

Voedselcompetitie tussen angelloze bijen: vriendjespolitiek en chemische oorlogvoering

De tropische angelloze bijen (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) leven evenals de honingbij in permanente kolonies. In sommige gebieden komen tientallen soorten samen voor. Angelloze bijen zijn generalisten met betrekking tot de selectie van hun voedselbronnen en nestplaatsen, waardoor er grote nicheoverlap is tussen de soorten. Dat roept de vraag op hoe coëxistentie van deze nauw verwante soorten mogelijk is. In deze bijdrage laten we zien dat zowel nichedifferentiatie als competitie invloed hebben op de voedselbronnen die een soort gebruikt. Morfologie en speciaal foerageergedrag dragen bij aan nichedifferentiatie, terwijl agressie naar niet-nestgenoten, het als groep verdedigen van voedselbronnen en zelfs chemische wapens gebruikt worden in competitie tussen soorten.

Entomologische Berichten 63(5): 123-129

Trefwoorden competitie, nichedifferentiatie, foerageren, *Melipona*, *Trigona*

Inleiding

Biodiversiteit, dat wil zeggen de soortenrijkdom, is het centrale begrip waarmee tegenwoordig de waarde van de natuur gemeten wordt, vooral in de media. Sommige entomologen zijn daar waarschijnlijk wel gelukkig mee, want de (bio)diversiteit aan insecten is op vele plaatsen overweldigend. Voor de meeste biologen (en entomologen) is echter kennis over het aantal soorten in een gebied slechts het begin. Het naast elkaar voorkomen van soorten roept de vraag op hoe deze in staat zijn allemaal te overleven. Vooral als het om nauwverwante soorten gaat is deze vraag interessant, want men verwacht dat dergelijke soorten overlappen in hun uiterlijke kenmerken en derhalve in de manier waarop ze de hulpbronnen in hun omgeving gebruiken die noodzakelijk zijn voor hun overleving en voortplanting. Deze zogenaamde nicheoverlap kan concurrentie tot gevolg hebben.

Concurrentie is echter niet onoverkomelijk. Toen Charles Darwin in 1835 met de *Beagle* de verschillende eilanden van de Galápagosarchipel aandeed, viel het hem op dat er op die eilanden vinken voorkwamen die duidelijk sterk verwant waren, maar die sterk verschilden in hun snavelmodellen. Zijn idee was dat een gemeenschappelijke voorouder van deze

Koos Biesmeijer¹ & Judith Slaa^{1,2}

¹ Neurobiology and Behavior
Seeley G. Mud Hall
Cornell University
Ithaca NY 14853
USA
jb329@cornell.edu

² Universiteit Utrecht
Afdeling gedragsbiologie
Padualaan 14
3582 TB Utrecht
ejs53@cornell.edu

vinken de eilanden bereikt had en dat op verschillende eilanden de nakomelingen daarvan verschillende soorten voedsel ter beschikking hadden gehad. Hierdoor waren de soorten gaan verschillen in snavelbouw en ook in voedselzoekgedrag. Dit fenomeen heet nichedifferentiatie en zou je een 'evolutionaire ontsnapping' kunnen noemen die directe concurrentie voorkomt. Als er sprake is van nichedifferentiatie verschillen soorten dus fundamenteel in hun gebruik van hulpbronnen. Soorten die fundamenteel dezelfde hulpbronnen gebruiken kunnen onder invloed van competitie verschillen in hun dagelijks gebruik ervan.

In deze bijdrage gaan we in op de rol die competitie en nichedifferentiatie spelen in een angelloze-bijensamenleving. De 10-60 soorten angelloze bijen die in de tropische gebieden van Midden- en Zuid-Amerika samenleven met de geïntroduceerde Afrikaanse honingbij (*Apis mellifera scutellata* Lepelletier) hebben alle een breed dieet, leven in permanente kolonies en lijken in vele opzichten erg op elkaar. Enkele recente studies (e.g. Nagamitsu & Inoue 1997, Biesmeijer *et al.* 1999a,b, Slaa 2003, Slaa *et al.* in press) maken het nu mogelijk een beeld te vormen van de manier waarop de angelloze-bijensamenleving werkt. We laten zien dat zowel competitie als nichedifferentiatie een rol spelen bij de voedselverdeling, en dat zowel morfologie, fysiologie als gedrag daar verantwoordelijk voor zijn.



