstaat kan worden gevormd van in ieder geval 10-12 bijen. De bijen van Verheijen-Voogd zijn in een conflictsituatie gebracht, door het extract op een grotere hoeveelheid suiker aan te bieden.
Van Erp (1960) bracht een alcohol extract van 10 ♀♀ op een stukje hout. Dit werd in een gazen kooitje (afstand hout gaas 1 cm) aan moerloze bijen gegeven. De bijen bouwden geen redcellen en er was geen ovariumontwikkeling. Dit experiment spreekt sterk voor een geurwerking op afstand. Een enkele ♀ heeft minder QS en daarom zou het te begrijpen zijn, dat zeer nauw of direct contact nodig is. Beetsma en Schoonhoven hebben electrofysiologisch aangetoond, dat de ♀-antenne reageert op de geur van een ♀.
Lacher (1964) toonde op dezelfde wijze het vermogen om 9-oxo-deceenzuur te ruiken (zie verder).
Callow en Johnston (1960) hebben door analyse bepaald, dat de werkzame stof trans-9-oxo-deceenzuur is. 0,13 gamma/bij/dag zou voldoende zijn om de redcellenbouw tegen te gaan. Barbier, Lederer en Nomura (1960) hebben 8-oxo-noneenzuur getest; het had geen invloed op redcellenbouw.
We hebben gezien, dat de ♀ erg aantrekkelijk is. De hofstaat zit voortdurend om haar heen. Pain (1961) en Butler (1960) vonden echter, dat 9-oxo-deceenzuur helemaal niet aantrekkelijk is. (Die aantrekkelijkheid is er wel degelijk, het hangt er van af hoe de stof wordt aangeboden. Beetsma). Andere stoffen zouden voor de attractie zorgen. De werking van 9-oxo-deceenzuur zou plus andere stoffen pas volledig zijn.

Door de volgende experimenten wordt de zaak bepaald niet duidelijker.
Worden uit de koningin de mand.klieren verwijderd en de koningin weer teruggezet in het volk, dan gebeurt er niets bijzonders (Nedel '60, Morse en Gary '63, Velthuis en van Es '64). Bij controle na twee tot acht weken waren er geen redcellen, er is vrijwel geen ovarium-ontwikkeling, de koningin houdt een normaal gevolg en de eiproduktie gaat door. Toch was er geen regeneratie van mandibulaire klieren. Het is voorstelbaar, dat de taak van de mandibulaire klieren wordt overgenomen door andere kl., of dat bovendien b.v. in het abdomen normaal enige produktie van 9-oxo-deceenzuur plaats vindt. De geopereerde koninginnen leveren wel problemen bij het zwermen. (Velthuis en van Es, 1964).
De bijen van de zwerm kunnen de ♀ "verliezen". Een ♀ zonder mandibulaire kl. wordt op een afstand van 10 m niet door de bijen gevonden. Een intacte ♀ wordt vrij snel ontdekt. Een moerloze zwerm kan worden aangelokt door 9-oxo-deceenzuur. Dit lijkt op de attractie van darren bij de bruidsvlucht. Van een werking op afstand is nog niets gebleken in de bijenkast.
Het bouwen van zwermcellen zal vermoedelijk ook wel samenhangen met inhiberende stoffen. Op de vraag waarom in het ene geval een zwerm afvliegt en in het andere geval een stille moerwisseling optreedt, is nog geen antwoord gekomen.
De werkverdeling.
Het bijenvolk is met een organisme te vergelijken. De sociale functies: ventileren, dracht en opslag, broedzorg en raatbouw zijn te vergelijken met ademhaling, voeding, voortplanting en de huisvesting.
Een van de eerste waarnemingen betreffende het bestaan van werkverdeling in het volk komt van Dönhoff (1855). Hij had een moerloos volk van zwarte bijen een gele koningin gegeven. De gele nakomelingen bouwden raat op de 10e dag en begonnen voedsel te halen op de 15e dag.
Huber dacht aan een kastensysteem; ventilator blijft ventilator etc. Dit idee bleef tot 1925 bestaan.
Gerstung (1891-1926) nam waar, dat jonge bijen in het broednest blijven en oudere bijen voedsel verzamelen. Hij veronderstelde een strak werkverdelingsschema overeenkomstig de leeftijd. De ontwikkelingsgraad van de diverse klieren zou bepalen welke functie de bij heeft.
Waarnemingen van Rösch (1925) geven al een wat dynamischer beeld. Er is een bepaalde opeenvolging van taken, die door elke bij wordt uitgevoerd. Aanpassing aan gewijzigde omstandigheden is mogelijk, door verschil in duur van een taak. Wel wordt functie sterk beinvloed door de leeftijd. De eerste drie dagen zouden worden doorgebracht met broeden (broed warm houden) en celpoetsen met

behulp van speeksel uit de thoracale klieren.

Overzicht van enkele werkzaamheden:

Voeden van oudere larven (4 en 5 d. oud):	3-11 d.	4,6 gemiddeld
:	3-12 d.	5,2
Voeden van jonge larven (tot 4 d.) :	6-13	8,6
:	6-16	9,2
Ontvangen van nectar: :	8-14	11,2
Opruimen van raat- en voedselresten :	10-23	14,7
Bijen van de waszwetende tros:	2-52	15,8
Oriëntatievlucht: :	5-15	7,9
Eerste haalvlucht :	10-34	19,5
	10-32	20,1
	9-35	19,2

Gegevens van: Rösch '25, Perepelova '28, Ribbands '25.

Wasklieren ontwikkeld tot 24 d. oud.

Opvallend bij deze gegevens is, dat er een grote overlapping bestaat van de verschillende taken.

Lindauer (1952) vond bij de oudere voedsterbijen een voorkeur voor de oudere larven en omgekeerd, als we op de pieken van aantallen voedsters letten.

Larven 1-2 d. oud door	voedsterbijen van 2-23 d.	Piek: 4 d. gem.	11 d.
3-4	1-28	5 en 13	11
5-5½	2-26	13	13

Dit resultaat moeten we niet te snel accepteren, omdat Lindauer werkte met een "Liebefeldkastje" met ongeveer 160 cellen (Rösch: 6-raams observatie-k.).

Free (1960) kon geen voorkeur voor jonge larven door oudere voedsters en omgekeerd aantonen. Furgala en Boch (1961) zagen meest jonge bijen (1-10) op raat met werksterlarven en meest oudere bijen (11-20) bij koninginnecellen.

Bij dit soort proeven vraagt Ribbands zich af hoe de verhoudingen waren tussen het aanwezige jonge en oudere broed.

De wasklieren werden ook door Rösch '27 onderzocht.

Jonge bijen hebben zeer dunne klieren; dan is er een toename in dikte tot 53 mu bij bijen van 16-18 d. oud; gevolgd door een afname: 19 mu bij 22 d., 3 mu ouder dan 24 d. Er was een sterke variatie; soms was er helemaal geen klierontwikkeling. Deze fase kan dus kennelijk worden overgeslagen.

De periode van wasproductie is slechts een deel van de periode van wasverwerking. De meeste tijd wordt besteed aan het celdekselen van broed en voedsel (Lindauer '52), dit wordt door de voedsterbijen gedaan. Lindauer nam waar, dat voedsterbijen afwisselend larven voeden en hun wasplaatjes verwerken. Bij één individu kunnen beide klieren ontwikkeld zijn. De voedsterbijen kunnen ook oude was verwerken.
Lindauer '52 heeft individuele bijen gevolgd en bepaald per dag hoeveel procent van de tijd ze aan verschillende taken besteden. Het blijkt dan, dat er helemaal geen opeenvolging van werkzaamheden bestaat. Zeer uiteenlopend werk kan door een bij afwisselend worden gedaan.
Lindauer onderscheidt tenslotte alleen thuisbijen en haalbijen.
Extreme toestanden kunnen worden gemaakt door een volk te maken van pas uitgekomen bijen met koningin en alle stadia broed. De adaptie vindt zeer snel plaats; b.v. bijen van 4 en 5 d. beginnen pollen en nectar te verzamelen.
De bijen worden als het ware fysiologisch ouder. Dit is ook te bereiken door CO_2 of N_2 narcose (Ribbands '47) (Mackensen, CO_2 narcose versnelt de start van ovipositie van geinsemineerde koninginnen).
Butler en Ribbands denken, dat door narcose zure metabolieten in de haemolymfe worden opgehoopt. (Dit zou ook bij de bruidsvlucht plaatsvinden.)
Rösch '30 deed een overeenkomstig experiment en vond dat een deel van de bijen van 7-15 d. voedsel haalden en dat de rest voedster bleef. Op de 7e dag waren de voedersapklieren volledig ontwikkeld, maar degenereerden in 4 dagen.
Moskovljevic '40 toonde aan, dat haalbijen (28 d.) met gereduceerde voedersapklieren in 3 weken broed gingen verzorgen en goed ontwikkelde klieren kregen. Ook de waskl. kwamen voor de tweede maal tot ontwikkeling. De was heeft ongeveer dezelfde samenstelling als bij de eerste keer (Jordan et al. '40).
De bijen besteden 2/3 van hun tijd aan rusten en patrouilleren. Volgens Lindauer krijgen de bijen tijdens het patrouilleren stimuli, die hen aanzetten tot het doen van bepaalde werkzaamheden. Volgens Ribbands speelt hierbij de voedseluitwisseling een belangrijke rol.
Voedseluitwisseling.
Wederzijdse voedseluitwisseling werd door Wheeler (1919, 1928) opgevat als basis van het sociale gedrag bij waarschijnlijk alle sociale insecten.
Nixon en Ribbands (1952) voerden buiten een suikeroplossing met radioactief P. Zes bijen haalden de 20 ml oplossing op in 3¼ uur (379 "ladingen"). In de kast waren 24.600 bijen. Na 5 en 29 uren werd de kast gesloten, een monster genomen

van de terugkerende haalbijen en van elke raat. De bijen werden individueel onderzocht.

Het bleek dat:

na 5 uren:	62% v.d. haalbijen,	18% v. broedkamer,	16% onderste honingk.	21% bov. k.
na 29 " :	76	43	53	60

waren radioactief. Poten en vleugels waren niet besmet. Na twee dagen werden een aantal oudste larven onderzocht, die ook radioactief bleken te zijn. Alle open honingcellen reageerden positief. Conclusie: De suikeropl. werd snel doorgegeven door de haalbijen onderling en daarna verspreid door het gehele volk. De darren waren weinig radioactief (27%) (voedsterbijen zou hetzelfde zijn), ze worden door voedsterbijen gevoed met bijenmelk.

Zeer waarschijnlijk is er geen sprake van uitwisseling van voedsel, maar doorgeven. Het voedsel wordt niet alleen doorgegeven vanwege de voedselbehoefte, maar het heeft ook een sociale functie:

1. dansbijen geven hierdoor een stimulans en informatie,
2. mogelijk tevens informatie voor taakaanduiding,
3. aromatische stoffen in het voedsel geven de individuen eenzelfde geur, wat van belang is voor wederzijdse herkenning en afweren van roofbijen (plus Nasanoff kl).

Temperatuurregeling.

De broednesttemperatuur varieert tussen 34,5 en 35,5 °C (Lindauer '67), dit onafhankelijk van de buitentemperatuur.

Verwarming geschiedt door het vormen van een dichte bijenmassa op de broedramen. De bijen produceren warmte door spiertrillingen. Bij hogere buitentemparatuur zitten de bijen "losser". Stijgt de buitentemp. boven 34°C dan wordt er geventileerd en in open cellen (meest broedcellen) worden waterdruppels opgehangen. Tevens volgt het "waterwurgen": een druppel wordt opgegeven en uitgespreid tussen proboscis en mentum, hierdoor treedt verdamping op. Park (1925) beschreef hetzelfde gedrag voor het concentreren van de nectar. Dit proces duurt steeds 5-10 seconden.

Lindauer '54 observeerde bijenvolken op een lavaveld in Z.Italië. Buitentemp. 70°C. Zolang er maar voldoende water werd aangeboden bleef de broednesttemp. op 35°C.

Voor het verdampen van water is er een werkverdeling nodig tussen waterhaalsters en verdampsters (thuisbijen). De waterhaalsters ontvangen hun informatie aan de vliegopening, bij hoge temp. bedelen 3-4 thuisbijen bij elke waterhaalster. De overdracht gaat zeer snel. Bij lage temp. moeten de water-

haalsters zelfs in het volk rondlopen om hun lading kwijt te raken, dit kost veel meer tijd. De waterhaalsters ondergaan dus niet zelf de temp. verandering in het broednest (wel buiten), maar worden volgens Lindauer uitsluitend door de thuisbijen beinvloed.

Lindauer '67 noteerde het aantal waterhaalvluchten en vergeleek dit met de afleveringstijd. Bij zeer korte tijden (van 20 - 100 sec) meest bij 40 sec, voerde de haalbij een dans uit, waarbij ze andere bijen stimuleren tot water halen. Bij tijden boven de 60 sec. (tot 200 sec.) snelle afname van het aantal haalvluchten. Normaal halen de bijen de hoogste suikerwaterconcentraties. Het blijkt, dat de bijen bij hoge broednesttemp. de voorkeur geven aan de laagste conc. suiker. Deze voorkeur wordt niet bepaald door de lichamelijke conditie van de haalbij, maar door de instructies van de thuisbijen.

Hoe start het water halen bij oververwarming van het volk? De jonge bijen in het centrum van het volk beginnen water uit de krop aan te bieden en te wurgen. Hierdoor stijgt de suikerconc. in de krop. Naar de periferie van het volk wordt dan gebedeld. De waterreserve in de kroppen beweegt hierdoor naar het centrum. Bij de vliegopening tenslotte wordt alleen voedsel geaccepteerd met de laagste suikerconc. Deze bijen worden dan tot waterhaalsters. De haalbijen met geconcentreerde nectar raken hun lading nauwelijks kwijt.

Warmteproductie:

De bijen produceren warmte door trillen van de thoracale spieren (Himmer '25). Esch (1960) bracht zeer kleine thermokoppels aan in de thorax. Bijen op een voerplaats aangekomen, hebben een lichaamstemperatuur die 10° boven de omgevingstemp. ligt. Wordt de omgevingstemp. 25°C, dan blijft de lichaamstemp. op 35° (of hoger).

De bijen nemen in feite een positie in tussen de warmbloedige en koudbloedige dieren (homoiotherm resp. poikilotherm) en worden daarom heterotherm genoemd. Het RQ = ± 1, d.w.z. dat er suiker wordt verbrand (Jongbloed en Wiersma '34). Het suikerverbruik tijdens de vlucht is 9-40 mg/uur, de warmteproductie: 0.036-0.158 cal./g./uur.

Door de trosvorming is het gemakkelijker de temperatuur te verhogen t.o.v. de buitentemp.; minder lichaamsoppervlak wordt aan de omgeving blootgesteld.

Het broed draagt ook bij in de warmteproductie (Melampy en Willis '39). Een larve produceert gemiddeld evenveel warmte als een bij in rust.

Kleine volken hebben een groot oppervlak t.o.v. de inhoud, vergeleken met grote volken, hierdoor is het warmteverlies ook groter. Misschien is dit de verklaring voor het feit, dat kleine volken een relatief groot broednest hebben;

meer warmteproducerende individuen, die het warmteverlies compenseren, zodat toch eenzelfde broednesttemperatuur kan worden gehandhaafd.
Daalt de buitentemperatuur tot 14°C, dan reageert het bijenvolk daarop, door het vormen van een dichte tros (Phillips en Demuth '14). De buitenste schil van bijen gedraagt zich zeer rustig en dient als isolatielaag. De bijen in de tros zijn aktief en produceren de meeste warmte. Wilson en Milum '27 namen bovendien waar, dat er een verhoogde voedselopname plaats vond. Himmer '26 stelde vast, dat de oppervlaktetemp. van de wintertros (boven en achter) 10-12°C was.
Aan de onderzijde 9°C.

Temperatuur-perceptie:

Heran '52 dresseerde bijen op suikerwater van verschillende temperaturen: 29, 25, 32 of 36°C. En liet daarna kiezen uit drie verschillende temp. Het onderscheidingsvermogen bedroeg ± 2°C.
In een temp.orgel werd bepaald aan welke omgevingstemp. de bijen voorkeur gaven. De jonge bijen (tot 7 d.) zochten het warmste gebied: 35-37,5°, oudere bijen: 31,5-36,5°. Winterbijen kozen een lager temp.gebied, nadat ze 2 u. bij 30° werden gehouden: 32,8°C en 5 dagen bij 13,7° : 27,8°C.
Bij dalende temperatuur werd reeds gereageerd op een verandering van 0,25°.
Er was minder reactie op een stijgende temp., pas boven de 40° werd dit gebied vermeden. Door amputatie van antenneleden blijkt een afnemende afweerreactie t.o.v. hoge temp. Bij wegnemen van 5 antenneleden of meer wordt een gelijkblijvende grens van ongevoeligheid bereikt (15% trekt weg). Alle bijen reageren op temp. verhoging met intacte antenne of wanneer alleen het eerste lid is weggenomen.

Waarnemen van water.

Mathilde Hertz '34 trainde bijen op schaaltjes suikerwater, overdekt met gaas. Boven lege schaaltjes werd niet gezocht, wel boven water of vochtige grond.
De afstand gaas-water was 3-5 cm; geen reactie meer bij 7,5-10 cm afstand (dit natuurlijk afhankelijk van luchttemp. en R.V.). Zij had het idee dat water werd waargenomen met de antenne.
Kiechle '61 toonde, dat bijen verschillen van 5-10% RV kunnen waarnemen. In 1964 vond Lacher d.m.v. electrofysiologisch onderzoek, waterreceptoren op de antenne. Bij hoge luchtvochtigheid in het volk reageren de bijen door te ventileren (Hazelhoff '41). De luchtverplaatsing in een bijenvolk door temp. verschil bedraagt: 10 l/min. (Hazelhoff), bij ventilatie: (buitentemp. 27°C) 200-360 l/min. (Jessup '24).
De relatieve luchtvochtigheid in het broednest is niet zeer nauwkeurig bekend. Oertel '49, bepaalde bij 35°C een variatie van 40-60%.

