

HOOFDSTUK 4 ONVOLWASSEN STADIA EN LEVENSCYCLUS

Mark van Veen, Menno Reemer,
Wouter van Steenis, Theo Zeegers

De meeste mensen denken bij zweefvliegen meteen aan de volwassen dieren. Dit is niet zo gek, want deze vallen het meeste op. Aan het volwassen leven gaat echter een verborgen leven vooraf, dat minstens zo interessant is. De levenswijze van de onvolwassen stadia, met name de larven, bepaalt in hoge mate waar en wanneer je de volwassen vliegen aantreft. Dit hoofdstuk bespreekt de zeer gevarieerde voedingsgewoonten van de larven. Dan volgt een bespreking van doodsoorzaken van zweefvlieglarven, waaronder parasitisme door sluipwespen. Het hoofdstuk besluit met een bespreking van enkele aspecten van de levenscyclus, zoals generaties, diapauze en overwintering.

ONVOLWASSEN STADIA

Net als vlinders en kevers ondergaan zweefvliegen een volledige gedaanteverwisseling. Dit betekent dat er tussen het larvenstadium en het volwassen stadium (*imago*) een popstadium optreedt (fig. 1). De larve en het imago zien er heel verschillend uit, net zoals bij een rups en een vlinder. Dit is anders dan bij insecten met een onvolledige gedaanteverwisseling, zoals sprinkhanen en libellen, waar het popstadium ontbreekt en het volwassen stadium via vervellingen wordt bereikt.

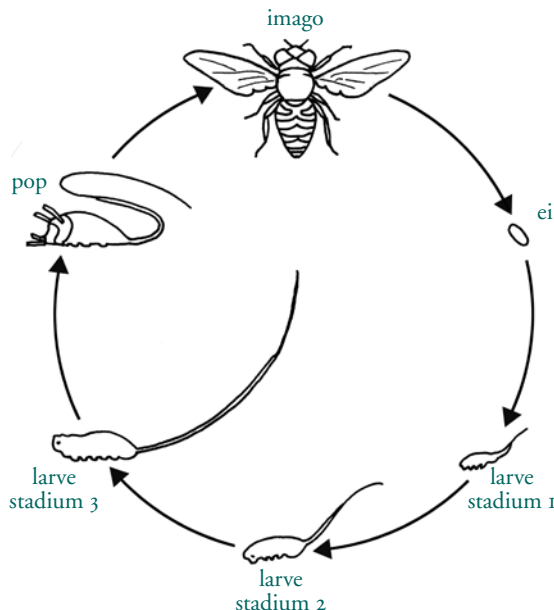
Ei

De eieren van zweefvliegen zijn langwerpig, vaak aan het ene uiteinde smaller dan aan het andere (fig. 2c). Ze zijn wit of geelachtig van kleur en variëren in lengte van gemiddeld 0,6 millimeter bij *Platycheirus*-soorten (DZIOCK 2002) tot 2,3 millimeter bij *Volucella pellucens* (RUPP 1989). Het oppervlak van de eieren heeft een microsculptuur die soortspecifiek is en aldus bruikbaar om tot op soort te determineren (CHANDLER 1968B, KUZNETZOV 1988B). Het duurt doorgaans 2-10 dagen totdat de eieren uitkomen. Deze ontwikkelingsduur hangt onder andere samen met temperatuur en vochtigheid van de omgeving: hoe warmer en hoe vochtiger, hoe sneller de ontwikkeling en hoe eerder de larven tevoorschijn komen (BASTIAN 1986, GILBERT 1993).

Larve

Een zweefvlieglarve doorloopt drie stadia, gescheiden door vervellingen. Aan het eind van het derde stadium vindt de verpopping plaats. De larve poept niet tussen de vervellingen. Het verteerde voedsel is als een zwart gekleurd streepje of kloddertje (*meconium*) in de buikholte te zien. Pas bij een vervelling of de verpopping wordt de darminhoud samen met de bekleding van de darmwand uitgepoept. De ontwikkelingsduur van de larven verschilt tussen de soorten. Hierin spelen omgevingsfactoren zoals temperatuur, vochtigheid en voedselaanbod ook een rol. Soms gaat de larve tussen de laatste leging van de darm en de verpopping enige tijd in rust (*diapauze*, zie paragraaf Levenscyclus).

De larven vertonen een grote variatie in voedingswijzen en (micro-)habitat. De ecologische groepen die hierna worden behandeld zijn daarop gebaseerd. De levenswijze van zweefvlieglarven in ons land wordt in tabel 1 samengevat.