Figuur 1. Angelloze-bijensoorten verschillen enorm in grootte. Hier drinkt een van de grootste, *Melipona beecheii*, samen met een van de kleinste, *Trigonisca buysoni* (Friese), suikerwater. Foto: Koos Biesmeijer *Stingless bee species vary dramatically in size. In this picture one of the largest species, Melipona beecheii, and one of the smallest, Trigonisca buysoni (Friese), collect sugar water.*

Bijen en hun dieet

Vrijwel alle bijen verzamelen stuifmeel als eiwitbron voor hun broed en nectar als brandstof. Solitair levende bijen beperken zich vaak in hun voedselkeuze tot een (monolectisch) of enkele (oligolectisch) plantensoorten. Dit beperkte dieet is mogelijk doordat ze slechts enkele weken van het jaar actief zijn en de korte periode van activiteit gesynchroniseerd is met de bloeitijd van hun voedselplant(en). Sociaal levende bijen kunnen echter niet zo kieskeurig zijn omdat hun activiteitsperiode over het algemeen langer is dan de bloeiperiode van elk van hun voedselplanten. Hun dieet is daarom veel breder en ze gebruiken vele plantensoorten voor het verkrijgen van hun voedsel (polylectisch). Voorbeelden van zulke veeleeters zijn honingbijen, hommels en de tropische angelloze bijen.

Angelloze bijen

De bekendste bij in Nederland is de honingbij (*Apis mellifera* Linnaeus), die ons al eeuwen van honing en was voorziet. Dan zijn er enkele soorten hommels die in elke tuin rondvliegen en vele soorten solitaire bijen waar je wat beter naar moet zoeken. In de tropen komen naast deze bijen ook angelloze bijen voor die 30-50% van de plantensoorten aldaar bestuiven. Angelloze bijen (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) zijn sociale bijen die, net als de honingbij, in permanente kolonies leven met een koningin, vele werksters en enkele mannetjes. Deze groep van bijen bestaat uit enkele honderden soorten, die voorkomen in de tropische en subtropische delen van de wereld (meer informatie is te vinden in Roubik 1989). De verschillende soorten variëren in grootte, kleur en vorm van de individuele bijen, het aantal bijen per kolonie en hun foerageerstrategie. De kleinste angelloze bij meet slechts 2 mm, de grootste 15 mm (figuur 1). De kleinste kolonie telt enkele honderden bijen terwijl sommige soorten kolonies van tienduizenden individuen vormen. In elke kolonie legt een koningin de eieren en nemen de werksters de verdere activiteiten op zich. Net als bij de honingbij vermeer-

deren kolonies zich door in tweeën te splitsen, oftewel te zwermen. Voor hun voortbestaan en voortplanting zijn de bijen hoofdzakelijk afhankelijk van twee hulpbronnen: nestplaatsen en voedsel. Angelloze bijen nestelen voornamelijk in de holtes van bomen en hebben weinig voorkeur voor bepaalde boomsoorten (figuur 2). Vanuit de kolonie foerageren werksters van de meeste soorten op bloemen waarvan ze nectar en stuifmeel halen, dat opgeslagen wordt in speciale nectar en pollenpotten, gemaakt van was. Angelloze bijen zijn generalisten met betrekking tot de selectie van zowel hun nestplaats als hun voedselbronnen (Hubbell & Johnson 1977, Roubik 1989). Hierdoor overlappen de verschillende soorten in hoge mate in het gebruik van de essentiële hulpbronnen voor overleving en voortplanting. Omdat de foerageergebieden van buurnesten aanzienlijk overlappen en zowel de nestplaatsen als de voedselbronnen uitputbaar zijn, zullen kolonies concurreren om deze hulpbronnen. Uit twee onafhankelijke studies aan ecologische leefgemeenschappen van angelloze bijen is gebleken dat populaties in natuurlijke bosgebieden meer gelimiteerd worden door de beschikbare voedselbronnen dan door de potentiële nestgelegenheden (Hubbell en Johnson 1977, Eltz *et al.* 2002). Met andere woorden, de populatiedichtheid is direct afhankelijk van de hoeveelheid voedsel.



Figuur 2. De ingang van een angelloze-bijennest is per soort verschillend. De ingangsbuis van *Scaptotrigona pectoralis* op deze foto is gemaakt van een megel van hars en was en wordt na beschadiging direct hersteld. De bijen op de rand staan klaar om indringers aan te vallen. Foto: Koos Biesmeijer

Each species of stingless bee has a characteristic nest entrance. The entrance tube of this Scaptotrigona pectoralis nest is made of a mixture of resin and wax and will be repaired immediately when damaged. The bees at the rim of the tube are prepared to attack anything coming too close.