CO_2-perceptie:

Hazelhoff '41 vond binnen een minuut reactie in het volk (ventileren), nadat hij een CO_2 stroom toevoegde.
Lindauer (pers. mededeling) vond concentraties tot 19% CO_2 in de wintertros.
Lacher '64 vond CO_2 receptoren op de antenne.
Reukzin:
Door middel van dressuurproeven met bijen met gedeeltelijk geamputeerde antennen is gevonden, dat de reukzintuigen zich bevinden in de acht distale antenneleden. Sensillae placodea. Door amputatie werd een kleurdressuur niet beinvloed.
Von Frisch '21 testte verschillende aetherische oliën in grijsgeschilderde kastjes. Alle geteste oliën werden onderscheiden. Verdwijnt, door verdunning de geur voor de mens, dan ook voor de bijen. Ribbands '53 vond voor andere stoffen drempelwaarden die 1/20 tot 1/100 zijn van die van de mens. Skatol en zwavelkoolstof zijn repellent, zeer moeilijk om hierop bijen te dresseren.
Gubin '57 dresseerde eerst op lavendelolie en daarna op pepermuntolie. Het mengsel van de stoffen bleek aantrekkelijker te zijn, dan de stoffen apart. Na dressuur op het mengsel, blijkt dat de bijen de componenten hebben onderscheiden. In een mengsel van twee stoffen (benzyl-acetaat en linalol) die in verschillende verhoudingen voorkomen (1:1 en 9:11) maken de bijen onderscheid. In combinatie met tastharen op de antenne, kan de bij "plastisch ruiken" (Forel '10): topochemischer Geruchssinn.
Martin '64 ontdekte in olfactometerproeven, dat de bijen de richting kunnen waarnemen van de geurbron. De linker antenne ontvangt b.v. meer reukprikkels dan de rechter, waarop de bij naar links draait. Dit mechanisme controleerde Martin, door de antennen kruislings vast te zetten. In dit geval loopt de bij steeds van de geurbron weg. De topochemische oriëntatie blijkt in het eerste antennelid te zitten. De minimale afstand tussen de antennetoppen, waarbij nog oriëntatie mogelijk bedraagt 2 mm. Het concentratieverschil moet minimaal: 1:2,5 zijn.
Betekenis van de geurstoffen: I.Geuren van het voedsel.
1. Voor het vinden van een drachtbron is de reukzin van groot belang. Bij het aanvliegen wordt eerst gereageerd op kleur, daarna op de geur. De bijen zijn bloemvast, vliegen ze op b.v. de appelbloesem, dan blijven ze daarop vliegen, dit is van groot belang bij de bestuiving.
2. De bijencuticula houdt zeer goed geurstoffen vast. De dichte beharing speelt hierbij waarschijnlijk een rol. Levende bijen houden een geurstof 2x zo lang als een dode bij (Steinhoff '48 - Richards '53 - Locke '61). De geur van het voedsel wordt op deze manier goed overgedragen door de dansbij aan de volgbijen.

3. "Duftlenkung". Het bezoek aan een bepaald gewas is te bevorderen, door in de kast bloesems van dit gewas in suikerwater aan te bieden (Von Frisch '47).

II. Sociale geuren

4. De nestgeur, is samengesteld uit de geur van was, hout, het voedsel en
5. de geuren van de koningin: stoffen uit de mandibulaire klieren, epidermale klieren van de rugzijde van het abdomen (Renner en Baumann '64), Koschevnikov klieren van het angelapparaat en verder:
6. de werkbijen produceren geurstoffen in de Nassanovklier en in het angelapparaat. Iso-amyl-acetaat (1 gamma/angel) geeft opwinding, geen steekgedrag. Heptanon-2 uit mandibulaire klieren. Hoofdbestanddeel van de Nassanov kl.: nerolzuur en geraniol (Boch en Shearer '62).

Geurstoffen van de Nass. kl. worden verspreid door het stertselen, achterlijf omhoog gericht en waaieren met de vleugels. Het stertselen treedt vooral op, wanneer het kolonie-verband verloren dreigt te gaan; ook bij moerloosheid. Een speciale vorm is het gifstertselen, niet te verwarren met ventileren.
Bij het vormen van de zwermtros is het oppervlak bedekt met stertselende bijen. Een geurloze drachtbron, bloemen of b.v. suikerwater, wordt door de bijen gemerkt met de lichaamsgeur.
Wanneer twee volken moeten worden verenigd, dan blijkt pas goed hoe belangrijk de nestgeur is. Bij het verenigen zonder meer, ontstaat een vechtende en stekende massa bijen, een groot deel van de bijen wordt doodgestoken.
Eerst moet een van beide koninginnen worden verwijderd. Tussen de beide volken wordt dan een krant gelegd. Om het verenigen te bevorderen, worden in de krant gaatjes geprikt en eventueel wordt het papier met suikerwater besprenkeld.
De beide nestgeuren kunnen zich nu langzaam mengen. De bijen knagen het papier weg en een vredig contact komt tot stand.

De smaakzin:

Antennaal. Wordt een antenne aangeraakt met een glasstaafje, bevochtigd met suikeroplossing, dan volgt proboscisreflex (Dönhoff 1855, Briant 1844 Will 1885). De drempelwaarde voor saccharose is ½ M. (Minnich '32).

Tarsaal: Worden de tarsen in contact gebracht met suikerwater, dan eveneens proboscisreflex. Drempelwaarde voorpoten: ½-1 M. (Minnich Marshall '35).
Bij het testen van de middenpoten blijkt een lager % reacties, achterpoten nog minder. Bovendien blijkt de tijd tussen aanbieden en reactie langer te worden (Beetsma). Bij de bij zijn de smaakharen op de poten nog niet aangewezen.

Labiale palpen: op de distale leden bevinden zich kransen van smaakharen, die electrofysiologisch reageren op zout en zoet (Schoonhoven, Beetsma).
Verder zijn er op verschillende monddelen en in de mondholte haren gevonden, die de vorm hebben van smaakharen (labellum-mandibels-galea-hypopharngeale plaat).
Bij de mens wordt het smaakbeeld beinvloed door de geur van het voedsel.
Pepermuntje: de zoete smaak wordt geproefd, de pepermuntolie geroken. Met neus en ogen dicht schijnt een stukje ui net zo te smaken als een pepermuntje.
Smaakkwaliteiten van de mens: zoet (rietsuiker) -zuur (azijnzuur) -bitter (kinine) -zout (NaCl). Een 2% saccharose oplossing is voor bijen, die een uur hadden gehongerd, niet meer waarneembaar (Von Frisch '27-'34). Voor de mens is deze conc. nog duidelijk zoet. Het bepalen van deze drempelwaarde moet in een volledig controleerbare omgeving gebeuren. Vindt het experiment buiten plaats, dan moeten we er altijd aan denken, dat er concurrerende voedselbronnen zijn. Het suikergehalte van nectar varieert tussen: 3-87%, gelet op de meest voorkomende drachtplanten is het suikergehalte gemiddeld: 40%.
Op oplossingen met een hoger suikergehalte wordt ijveriger verzameld, dan op sterk verdunde oplossingen. Het is niet economisch om op sterk verdunde oplossingen te vliegen, want dan moet er des te meer water worden verdampt.
Door het toevoegen van azijnzuur of zoutzuur aan de suikeroplossing kan het opzuigen worden verhinderd. De grensconcentratie van stoffen die het voedsel ongenietbaar maken verschilt sterk. NaCl + HCl of NaCl+kinine werken additief (Von Frisch '34), maar HCl en kinine compenseren elkaar.
Saccharine en dulcine zijn zoet voor de mens, niet voor de bijen.
Mannose is voor de bijen licht attractief, maar giftig.
Octo-acetylsaccharose (oktosan) heeft voor de bij geen smaak, is voor de mens bitter. Deze stof wordt gebruikt om bijensuiker te denatureren (accijnsvrij). Na verloop van tijd wordt oktosan afgebroken. Ook voor kinine zijn de bijen minder gevoelig dan de mens.

Het gezichtsvermogen.

De ocelli (anatomie)

De ocelli bestaat uit een biconvexe cuticulaire lens: de cornea, met daaronder corneagene cellen. Middenonder de lens zijn de corneagene cellen doorzichtig, ze vormen het glasachtig lichaam; aan de periferie ondoorzichtig: de iriscellen. Mediaan liggen de retinacellen in groepjes van 2 en 3: de retinulae. Tussen de retinulae vormt zich een afschermende laag: het rhabdoom. Alhoewel de cornea een redelijk scherp beeld kan vormen, heeft dit beeld voor de bij geen bete-

kenis, omdat het ver achter de retina valt (Cornwall '55). In de retinacellen vindt beweging van pigmentdeeltjes plaats. In donker naar de basis, in licht naar de top. Goldsmith en Ruck '58, hebben bij afleiding van actiepotentialen van de mediane ocellus van de dar een maximale reactie kunnen vinden, bij lichtabsorptie van 335-340 mmu en 490 mmu.
De ocelli kunnen niet de polarisatierichting van het licht waarnemen (Stockhammer '59).

Lichtintensiteit.

Door het dichtlakken van de samengestelde ogen is gebleken, dat lichtintensiteit hoofdzakelijk wordt waargenomen met de ocellen (Lindauer en Schricker '63, Schricker '65). Bij hoge lichtintensiteiten kunnen de facetogen intensiteitsverschillen waarnemen, bij lage lichtintensiteiten zijn de ocellen nodig. Worden alleen de ocelli dichtgelakt, dan vliegen de bijen 's ochtends later uit en keren 's avonds eerder terug. Het uitvliegen start pas wanneer de lichtint. 4-5x zo groot is dan bij de controle. Bij het uitvliegen wordt rekening gehouden met de afstand. Op een bron dichtbij de kast wordt nog laat gevlogen; ligt de bron ver af, dan worden de vluchten eerder gestopt. Op het moment van de eventuele start, wordt de licht I bij thuiskomst geschat, dus, vóórdat het licht I te laag wordt, wordt het vliegen reeds gestaakt. Bij deze timing is verder van belang: de conc. van de voedselbron en in de zomer de temp. verl. Door het afsluiten van de ocellen wordt het onderscheidingsvermogen voor twee helderheden kleiner; onderscheid pas bij 0,8 lux, terwijl normaal 0,1 lux. Dag en nacht zullen waarschijnlijk ook in de kast worden waargenomen. Reactie bij minimale licht I van 0,03 lux. Bij deze proeven moeten we ons wel afvragen of gebruik van een lux-meter juist is, wanneer we weten, dat UV zeer belangrijk is voor de bijen.

Het samengestelde oog.

Het facetoog is samengesteld uit ommatidia. Geschatte aantallen: ☿: 4000-5000, ♀: 3000-4000, ♂: 7000-8000 per oog. De ommatidia bezitten een cuticulaire zeshoekige cornea. Tussen de ommatidia liggen pigmentcellen, daardoor kunnen de lichtstralen, die door een lens vallen slechts de bijbehorende retinacellen bereiken (appositie-oog). Onder de lens liggen twee pigmenthoudende corneagene cellen en de kristalkegel. De kegel ligt met de punt tegen de lange dunne retinacellen (8-9), die samen de retinula vormen. De as van de retinula is het rhabdoom.

Vormen zien.

Reeds in 1826 veronderstelde Müller, dat de bij zijn omgeving ziet als een mozaïek. Elk ommatidium ontvangt slechts stimuli van een beperkt gedeelte van het

gezichtsveld. In de eerste plaats bepaalt het aantal ommatidia welk detail nog kan worden gezien. Verder wordt de gezichtsscherpte bepaald door de gezichtshoek per ommatidium. De "visual acuity" (definitie van Hecht '34) is de reciproke waarde van die gezichtshoek.(in boogminuten) waarbij twee contouren nog gescheiden worden gezien.
De gezichtshoek in het midden van de onderste helft van het oog is per ommatidium het kleinst: 0,9° en neemt naar de periferie uiteindelijk toe tot 4° (Baumgärtner '28). De visual acuity afgezet tegen de log. licht I geeft een sigmoide curve. Het idee van Hecht en Wolf '29 is, dat de retinacellen een populatie vormen van cellen met verschillende drempelwaarden voor licht I. Tenslotte zijn ze bij hoge I alle in actie. Bij deze proeven blijken verschillen in visual acuity, wanneer verschillende delen van het oog worden dichtgelakt. De maximale visual acuity (o,o17) komt overeen met een gezichtshoek van 0,98° (1/0,98 x 60 = 0,017). Deze waarden werden bepaald door bijen in een hellend kooitje naar boven te laten lopen over een bodem van glas. Op de glasplaat waren afwisselend zwarte en lichtdoorlatende strepen aanwezig. Bij bewegen van de glasplaat zijdelings, weken de bijen van het min of meer rechte pad af, zolang ze de beweging van de strepen konden waarnemen.
Mathilde Hertz '29 trainde bijen op verschillende zwarte figuren, tegen een witte achtergrond. De bijen konden geen onderscheid maken tussen een zwarte cirkel, vierkant, driehoek of rechthoek. Werd de keus gegeven tussen gesloten figuren en b.v. kruis, open vierkant, parallel geplaatste strepen, dan bleek, dat de bijen de gesloten figuren konden onderscheiden van de gelede figuren, maar ook, dat er geen verschil werd gemaakt tussen de gelede figuren onderling. Zij komt tot de conclusie: voor vormherkenning van belang: contrast, mate van geleding. (Umbelliferen zijn aantrekkelijker naarmate ze meer bloempjes per hoofd hebben). Het patroon zou worden herkend. Gertrud Zerrahn '33 meent, dat alleen de contourlengte van belang is. De grootste attractiviteit wordt volgens haar bereikt, wanneer het grootste aantal zwart-wit wisselingen optreedt, hierbij worden de ommatidia maximaal gestimuleerd.
Von Frisch is het hiermee, in zijn algemeenheid, niet eens. Het is ook mogelijk bijen te leren de minst gelede figuur te laten kiezen en bovendien komt daarbij, dat een bij in "thuiskeerstemming" spontaan de minst gelede figuur kiest (Komt het meest overeen met de vliegopening). Jacobs - Jessen '59. In de "voedselhaalstemming" is er een voorkeur voor de meest gelede figuren. Wolf '33 bood bijen in een overigens donkere kamer, twee verlichte vensters met dezelfde licht I. Worden verschillende flikker-frequenties aangeboden, dan blijken de

bijen steeds voorkeur te hebben voor hoogste flikker-frequenties. Bewegende kunstbloemen in het veld zijn aantrekkelijker dan stilstaande.
De eindconclusie van deze historie is niet, dat de bij slechts een patroon van verschillende flikkerfrequenties ziet. Ook de stand van het patroon speelt een rol. Wordt een bij gedresseerd op een verticale zwarte balk, dan blijkt, dat draaiing van 10° wordt opgemerkt, wordt een zwart kruis gedraaid, dan wordt dit bij 4° reeds waargenomen (Wehner). Verder moeten we ons realiseren, dat een bij als regel vliegend moet reageren op een stilstaand patroon. Het gaat dus minder om de plaats van verschillende structuren t.o.v. elkaar, dan wel om het vermogen om beeldindrukken in de tijd te kunnen scheiden. Bekijken wij in de bioscoop een film die langzamer draait dan 16 beeldjes per seconde, dan gaan wij de beelden afzonderlijk zien. In de bijenbioscoop moet de film veel sneller draaien, bij voldoende lichtintensiteit ligt de fusiefrequentie bij 265 beelden per sec. Deze waarde neemt af bij lagere licht I.
Autrum en Stoecker '50-'52. In een horizontale doorsnede door het facetoog is de openingshoek per ommatidium tweemaal zo groot als in een verticale doorsnede (del Portillo '36). Bij een grotere openingshoek geeft een bepaalde lichtimpuls een langer durende inwerking, d.w.z. dat bij de vlucht, wanneer allerlei voorwerpen snel in horizontale richting voorbij schieten, later de fusiefrequentie wordt bereikt, dus de ondergrond nog goed wordt gezien, dan bij kleine openingshoek.

Kleuren zien.

De vraag of bijen kleuren kunnen zien werd in 1910 door A.Forel positief beantwoord. Hij was in staat bijen te dresseren op stukken papier waarop voedsel werd aangeboden. Von Hess was niet overtuigd en schreef de uitvoerbaarheid van de dressuur toe aan het feit, dat de bijen verschillen in helderheid zeer goed zouden kunnen onderscheiden. Von Frisch '14-'15 bracht uitkomst in deze strijd, door met zijn grijstinten-"schaakbord" te komen. Hij had tot zijn beschikking 30 kartonstukjes welke geverfd waren in verschillende grijstinten, van wit tot zwart. Een aantal van deze tinten wordt aan elkaar gelegd, op alle stukken karton een horlogeglas, maar op een grijstint gevuld met suikerwater. Na een dressuurperiode worden alle bijen weggeveegd, het suikerwater verwijderd en die bepaalde grijstint op een andere plaats in het schaakbordpatroon gelegd. Nu bleek, dat de bijen niet terugkwamen op dat ene karton, maar op een aantal tinten, die weinig in intensiteit verschilden. De bijen zijn dus niet op een bepaalde grijstint te dresseren. Dressuur op wit, vliegen op de lichtste grijs tinten; evenzo op middengrijs en zwart. Werd echter gedresseerd op een blauw

karton tussen de grijstinten, dan onderscheiden de bijen blauw van elke grijstint; dit wil dus zeggen, dat de bij blauw als kleur ziet. (Een absolute kleurenblinde ziet alleen lichtintensiteitsverschillen).

Bij deze dressuurproeven moeten we met de volgende punten rekening houden:

1. plaatsdressuur,
2. evt. verschil in oppervlaktestruktuur (reflectie van het licht),
3. geur van de verf,
4. imitatiegedrag.

Het bleek dat de bijen roodblind zijn, rood is overeenkomstig aan zwart of donkergrijs. Von Frisch kwam bij deze keuzeproeven tot de slotsom, dat de bijen enkele kleurgebieden zien: oranjerood-geel-geelgroen worden als intensiteits-verschillen van geel gezien, zo ook blauw-violet-purperrood. De dressuur op blauwgroen lukte aanvankelijk niet.

De overgang van het gebruik van substractieve kleuren (verfmengen) naar additatieve kleuren (mengen van spectrale kleuren op witte ondergrond) gaf betere informatie. Kühn en Pohl '21 projecteerden delen van het spectrum (afkomstig van een kwiklamp) op een tafel. Na enige dressuur bleek, dat de bijen wel degelijk blauwgroen als een aparte kleur zien. Verder kwam aan het licht, dat de bijen zelfs in het ultra-violette gebied tinten onderscheiden. Waarom worden rode papavers zo goed door de bijen bevlogen? Niet alleen rood licht maar ook U.V. wordt weerkaatst (Lotmar '33). De reflectie van het licht op bloembladen werd uitvoerig bestudeerd door Daumer '58. De ontdekking, dat bijen U.V. kunnen zien, stelde Lutz '24, in de gelegenheid onregelmatigheden in de proeven van Von Frisch te verklaren. Enkele blauwe en groene kartonnen van Von Frisch weerkaatsten nl. ook U.V. en sommige geel en groen kleuren, ook blauw en rood. (Later legde Von Frisch een glasplaat over zijn schaakbord).

De soort verf is van belang, zinkwit reflecteerd geen U.V., "Satolithweiss" zeer sterk.

Aangeboren kleurvoorkeur?

Dagvlinders, die net zijn uitgekomen vertonen een voorkeur voor geel en blauw. (Pieris brassicae, Ilse '28). Tegen de tijd, dat de vlinders eitjes af gaan zetten, blijkt hun voorkeur uit te gaan naar groen. De bijen hebben volgens Von Frisch geen aangeboren kleurvoorkeur, maar het kan zijn, dat door dressuur de aangeboren kleurvoorkeur wordt overheerst.

Het bijen kleurenspectrum.

mens:	300-400 mmu	400-480 mmu	480-500 mmu	500-650 mmu	650-800 mmu
	U.V.	viol.bl.	bl.gr.	gr.geel.or.	rood
honingbij:					

Bij vergelijking van de spectra voor de mens en voor de bij, blijkt dus, dat het spectrum voor de bij is opgeschoven naar de kortere golflengten. De bovengrens is volgens Bertholf '31 afhankelijk van de lichtintensiteit, van 650 tot 677 mmu.

Proeven met mengkleuren.