Figuur 1

Schematische weergave van een zweefvliegenleven. Achtereenvolgens: ei, drie larvenstadia, pop en volwassen stadium, oftewel het *imago*.

Figuur 2

(a) Eileggend vrouwtje van *Helophilus pendulus* op een blad van waterweegbree, enkele centimeters boven het wateroppervlak. (b) Het totale legsel omvat bijna tweehonderd eitjes. (c) De eitjes zijn dicht opeengepakt. (d) Eerste-stadiumlarve met duidelijk zichtbare inwendige lichaamsstructuur. De larven kruipen direct na het uitkomen van het ei het water in.



hoofdgroep	subgroep	voorbeelden
zoöfaag (146) Zich voedend met insecten, meestal bladluizen.	oligofaag (36) Kieskeurig, gespecialiseerd in enkele soorten of genera.	<i>Melangyna cincta</i> , <i>Parasyrphus nigritarsis</i> , <i>Xanthandrus comtus</i> , <i>Xanthogramma</i>
mierennest (3) wespennest (1) onbekend (49)	polyfaag (57) Niet kieskeurig, levend van uiteenlopende genera.	<i>Episyrphus balteatus</i> , <i>Eupeodes corollae</i> , <i>E. luniger</i> , <i>Melanostoma mellinum</i> , <i>Syrphus ribesii</i>
	<i>Microdon</i>	
	<i>Volucella inanis</i>	
	<i>Chrysotoxum cautum</i> , <i>Epistrophe ochrostoma</i> , <i>Pipizella</i>	<i>virens</i> , <i>Sphaerophoria philanthus</i>
terrestrisch saprofaag (66) Zich voedend met micro-organismen in rottend organisch materiaal op het land. De eerste drie subgroepen zijn geassocieerd met dode of levende bomen (<i>saproxylich</i>). Boomholten waarin water blijft staan, met houtmoolm	sapstromen (19) Boomwonden met uitvloeiend sap, op of onder de bast, soms ondergronds op wortels. Soms op sapstromen veroorzaakt door insectenvraat.	<i>Brachyopa</i> , <i>Ceriana</i> , <i>Ferdinandea</i> , <i>Sphegina</i> , <i>Volucella inflata</i> , <i>Xylota tarda</i>
	dood hout (23) Rottend nat dood hout, zoals stammen, stronken en afgestorven boomwortels. Inclusief soorten onder schors.	<i>Chalcosyrphus</i> , <i>Criorhina</i> , <i>Sphegina</i> , <i>Temnostoma</i> , <i>Xylota sylvorum</i>
	rottingsholten (12) onderin.	<i>Callicera</i> , <i>Mallota</i> , <i>Myathropa</i> , <i>Myolepta</i> , <i>Pocota</i>
hommel- / wesp (3)	<i>Volucella bombylans</i> , <i>V. pellucens</i> , <i>V. zonaria</i> Geassocieerd met sociale Hymenoptera.	
anders (6) Divers rottend materiaal, zoals rottende plantenwortels, uien, composthoppen.	<i>Neoscasia podagrica</i> , <i>Rhingia campestris</i> , <i>Syrirta pipiens</i> ,	<i>Xylota segnis</i>
onbekend (7)	<i>Chalcosyrphus valgis</i> , <i>Spilomyia saltuum</i> , <i>Xylota ignava</i>	
(semi-)aquatisch saprofaag (55) Zich voedend met micro-organismen in rottend organisch materiaal in waterige milieus. Niet specifiek in associatie met dode of levende bomen.	geen subgroepen	<i>Anasimyia</i> , <i>Chrysogaster</i> , <i>Eristalis</i> , <i>Helophilus</i> , <i>Melanogaster</i> , <i>Orthoneura</i> , <i>Parhelophilus</i>
fytofaag en fungifaag (51) Zich voedend met levend plantaardig weefsel of paddenstoelen.	bloembolleneters (8) In de bollen van eenzaadlobbigen.	<i>Eumerus funeralis</i> , <i>Merodon equestris</i> , <i>Portevinia maculata</i>
wortel- en stengelbewoners (26) In wortels of stengels.	bladmineerders (3) Knaagt gangetjes in bladeren.	<i>Cheilosia caerulea</i> , <i>C. fasciata</i> , <i>C. semifasciata</i>
paddenstoeleneters (3) Eet paddenstoelen.	<i>Cheilosia albipila</i> , <i>C. albitarsis</i> , <i>C. pagana</i> , <i>C. proxima</i>	
onbekend (12)	<i>Cheilosia longula</i> , <i>C. scutellata</i> , <i>C. soror</i>	
	<i>Cheilosia barbata</i> , <i>C. chrysocoma</i> , <i>C. uviformis</i> ,	<i>Eumerus flavitarsis</i>
onbekend (7)		<i>Arctophila</i> , <i>Chamaesyrphus</i> , <i>Pelecocera</i> , <i>Psarus</i>