Figuur 3. *Melipona costaricensis* verzamelt stuifmeel op *Miconia affinis* (Melastomataceae). De helmhokken van deze bloemen hebben slechts kleine poriën waardoor het stuifmeel vrijkomt. *Melipona* kan het stuifmeel lostrillen door de indirecte vliegspijeren te vibreren (buzz pollination). Deze stuifmeelbron is moeilijk bereikbaar voor *Trigona*-bijen en honingbijen omdat zij niet in staat zijn tot dergelijk gedrag. Foto: Dick Koedam

Melipona costaricensis collects pollen from *Miconia affinis* (Melastomataceae). The anthers of these flowers have microscopic pores through which pollen can fall out. *Melipona* bees are capable of releasing pollen by vibrating their indirect flight muscles (buzz pollination). This pollen source is less accessible to *Trigona*- and honey bees, which cannot produce such vibrations.

Nichedifferentiatie: anders zijn, anders eten

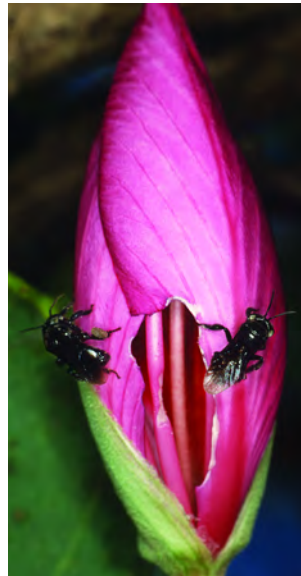
Hoewel angelloze bijen als groep vele kenmerken delen hebben sommige soorten opmerkelijke aanpassingen verworven die de toegang geven tot specifieke voedselbronnen die voor andere soorten onbereikbaar blijven.

De neotropische soorten *Trigona necrophaga* Silvestri, *T. hypogea* Silvestri en *T. crassipes* Fabricius zijn bijvoorbeeld pure aaseters. Ze bezoeken geen bloemen maar verzamelen eiwitrijke voeding, voornamelijk van karkassen van dode dieren. Als brandstof gebruiken ze honingachtige suikerrijke sappen die ze verzamelen van vruchten en van extrafloraire nectarklieren van planten (Noll *et al.* 1996). Vele insectenlarven leven van rottend vlees, maar bijenlarven leven normaal gesproken van simpele aminozuren die in stuifmeel zitten. De eiwitpasta verzameld van het karkas wordt dan ook niet direct gebruikt als larvenvoer, maar wordt opgeslagen in voedselpotten. Er wordt wat van de honingachtige suikeroplossing bijgedaan en in de loop van zo'n twee weken worden de complexe eiwitmoleculen afgebroken tot simpele aminozuren, waarschijnlijk met behulp van *Bacillus* bacteriën (Noll *et al.* 1996). Hierna kunnen de aminozuren gebruikt worden als larvenvoer. Deze specialisatie in dieet heeft vreemd genoeg (nog) niet geleid tot modificaties in morfologie en gedrag. Alhoewel de pollenkorfjes kleiner zijn dan bij bloembezoekende *Trigona* is het maagdarmkanaal onveranderd en zijn er geen waarneembare aanpassingen in het opkweken van het broed of de nestconstructie.

Ook de soorten van de geslachten *Lestrimelitta* en *Cleptotrigona* bezoeken geen bloemen. Zij zijn gespecialiseerd in het roven van nectar en stuifmeel uit bijenkolonies van zo-

wel angelloze bijen als honingbijen (Sakagami *et al.* 1993). Zodra een scoutbij een kolonie heeft ontdekt die geroofd kan worden rekruteert ze een groot aantal nestgenoten die als groep aankomen bij de ingang van het te roven nest. Sterk naar citroen ruikend citral wordt door de rovers uitgescheiden en dient als feromoon om de locatie van het slachtoffer-nest aan te duiden. De slachtoffers trekken zich gewoonlijk terug in het nest rond de raten met poppen en oudere larven, terwijl de *Lestrimelitta*-werksters de broedcellen met eieren en jonge larven en de voedselpotten leegroven. De *Lestrimelitta*-werksters hebben geen pollenkorfjes maar een verlengd maagdarmkanaal, waarin het geroofde voer wordt opgeslagen voor transport naar het eigen nest. Een slachtoffer-nest overleeft de roofoverval meestal, zodat de parasiterende roofbijen dezelfde 'gastheer' meermalen kunnen 'gebruiken'. Het roven van voedsel gaat niet altijd zonder slag of stoot en sommige soorten reageren zeer agressief op de citroengeur. De waakbijen van de kleine *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* Illiger, die overigens in levenden lijve te bewonderen zijn in de Burgers' Bush (Burgers' Zoo, Arnhem), vallen veel vaker zwarte objecten aan die naar citroen ruiken dan geurloze objecten als beide voor de nestingang heen en weer geslingerd worden.