Daumer '56 gebruikte hiervoor een Xenon hogedruk lamp. Het licht werd via verschillende filters op aluminiumfolie gemengd. Hierbij bleek, dat wanneer energetisch gelijke lichtintensiteiten worden gebruikt, dat UV (360 mmu) de grootste prikkelwaarde heeft.

golflengte:	360 mmu	440 mmu	530 mmu	588 mmu	490 mmu	616 mmu
	UV	bl.viol.	gr.	geel	bl.gr.	or.
prikkelwaarde:	56	15	10	8	5	3

Bij hoge lichtintensiteiten bleek, dat de bijen toch oranje-geel en groen redelijk kunnen onderscheiden. Blauwgroen zeer goed. Bij afnemende licht-I (1-1/8) valt het onderscheid voor or.geel.gr. weg, maar bl.gr. blijft duidelijk waarneembaar. Ditzelfde verschijnsel doet zich voor in de kleurgroep: blauwviolet.

Kleuren die niet in het spectrum voorkomen.

Net zo als men voor het menselijk oog purper kan maken door rood en violet te mengen, is het mogelijk bijenpurper te maken door geel met UV te mengen (purper sluit de kleurenring). Er is inderdaad een nieuwe kleur ontstaan, bijenpurper wordt niet verward met een andere kleur of grijstint. Wanneer blauwviolet en UV worden gemengd, ontstaat bijenviolet. (± 400 mmu). Binnen de kleuren bijenpurper en bijenviolet kunnen de bijen minstens nog drie tinten onderscheiden.

Bijenwit.

Wanneer we alle golflengten tussen 300 en 650 mmu mengen, dan zal waarschijnlijk bijenwit ontstaan. Dit wit kunnen ze onderscheiden van alle andere kleuren. Laten we nu het UV weg, dan verandert er voor ons oog niets, maar de bijen zien een kleur die, ze kunnen verwisselen met bl.gr. Dit wil zeggen, dat voor de bijen UV en bl.gr. complementaire kleuren zijn. Het mengen van de complementaire kleuren alleen geeft wit. De mengverhouding is van belang:

85% bl.gr. + 15% UV = bijenwit

65% geel + 35% bijenviolet = bijenwit

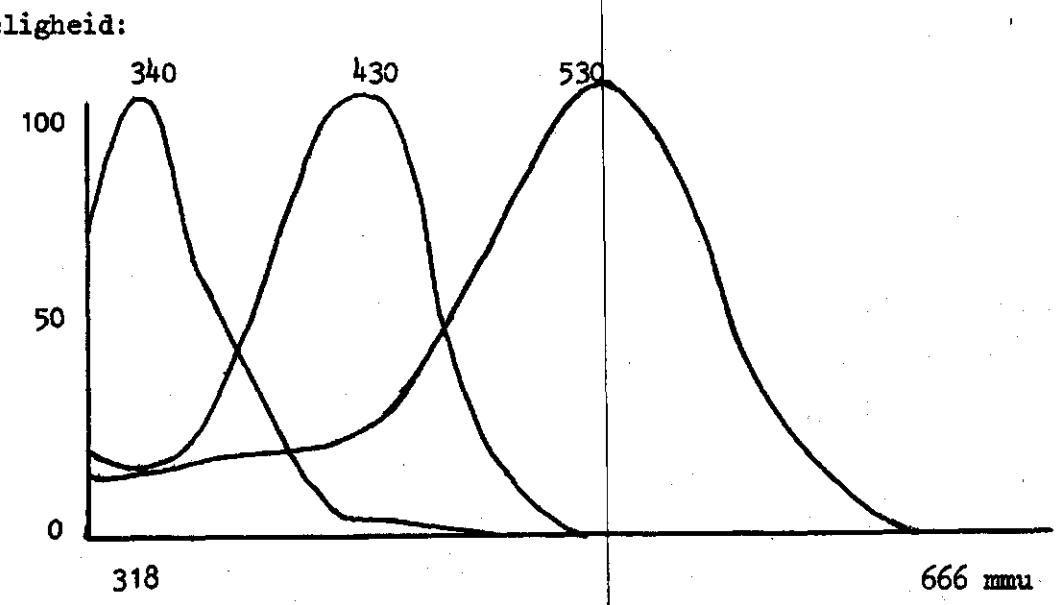
30% bl. + 70% bijenpurper = bijenwit.

Om uit de drie grondkleuren bijenwit te maken, moet dit in de verhouding: 55% geel + 30% bl.viol. + 15% UV. We zien dus, dat ook de bij beschikt over een trichromatisch systeem.

Er zijn verschillende manieren om dit systeem aan te tonen:

1. gedragsonderzoek; zoals besproken,
2. absorptie meten van geextraheerde oogpigmenten of van intacte zintuigcellen,
3. afleiden van potentialen van enkele zintuigcellen, bij belichting met monochromatisch licht van verschillende golflengten.

Autrum en von Zwehl '64 hebben electrofysiologisch vast kunnen stellen, dat er drie verschillende soorten receptoren zijn. Bij de werkbij werden gevoeligheidscurven gevonden met een maximum bij: 340 mmu - 430 mmu - 530 mmu.



Nu is ook te begrijpen, waarom de bijen in het geelgebied geen kleuren kunnen onderscheiden; er is slechts één soort receptor (voor een klein deel twee) werkzaam. In de rest van het bijenspectrum worden steeds de drie soorten zintuigcellen geprikkeld en wel in verschillende mate.

Aantalsverhouding receptoren.

Bij de darren hebben de UV en blauw receptoren de overhand; groenreceptoren worden alleen in het onderste gedeelte van het oog gevonden. Autrum en von Zwehl '62, '63. Het is aantrekkelijk verband te zien in het gedrag van de darren: geen bloembezoek, wel paring, waarbij contrast tegen de blauwe lucht belangrijk is.

Bij aanwezigheid van een licht wolkendek wordt nog UV doorgelaten, in de richting van de zon het meest. Zolang er maar een UV intensiteitsverschil van 5% bestaat, is er nog een op de zon georiënteerde dans mogelijk.

Leren van kleuren.

Menzel heeft bijen die op een voertafel met suikerwater vliegen verschillende kleuren aangeboden op verschillende momenten van het voedsel halen. Bij aanvliegen: geel, bij het zuigen: blauw en tijdens het wegvliegen: groen. Testte hij na deze dressuur de kleuren apart, dan bleek, dat de aanvliegkleur onthouden was. De rest wordt vergeten. Vindt de bij voedsel, dan onthoudt zij slechts de kleur, die zij de laatste 2 sec. van het aanvliegen heeft gezien. Heeft het zoeken geen resultaat, dan wordt de kleurherinnering uitgewist.

BLOEMVASTHEID.

Het onderscheidingsvermogen voor verschillende soorten bloemen kan niet alleen d.m.v. kleuronderscheiding plaats vinden. Zoals we hebben gezien is hiervoor het onderscheidingsvermogen voor kleuren niet voldoende. Hierbij moeten we wel bedenken, dat patronen op het bloemblad voor de bijen veel talrijker zijn dan voor de mens. Er zijn verscheidene honingmerken, die alleen UV weerkaatsen. Verdere kenmerken zijn bloemvorm en -geur (Daumer '56).

Bloemvastheid moet steeds worden geleerd. In het voorjaar als de eerste crocussen bloeien, wordt er op kleur gevlogen. Pas als er veel van een soort zijn, vindt dressuur op de vorm plaats. Dit blijkt ook wanneer Von Frisch bijen dresseert op stervormige en ovale bloemmodellen, met hetzelfde oppervlak. Test hij later gekleurde en zwarte sterren en ovalen, dan blijkt, dat de kleur belangrijker is dan de vorm (de ster is geleed en kan dus worden onderscheiden van een ovaal).

Gepolariseerd licht.

Indien de zon niet meer is te onderscheiden door een dicht wolkendek, dan zijn de bijen niet meer in staat een geöriënteerde dans uit te voeren. Echter, zodra er een stukje blauwe hemel (10-15° in doorsnede) is te zien, is er weer oriëntatie op de zon mogelijk. Het door de blauwe hemel weerkaatste licht is namelijk gepolariseerd. Het licht trilt slechts in een vlak en niet, zoals bij het directe licht van de zon, dat in alle vlakken door de as van de lichtstraal trilt. Hierbij komt, dat de stand van het polarisatievlak op een bepaald punt van de hemelkoepel afhankelijk is van de stand van de zon. De bijen kennen de verandering van het patroon van polarisatierichtingen even goed als de verandering van de stand van de zon (Von Frisch: proef in de schaduw van een berg). Er is niet alleen sprake van een patroon van pol. richtingen, maar bovendien zijn er duidelijke verschillen in pol. graad.

Wanneer de zon net op de horizon staat, dan kunnen we in de hemelmeridiaan door de zon een aantal punten onderscheiden, waar het licht niet gepolariseerd is: 20° boven de zon: punt van Babinet, 180°: het tegenpunt en 20° boven het tegenpunt: punt van Arago (Bij opkomende zon verder nog: 20° onder de zon: punt van Brewster). Maximale polarisatiegraad (70%) vinden we in het zenith.

Voor de bijen moet de pol. graad minstens 10% zijn. In het UV is de pol. graad niet het hoogst (dit is in het bl.gr.), maar de correlatie met de zonnestand is het sterkst. Bovendien is de intensiteitsvariatie van het UV in de loop van de dag o.i.v. atmosferische troebeling het kleinst.
Voor de oriëntatie is de stand van het polarisatievlak het meest belangrijk, de pol. graad (boven 10%) niet of nauwelijks.
De waarneming van het vlak van polarisatie vindt plaats in het samengestelde oog. De analysator zit in de gezichtsstaafjes van de zintuigcellen. Von Frisch heeft eerst het enkelvoudige oog geimiteerd door acht driehoeken van polaroid filter materiaal tegen elkaar te leggen. Bij draaien van dit oogmodel tegen het patroon van pol. vlakken van de hemelkoepel bleek, dat bij elke plaats een combinatie paste van meer en minder oplichtende driehoeken. Op deze manier kon de noordelijke horizon worden onderscheiden van de zuidelijke etc. Autrum en Stumpf '50 konden dit model vrijwel bevestigen met behulp van afleiding van actiepotentialen van enkele zintuigcellen. Wordt gepolariseerd licht op een ommatidium gericht, dan blijkt het ene rhabdomeer meer licht te ontvangen, dan het andere. Het resultaat van electronenmicroscopie (Goldsmith '62) bracht enige verwarring. De acht zintuigcellen hebben n.l. 4 rhabdomeren, die een structuur van microtubuli te zien geven. De richting van deze microtubuli is echter in de tegenover elkaar liggende rhabdomeren gelijk. Von Frisch veronderstelt nu, dat door samenwerking van verschillende ommatidia (die een deel van de hemelkoepel elk onder een andere hoek zien) toch een "eindeutig Bild" ontstaat.
Tijdzin.
Von Buttel-Reepen '00 nam waar, dat boekweit wordt bevlogen vanaf 's ochtends zeer vroeg tot 10 u. v.m. Later op de dag geven de nectariën geen nectar en de bijen blijven thuis. Forel '06 gebruikte jam bij zijn ontbijt en tijdens de thee 's middags. De volgende dagen waren de bijen present bij het ontbijt en de theepauze. Tijdens het middagmaal werd door de bijen na enig zoeken niets smakelijks gevonden en bleven voortaan weg. Door deze eenvoudige waarneming was Forel overtuigd van het feit, dat de bijen een gevoel van tijd hebben. Ingeborg Beling '29 dresseerde bijen op een periode van twee uren (of ochtend of middag) gedurende zes dagen. Het merendeel van de getrainde en gemerkte bijen komt terug op de juiste voedingsperiode, ook wanneer geen voedsel meer wordt gegeven. Enkele komen te vroeg (tot 1½ uur). Hoe langer de training duurt, des te nauwkeuriger wordt de tijd vastgelegd. De bijen zijn alleen in een 24 uurs ritme te dresseren. Pogingen om voedingsinterval van 19 uren te gebruiken mislukten. Wahl '32 had evenmin succes met een 48 uurs ritme. Beling deed proeven in een klimaatkamer met constant licht, gelijkblijvende temp. en R.V. Ook onder deze omstandigheden waren de bijen op een bepaalde tijd te dresseren. Haar conclusie

was: Of er is een andere onbekende factor of er is sprake van een endogeen ritme, een inwendige klok. Na dressuur blijven de bijen 6-8 dagen terugkomen, ook als er geen voedsel meer te halen is. Wahl '32. Training op twee verschillende plaatsen op verschillende tijden is ook mogelijk. Kalmus '34. Volgens Wahl is de tijdzin aangeboren; bijen die in constant donker waren opgegroeid, kon hij zondermeer dresseren.

Grabensberger '34 kon de inwendige klok beinvloeden door het voeden van verschillende stoffen. Jodiumthyroglobuline versnelt het metabolisme en laat de klok sneller lopen. Op tijd gedresseerde bijen kregen 0,015% JTG in voedsel en kwamen op de 1e, 2e en 3e dag resp. 5,2 en 1½ uur te vroeg. Toevoegen van 0,015% Eukinine had tot resultaat, dat de bijen te laat kwamen, resp. 4,3 en 2½ uur. Kalmus '34 kon door 19 uren koelen (5-7°C) een vertraging krijgen van 2 uren, vergeleken met bijen die bij 30°C werden gehouden. Hetzelfde effect had zelfgeproduceerde CO_2. Renner '58 toonde met zijn trans-oceaanproef aan, dat er werkelijk sprake is van een endogeen ritme. In Parijs werden in een klimaatkamer constant licht, gelijkblijvende temp. bijen gedresseerd om op 12 u. 's middags voedsel te halen. In New York stond eenzelfde klimaatkamer. De bijen werden overgebracht en kwamen op Parijse tijd voedsel zoeken en niet 7 uren later. Volgens Lindauer is de klok bij te stellen door de veranderde fotoperiode.

Waarnemen aardmagnetisch veld.

Zowel Lindauer als Von Frisch hadden opgemerkt, dat de bijen (kleine) fouten maken in de dans bij het aangeven van de richting van het voedsel. Bij nadere beschouwing, bleek, dat de grootte van de fout veranderde met het uur van de dag. In de grootte van de fout zat een regelmaat, die verder nog werd beinvloed door de stand van de raat. (N-Z of O-W). De "Fehlweisung" was maximaal +5° tot -5°. Proeven, waarbij gebruik werd gemaakt van twee grote Helmholz-spoelen, bewezen tenslotte, dat we hier te doen hebben met de invloed van het aardmagnetisch veld. Door een electrische stroom door de spoel te sturen wordt een magnetisch veld opgewekt. Wanneer het bijenvolk in het centrum van de spoel wordt geplaatst, kan door veranderen van de helling van de spoel bij een bepaalde stand het aardmagnetisme worden gecompenseerd. Door compensatie wordt de Fehlweisung in de dans gereduceerd tot 2°. In die gevallen waarin geen fout werd gemaakt, lag de dansrichting (Schwänzeltanz), dus ook de lichaamsas in het vlak van het aardmagnetisch veld.

Zwaartekrachtperceptie.

Voor de oriëntatie op de vertikale raat richt de bij zich op de zwaartekracht. De werking van de zwaartekracht wordt ervaren door verschillende standen van kop,

thorax en abdomen t.o.v. elkaar. Op twee chitineuze uitsteeksels van het episternum bevinden zich tastharen, die in verschillende mate worden geprikkeld door contact met de occipetale holte van de kop. Twee nervi cervicali afkomstig van deze tastharen lopen naar het 1e thoracale ganglion. Op de petiolus, verbinding thorax-abdomen, bevinden zich laterale en dorsale tasthaarvelden, die meer of minder contact hebben met het abdomen. De nervi petioli superior en - lateralis lopen naar het 2e th.ggl. De gewichtsverdeling van de kop: bovenstuk : onderstuk = 2,5 : 6,5 (mg). Wordt nu op de kop een gewichtje geplakt van 10-50 mg, dan volgt omkering van de geotaxis.
In de bijendans wordt de waargenomen hoek tussen voedselplaats en zon getransponeerd in een even grote hoek t.o.v. de zwaartekracht. Op een verticale raat richt de bij zich op de zwaartekracht, op een horizontale raat (als de zon te zien is) op de zon. Wanneer de raat hellend wordt opgesteld, dan geeft de bij in de dans de resultante aan tussen zonnehoek en zwaartekrachthoek. Toch wordt dit bericht goed begrepen.
Deze concurrerende situatie komt ook voor op de zwermtros. Het transponeren van zonnehoek in zwaartekrachthoek gaat goed tot een helling van 15° met de horizontale stand. Bij kleinere hoeken ontstaat onzekerheid. Wordt een bij op een horizontale raat in een overigens donkere kamer geplaatst, dan volgt steeds positieve fototaxis. Bij doven van het licht volgt een negatieve geotaxis op een verticale raat. Mogelijk is deze koppeling pos. fototaxis en neg. geotaxis het startpunt geweest voor het ontstaan van de mogelijkheid tot vertalen van de zonnehoek in de zwaartekrachthoek.
Geluidswaarneming.
In het bijenvolk worden verschillende geluiden geproduceerd. Meest opvallend is het "tuten" van de jonge koningin op de raat en het "kwaken" in de cel. Frequentie tuten: 435 Hz (wanneer net uit de cel) en 493 Hz (2 d. oud). Frequentie kwaken: 323 Hz. Een kunstmatige tuut- of kwaak-toon in de directe omgeving van de koninginnecel, doet de koningin kwaken, idem bij jonge koningin op de raat geeft tuten. Nu is het de vraag hoe deze geluiden worden waargenomen. Trillingen die op de raat worden overgebracht, zijn wel effectief. Hansson '45 bereikte met trillingen van 100 - 1500 Hz op de raat, dat de bijen tijdelijk roerloos waren: "freezing noise". Autrum en Schneider '48 onderzochten het subgenuaal orgaan in de tibia. Dit orgaan werd in 1911 reeds beschreven door Schön. Bij de sprinkhanen is bovendien een tympanum aanwezig, zodat geluidstrillingen (luchtdrukverschillen) kunnen worden waargenomen. Autrum en Schneider bepalen de reactie in het subgenuaal orgaan op mechanische trillingen van verschillende amplitude en frequentie

op de poot. Bij een amplitude van ongeveer 10^{-5} tot 10^{-6} cm. vonden zij een reactie bij 400 tot ruim 4000 Hz.
Het bleek niet mogelijk bijen te dresseren op trillingen van de ondergrond (trill. doos met voedsel, doos zonder voedsel heeft geen trilling) Kröning '25. Omdat de trillingen in het volk zeer bepaalde communicatiebetekenissen hebben, bestaat er misschien een barrière om een geconditioneerde voedsel-reflex op trillingen te maken.

Invloed electrisch veld.

Altmann '63 beschrijft de invloed van een electrisch veld (1400 - 2800 V/m) op de bijen. Het blijkt, dat het O_2 verbruik toeneemt.

De bijendans. Evolutie in de dans.

Het ontcijferen van de bijentaal is in hoofdzaak gedaan door Von Frisch, Lindauer en Esch. De vraag blijft bestaan hoe nu in feite deze ingewikkelde taal in de loop der tijden is ontwikkeld. De moeilijkheid bij deze vraagstelling is, dat de geschiedenis geen gedragssporen achterlaat. Men is dus aangewezen op de thans levende bijen.
Bij de Meliponini vinden we het primitieve sociale gedrag. Deze"angelloze" bijen (in feite: gereduceerde angel) komen voor op Ceylon en in Z.Amerika.
De Trigona's hebben een nestvorm, die doet denken aan de hommels. Het nest van de Melipona's lijkt al veel meer op dat van de honingbij. Echter, horizontale raten met regelmatig gerangschikte zeshoekige cellen in een laag per raat. Honingvaten zijn urnvormig en staan apart. Het nest is ingesloten in een involucrum, zoals bij de wespen. De broedverzorging is veel minder ontwikkeld dan bij de honingbij. In de cel wordt een balletje stuifmeel vermengd met nectar gelegd. Nadat het eitje op het voedsel is geplaatst wordt de cel afgesloten.
T. droryana en T. iridipennis worden als de meest primitieve sociale bijen opgevat. De enige communicatie betreffende een voedselbron bestaat uit alarmering. De zig-zag lopende bij rent in het volk rond. Daarbij stoot hij tegen andere bijen aan en maakt een zoemend geluid. Hierop wordt gereageerd door voedsel te gaan zoeken. Als verdere informatie weten de gealarmeerde bijen door voedseluitwisseling alleen wat de geur en de smaak van het voedsel is. Bij Melipona soorten is al een efficienter systeem te zien. De alarmerende haalbij wekt niet alleen de bijen op om voedsel te gaan zoeken, maar neemt ze bovendien nog mee naar de voedselbron.

Begeleiding.

T. postica en T. ruficrus. Wanneer een haalbij een voedselbron van voldoende kwaliteit heeft gevonden, nadat ze een aantal malen op de voedselbron heeft verzameld, een geurspoor uitzetten. Het secreet uit de mandibulaire klieren

wordt gesmeerd op diverse bakens, steentjes, bosjes gras, struik, met een onderlinge afstand van ± 1 m. In de direkte omgeving worden geen geurbakens gemaakt; dit zou verwarring kunnen veroorzaken. Het geurspoor blijft ongeveer 10 minuten bruikbaar en moet dus steeds vernieuwd worden. Het merken geschiedt steeds vanaf de voedselbron. De concentratie van het geurspoor neemt af in de richting van het nest. Mogelijk door een afnemende hoeveelheid geurstof in de klier; het maken van het geurbaken gaat steeds langzamer. Na alarmering in het nest volgt de haalbij het geurspoor, de recruten eveneens. Het aangeven van voedsel aan de overkant van een rivier is niet mogelijk, tenzij de boomkruinen van de bomen links en rechts van de rivier elkaar vrijwel raken. Het geurmerk is vaak soortspecifiek, waaruit volgt, dat ze meest elkaars sporen niet kunnen volgen.

M.quadrifasciata en M.scutellaris hebben een wat ingewikkelder communicatiesysteem. Esch heeft de geproduceerde geluiden onderzocht. Bij terugkomst in het nest loopt de haalbij druk heen en weer en geeft zo nu en dan voedsel af. Ook worden korte geluidsstoten gemaakt. De frekwentie van dit geluid is steeds dezelfde (300-600 Hz afh. van de temp.) en komt overeen met de vleugelslagfrekwentie tijdens het vliegen. De tijd tussen de geluidspulsen is steeds dezelfde, maar de tijdsduur van de puls blijkt gecorreleerd te zijn met de afstand tot de voedselbron. B.v. voedsel dicht bij de kast, pulsduur 0,4 sec., afstand 700 meter, pulsduur: 1,5 sec.

De richting van het voedsel wordt buiten de kast door de zig-zag vliegende haalbij aangegeven (50 m). Dit leiden in de richting moet worden herhaald, voordat de recruten goed volgen en tenslotte kunnen ze het zelf.

Esch heeft verschillende geluiden op de band vastgelegd. Door de band in het volkje af te spelen kon hij de bijen alarmeren; kwam er een willekeurige bij net met voedsel thuis, dan volgde zelfs het zoeken naar voedsel. Door de band zeer luid af te spelen trad algehele mobilisatie op en soms vloog het hele volkje uit.

Apidae. Apis.

De Apis-soorten hebben alle een volledige dans, maar er zijn weer duidelijke verschillen.

A.florea heeft een horizontale dansvloer nodig en wel zodanig, dat de dansende bij het hemellicht kan zien. Ze zijn niet in staat de zonnehoek te transponeren in een hoek t.o.v. de zwaartekracht. Rondedans tot 5 m., verder Schwänzeltanz. Het achterlijf wordt tijdens de dans niet alleen in het horizontale vlak bewogen. Maximale afstand nest tot voedsel 300-400 m.

A. dorsata danst verticaal en kan wel transponeren, maar moet tevens de zon of de blauwe hemel kunnen zien. Rondedans tot 3 m., verder Schwänzeltanz.
A. indica in het van licht afgesloten nest dansen op verticale raat. Kan dus transponeren. Buiten horizontaal dansen in de richting van het doel, oriëntatie zon of gepolariseerd licht. Ronde dans bij 50 cm, gerichte sikkeldans bij 1 m., vanaf 2 m. Schwänzeltanz. Maximale afstand voedsel: 750 m.
Verschillende "dans"-vormen van de honingbij.
Putztanz (Schütteltanz) door Haydak '45 genoemd: "shaking dance"; Milum '55: "grooming dance". De zijdelingse beweging van het gehele lichaam wordt wel opgevat als opwekking tot poetsen. Dit zou gelden voor plaatsen waar de bij zelf niet bij kan (b.v. rugzijde thorax, erg opvallend bij pollenhaalsters; het lijkt net of de bijen zijn gemerkt).
Rütteltanz. Een bij zoekt contact met een andere bij met de antennes of de poten op de kop, thorax of abdomen en beweegt daarbij het abdomen op en neer.
Milum '55: dorsal-ventral abdominal vibration (D-VAV). De bewerkte bij vertoont geen reactie. Allen '59 zag deze D'VAV op de koningin, vooral vóór het zwermen. Hammann '57: ook voor de bruidsvlucht. Toch kunnen we er niet zonder meer een opwekking tot uitvliegen in zien, want ook op gesloten koninginnecellen vindt de D-VAV plaats.
Schwirrlauf. De Schwirrlauf is kennelijk een opwekking om te gaan zwermen. De bijen lopen zig-zag door de dichte bijenmassa te duwen. Hierbij trillen ze met het abdomen en de vleugels.
Zittertanz. Thuisgekomen haalbijen lopen op vier poten rond, de voorste poten opgeheven; het lichaam beweegt zijdelings en vooruit achteruit. Geen reactie van de andere bijen te zien.
Rumpellauf. Na een succesvolle haalvlucht loopt de bij snel over de raat en stoot tegen de andere bijen; meestal volgt een van de volgende dansen.
Ronddans. De haalbij loopt in een cirkel rond en verandert van tijd tot tijd van looprichting. 3-20 maal rond lopen op een plaats en dan elders op de raat herhalen. Andere bijen lopen tijdens de dans mee. Hier is alleen sprake van opwekking tot voedsel halen op korte afstand van de kast. Voedsel afgeven vóór de dans.
Rucktanz. De haalbij volgt een grillige route over de raat, stopt zo nu en dan om voedsel af te geven. Tijdens het lopen met tussenpozen kortstondig met het achterlijf zijdelings bewegen (Schwänzeltanz). Deze stukjes Schwänzeltanz wijzen in de RICHTING VAN HET VOEDSEL (afst. 2 m.).
Sikkeldans. De vorm van de sikkeldans komt overeen met een platgedrukte acht, die in de lengterichting wordt omgebogen. In de gerichte sikkeldans komen in de

OVERZICHT VAN ENKELE ASPECTEN VAN DE BIJENDANS.

Soort:	Geur voedsel	Smaak voedsel	Hoeveelheid voedsel	Richting van de bron	Afstand van de bron	Danseffectiviteit Aantal op voedsel	Afstand voedsel	Aantal per volk	= aantal nieuwkomers binnen 1 uur gestuurd door 5 haalsters.
Meliponini.									
T. irridipennis	+	+	?	- alleen alarm door "Rumpeltanz"	- alleen alarm				
T. droryana	+	+	?	- id.	- id.	5	150	2000	
T. jaty	+	+	?	- id.	- id.	3	10		
T. silvestris	+	+	?	- id.	- id.	1	25		
T. postica (scaptotrigona)	+	+	?	+ begeleiding en geurspoor	+ begeleiding en geurspoor	107	150	2000	
T. rufricus	+	+	?	+ id.	+ id.	163	100	5000	
M. quadrifasciata	+	+	?	+ zig-zag vlucht buiten nest	+ duur geluidsstoten in nest	5	100	300	
M. scutellaris	+	+	?	+ id.	+ id.	20	180	400	
				Hier is richting-aangeven ook verticaal mogelijk.					
Apis.									
A. florea	+	+	+%dansen+ duur van dans	in dans zon/zw.k. hor.vloer en niet transponeren	+ aant. dansen/t. hemellicht	ronddans-sikkeldans-achtdans			
A. dorsata	+	+	+ id.	+ vert.vloer en wel transponeren	+ hemellicht		id.		
A. indica	+	+	+ id.	+ vert.vloer zonder wel transponeren	hemellicht		id.		
A. mellifera	+	+	+ id.	+ id.	+ id.	54	180 id.	8000	
				Hier is richting-aangeven alleen verticaal mogelijk.					

beide armen van de achtvorm bovendien nog stukjes Schwänzeltanz voor. De richting van het voedsel komt overeen met de middellijn tussen de beide armen. Alleen A. carnica kent geen gerichte sikkeldans.

Achtdans. (Schwänzeltanz-Waggledance).

Al in 1788 beschreef Spitzner het feit, dat bijen gaan dansen nadat een goede voedselbron is gevonden, om daardoor andere bijen op te wekken ook naar die plaats te vliegen. Spitzner veronderstelde, dat de dansbij werd gevolgd. Von Frisch '23 kon dit volgen niet bevestigen en veronderstelde, dat afstand en richting worden aangegeven door de succesvolle haalbij. Wanneer Von Frisch bijen dresseerde op een bepaalde afstand om voedsel te halen en daarna op verschillende afstanden (verderaf en dichterbij) lege schaaltjes plaatste, dan bleek steeds de dressuurplaats verreweg de voorkeur te hebben. De afstand wordt dus door de dans aangegeven. Om bepalen of de bijen ook de richting aangeven deed hij het volgende experiment. De bijen werden gedresseerd geurend suikerwater te verzamelen ten Z. van de kast op een afstand van ± 80 m. Voor de proef werden daarna geurende lege schaaltjes geplaatst op afstand ± 66 m. op de cirkelboog met de kast als middelpunt. Onderlinge afstand van de schaaltjes, 15° links en rechts van de dressuurplaats.

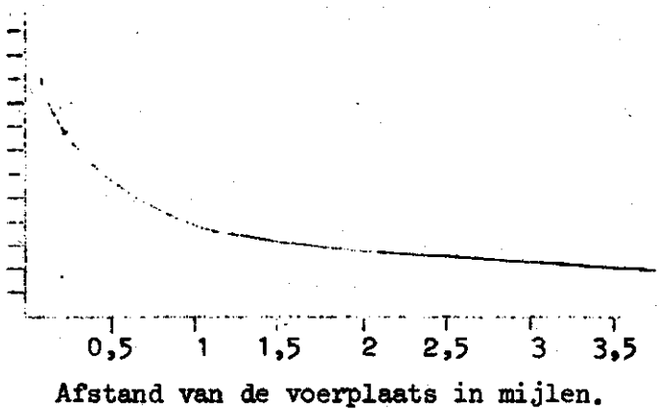
Resultaat:	westzijde 45°	30°	15°	0	15°	30°	45° oostzijde
Nieuwkomers:	8	13	58	132	37	7	3

In voorgaande proeven had Von Frisch door aflakken van de Nassanovklier reeds de invloed van een eventueel geurmerk uitgeschakeld. Door uitbreiding van bovengenoemde proef kon Von Frisch tenslotte aantonen, dat de richting met een nauwkeurigheid van ± 10° kan worden aangegeven.

Hoe komt dit tot uiting in de dans?

Von Frisch '46 bekeek de dans die hoorde bij voedselhalen op verschillende afstanden. Bij 8 m volgde een ronddans, bij 16 m. kwamen ook al wat achtdansen voor, op 33 m. kwamen nog ronddansen voor, maar het merendeel was achtdans, op 66 m. uitsluitend achtdansen. Tschumi '50 beschreef de sikkeldans als overgangsvorm van rond naar acht. Hein '50 vond bij voedsel op zeer korte afstand (2 m.) de Rucktanz (Pulldance).

Bij nader onderzoek kon Von Frisch '46-'48 tenslotte de correlatie vinden tussen afstand en het aantal dansen per 1/4 minuut. Bij toenemende afstand neemt het aantal dansen/t. af; de lengte van de Schwänzeltanz en het aantal bewegingen met het abdomen per dans nemen toe, maar de lengte van de kwispeldans varieert nogal en het aantal bewegingen is lastig met het oog te volgen.



Er waren volken met "snelle" dansers en met "langzame" dansers.

Esch vindt de beste correlatie met de duur van de geluidsstoten die tijdens het kwispelen worden geproduceerd. In het aangeven van de afstand door een bij zit een zekere variatie. De volgbijen middelen de gegeven informatie en middelen uiteindelijk de informatie van verschillende dansers om tenslotte op de goede plaats terecht te komen.

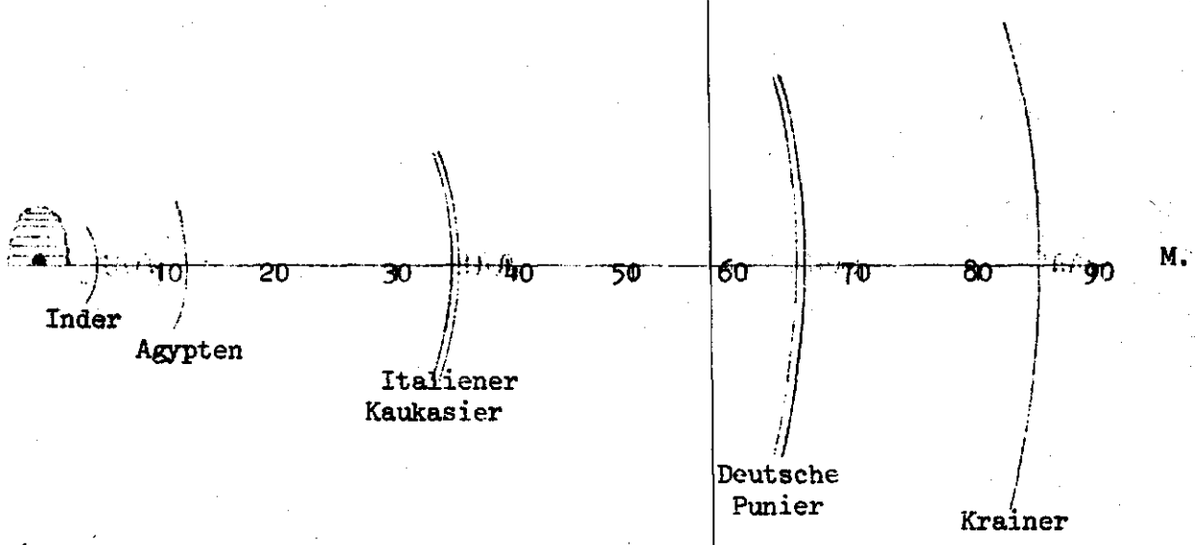
Esch vat de dans op als een "vlucht" ter plaatse. De richting en de vleugelslagfrequentie zijn dezelfde als tijdens de vlucht.

Op welke manier komt een bepaald danstempo tot stand?

Von Frisch '48 bepaalde, dat de vlucht naar het voedsel toe van belang is voor de dans. Bij vliegen in de wind op, wordt een langere afstand aangegeven. Heran en Wanke '52: is de vlucht naar het voedsel bij een heuvel op, dan wordt een langere afstand aangegeven. Eerst dacht men, dat de vliegtijd werd gemeten en weergegeven. Bizetsky '57 liet de bijen in een platte wandelgang naar het voedsel lopen. Hierbij bleek uit het onderzoek van de dans, dat 3-4m. lopen overeenkomt met 100 m. vliegen. Niet de tijd is van belang, maar de verbruikte energie. Het danstempo wordt verder nog beinvloed door de temperatuur en het voeden van kinine (vertragend) en thyroxine of adrenaline (versnellend).

Dialecten.

Bij vergelijking van de dansen van de verschillende Apis soorten vallen enkele verschillen op. In de eerste plaats wat betreft de afstand, waarbij de ronddans overgaat in de kwispeldans.



tidia. Door de plaats en de zuiver rechte vorm van de haren zouden ze het gezichtsveld niet hinderen. Neese '65 kon plaatselijk b.v. links of rechts etc. de oogharen afscheren en vond de daarbij passende afwijking in de vlucht.

In de tweede plaats zijn de curven die de betrekking aangeven tussen afstand en aantal kwispeldansen/t. verschillend en tenslotte zijn er duidelijke verschillen in de maximale afstand, die kan worden aangegeven.

Concurrentie zonneoriëntatie en bakenoriëntatie.

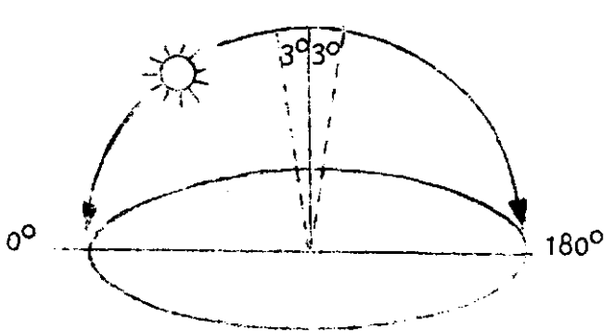
Normaliter vindt oriëntatie op de zon plaats. Echter in extreme toestanden kan oriëntatie op bakens, die op de zon overheersen. Een groep bomen in een open landschap heeft geen invloed (Von Frisch-Lindauer '54). Wordt een volk echter aan een bosrand gezet en de bijen gedresseerd om langs deze rand naar het voedsel te vliegen, dan verandert de situatie. Wordt nu een ander landschap gezocht, waarbij de ligging ten opzichte van de windrichting 90° is gedraaid, dan zullen de bijen langs de bosrand vliegen. Wordt de afstand bosrand-vlieglijn kast-voedsel vergroot tot 210 m., dan wordt weer de zon als oriëntatiepunt genomen.
Op dezelfde wijze kan een weg of een rivieroever een rol spelen.

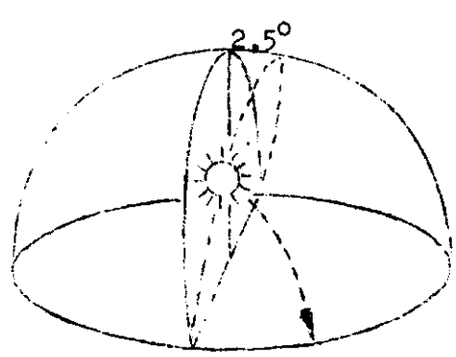
Verwarring bij zenith-stand van de zon.

Zoals reeds besproken wordt de stand van de bewegende zon inberekend. Bijen een middag dresseren op Z., overbrengen naar ander terrein, dan blijkt, dat de bijen aldaar 's morgens vroeg Z. vliegen, terwijl de zon een totaal andere stand heeft. Lindauer '57 dresseerde bijen op Ceylon (Z. van evenaar) op een voertafel op N. Daarna bracht hij de bijen over naar Poona (India, N. van de evenaar) en toen bleek, dat de bijen naar Z. vliegen. Tijdens de dressuur stond de zon N. van zenith, tijdens de proef Z. van zenith. In feite worden de bijen tussen de keerkringen jaarlijks met veranderingen in de draairichting van de zon (met de klok mee en tegen de klok in) en ook met veranderingen in zonnehoogte en azimuth hoeksnelheid in conflict gebracht. (Bij de dansrichting wordt het azimuth aangegeven).