Zelfs onder de bloembezoekende bijen zijn er enkele opmerkelijke aanpassingen. *Melipona*-werksters kunnen, net als sommige hommels, hun indirecte vliegspijeren vibreren zonder hun vleugels te bewegen. Dit maakt het hen mogelijk om stuifmeel los te trillen uit bloemen met vrijwel gesloten meeldraden (figuur 3). Deze bloemen, onder andere leden van de nachtschadefamilie (waaronder de tomaat) hebben kleine poriën in de helmhokken van de meeldraden, waar net als bij een zoutvatje slechts door schudden wat uitkomt. Deze bijen maken een duidelijk hoorbaar zoemend geluid terwijl ze bloemen bezoeken (buzz pollination). De andere geslachten angelloze bijen en honingbijen kunnen dit niet, waardoor het stuifmeel van deze planten voor hen onbereikbaar blijft. Overigens wordt van dit gedrag, maar dan door hommels uitgevoerd, dankbaar gebruik gemaakt in de tomatenteelt. Inzet van hommels heeft het handmatig vibreren van de tomatenbloemen overbodig gemaakt en heeft geleid tot het commercialiseren van de hommelmekweek.



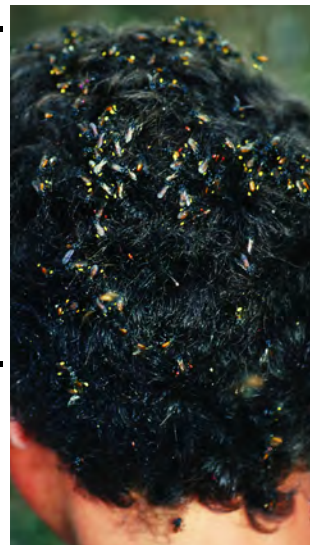
Figuur 4. Deze *Trigona*-bijen hebben zich, door een groot gat in de bloemkroon te knagen, als eerste toegang weten te verwerwen tot het stuifmeel en nectar in de bloem nog voor deze geopend is. Foto: Dick Koedam

By making a hole in the petals of the unopened flower these *Trigona* bees have managed to get access to nectar and pollen even before the flower has opened.

Sommige bijen, onder andere die van het geslacht *Trigona*, zijn deze 'niet-meewerkende' bloemen weer te slim af. Zij gebruiken de tanden op hun kaken om gaten te bijten in bloemen en op die manier toch stuifmeel en nectar te bereken dat de plant niet voor hen bedoeld had (figuur 4). Dit is vergelijkbaar met het gedrag van Nederlandse hommels die smeerwortelbloemen bezoeken. *Trigona williana* Friese uit Guyana rooft op die manier zelfs nectar uit passiebloemen die normaal gesproken bezocht (en bestoven) worden door kolibries, vooral van het geslacht *Phaetornis*. Elke passiebloem bloeit slechts een dag, maar over een wekenlange periode zijn er dagelijks bloemen open. 's Ochtends beginnen enkele bijen een gat te bijten in de verse bloemen. Terwijl ze daarna de nectar verzamelen lijken een paar nestgenoten de wacht te houden bij het centimetergrote gat in de passiebloem. Een kolibrie die probeerde een bloem alsnog te bezoeken werd door bijen aangevallen en moest uiteindelijk rechtsomkeerts maken.

Zelfs zonder specifieke trucs vindt er nichedifferentiatie plaats tussen nauw verwante angelloze bijensoorten. Dit bleek bij onderzoek aan twee soorten *Melipona* die samen voorkomen aan de Pacifische kust van Costa Rica. Deze soorten zijn even groot en beide robuust maar verschillen in de kleur van zowel integument als beharing. *Melipona beecheii* Bennet is lichtbruin gekleurd terwijl *Melipona costaricensis* Friese (voorheen *M. fasciata* Lepeletier) zeer donker gekleurd is. Tijdens eerder onderzoek was gebleken dat de nectar die beide soorten verzamelen zeer sterk verschilt in suikerconcentratie. Onze eerste gedachte was dat ze waarschijnlijk verschillen in dieet en dat de plantensoorten verschillen in suikerconcentratie van hun nectar. Analyse van de stuifmeelkorrels in de nectar en op het lijf van de nectarverzamelers echter, toonde aan dat ze grotendeels van dezelfde plantensoorten nectar verzamelen (Biesmeijer *et al.* 1999a). Daarna lieten we beide soorten kiezen tussen geconcentreerd en waterig suikerwater. Hieruit bleek dat *M. costaricensis* voorkeur heeft voor het meest geconcentreerde suikerwater, terwijl ze van natuurlijke bronnen juist minder geconcentreerde nectar verzamelen. *Melipona beecheii* heeft geen voorkeur voor sterk geconcentreerd suikerwater en vermijdt slechts de waterigste oplossingen, terwijl foerageersters die terugkomen van natuurlijke bronnen zéér geconcentreerde nectar bij zich hebben. Dit raadsel is min of meer toevallig opgelost toen we in het veld zagen dat er grote verschillen waren tussen het bijenbezoek op planten van de soort *Vernonia patens* L. (een verre neef van de paardebloem) die in de schaduw stonden en soortgenoten die in de zon staan. We verzamelden de nectar van zon- en schaduwplanten en vonden dat de nectar van zonplanten een veel hogere suikerconcentratie had dan die van schaduwplanten. Bovendien neemt de concentratie in de loop van de dag toe. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de verdamping van het water uit de zonbeschenen nectar. Het hieruit voortvloeiende idee was dat de donkere bijen oververhitten in de zon en daardoor niet de meest geconcentreerde nectar kunnen verzamelen waar ze voorkeur voor hebben. Toen we vervolgens in een experiment tegelijkertijd hetzelfde suikerwater in de zon en schaduw aanboden, bleek inderdaad dat *M. costaricensis* veel meer in de schaduw foerageerde dan *M. beecheii* (Biesmeijer *et al.* 1999b). Kortom, *M. beecheii* verkiest zonnige plekken en vindt daar geconcentreerde nectar, terwijl *M. costaricensis* de schaduw verkiest maar daar wel actief minder geconcentreerde nectar verzamelt. Inmiddels is het duidelijk dat zowel