Hoe groot is het onderscheidingsvermogen bij zonnestanden dichtbij het zenith?

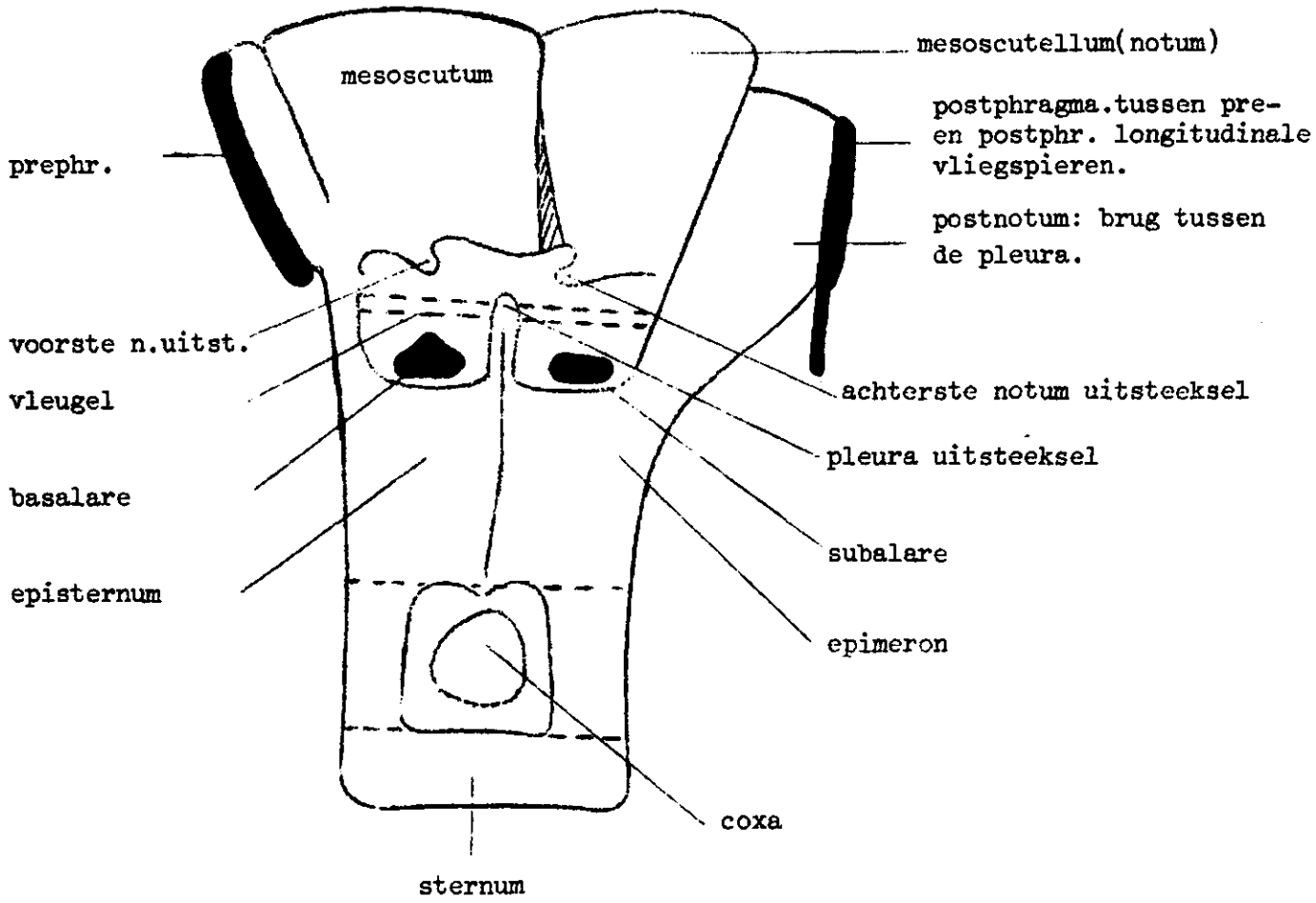
Lindauer nam waar, dat gedesoriënteerde dansen voorkomen 10 minuten vóórdat de zon door het zenith gaat tot 10 minuten daarna. Dit wil zeggen dat zolang de zenithhoek groter is dan 3° zijn er geen problemen, "de bij kan nog projecteren op de horizon." Zo ook wanneer de zonnemeridiaan 2,5° N. of Z. van het zenith is verwijderd. De grens van waarnemen wordt kennelijk bepaald door de divergentie van de assen van de apicale ommatidia (2-3°).





Is het vermogen om de bewegende zon als oriëntatiepunt te gebruiken aangeboren?
Wanneer Lindauer '59 bijen laat opgroeien in een klimaatkamer en na verloop van tijd buiten op een voertafel dresseert, dan blijkt dat:
60 haalvluchten niet voldoende zijn om de zonoriëntatie te leren;
na 300 haalvluchten de bijen hebben geleerd onder welke hoek t.o.v. de zon het voedsel is te vinden;
na 500 haalvluchten hebben de bijen ook geleerd rekening te houden met de beweging van de zon. Hierbij hebben ze hun inwendige klok in moeten schakelen, want het leerproces vindt ook plaats, wanneer de bijen steeds maar een beperkt stukje van de zonnebaan hebben gezien.
Dansplaats op de raat.
Wanneer een haalbij de kast binnenkomt, dan loopt ze op de raat al in de goede dansrichting. Verder blijkt, dat dansen die een korte afstand tot het voedsel aangeven dicht bij de vliegopening worden uitgevoerd. Op de raat zijn gebieden aan te wijzen, waar gedanst wordt over een bepaalde afstand.
Dansen op de zwermtros.
In de tijd waarin de zwermcellen in het volk worden gebouwd, neemt de haalactiviteit af. Vaak is er geen ruimte meer in de raten om voedsel te bergen. Enkele haalbijen gaan dan op zoek naar een nieuwe woonplaats. Is de zwerm afgekomen, dan wordt een zwermtros gevormd. Op deze tros wordt gedanst door de bijen die een geschikte plaats hebben gevonden (dans niet alleen verticaal; in zonlicht). Op een moment kunnen er dus verschillende plaatsen worden aangewezen. Nu hangt het er van af welke dans het langst wordt volgehouden; deze dans zal de meeste volgbijen opwekken. Maar de situatie kan van tijd tot tijd veranderen. Op een bepaald moment heeft een dansrichting de overhand en dan vliegt de zwerm af in deze richting.
STRUCTUUR EN WERKING VAN DE VLEUGELS.
De vleugels zijn ontstaan als uitgroeiing van de meso- en metanotae (delen van het rugschild) en dus geen omgevormde poten.
Over het ontstaan van de vleugels bij insecten zijn twee opvattingen:
1. Trachee-long theorie (Gegenbauer). Hierbij wordt verondersteld, dat insecten oorspronkelijk acquatisch hebben geleefd. De vraag blijft waarom dan niet meer segmenten vleugels hebben gevormd.
2. Paranotale theorie (Crampton, 1916). Oorspronkelijk hadden insecten alleen zweeflobben. Fossiel zijn ook laterale lobben van de terga gevonden. Pas later zijn beweegbare vleugels ontstaan.
De vleugelaanleg is reeds in de larve als inwendige imaginale schijven aanwezig, ventraal van de stomata. In de voorpop als uitwendige lobben ter hoogte van de

stomata; bij het volwassen insect liggen de vleugels boven de stomata. In de lobben bevinden zich reeds uitgroeiingen van de thoracale tracheeën; de lobben worden afgeplat en vormen kanalen (de aderen) met daartussen een dun perkamentachtig vlies. Pas als de kanalen zijn gevormd groeien de tracheeën uit. In de aderen vinden we haemolymfe en zenuwen.

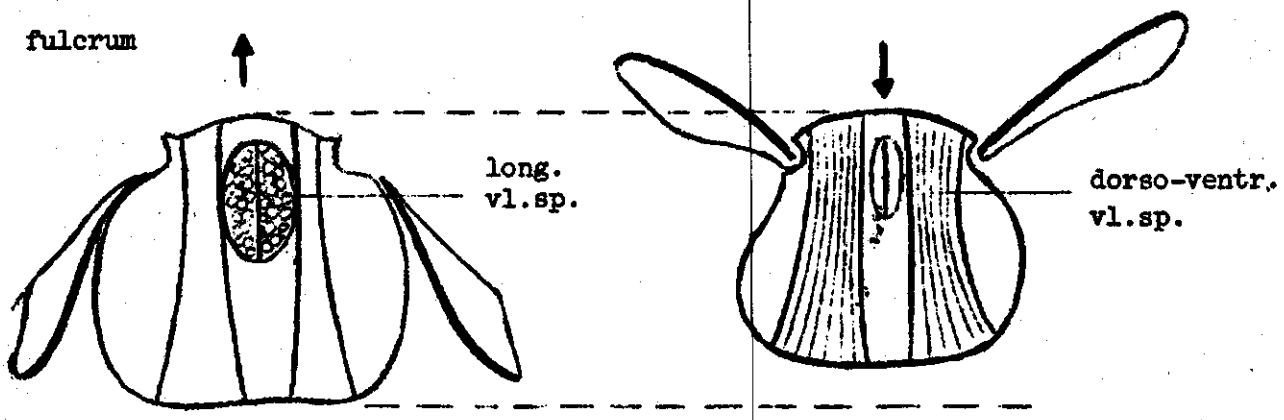


De vleugel steunt op het pleurauitsteeksel en wordt aan de bovenzijde vastgehouden door de notale uitsteeksels. De pleurale uitsteeksels liggen buiten de notale uitsteeksels zodat bij een bewegen van tergum t.o.v. pleuron een scharnierende beweging ontstaat.

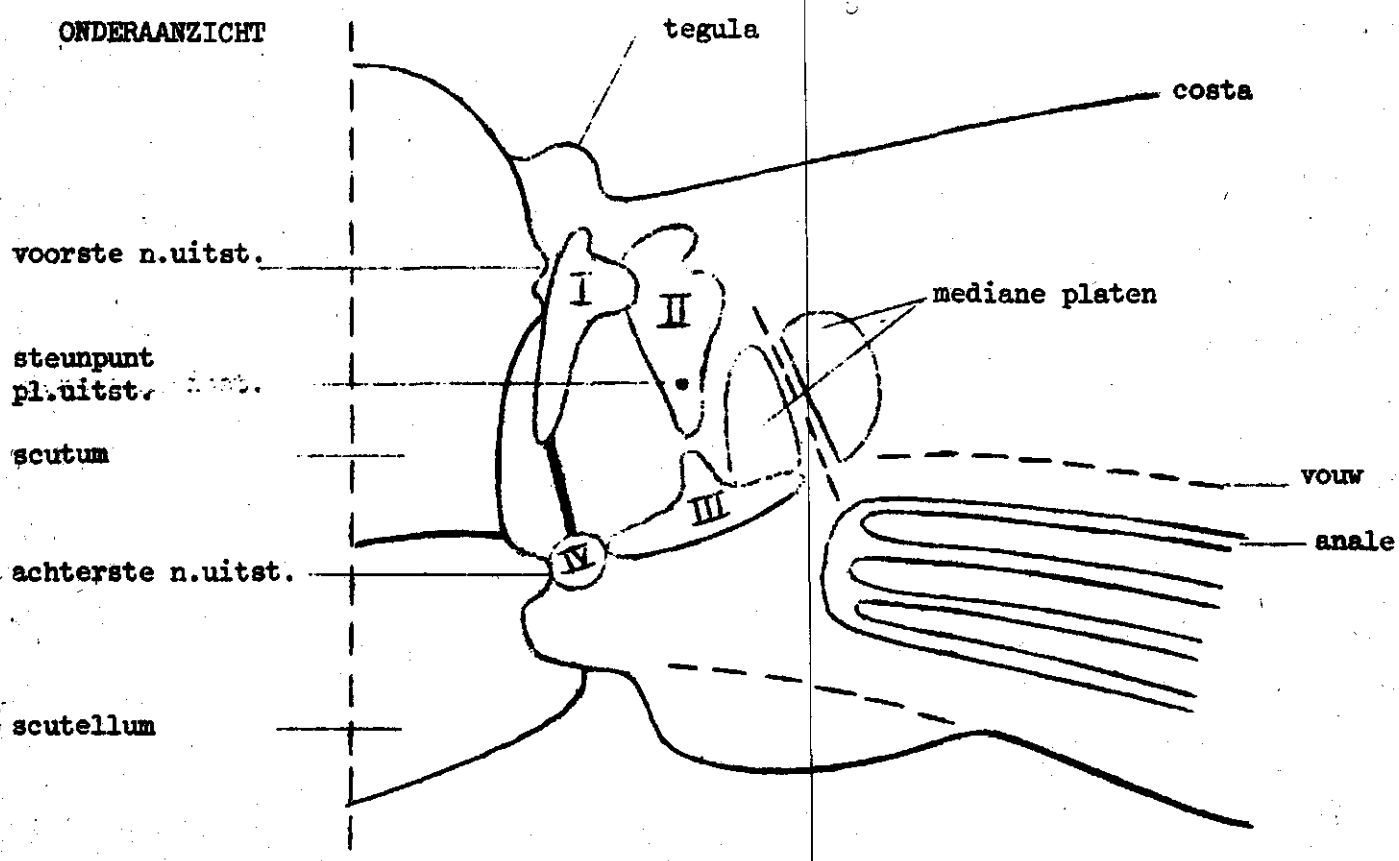
Wanneer de dorsale longitudinale indirecte vliegspieren samentrekken, dan wordt het tergum verhoogd t.o.v. het pleuron en de vleugels bewegen naar beneden.

Scutum en scutellum kunnen t.o.v. elkaar bewegen, zodat de notale uitsteeksels naar elkaar toe bewegen.

Bij contractie van de antagonist: de dorso-ventrale indirecte vliegspieren, gaan de vleugels omhoog, doordat tergum en sternum naar elkaar toe bewegen.



De bewegingen van de uitsteeksels worden via de basale sclerieten op de vleugel overgedragen.



De basale sclerieten hebben verschillende functies:

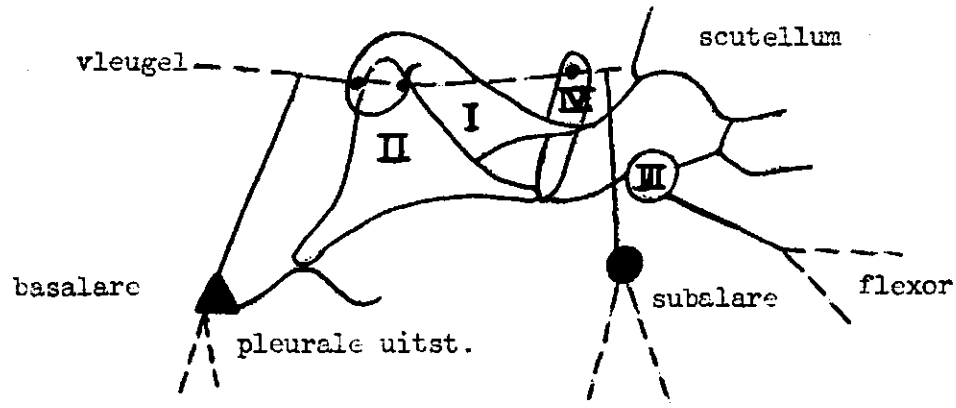
I. is het voorste scharnier,

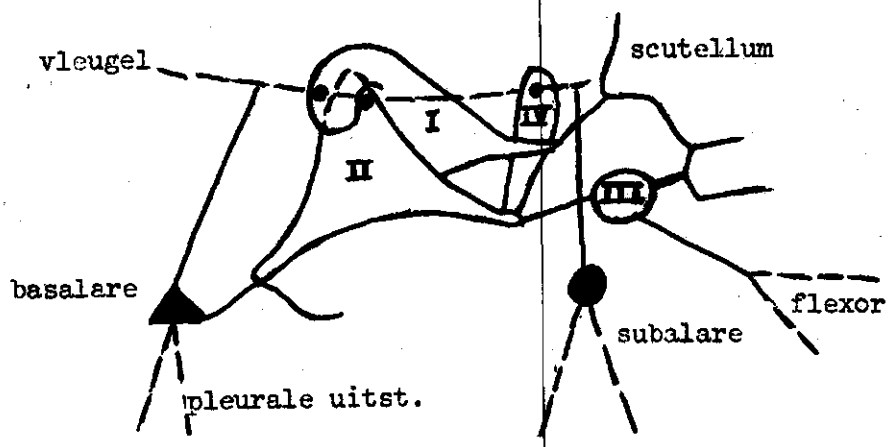
II. is de as,

III. is verbonden met drie spierbundels van mesopleuron; flexor-scleriet, die het opvouwen van de vleugel verzorgt, ontvouwen gaat via de spier van de basalare.

IV. is het achterste scharnier.

De indirecte vliegspieren verzorgen: pronatie en depressie, supinatie en elevatie
Door contractie van long.sp. wordt scutellum naar boven en naar voren getrokken t.o.v. scutum. Hierdoor zelfde beweging van achterste n.uitst. t.o.v. voorste n. uitst. Bas. scl. I wordt naar voren omgebogen. Eerst pronatie, dan depressie. Een omgekeerd eerst supinatie dan elevatie.
Bij de neerslag wordt er alleen kracht uitgeoefend op de voorvleugel, de achtervleugel volgt, omdat deze d.m.v. haakjes in een vouw van de voorvleugel daaraan is bevestigd.
Er is nog een hulpspier voor de neerslag op het postphragma, die werkt via de basalare, deze geeft versterkte pronatie.
Bij de opslag wordt kracht uitgeoefend op beide vleugels. De hulpspier voor de opslag loopt van episternum naar achterste n. uitst. via de subalare, deze geeft versterkte supinatie.
In rust zijn voor- en achtervleugel los van elkaar.
De werkbij heeft 208-277 vleugelslagen per seconde, de dar 220-233 (Sotavalta 1947).
De basalare en subalare worden bestuurd door de directe vliegspieren.
D.m.v. de axillaire hefboom (bevestigd aan subalare) kan de achtervleugel in stand worden veranderd t.o.v. de voorvleugel. Hierdoor wordt een draaiing om de lichaamsas mogelijk (kleppen in vliegtuigvleugel).
De helling voorover of achterover wordt geregeld door aanhoudend proneren of supineren.
Links of rechts wordt geregeld door b.v. links langer te proneren en rechts langer te supineren.
Film: J.W.S.Pringle. The mechanism of the honeybee flight.
Lit.: Insect flight. Cambridge University. Pringle.





Producten van het bijenvolk.

De nectarsecretie van planten is afhankelijk van de volgende factoren: Luchtvochtigheid, bodemvochtgehalte, bemesting, wind, temperatuur, tijd v.h. jaar, id. v. d. dag, daglengte en zonnestraling.

Nectar bevat o.a. een mengsel van suikers, hoofdzakelijk glucose en saccharose. Het watergehalte is gemiddeld: 70% (35-97). Door het indampen in het volk wordt dit gebracht op: 20% (17-26).