Figuur 5. Tientallen *Trigona fulviventris*-bijen zijn het duidelijk niet eens met ons plan om hun nest te verplaatsen. Ze kruipen naar onze haarwortels en bijten vervolgens in de hoofdhuid. Foto: Dick Koedam
Dozens of Trigona fulviventris bees show their disagreement with our plan to move their colony. They crawl in our hair and bite us.



grootte als kleur een sterke invloed hebben op de ruimtelijke en temporele patronen van de foerageeractiviteit van vele angelloze bijen (Pereboom & Biesmeijer in press).

Angelloos maar niet wapenloos

Maar wat nu als er geen fundamentele morfologische of gedragsmatige verschillen zijn tussen de soorten die coëxisteren? Dan verwachten we competitie om de beste voedselbronnen. Nu zou je kunnen denken dat angelloze bijen, omdat ze immers geen functionele angel hebben, ongewapend zijn, maar dat is beslist niet het geval. Ten eerste zijn er veel soorten met grote tanden op hun kaken. Een stuk of vijf driftig zoemende en bijtende *Trigona corvina* Cockerell-bijen waren ruim voldoende om onze grote zwarte honden met de staart tussen de benen weg te laten rennen naar het andere eind van onze tuin in Costa Rica. En het overzetten van een nest agressieve *Trigona*-bijen van hun boomholte naar een houten kast is ook absoluut geen pretje met honderden bijtende bijen in je haar en in je kleren (figuur 5).

De bijen van het geslacht *Oxytrigona* hebben hun naam te danken aan een nog sterker wapen: brandend zuur. Deze soorten hebben twee kaakklieren die een groot deel van hun hoofd vullen en die een complex van chemische stoffen produceren, waaronder mierenzuur (Roubik *et al.* 1987). Als bijen indringers aanvallen die hun nest bedreigen spuiten ze dit mierenzuurmengsel op de aanvallers en in de wonden die hun beet veroorzaken. De beroemde entomoloog Wheeler beschrijft een ontmoeting met een Guatemalteekse *Oxytrigona* die tot gevolg had dat grote stukken van zijn huid verbrandden (Wheeler 1923). Tijdens ons werk met deze bijen in Costa Rica ondervonden we regelmatig hun ware aard, zelfs als we ze aantrekkelijke suikeroplossingen aanboden.

Voedselconcurrentie: het recht van de sterkste?

In ons onderzoeksgebied, in Guanacaste, Costa Rica, komen veertien soorten angelloze bijen en de Afrikaanse honingbij naast elkaar voor. Ze zijn allemaal vrij gemakkelijk te verleiden tot het drinken van een kunstmatige suikerwaterbron. We kennen ondertussen vele natuurlijke nesten van alle soorten en kunnen, door middel van het gericht trainen van



Figuur 6. Een grote groep *Oxytrigona mellicolor*-werksters op een suikerwaterbron. Deze soort weet in korte tijd grote aantallen nestgenoten te rekruteren. De bijen spreiden zich uit over de hele voedselbron en verdedigen deze actief tegen indringers. Foto: Koos Biesmeijer
Oxytrigona mellicolor exploiting a sugar water source. This species rapidly recruits large numbers of nest mates to a feeder. The bees spread out over the food source and deter intruders.

soorten, bepalen welke bijen om het suikerwater concurreren. Door vele soortencombinaties te testen konden we vervolgens een dominantierangorde vaststellen. Het blijkt dat in één-op-één-confrontaties vrijwel altijd de bij met wapens (tanden of zuur) de bij zonder wapens van het suikerwater verdrijft en dat gevechten tussen gewapende bijen gewonnen worden door de grootste bij (Slaa *et al.* 2003).