De door de bijen verzamelde honing (A. mellifera=honingdrager) is in de eerste plaats te definiëren door een pollenonderzoek. Door verdunde honing af te centrifugeren kunnen microscopische preparaten worden gemaakt. Aan het pollenbeeld is dan te bepalen van welke planten de bijen hebben verzameld. Aan de nauwkeurigheid van de methode wordt een grens gesteld vanwege het feit, dat sommige pollensoorten niet van elkaar zijn te onderscheiden (b.v. Pirus- en ook Prunussoorten). Ook zijn er planten die geen nectar maar wel pollen geven. Zo komen in honingmonsters ook pollenkorrels voor van b.v. Alnus- en Carduussoorten. We spreken van b.v. koolzaadhoning wanneer 70% van het aanwezige pollen van koolzaad afkomstig is.

De fysische- en chemische eigenschappen van de verschillende honingsoorten zijn sterk verschillend:

Thixotropie.

Nadat de imker zijn raten heeft ontzegeld (met een veeltandige vork de wasdeksels verwijderen) worden ze in een slinger gezet om d.m.v. de centrifugale kracht de honing uit de cellen te slingeren. Bij heidehoning (struikheide: Calluna vulgaris) lukt dit niet zonder meer. Eerst moeten de raten worden bewerkt met

een Kolb-apparaat. Dit apparaat bestaat uit een houder met daarin opgehangen een aantal pennen. De onderlinge afstand van deze pennen komt overeen met die van de cellen in de raat. De pennen worden voorverwarmd in warm water en zet de imker het Kolb-app. een aantal malen op de raat. Op deze wijze wordt de honing in de cellen geroerd. In rust wordt heidehoning gelatineus en na roeren wordt ze pas weer vloeibaar. Dit verschijnsel heet: thixotropie. (thixis = aanraking; tropein = veranderen). Bij het slingeren wordt de honing gezeefd (wasdeeltjes) en in een bus opgevangen. Door de thixotropie wordt de honing weer gelatineus en luchtbellen kunnen niet ontsnappen. De stolling is afhankelijk van de bewaartemperatuur. De stollingsnselheid neemt af van 6-15°C en daarna weer toe tot 37°C (dit wordt bepaald door snelheid van uitvloeien).

Viscositeit moet niet worden verward met thixotropie. Bij thixotrope vloeistoffen neemt de viscositeit toe (meter van Holde) met de bewaartijd (geen invloed bij andere vloeistoffen) en verder neemt de viscositeit toe met afnemende temperatuur.

Kristallisatie. Koolzaadhoning kristalliseert zeer snel, witte klaver matig. De raten die koolzaadhoning bevatten moeten direct worden geslingerd, het komt voor, dat de honing in de cel al is gekristalliseerd. Kristallisatie wordt bevorderd door glucose en geremd door dextrinen en eiwitachtige stoffen. Melicitose (meest in bladhoning) kristalliseert meteen.

Diastatische enzymen. Diastase wordt gevormd in de hypopharyngeale klieren (Ammon '49, Evenius '26), zetmeel wordt omgezet in maltose en dextrinen.
Verschillende honingsoorten bevatten verschillende diastase hoeveelheden; hoe later de drachtplant in het jaar bloeit, hoe hoger het diastasegehalte. Door verwarming van de honing (boven 60°C) neemt het diastasegehalte bij toenemende temperatuur met steeds grotere snelheid af.
Het voorkomen van dit enzym is wat merkwaardig, want zetmeel komt nauwelijks voor in het dieet. Stuifmeel bevat zeer kleine hoeveelheden zetmeel.

Zuurgraad.
De pH's zijn flink verschillend: klaver (Trifolium repens): pH 3,6-4,0.
Koolzaad (Brassica napus), Linde (Tilia) en Prunus- en Pirussoorten: 4,0-4,5.
Struikheide (Calluna vulgaris); Korenbloem (Centaurea cyanus): pH 4,5-5,0.

Saccharosegehalte.
Invertase wordt zowel in de hypopharyngeale klieren als in de middendarm gevormd; door dit enzym wordt saccharose omgezet in glucose en fructose. Volgens de wet, mag honing maximaal 5% sacch. bevatten (Dit om handige imkers, die hun bijen bijvoeren tijdens de dracht, te slim af te zijn).
Toch kan het b.v. bij klaverhoning voorkomen, dat een hoger percentage wordt gevonden. Bij een overvloedige oogst zouden de bijen niet voldoende invertase

Belgique Apicole M. Vanhée. sept. '66.

	W.Duitsland	Italie	Frankrijk	Nederland	België	Luxemburg
Inwoners	57.607.000	50.698.000	48.500.000	12.210.000	9.500.000	325.000
Opp. km^2	248.300	302.000	550.986	34.186	30.507	2.585
Inw./km^2	232	168	88	360	310	130
Imkers	126.750	75.000	110.000	9.000	10.265	1.285
Imkers/1000 inw.	2,2	1,5	2,3	0,7	1,1	4,0
Tot. volken	1.325.000	750.000	1.000.000	65.000	82.350	15.000
volken/imker	10,5	10,0	9,1	7,2	8,0	11,7
volken/km^2	5,3	2,4	1,9	2	2,6	5,7
volken 1000 inw.	23	15	20	5,3	8,6	46
inw./volk	43	67	41	188	115	22
Honingoogst kg.	10.600.000	7.000.000	12.000.000	812.000	650.000	150.000
honingoogst/volk kg.	12	10	125	12,5	8,5	10
Honinginvoer kg.	36.000.000	1.200.000	3.500.000	3.000.000	1.150.000	150.000
Honinguitvoer kg.	-	100.000	250.000	300.000	-	-
Tot. honingverbruik	46.600.000	8.000.000	15.250.000	3.500.000	2.150.000	300.000
Verbruik per hoofd kg.	0,75	0,15	0,3	0,3	0,25	1,0
Consumentenprijs/kg.	f 8,75	f 4,90	f 4,55	f 4,20	f 7,00	f 6,65

kunnen produceren om de omzetting te verzekeren. Dit komt ook voor bij te snel voeren voor de winter.

Tot zover werd de honing besproken die afkomstig is uit de florale nectariën. Ook wordt honing verzameld van extraflorale nectariën en tenslotte ook via het maagdarmkanaal van blad- en schildluizen.

Bladhoning.

De Boer '57 neemt aan, dat Coniferenhoning altijd is gepasseerd door een blad- of schildluis. Bij loofbomen wordt ook phloeemsap afgegeven op het blad, eventueel ten gevolge van beschadiging. Bladhoning is te onderscheiden door hoog gehalte aan melicitose. Dit komt omdat de hypopharyngeale klier enzymen deze suiker nauwelijks aantasten (Gontarski '40, Gorbach '52). Melicitose wordt wel in de darm afgebroken tot 2 glucose en 1 fructose. Honing bevat nog meer door de bijen gemaakte enzymen en stoffen: glucose-oxydase (hypoph.kl. Gontarski '48; acetylcholine (Marquard en Vogg '52) inhibine (bacteriegroei remmend; Dold '32, Pothmann '50).

De vitaminen (meest van de B-groep) zijn van plantaardige afkomst. Kocher '42.

Stuifmeel.

Stuifmeel bevat 7-35% eiwit, het is de voornaamste eiwitbron voor de bijen. Verder konden worden aangetoond: vetten en koolhydraten (lange koolstofketens) Piek '62 en vitaminen. De kleur van de pollenbroekjes, die in de korfjes worden gevormd, wordt beinvloed door het bevochtigen door de bij met honing of nectar. (Hodges '52). Uit allerlei proeven met pollenvervangingsmiddelen is wel gebleken, dat pollen nog niet te vervangen is. Wahl '63 vond, dat een mengsel van soyameel en gistpoeder nog het best de voedingswaarde van pollen benadert. De bijen bewaren het stuifmeel gemengd met honing; de oude korfimkers maakten stamphoning, stukken raat met veel stuifmeel werden in honing bewaard (om de bijen in het voorjaar te stimuleren). Wordt stuifmeel gedroogd en bewaard, dan loopt de voedingswaarde snel terug (Haydak en Vivino '50). Tegenwoordig wordt stuifmeel in de diepvries bewaard of bij kamertemperatuur, maar dan gemengd met suiker (2:1) (Smith, Guelph).

Verzamelgedrag.

Een van de mooiste voorbeelden van een gedragsketen bij de honingbij is het verzamelen en opbergen van pollen. Verliest een pollenhaalster haar stuifmeel in een stuifmeelval, dan loopt ze toch door naar de cellen waar ze steeds haar last opbergt. Precies dezelfde poets- en duwbewegingen worden gemaakt, ook al is er geen pollen in haar korfjes. Het feit, dat deze bij pollen gaat halen is reeds vastgelegd op het moment, dat ze uitvliegt, ze neemt nl. een extra grote hoeveelheid honing mee.

Lindauer '48 en Kaschef '57 konden het dansen stimuleren en verlengen, door aan het gevoerde suikerwater aetherische oliën toe te voegen. Wordt het verzamelen van pollen ook door geurstoffen opgewekt of versterkt? Wanneer de bijen geen pollen kunnen vinden, verzamelen ze de meest merkwaardige materialen: koffiepoeder, gemalen cellulose, kolenstof etc. Alhoewel de voedingswaarde nihil is, wordt het verzamelgedrag toch door de structuur opgewekt.
Hohmann '69 heeft getracht het verzamelen van cellulosepoeder te stimuleren met aetherische oliën, dit met het oog op het aantrekkelijk maken van vervangingsmiddelen. Dit lukte niet, de aantrekkelijkheid van de pollenvoerplaats werd kennelijk wel verhoogd, maar er werd niet meer verzameld of gedanst. De situatie veranderde geheel, toen een extract van pollen werd toegevoegd. In pollen zit dus kennelijk een specifieke stof, die het verzamelgedrag versterkt. Boch '69 heeft deze stof kunnen isoleren. De reactie op deze stof is een aangeboren gedrag, want bijen die zonder pollen zijn opgegroeid, reageren hierop direct.
Het effect van de bestuiving blijkt overduidelijk uit de tabel op de volgende bladzijde.

Was.

Bijenwas is samengesteld uit even vetzuren, even alkoholen en koolwaterstoffen. De ketenlengte van de drie soorten verbindingen varieert van C_{16}-C_{34}. Piek '62 heeft een hypothese opgesteld over de vorming van de was. In proeven waarbij gebruik werd gemaakt van gemerkt acetaat en -glucose, kon hij verschillen aantonen in de ontstane gemerkte waszuren, -koolhydraten en -esters. Glycolyse in de vetcellen levert via acetyl-CoA: vetzuren, waszuren en alkoholen, die samen esters vormen. In de oenocyten zouden, uitgaande van het acetyl COA, waszuren en koolwaterstoffen worden gevormd. In de wasklieren wordt tenslotte de was gevormd, die verhardt op de wasspiegels. Bij pas uitgekomen werkbijen zijn de wasklieren 10-20 mu hoog. Maximale ontwikkeling (100 mu) zien we bij 12-18 d. oude werkbijen (Rösch '27). Zeer oude haalbijen krijgen opnieuw ontwikkeling van de wasklieren indien de jonge bijen uit het volk worden weggenomen (Rösch '30). De laatste vier abdominale segmenten hebben aan de ventrale zijde elk twee wasspiegels. De uitgezwete wasplaatjes worden met de poten afgenomen en met de mandibels verwerkt. Voor het waszweten gaan de bijen in een dichte tros hangen. De wasplaatjes zijn vrijwel doorzichtig. De raat wordt door het gebruik steeds donkerder. Dit komt ten dele door de afscheidingsproducten van de larven en verder door aanwezigheid van steeds meer spinsels. Een oude raat bevat tenslotte nog maar 50% was (Svoboda '53).
Bij vrije bouw starten de bijen met een stukje middenwand, dan worden daarop links en rechts de cellen gebouwd. Tegenover het middelpunt van een zeshoekige

Vrucht- en zaadopbrengst van enige cultuurgewassen bij proeven(van verschillende auteurs)met en zonder insektenbestuiving.

Plantensoort	Vrucht- en zaadopbrengst			
	Volledig geisoleerd	in kooien met bijen	hommels	niet afgeschermd
Peer (Pirus communis)	0	-	-	8,1 (1)
" " "	1,1	-	-	6,2 (1)
Appel (Pirus Malus)	0,49	-	-	6,8 (1)
" " "	0,1-2,6	1,1-16,6	-	1,6-14,8 (1)
Kers (Prunus sp.)	0-0,6	-	-	17,1-24,4 (1)
Pruim (Prunus insit.)	1,5	-	-	14,1 (1)
Kruisbes (Ribes Gross.)	127	1053	-	- (2)
Augurk (Cucumis sativus)	89	456	-	526 (3)
Meloen (Cucumis Melo)	38	326	-	331 (4)
" " "	7	272	-	213 (4)
Koolzaad (Brassica Napus)	67,4	120,8	98,9	100 (6)
" " "	17,5	18,2	-	- (5)
" " "	14,5	22,5	-	16,4 (5)
Mosterd (Sinapis alba)	83,2	222,5	203,5	100 (6)
Rode klaver (Trif.pratense)	0	37,0-50,9	35,1-81,6	100 (6)
Witte klaver (Trif.repens)	12	82	-	129 (2)
Incarnaat klaver (Trif.incarn.)	59	233	-	297 (2)
Basterd klaver (Trif.hybridum)	0	130,1	211,5	100 (6)
Melilothus sp. (Melilotus sp.)	16	157	-	130 (2)
Luzerne (Medicago sativa)	0	92,1	99,3	100 (6)
Zachte wikke (Vicia villosa)	18	430	-	457 (2)

(1): aantal vruchten als % van de bloemen
(2): pounds/acre = 1,12 kg/ha
(3): bushels/acre = 53,76 kg/ha
(4): crates/acre = 92,96 kg/ha
(5): zaden per hauw
(6): zaadgewicht als % van niet afgeschermde planten.

Uit: Büdel-Herold. 1960
Bienen und Bienenzucht.

cel links, ligt rechts het punt waar drie cellen aan elkaar grenzen.
Alle hoeken tussen twee wanden zijn 120°. De scherpe hoek tussen een wand van een l.cel en een wand van een r.cel is 70° 32', de stompe hoek: 109° 28' (door de pyramidevormige celbodem). Afwijkingen van 1-2°, van het theoretisch berekende model, komen voor, Vogt, Armbruster '20. De afmetingen en hoeken worden waarschijnlijk bepaald door de lichaamsfametingen en houdingen. De wanddikte wordt gevoeld met de top van de antenne. De bij duwt met de mandibels tegen de wand en voelt dan de uitwijking met de antenne. (Martin '66). Worden

de antennetoppen afgeknipt, dan ontstaan celwanden met verdikkingen en gaten. Wasopslag vindt plaats door de bovenranden van de cellen te verdikken (Meyer en Ulrich '52). Niet alle cellen staan in dezelfde richting. De as van de cel is iets omhoog gericht; de helling neemt toe naar de bovenkant van de raat (meestal; de honingcellen). Bovendien is de as van de cel iets naar buiten gericht, toenemend naar de zijkant van de raat. Er is een duidelijk verschil in de grootte van de cellen, dit blijkt uit het aantal/dm^2: voor A. ligustica: nectarcellen: 700-800; darrecellen: 520; werkstercellen: 857/dm^2. Verder zijn er nog ras- en soortverschillen; werkstercellen/dm^2: A.m.caucasica: 857 A.m.mellifera: 897; A.indica: 1243; A.dorsata: 787. A.m.carnica:

De beste benadering van natuurlijke bouw vinden we in een korf. Toch heeft de imker al de richting bepaald, waarin de raten worden gebouwd. Bovenin de korf worden nl. stukjes raat parallel vastgezet met ronde stokken, die dwars door de korfwand worden gestoken. Zo kan dus worden bepaald: warme bouw = raten dwars op de vliegopening of koude bouw = raten wijzend naar de vliegopening. De korfimker kan de toestand in het broednest niet overzien, want de raten zitten vastgebouwd aan de korfwand. Hij is aangewezen op het gedrag van de bijen aan de vliegopening. Zwermcellen kunnen aan de onderzijde eventueel worden verwijderd. De zwermvoorbereiding is te zien aan de vorm van de onderzijde van de raten. Staan ze scherp, lopen ze op een punt toe, dan is er nog bouwactiviteit; staan ze stomp, dan wordt de raat niet verder uitgebouwd. Wilde de korfimker (heide)honing oogsten, dan moest hij eerst de bijen uit de korf "jagen" en kon daarna de raten met een speciaal korfmes uitsnijden. De raten werden dan geperst of men liet ze uitlekken. Raathoning is opgeslagen en verzegelde honing in maagdelijke was (niet gebruikt voor het broed).

Sinds Langstroth 1851 kennen we de losse bouw. Dit wil zeggen, dat de imker de bijen houten raampjes aanbiedt, waarin een vel voorgeperste was ("kunstraat") wordt vastgezet. De naam kunstraat is misleidend, omdat het normale bijenwas betreft, waarin de celbodems zijn geperst. De kunstraat wordt in de bovenlat in de zaagspleet vastgeklemd, en verder worden ijzerdraadjes in het hout gespannen, die tenslotte in de was worden gesmolten. De bijen beginnen met het uittrekken van de voorgeperste wandjes en bouwen dan links en rechts de celwanden met eigen was verder op (te zien aan gekleurde kunstraat). Dit systeem heeft het voordeel, dat de richting van de raat is bepaald en dat de onderlinge afstand over de gehele raat gelijk is. Hierdoor kunnen de raten onderling worden verwisseld en gemakkelijk worden gecontroleerd. Bij het onderling verwisselen van de raten steeds rekening houden met de vorm en de ligging van het broednest. Alleen bij

warm weer kan men kunstraat in het broednest hangen. Langstroth had ontdekt, dat de onderlinge afstand van de raten bij natuurlijke bouw vrijwel constant is. Van middenwand tot middenwand 3,5-3,8 cm., hierdoor blijft er bij een celdiepte van 12 mm. een bijenstraat over van ± 1 cm. (the beespace). Verder zag hij, dat zodra er een ruimte van meer dan 5 mm bestaat tussen raampjes en kastwand, dat deze ruimte wordt volgebouwd met raat.
De ontdekking van de losse bouw heeft de bijenteelt verrijkt met een aantal belangrijke imkermethoden. Zonder deze ontdekking zou een honingproductie op grote schaal en een deel van het onderzoek niet mogelijk zijn geweest.
Gontarski '35 heeft wel eens geprobeerd kunstraat aan te bieden met een grotere celindruk. Hierdoor werden inderdaad iets grotere cellen gebouwd en werden iets grotere bijen geboren. Dit gaat goed tot een bepaalde grens: celdiameter 5,37 - 5,7 mm. want dan worden darrecellen gebouwd of de kunstraat wordt afgeknaagd en bouwen de bijen toch weer normale cellen. De gedachtengang, grotere bijen, grotere kroppen, grotere honingoogst ging dus niet op.
In de Nederlandse kasttypen: Spaarkast (enkelwandig, behalve voor en achterwand) en Simplexkast (geheel dubbelwandig, d.w.z. binnenbakken en buitenranden) hangen de raten (meestal 10 naast elkaar) steeds koud. De Duitse kasten, met achterbehandeling, steeds warme bouw.
Het smeltpunt van was is: 62-64°C. In de zomer, vooral bij transport van de bijen naar de drachtgebieden, door te veel schudden of gebrek aan ventilatie dreigt het gevaar van warmlopen. De bijen worden opgewonden en verhogen de temp. in de kast, waardoor de was smelt en de raten uitzakken. Dit kan worden voorkomen door gebruik van een reisraam. Dit is niets anders dan een houten lijst die op de kastrand wordt gelegd en die is voorzien van horregaas. Het dak is zodanig gemaakt, dat er steeds contact is met de buitenlucht. Normaal wordt de kast afgesloten met een dekkleedje. Dit kleedje kan vocht opnemen, dat dan onder het dak kan verdampen.
Het moerrooster (koninginnerooster) wordt alleen tussen twee kamers gelegd, wanneer men honing en broed wil scheiden. Dit wordt vaak gedaan in combinatie met het omhangen. D.w.z. gesloten broed naar de bovenkamer, open broed naar beneden. Dit kan alleen als broed- en honingkamer even diep zijn.
De afstand tussen de ramen wordt bepaald door de breedte van de afstandsblikjes of zinken afstandsstroken met uitsparingen voor de raamoortjes.
De broedkamer kan een vaste bodem hebben. Een losse bodem is gemakkelijker voor het omhangen van een gehele kamer.