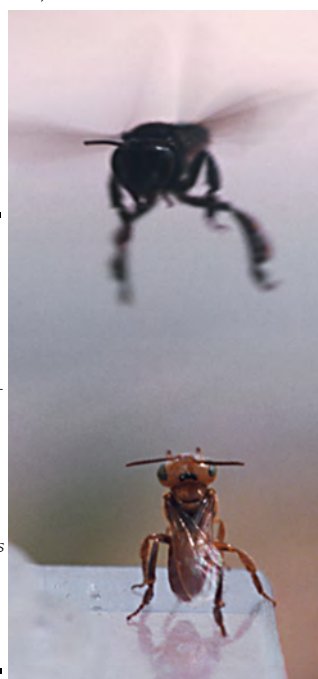
Vriendjespolitiek: nestgenoten rekruteren en helpen

Een bijenkolonie heeft de meeste concurrentie te duchten van soortgenoten uit andere kolonies en van nauwverwante soorten. Het herkennen van nestgenoten is van groot belang als basis voor vriendjespolitiek, dat wil zeggen nestgenoten helpen en niet-nestgenoten afweren en aanvallen. De meeste soorten angelloze bijen zijn in staat nestgenoten te rekruteren naar een voedselbron. Toen we de interacties tussen dezelfde soortenparen onderzochten, terwijl we de bijen vrij lieten rekruteren, was de dominantiehiërarchie anders dan bij één-op-één-confrontaties. Soorten die massaal nestgenoten naar de suikerwaterbron brachten waren in staat aanvallen van individueel sterkere soorten af te slaan (Slaa 2003). Zo kwamen in tests met *Oxytrigona* snel honderden bijen naar het suikerwater (figuur 6). Sommige individuen lijken meer tijd te besteden aan het verdedigen van de voedselbron dan aan het verzamelen van het suikerwater. Ze staan op de rand van de bron met hun kaken opengesperd de grotere *Trigona amalthea silvestriana* Vachal-bijen te bedreigen (figuur 7) en vallen zelfs indringers aan die op de bron geland zijn. Dit doen ze op een zeer slimme manier. Ze sluipen van achteren op een rustig drinkende indringer af en ontwijken op die manier de gevaarlijke kaken. Dan bijten ze de indringer kort in de achterpoot en spuiten tegelijkertijd zuur erop (figuur 8). De indringer heeft daar duidelijk last van, want ze loopt slepend met de achterpoot een stukje weg en vliegt meestal kort daarna op om niet meer terug te komen (Slaa 2003). Kortom, wie niet sterk genoeg is kan zich met behulp van nestgenoten toch toegang tot voedsel

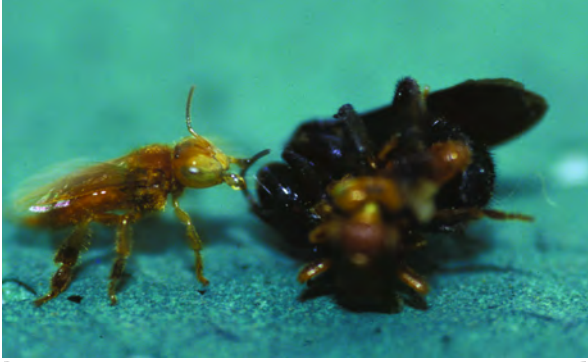
verwerven. Voor de niet-agressieve angelloze-bijensoorten werkt deze strategie echter niet, want die worden zelfs als ze in groepen foerageren snel van de voedselbron verdreven door agressieve soorten. Hoe komen deze soorten dan aan hun voedsel?

Eén manier is om als eerste nieuwe voedselbronnen te ontdekken en deze zeer snel te exploiteren door middel van rekrutering. *Scaptotrigona pectoralis* Dalla Torre is zo'n soort. Als we deze trainden op een kleine suikerwaterbron 100 meter van hun nest en tevens 10 en 20 meter verderop een nieuwe identieke bron neerzetten, vonden enkele bijen snel de nieuwe bronnen en werden alledrie de bronnen binnen 20 minuten door vele bijen bezocht. De *Scaptotrigona*-bijen drinken bovendien erg snel en verdoen geen tijd met verdedigen van hun bron of met actief zoeken naar indringers. De agressieve soorten ontdekten de nieuwe bronnen veel later. Op deze manier kan er zonder te vechten toch gebruik gemaakt worden van de zeer aantrekkelijke rijke nectar en stuifmeel die enkele massaal bloeiende bomen te bieden hebben (figuur 9).