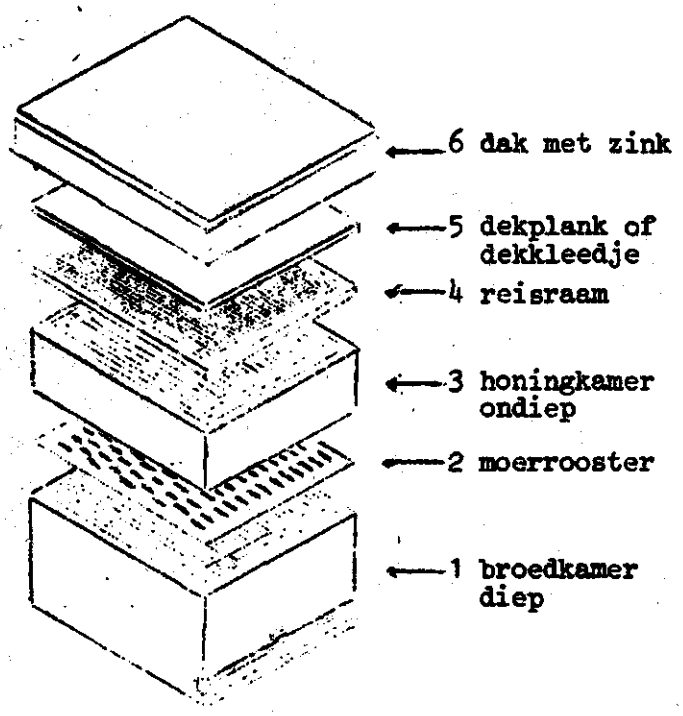
de antennetoppen afgeknipt, dan ontstaan celwanden met verdikkingen en gaten. Wasopslag vindt plaats door de bovenranden van de cellen te verdikken (Meyer en Ulrich '52). Niet alle cellen staan in dezelfde richting. De as van de cel is iets omhoog gericht; de helling neemt toe naar de bovenkant van de raat (meestal; de honingcellen). Bovendien is de as van de cel iets naar buiten gericht, toenemend naar de zijkant van de raat. Er is een duidelijk verschil in de grootte van de cellen, dit blijkt uit het aantal/dm^2: voor A. ligustica: nectarcellen: 700-800; darrecellen: 520; werkstercellen: 857/dm^2. Verder zijn er nog ras- en soortverschillen; werkstercellen/dm^2: A.m.caucasica: 857 A.m.mellifera: 897; A.indica: 1243; A.dorsata: 787. A.m.carnica:

De beste benadering van natuurlijke bouw vinden we in een korf. Toch heeft de imker al de richting bepaald, waarin de raten worden gebouwd. Bovenin de korf worden nl. stukjes raat parallel vastgezet met ronde stokken, die dwars door de korfwand worden gestoken. Zo kan dus worden bepaald: warme bouw = raten dwars op de vliegopening of koude bouw = raten wijzend naar de vliegopening. De korfimker kan de toestand in het broednest niet overzien, want de raten zitten vastgebouwd aan de korfwand. Hij is aangewezen op het gedrag van de bijen aan de vliegopening. Zwermcellen kunnen aan de onderzijde eventueel worden verwijderd. De zwermvoorbereiding is te zien aan de vorm van de onderzijde van de raten. Staan ze scherp, lopen ze op een punt toe, dan is er nog bouwactiviteit; staan ze stomp, dan wordt de raat niet verder uitgebouwd. Wilde de korfimker (heide)honing oogsten, dan moest hij eerst de bijen uit de korf "jagen" en kon daarna de raten met een speciaal korfmes uitsnijden. De raten werden dan geperst of men liet ze uitlekken. Raathoning is opgeslagen en verzegelde honing in maagdelijke was (niet gebruikt voor het broed).

Sinds Langstroth 1851 kennen we de losse bouw. Dit wil zeggen, dat de imker de bijen houten raampjes aanbiedt, waarin een vel voorgeperste was ("kunstraat") wordt vastgezet. De naam kunstraat is misleidend, omdat het normale bijenwas betreft, waarin de celbodems zijn geperst. De kunstraat wordt in de bovenlat in de zaagspleet vastgeklemd, en verder worden ijzerdraadjes in het hout gespannen, die tenslotte in de was worden gesmolten. De bijen beginnen met het uittrekken van de voorgeperste wandjes en bouwen dan links en rechts de celwanden met eigen was verder op (te zien aan gekleurde kunstraat). Dit systeem heeft het voordeel, dat de richting van de raat is bepaald en dat de onderlinge afstand over de gehele raat gelijk is. Hierdoor kunnen de raten onderling worden verwisseld en gemakkelijk worden gecontroleerd. Bij het onderling verwisselen van de raten steeds rekening houden met de vorm en de ligging van het broednest. Alleen bij

warm weer kan men kunstraat in het broednest hangen. Langstroth had ontdekt, dat de onderlinge afstand van de raten bij natuurlijke bouw vrijwel constant is. Van middenwand tot middenwand 3,5-3,8 cm., hierdoor blijft er bij een celdiepte van 12 mm. een bijenstraat over van ± 1 cm. (the beespace). Verder zag hij, dat zodra er een ruimte van meer dan 5 mm bestaat tussen raampjes en kastwand, dat deze ruimte wordt volgebouwd met raat.
De ontdekking van de losse bouw heeft de bijenteelt verrijkt met een aantal belangrijke imkermethoden. Zonder deze ontdekking zou een honingproductie op grote schaal en een deel van het onderzoek niet mogelijk zijn geweest.
Gontarski '35 heeft wel eens geprobeerd kunstraat aan te bieden met een grotere celindruk. Hierdoor werden inderdaad iets grotere cellen gebouwd en werden iets grotere bijen geboren. Dit gaat goed tot een bepaalde grens: celdiameter 5,37 - 5,7 mm. want dan worden darrecellen gebouwd of de kunstraat wordt afgeknaagd en bouwen de bijen toch weer normale cellen. De gedachtengang, grotere bijen, grotere kroppen, grotere honingoogst ging dus niet op.
In de Nederlandse kasttypen: Spaarkast (enkelwandig, behalve voor en achterwand) en Simplexkast (geheel dubbelwandig, d.w.z. binnenbakken en buitenranden) hangen de raten (meestal 10 naast elkaar) steeds koud. De Duitse kasten, met achterbehandeling, steeds warme bouw.
Het smeltpunt van was is: 62-64°C. In de zomer, vooral bij transport van de bijen naar de drachtgebieden, door te veel schudden of gebrek aan ventilatie dreigt het gevaar van warmlopen. De bijen worden opgewonden en verhogen de temp. in de kast, waardoor de was smelt en de raten uitzakken. Dit kan worden voorkomen door gebruik van een reisraam. Dit is niets anders dan een houten lijst die op de kastrand wordt gelegd en die is voorzien van horregaas. Het dak is zodanig gemaakt, dat er steeds contact is met de buitenlucht. Normaal wordt de kast afgesloten met een dekkleedje. Dit kleedje kan vocht opnemen, dat dan onder het dak kan verdampen.
Het moerrooster (koninginnerooster) wordt alleen tussen twee kamers gelegd, wanneer men honing en broed wil scheiden. Dit wordt vaak gedaan in combinatie met het omhangen. D.w.z. gesloten broed naar de bovenkamer, open broed naar beneden. Dit kan alleen als broed- en honingkamer even diep zijn.
De afstand tussen de ramen wordt bepaald door de breedte van de afstandsblikjes of zinken afstandsstroken met uitsparingen voor de raamoortjes.
De broedkamer kan een vaste bodem hebben. Een losse bodem is gemakkelijker voor het omhangen van een gehele kamer.

SPAARKAST



Propolis (kithars).

Dit wordt door de bijen verzameld van diverse boomsoorten (vaak knoppen): Populier, Berk, Els, Es, Kastanje, Kers, Pruim, Den en Spar.

De kithars wordt verzameld in de korfjes. Zelf kunnen ze het niet verwijderen, dit moet door andere bijen geschieden. Het kan soms 1-7 uren duren voordat de geduldig wachtende kitharshaalster haar vracht kwijt is. Rösch '27.

De bijen gebruiken de propolis meest voor het dichten van naden in de kastwand (kleiner dan 5 mm breed), maar mengen het ook met was voor het verstevigen van de celwanden aan de bovenkant van de raat.

Meyer '54 en Milum '55 hebben dansen gezien van propolishaalsters.

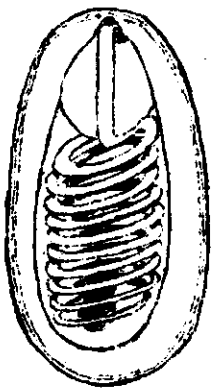
Bijengif.

Jonge bijen hebben een vrijwel lege gifblaas; op de tweede dag ± 0,04 mg. Wanneer de bij 10-16 d. oud is (Autrum, Kneitz '59) dan is het blaasje maximaal gevuld en bevat 0,3 mg. (Kaiser, Michl '58). De secretie stopt wanneer de bij 20 d. oud is, er is dus geen mogelijkheid tot bijvullen. De stoffen in het gif zijn niet alleen van de zure klieren afkomstig, maar ook van de basische klier, de angelschede klieren en de Koshewnikow klieren (Gunnison, Morse '68). De in aether oplosbare fractie bevat een aantal bij kamertemperatuur vluchtige stoffen w.o. isoamylacetaat (Bosch et al. '62). Deze stoffen zijn waarschijnlijk alarmstoffen. Bijengif kan worden verzameld door de bijen in contact te laten komen met een serie parallel geplaatste draden, waartussen een bepaalde electrische spanning bestaat. Door de electrische schok steken de bijen de angel in een dun plasticvlies; het gif komt dan aan de onderzijde in druppels aan het vlies te hangen. Verder werden aangetoond: Histamine, hyaluronidase, phospholipase (Neumann, Habermann '54), serotonine (Espamer '54). De belangrijkste stof in de eiwitfase schijnt melittin te zijn; deze stof veroorzaakt pijn, blokkering van de eindplaten en verhoging van de permeabiliteit van de huidcapillairen.

Benton '67 toonde esterasen en zure en basische phosphatasen aan. Weliswaar zijn deze enzymen in zeer lage concentratie aanwezig en is geen toxische werking bekend. Benton ziet deze enzymen als restanten uit de phylogenie, bestemd voor voorvertering van het prooidier, voordat dit wordt opgegeten of aan de larven gevoerd.

Bijenziekten.

Nosema. De belangrijkste bijenziekte in Nederland wordt veroorzaakt door een sporenvormende protozo: Nosema apis (orde Microsporidia). Deze ziekteverwekker werd in 1909 door Zander ontdekt. Wanneer een tiental abdomina met enkele druppels water fijn wordt gewreven in een mortier en een druppel van deze vloeistof onder het microscoop wordt bekeken, dan zien we ovale, oplichtende sporen, die het meest lijken op gistcellen. Verspreiding vindt plaats met de faeces en de besmetting gaat door de mond. De sporen ontkiemen in de middendarm. Door electronenmicroscopisch onderzoek is komen vast te staan, dat in de spore, spiraalsgewijs, een filament ligt. Bij de ontkiening schiet dit filament in een epitheelcel (injectie), de kernen en het protoplasma bewegen door het filament in de cel. In de epitheelcel vindt de vermeerdering en sporevorming plaats. Door celdeling in het darmepitheel worden o.a. sporenhoudende cellen in het lumen afgestoten. Waarschijnlijk veroorzaken de gevormde sporen ten dele weer infectie van gezonde cellen en de rest gaat met de faeces naar buiten. Volgens Bailey '63 duurt de vorming van nieuwe sporen vanaf het ontkiemen van de spore bij 30°C. 5 dagen. Ook aantasting van de buisjes van Malpighi is gevonden. Door vernietiging van de epitheelcellen ontstaan tenslotte moeilijkheden met voedselopname en waterhuishouding. Uiterlijke verschijnselen: eerst rondkruipende bijen, die niet meer in staat zijn om te vliegen en tenslotte de dood. In de zomermaanden kan wel infectie worden aangetoond (met slechte broednestontwikkeling), maar de ziekte heeft niet zo'n drastisch verloop. Bovendien, bij goede dracht verliest het volk snel de oude bijen, waardoor verminderde infectie en verder is de kans op contact met de faeces ook gering. Toch vindt in de zomer de grootste verspreiding van deze ziekte plaats. Allereerst: door de imker zelf; volken die slecht ontwikkelen



Bailey '63. spore met filament en "tweeling-nuclei".

worden verenigd met andere volken; raten en kastonderdelen worden uitgewisseld. Verder: door het gedrag van de bijen: vervliegen en roverij. Juist in de licht besmette, nog actieve bijen, schuilt het grootste gevaar. Bij lichte infectie is eerst de koolhydraatstofwisseling niet verstoord, maar wel de vet-eiwitstofwisseling (Lotmar '39, Gontarski '55), er volgt degeneratie van de voedersapklieren. Als laatste redmiddel produceren de bijen alleen nog voedersap uit eigen lichaamsreserve. Wanneer de bijen geen gelegenheid krijgen hun reinigingsvlucht te maken, dan bestaat de kans dat er roer optreedt. De bijen zijn niet langer in staat hun faeces te bewaren, waardoor ontlasting in de kast ontstaat. De kans op roer wordt sterk vergroot als de bijen de heidehoning als wintervoorraad houden, omdat de honing vrij veel stuifmeel bevat. Bij aanwezigheid van Nosema wordt het gehele volk zwaar besmet. In Nederland is het een algemeen verschijnsel, dat bijenvolken de winter niet overleven door de Nosemainfectie. Het idee bestaat, dat een goed najaar, waarin de bijen veel pollen hebben kunnen verzamelen, de bijen grotere weerstand geeft. Zeer zeker hebben ze hierdoor een goede lichaamsreserve op kunnen bouwen.

Volgens Briggs en Gray (Columbus) zijn bijen tot 8 dagen oud niet gevoelig voor Nosemainfectie. Kennelijk bestaan er ook meer of minder resistente bijenstammen, want anders zou het nauwelijks voorstelbaar zijn, dat er in Nederland nog bijen bestaan.

Ook de koningin ontvangt in het geinfecteerde volk te weinig voedersap. Hierdoor gaat ze minder eitjes leggen. Is tenslotte ook de koningin geinfecteerd, dan degenereren de ovariolen en de ovipositie stopt volledig (Fyg '45). Deze koningin wordt gedood en/of vervangen door een jonge koningin. Farrar '47. Dit is een groot probleem bij de verzending van de "package-bees" in Amerika. Uit de zuidelijke staten worden jaarlijks kistjes met 1 of 2 pond bijen met een leggende koningin naar de noordelijke staten en Canada verstuurd. In het noorden maakt men de bijenvolken na de dracht af, omdat door de lange winter en zeer lage temperaturen toch veel volken dood gaan en omdat dan bovendien geen wintersuiker hoeft te worden gevoerd. Afhankelijk van de grootte van het volk krijgt het voor de winter 10 - 20 kg suiker. Een belangrijk deel van de "packagebees" resulteert in een moerloos volkje.

Bestrijding van Nosema. In de eerste plaats hebben we de beschikking over een antibioticum: Fumagilline. (Jamieson, Katznelson '52). Door mengen van deze stof in het suikerwater wordt de Nosema onderdrukt, maar niet genezen. De meest effectieve bestrijding wordt verkregen door Fumagilline te geven in de laatste liters suikerwater van de wintersuiker plus een behandeling in het voorjaar,

Europees vuilbroed (European foulbrood EFB).
EFB wordt veroorzaakt door een niet sporulerende bacterie: Streptococcus pluton, White. De dood volgt meest in het larvenstadium. De besmette larven hebben vaak nog een secundaire besmetting door: Bacillus alvei (Cheshire en Cheyne) en Bacterium eurydice (White). De verschijnselen zijn ongeveer gelijk aan die van het AFB. Draderigheid en de zure geur (ned. naam ook: zuurbroed) worden veroorzaakt door de secundaire infecties. Onderscheid van het AFB beeld is: geringere elasticiteit van de draden, opvallende zilverkleurige tracheeën onder de doorzichtige huid en losliggende rubberachtige schubben.
Kalkbroed.
De larven kunnen worden aangetast door een sporenvormende schimmel: Ascosphaera apis. Maassen en Clausen. De cel wordt gevuld met een witte, harde massa, het mycelium; de larven worden tot een z.g. mummie, die los in de cel ligt. Volwassen bijen worden niet aangetast. Optimale temperatuur voor groei en sporevorming is 30°C., dit komt voor bij afgekoeld broed in de voorzomer (grootste expansie van het broednest), maar vooral bij het darrenbroed, dat aan de periferie ligt.
Steenbroed.
Aspergillus flavus. Link en A. fumigatus. Fresonius, kunnen niet alleen de larven, maar ook de volwassen bij aantasten. De imker moet bij optreden van deze schimmels, de geinfecteerde raten verbranden. Bij de mens kunnen hardnekkige ontstekingen worden veroorzaakt.
Zakbroed.
Dit is een virusziekte, die de dood veroorzaakt in het prepupale stadium. De laatste larvale vervelling verloopt niet volledig, tussen de pophuid en de laatste larvale huid verzamelt zich een grote hoeveelheid vloeistof. Het kleuren van de pophuid komt te vroeg en bovendien verschijnt de beharing al. Waarschijnlijk is het hormoonsysteem door de virusinfectie verstoord.
Verdere mogelijke verstoringen en aantastingen van het bijenvolk:

1. Huis- en veldmuizen (Mus spec.), zoeken een warm plekje in de winter en eten stuifmeel- en honingraat. Niet alleen worden de raten onherstelbaar vernietigd, ook geeft de aanwezigheid van de muizen onrust in het volk, waardoor versterkte voedselopname en eventueel de dood van het volk.
   Spitsmuizen (Sorex spec.) zijn insecteneters, ze pakken de levende bijen van de tros.
2. Wespen (Vespa germanica en V. vulgaris) halen honing uit de raat en veroorzaken nogal wat onrust, geen aanzienlijke schade.
3. Bijenwolf (Philanthus triangulus), wordt nu nog in Z. Frankrijk gevonden. Het is een graafwesp, die levende bijen vangt. Na verdoving wordt de nectar

en het bloed uitgeperst en gegeten; het bijenlichaam wordt naar het nest gesleept en er wordt een eitje op gelegd. De larve verteert de bij.