Figuur 7. Deze *Oxytrigona mellicolor*-werkster verdedigt een voedselbron tegen de indringer *Trigona amalthea*. Sommige bijen besteden veel tijd aan het aanvallen en afweren van indringers terwijl anderen het suikerwater verzamelen. Foto: Judith Slaa
Oxytrigona mellicolor defending a food source against a Trigona amalthea intruder. Some workers spend much time attacking and defending it against intruders, while nest mates collect sugar water.



Een andere manier is om helemaal niet meer te foerageren op deze rijke geconcentreerde bronnen. Van veel planten in de tropen komen de individuen verspreid en niet geclusterd voor. De bloemen van deze planten zijn minder aantrekkelijk voor de agressieve en de massaal rekruterende soorten. Wie deze voedselbronnen wil gebruiken moet veel energie en tijd steken in het verkennen van de omgeving, want eenmaal gevonden zijn ze ook snel weer op. De angelloze bijen die dergelijke bloemen bezoeken gebruiken dan ook niet of nauwelijks rekrutering van nestgenoten tijdens het foerageren. Ze gedragen zich als solitaire bijen en gebruiken (vrijwel) geen communicatie tijdens het foerageren. Dit is niet hetzelfde als nichedifferentiatie, want als wij ze trainen hebben ze voorkeur voor een rijke geconcentreerde voedselbron. Ze worden echter door de sterkere concurrentie grotendeels geweerd van de rijke bronnen en moeten het doen met de meer verspreide bloemen.



Figuur 8. Chemische oorlogvoering. De 'vuurbij' *Oxytrigona mellicolor* overmeestert de veel grotere *Trigona amalthea* door samenwerking. Hier schiet een aankomende bij haar nestgenoot te hulp. De druppel aan haar kaak is bijtend zuur uit haar kaakklieren. Aanraking met dit zuur leidt meestal tot de aftocht van *Trigona*. Foto: Judith Slaa
Chemical warfare. Through cooperation the 'fire bee' Oxytrigona mellicolor overpowers the much larger Trigona amalthea. Here an Oxytrigona worker dashes to the rescue of her struggling nest mate. The drop hanging from her mandible is a caustic acid. This is normally enough to make Trigona retreat.

Gevechten bij mensen en bijen

De verschillen in gevechtsstrategie tussen de angelloze-bijensoorten vertoont interessante overeenkomsten met gevechtsstrategieën bij mensen. De Britse wetenschapper Lan- chester (1916) heeft uitgebreid studie gemaakt van de beste strategieën voor oorlogvoering. Hij modelleerde de interacties tussen twee legers met verschillen in legergrootte en sterkte van de gevechtseenheden. Hij kwam tot de conclusie dat het aantal vechteenheden relatief belangrijker is dan de sterkte van de gevechtseenheden. Door een geconcentreerd front te vormen kunnen zwakkere gevechtseenheden de strijd winnen van sterkere eenheden. Hierdoor verkleint men het aantal doden en vergroot men de kans dat de samenwerkende eenheden de sterke oppositie kunnen afhouden. Maar indien de gevechtseenheden van een leger sterker zijn dan die van de tegenstander, dan moet men streven naar één-op-één-gevechten. De beste manier hiervoor is om de eenheden uit te spreiden over een groot terrein.

Bij de angelloze bijen vinden we beide strategieën duidelijk terug. De individueel sterkste soort, *Trigona amalthea*, vermijdt consequent de bloempjes waar reeds een soortgenoot op zit en verkiest de bloempjes waar een andere soort op zit boven lege bloempjes. De andere bij wordt direct aangevallen en verwijderd en pas dan wordt begonnen met voedselverzamelen. *Trigona fulviventris* Guérin vertoont dezelfde strategie. De agressieve soorten met iets minder sterke gevechtseenheden doen het heel anders. Zij kiezen vrijwel altijd voor een bloempje met een nestgenoot als het alternatief een leeg bloempje is. Hierdoor kunnen ze zich als groep verdedigen tegen de individueel sterkere aanvallers. Zwakkere soorten worden overigens wel aangevallen. Soorten die deze strategie aanhouden zijn de eerder genoemde *Oxytrigona mellicolor* Packard en *T. corvina* (Slaa 2003).