4. Doodshoofdvlinder (Acherontia atropos), zeer zeldzaam, haalt honing in de kast.
5. Wasmotten.(Galleria mellonella L. en Achroia grisella Fabr.). Vooral in de herfst worden raten opgeslagen, omdat de volken kleiner worden gezet. Als regel treedt wasmot schade op. De larven graven een gang door de cellen, waarbij ze een wit spinsel achterlaten. De larve eet de was en leeft van de aanwezige spinsels en honingresten. Ook in verzwakte volken komt de wasmot voor. De vlinder legt eipakketten in allerlei spleten van de kast of van de raampjes. De zeer kleine en zeer beweeglijke jonge larven zoeken hun weg naar de raat. Tenslotte volgt het cocon spinnen en de verpopping. De cocons zitten meest tegen de latjes van het raam of tegen de kastwand; in het hout wordt een holletje geknaagd. Worden de celdeksels door de wasmotlarve beschadigd, dan nemen de bijen de rest weg. De pop kan zich zonder deksel ook verder ontwikkelen. Soms ontstaan bijen met misvormde vleugels en poten. Volgens Milne '42 zou de faeces van de wasmotlarve de imaginale vervelling verstoren.

Bestrijdingsmethoden tegen wasmotten.

In de eerste plaats kasten en raten schoonhouden. De jonge wasmotlarve kan zich eerst te goed doen aan de wasresten op de bodemplank; de zaagspleet in de bovenlat van de raampjes is een geliefd plekje om eipakketten te leggen, bovendien is daar de jonge larve beschermd tegen de bijen.

De ramen in een gesloten ruimte (ratenkast of kastranden op elkaar) behandelen met paradichloorbenzolkristallen of de damp van ijsazijn. Een zeer eenvoudige methode is, het maken van een "schoorsteen". Kastranden op elkaar, gevuld met raten, zorgen voor trek door opening onder en boven.

Het bijenseizoen.

Na het slingeren van de eventuele heidehoning worden de volken meest op tien ramen gezet. Afhankelijk van de grootte van het volk wordt soms ook de lege honingkamer op of onder de broedkamer geplaatst; het teruggeven van de geslingerde ramen stimuleert de activiteit. De buitenste ramen worden vaak vervangen door verkleinblokken, omdat deze anders toch maar verschimmelen. Dan kan het voeren voor de winter beginnen. Met de voerbak worden kleine hoeveelheden suikeroplossing gegeven. 10 delen suiker en 6 vol. delen water. Bij te snel voeren ontstaan moeilijkheden met de invertaseproductie. Stelregel is, dat omstreeks 1 october per volk 10 kg. suiker moet zijn opgeslagen. Wachten we langer, dan kunnen lage temperaturen het opnemen onmogelijk maken. Na het wegnemen van de voederbakken en het toedekken van het volk met een viltkleedje,

hebben de bijen alleen maar rust nodig. Elke verstoring geeft temperatuurverhoging in de wintertros en extra voedselverbruik. Bij muizenoverlast kan een stukje moerrooster voor de vliegopening worden gezet. Valt er sneeuw, dan is het van belang de grond voor de stal schoon te maken. Stijgt de temperatuur voor de kast tot ± 10°C, dan gaan de bijen vliegen, licht speelt hierbij waarschijnlijk een secundaire rol. In de vlucht oriënteren de bijen zich d.m.v. de ruglichtreflex. Door reflectie van het zonlicht op de sneeuwlaag, kan de lichtintensiteit, die van beneden komt het dubbele zijn van die van de blauwe hemel. Hierdoor is de vliegende bij gedesoriënteerd en tracht omgekeerd te vliegen, waardoor hij in de sneeuw valt en verkleumd (Velthuis, Verheijen '63). De vliegopening moet ook sneeuwvrij zijn om de reinigingsvlucht mogelijk te maken. Vooral bij kasten met een losse bodemplank kunnen we op een "warme" dag in februari, gemakkelijk zien hoe het met de voedselvoorraad in het volk staat. Op de bodem vinden we strepen wasmul, de afgeknaagde celdeksels van de honingcellen onder de "straten". Lopen deze strepen door tot de achterzijde van de bodem, dan is zeer waarschijnlijk het voedsel op en moeten we bijvoeren. De wintertros beweegt van vooronder op de raat naar achterboven.

Voeren zonder de wintertros uit elkaar te nemen:

1. Borstplaat (grof) 8 delen suiker worden gekookt met 1 deel water tot draden trekken, dan op papier uitgieten. Borstplaat boven de wintertros op de bovenlatten van de ramen leggen.
2. Fondant (fijn) 6 delen suiker met 1 deel water tot koken brengen, snel afkoelen en roeren tot troebel worden en uitgieten etc.
3. Ramen met voedsel links en rechts tegen de wintertros hangen of plat op de raten leggen.
4. Voerbus, via een gat in het dekkleedje zeer dicht op de bovenlat zetten. De afstand in de voerbak is nog te groot (koud).

Bij de eerste volledige controle in maart kunnen we moerloze volken of volken met bultbroed aantreffen. Bultbroed, verhoogde werkstercellen waarin darren opgroeien, ontstaan wanneer de koningin onvolledig of de jonge koningin (bij late stille moerwisseling) geheel niet heeft gepaard. Verenigen met goede volken kan nu zonder gevaar. Kamers op elkaar zetten, via een gat in het kleedje ontstaat contact.

Toch moeten we niet klakkeloos elk moerloos volk verenigen, het kan n.l. zijn dat het zwaar besmet is met Nosema. Hetzelfde geldt voor het resterende voedsel van een dood volk.

In maart kunnen we de broedaanzet ook al wat gaan stimuleren, door een deel van het gesloten voedsel open te krabben of door drijfvoeren (1:1). De korf-

imkers geven nu stamphoning, met water verdund. Nog beter is het reizen naar de wilgen. Bijvoorbeeld de kasten plaatsen in een ruimte in een griendveld; bij vrij lage temperatuur kunnen de bijen toch al vliegen en pollen en honing verzamelen.

In april wordt het tijd de koninginnen te merken. Een genummerd plaatje wordt op de thorax geplakt (lijm: celluloid in aceton). De kleur is afhankelijk van de leeftijd:

Geboortejaar eindigend op 1 en 6: wit of zilver
2 en 7: geel of goud
3 en 8: rood
4 en 9: groen
5 en 0: blauw

Bovendien wordt een deel van een van beide vleugels afgeknipt. Hierdoor zal de ♀ bij het zwermen slecht kunnen vliegen en dichtbij de stal op de grond terechtkomen. Aan kleur en nummer weten we dan uit welke kast de koningin afkomstig is.

In deze tijd van het jaar verhuren vele imkers hun volken voor de bestuiving onder glas, b.v. fruit, zaadteelt van augurken en sierplanten.

De volken moeten gevoerd worden met een verdunde suikeroplossing (hfdz. watervoorziening). De imker ontvangt ƒ 50,- voor een periode van drie weken voor de bestuiving van fruit, aardbeien, augurken en meloenen onder glas. Voor de bestuiving van augurken onder glas gedurende het gehele seizoen ƒ 175,- ƒ 200,- per volk. Dit lijken flinke bedragen, maar we kunnen stellen dat het grootste deel van het volk verloren gaat. Als eerste hoofddracht in APRIL-MEI komt het fruit (kers, appel, peer). Een honingkamer met lege uitgebouwde raten wordt op de broedkamer gezet, scheiding: koninginnerooster. Het volk wordt warm toegedekt met een extra kleedje of met een laag kranten, want 's nachts kan het nog vriezen Is de temperatuur redelijk hoog, dan kan ook iets worden gedaan aan broednestvergroting. Een leeg kantraam of een ontzegeld honingraam kan tussen de broedramen worden gehangen. Zeer snel wordt dit raam met broed bezet. Deze handeling moet met mate geschieden, want anders ontstaan verkleumde broedramen. Zijn de ramen aan weerszijden van het broednest leeg, dan zullen ze op het fruit vol poll worden gesleept; dit geeft meteen zijdelingse beperking voor de uitbreiding van het broednest. Deze pollenplanken kunnen we wegnemen en bewaren voor later (kunstzwermen en koninginneteelt) en vervangen door uitgebouwde lege ramen.

Deze behandeling heeft tot gevolg, dat in de honingkamer geen broed komt (moerrooster) en dat toch in de broedkamer ruimte wordt gegeven voor de ontwikkeling van een groot broednest.

De fruitteler betaalt ƒ 22,50 per kast of ƒ 17,50 - ƒ 20,- per korf voor de duur van 4 weken; elke week langer ƒ 10,- per volk (opgave Commissie voor Tuinbouw en Bijenteelt van het Landbouwschap 1975). De minimum eis is, dat de volken minstens 7 ramen bedekt met bijen hebben en 4 ramen broed.

Tegelijkertijd met het fruit bloeien ook de paardebloemen, die indien ze niet worden gemaaid een concurrerende positie innemen wat betreft de bestuiving van de fruitbomen. Het einde van de fruitbloei valt samen met de bloei van het koolzaad in de Flevopolder.

Vanwege de afstand, is de imker meest niet in de gelegenheid de volken op het koolzaad vaak te controleren. De volken krijgen veel ruimte: b.v. twee broedkamers plus een of twee honingkamers, broed en honing weer gescheiden door een moerrooster. Er zijn drie methoden bij het geven van ruimte:

A. de klim- of stijgmethode, lege raten boven de broedkamer zetten. Om het accepteren van deze ruimte te bevorderen, een raam met broed en bijen erin hangen. De gordel honing- en stuifmeelcellen is een zekere barrière voor de koningin.

B. de afzakmethode. Lege raten worden onder de broedkamer gezet; het accepteren gaat gemakkelijker.

C. omhangmethode. Gesloten broed uit de broedkamer wordt in de 2e kamer gehangen, zodra deze zijn uitgelopen en gevuld met honing, dan worden ze in de 3e kamer gehangen. Dit kan alleen, wanneer met een maat ramen wordt gewerkt.

Ruimte geven voor het broednest geeft als regel uitstel van het zwermen.

Op het koolzaad zijn gebieden gereserveerd voor het plaatsen van bijen, die uit alle windstreken van het land worden gebracht. In deze gebieden wordt alleen gespoten met thiodaan, (niet giftig voor bijen) ter bestrijding van de koolzaad glanskever (Meligethes aeneus. Stephens)(eet meeldraden in bloemknoppen) en de koolzaadsnuitkever (Ceuthorrynchus assimilis)(legt eitjes in de zaden van de hauwtjes).

De toezichthouder op het koolzaad ontvangt ƒ 0,75 per volk, de transportkosten zijn voor rekening van de imker (in verenigingsverband reizen) er kan in ieder geval worden geslingerd.

Zwermverhindering.

Reeds tegen het einde van de fruitbloei moeten we al rekening houden met zwermplannen.

Twee methoden: 1. ruimte geven zoals besproken;
2. kunstzwermen maken, hierdoor verminderen we het aantal bijen.

Kunstzwermen.

Korfimker: De korfimkerij was uitsluitend gericht op de oogst van heidehoning met daarnaast de verkoop van was en zwermen. Het reizen naar de voorjaars- en zomerdracht was uitsluitend bedoeld om veel en sterke volken te krijgen.

Een rustpunt op de reis naar de heide was de bijenmarkt in Veenendaal, daar

werden zwermen en was verkocht. De korfimker koos alleen jonge koninginnen op nieuwe raat om in te winteren.

A. De kunstzwerm (jager) werd als volgt gemaakt:

De vliegopening wordt met gras gesloten, de korf omgekeerd op de grond gezet. Voordat de jaagkieps hierop werd vastgemaakt met stalen korfpennen, werd eerst fijngeknipt gras in het volk gestrooid. De onderste korf werd dan een kwartier lang van onder naar boven met de beide handen beklopt; de stukjes gras binnen veroorzaken extra onrust, waardoor de bijen naar boven lopen. Zo is het zelfs mogelijk alle bijen in de jaagkieps te kloppen. De kieps wordt tenslotte los gemaakt en met de bolle kant op de grond gestoten, waardoor de bijen in een dikke laag op de bodem liggen. De bijen lopen dan bij de wand op en de imker kan de koningin zoeken. De kunstzwerm wordt meest op grote afstand van de oude korf gezet, om te voorkomen, dat alle vliegbijen naar de oorspronkelijke plaats terugvliegen (plaatstrouw). Vaak ook werd de kunstzwerm (± 1 pond bijen + koningin) op de markt verkocht. De rest van de bijen werd voor de oude korf op de oorspronkelijke plaats op de grond gestort. In dit volk worden redcellen gebouwd. De eerstuitkomende koningin steekt de rest af. Als regel zwermt een volk met een jonge koningin niet meer.

B. De vlieger. De korfimker wachtte tot een zwerm afkwam, schepte deze en gaf ze een nieuwe korf. De zwerm werd op de plaats van de oude korf gezet, zodat de zwerm werd versterkt met vliegbijen. In de oude korf werd hierdoor het zwermen verhinderd.

De vlieger in de kastimkerij. Het oude hoofdvolk wordt verplaatst. Op deze plaats komt een nieuwe kast (zesramer) te staan, waarin we de oude koningin zetten.

Verder krijgt de zesramer: het broedraam met bijen waarop de koningin zit,
een raam uitlopend broed met bijen.

Alle vliegbijen zullen (bij goed weer) naar de zesramer vliegen. De vlieger is dus een volkje van hoofdzakelijk vliegbijen met de oude koningin. In het oude volk worden redcellen gebouwd. Dit volk kan worden opgedeeld in reservevolkjes of worden klaar gemaakt voor de dracht; alle doppen op een na worden weggesneden. Vanaf moerloos maken duurt het bijna een maand, voordat de jonge koningin weer aan de leg is. (Ontwikkeling ♀: 15 - 3 d. eistadium = 12 d. + rijpingsperiode: 6 - 9 d. + 2 - 3 d. voordat ovipositie begint).

C. De veger (kastimkerij). Het oude volk blijft op zijn plaats. Op afstand komt de nieuwe kast (zesramer). In de zesramer komen: de oude koningin, alle bijen uit de broedkamer (worden van de ramen geveegd of gestoten; de jonge bijen

blijven, vliegbijen gaan terug naar de oude kast), een raam uitkomend broed en een raam voedsel. Verder wordt de zesramer aangevuld met uitgebouwde raat; de koningin kan direct doorgaan met eitjes leggen en verder eventueel kunstraat. De veger is dus een volkje van jonge bijen met de oude koningin. Het hoofdvolk gaat redcellen bouwen. Het aantal is waarschijnlijk afhankelijk van het ras. Een van de doppen laat men staan. Dit hoofdvolk is direct geschikt voor een dracht, want het heeft alle vliegbijen en veel uitkomend broed met een (na een kleine maand) klein broednest. Het overgrote deel van de bijen zal vliegbij worden. Bij goede dracht is dit volk zeer geschikt voor het uitbouwen van kunstraat. Eventueel kan het hoofdvolk later nog weer worden versterkt met vliegbijen van de kunstzwerm (laten afvliegen).

Bij het maken van vliegers of vegers tijdens een dracht, moeten we het hoofdvolk niet te zeer verzwakken. Volgens Farrar (omdat een groot volk een economischer systeem is) ziet men bij stijgende volkssterkte de haalcapaciteit sneller toenemen.

Aalster methode.

In Aalst hebben de heren Mommers en Evers voor het eerst het systeem beproefd om te werken met een hoofdvolk en een reservevolkje. Voordelen:

1. steeds een reserve koningin (leggend) aanwezig, waarmee snel een volk kan worden geholpen (moerloosheid, onbevruchte ♀, bultbroedige ♀).
2. versterken van het hoofdvolk met vliegbijen en eventueel uitlopend broed vlak voor een dracht.

Zoals besproken worden de reservevolkjes omstreeks mei gemaakt, naar behoefte in het seizoen gebruikt, ingewinterd en voor de voorjaarsdracht geheel verenigd met het hoofdvolk.

Koninginneteelt.

Is de koninginneteelt hoofddoel (selectie eventueel met K.I.) dan zijn er methoden om de koninginnecellen op vooraf bepaalde plaatsen op de raat te krijgen.

1. de boogsnede. Een broedraam wordt aan de onderzijde afgesneden, zodat cellen met de jongste larven aan de onderkant liggen. Om de andere larve wordt weggenomen, om te zorgen, dat de koninginnecellen niet tegen elkaar zitten. Vrijwel alle kon.cellen worden nu aan de onderzijde gebouwd; ze zijn gemakkelijk apart weg te snijden en via een moerhuisje in een bevruchtingskastje in te voeren.

Methode Doolittle.

2. kunstdoppen. Door een nat houtje (vorm en binnenmaat van ♀ cel) enkele malen in vloeibare was te dompelen kunnen we kunstdopjes maken. Deze doppen worden op een lat (15-20) vastgesmolten. Drie van deze latten passen in een teeltraam.

We kunnen nu of uitgeponste celbodems met werksterei of -larve in deze dopjes leggen of direct larven overzetten.
Het accepteren van de kunstdopjes geeft nog wel eens moeilijkheden, daarom hangt men eerst de lege doppen in de starter.
De starter is in feite een moerloze veger (veel jonge bijen), waarin 2 ramen honing en twee ramen pollen. Na enkele uren worden in de dopjes jonge larven gelegd, met een druppel water tegen het uitdrogen. Na 24 uur wordt het teeltraam uit de starter gehaald; de doppen zijn nu al wat uitgebouwd en de larven liggen op een flinke hoeveelheid koninginnegelei. Nu worden deze larven vervangen door jonge larven van een geselecteerd volk, het teeltraam wordt overgehangen in het moerloze gedeelte (boven moerrooster) van de finisher.
De finisher is een sterk volk, dat van te voren door voeren is gestimuleerd en versterkt met jonge bijen (uitlopend broed), boven het moerrooster bevindt zich naast veel voedsel alleen uitlopend broed.
De moerdop wordt uitgebouwd met oude (donkere) was. Gaat de larve dood b.v. als gestrekte larve, dan zakt deze naar beneden en de dop wordt steeds langer gemaakt. (met nieuwe was).
Op de 8e dag na het leggen van het ei wordt de ♀-cel verzegeld; 5e dag na omlarven. 7 dagen later komt de jonge koningin uit.
Na de zomerdracht: Witte klaver, Linde, Acacia, Vuilboom en Korenbloem, volgt een periode, waarin niets te halen is voor de bijen. In deze periode moeten we de volken regelmatig controleren en als regel bijvoeren. Begin augustus loopt de volksterkte al weer terug en soms begint de darrenslacht.
Heidedracht. Voor deze laatste dracht kunnen we de hoofdvolken versterken met de vliegbijen van de reservevolkjes. Het verlies aan bijen op de heide is groot. Dit voor een deel door de aanwezige spinnewebben. De volksterkte wordt nog minder en bovendien wordt vaak het broednest al beëindigd. Door het geven van de wintersuiker, na het slingeren, leeft het broednest meest nog weer op.
Het afnemen van de honing kan op verschillende manieren gebeuren:
De honingramen afvegen en afstoten.
Tussen broedkamer en honingkamer een uitlaatbord plaatsen; door een sluisje eenrichting verkeer.
In Amerika worden de bijen uit de honingkamer in de broedkamer geblazen met de bee-blower.