Nichedifferentiatie én competitie

Het is inmiddels duidelijk dat zowel nichedifferentiatie als competitie bijdragen aan verschillen in voedselgebruik tussen angelloze bijen. Soortspecifieke verschillen in foerageerstrategie (nichedifferentiatie) zijn te vinden in de mate van aantrekking of afstoting tussen nestgenoten, de hoeveelheid werksters die gerekruteerd wordt, en de snelheid waarmee nieuwe voedselbronnen gevonden worden. Door verschillen in foerageerstrategie kunnen competitief zwakkere soorten tijdelijk ontsnappen aan verdrijving van een voedselbron door competitief sterkere soorten. De diversiteit in voedselgebruik maakt het mede mogelijk dat vele nauw verwante angelloze bijensoorten kunnen samenleven.

Overigens lijkt de vernietiging van hun habitat de competitie voor nestplaatsen te verhogen. Voor de coëxistentie van angelloze bijen in ontboste gebieden zullen hierdoor soortspecifieke verschillen in het gebruik van nestplaatsen, die in een intacte natuurlijke omgeving nauwelijks een rol spelen, belangrijker worden.

Literatuur

- Biesmeijer JC, Smeets M, Richter JAP & Sommeijer MJ 1999a. Nectar foraging by stingless bees in Costa Rica: botanical and climatological influences on sugar concentration of nectar collected by *Melipona*. *Apidologie* 30: 43-55.
 Biesmeijer JC, Richter JAP, Smeets M & Sommeijer MJ 1999b. Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, floral choice and interference competition. *Ecological Entomology* 24: 380-388.
 Eltz T, Brühl CA, van der Kaars S & Linsenmair KE 2002. Determinants of stingless bee nest density in lowland dipterocarp



Figuur 9. Vele bomen bloeien op de 'big bang'-manier: de duizenden bloemen openen vrijwel gelijk en vormen voor enkele dagen een grote en zeer aantrekkelijke voedselbron voor vele soorten bijen. Deze *Tabebuia neochrysantha* bloeit in de droge tijd, nadat alle bladeren zijn gevallen. Foto: Koos Biesmeijer
*Many trees flower in a 'big bang' fashion: thousands of flowers open synchronously and for a short time provide many species of bees with a large amount of desirable food. This *Tabebuia neochrysantha* flowers in the dry season after having shed all of its leaves.*

- forests of Sabah, Malaysia. *Oecologia* 131: 27-34.
- Hubbell SP & Johnson LK 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. *Ecology* 58: 949-963.
- Lanchester FW 1916. *Aircraft in warfare: The dawn of the fourth arm*. Constable.
- Michener CD 1974. *The social behavior of the bees*. Harvard University Press.
- Nagamitsu T & Inoue T 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rain forest. *Oecologia* 110: 432-439.
- Noll FB, Zucchi R, Jorge JA, Mateus S 1996. Food collection and maturation in the necrophagous stingless bee, *Trigona hypogea* (Hymenoptera: Meliponinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 69: 287-293.
- Pereboom JJM & Biesmeijer JC in press. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. *Oecologia* (in press).
- Roubik DW 1989. *The ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press.
- Roubik DW, Smith BH & Carlson RG 1987. Formic acid in caustic cephalic secretions of stingless bee, *Oxytrigona* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Chemical Ecology* 13: 1079-1086.
- Sakagami SF, Roubik DW & Zucchi R 1993. Ethology of the robber stingless bee, *Lestrimelitta limao* (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology* 21: 237-277.
- Slaa EJ 2003. *Foraging ecology of stingless bees: from individual behaviour to community ecology*. PhD-thesis, Utrecht University, Budde Elinkwijk.
- Slaa EJ, Wassenberg J & Biesmeijer JC in press. The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nest mates and heterospecifics in stingless bees. *Ecological Entomology* (in press).
- Wheeler WM 1923. *Social life among insect*. Harcourt Brace.
- Geaccepteerd 16 mei 2003.

Summary

Food competition between stingless bees: nepotism and chemical warfare

In several tropical habitats dozens of highly social stingless bee species (Apidae, Apinae, Meliponini) coexist. Stingless bees are generalists regarding the choice of their nest location and food sources, normally nectar and pollen. Therefore, niche overlap is high between species. This raises the question how these closely related and similar species can coexist. In this review we show that both niche differentiation and competition influence resource partitioning among stingless bees. Some degree of niche differentiation occurs through diet specialization, e.g. collecting rotten flesh instead of pollen, or robbing other colonies instead of visiting flowers. In addition, morphological differences account for temporal and spatial differences in foraging patterns, e.g. light-coloured bees forage more in sunlit patches than dark bees. On the other hand, competition occurs between species. Some aggressive group foragers defend food sources and one species, *Oxytrigona mellicolor*, uses a caustic acid from its mandibular glands in interactions with other species. The strength of foraging groups makes that some species can even overpower others that have stronger individual bees. In short, differences in foraging strategy among the many coexisting species, *i.e.* solitary versus social, aggressive versus non-aggressive, apparently allows for the sharing of food resources.