Tabel 1

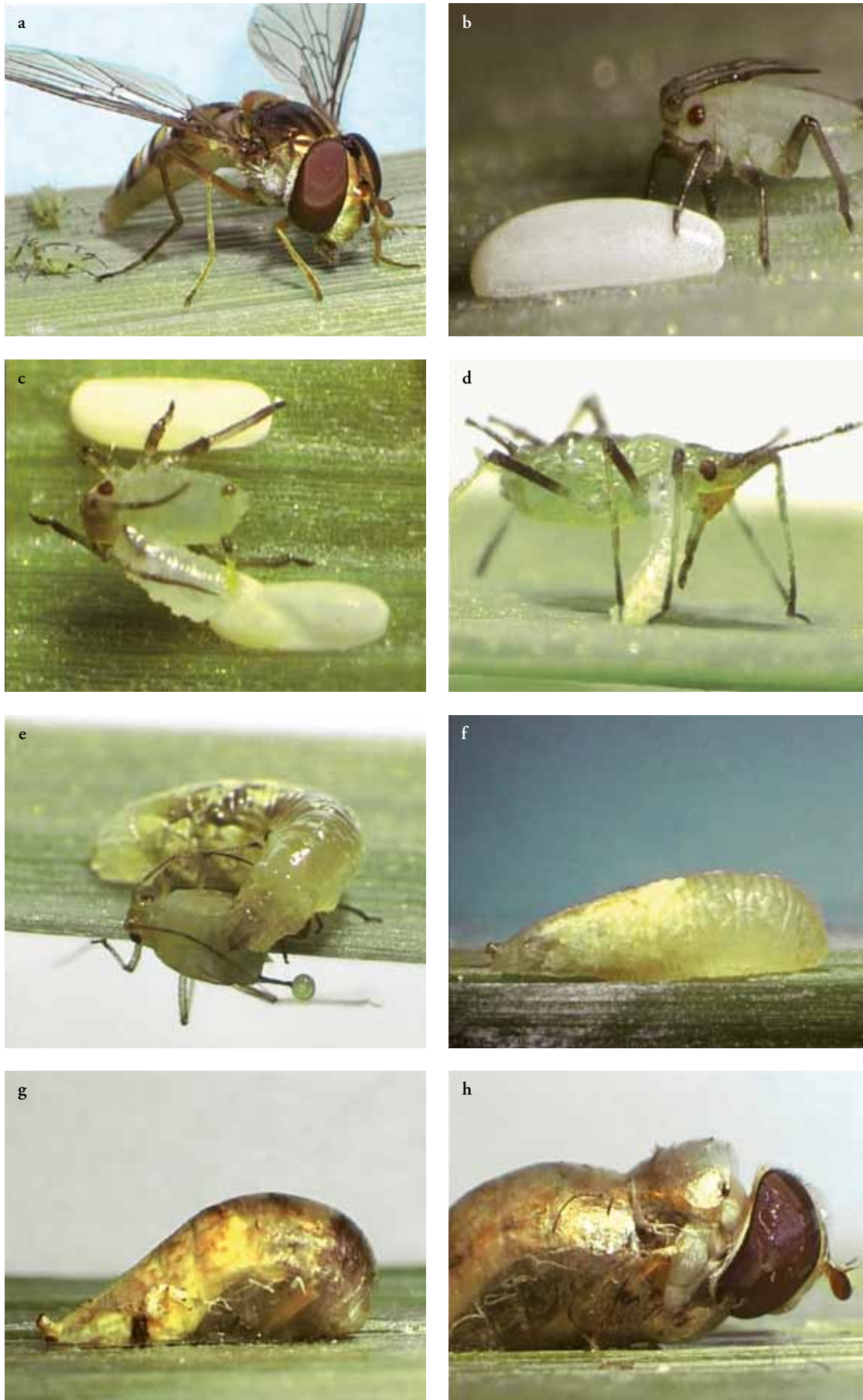
Ecologische indeling van de Nederlandse zweefvlieglarven. Tussen haakjes staan de soorten-aantallen vermeld. Let op: de som van het aantal soorten in de subgroepen kan groter zijn dan het soortenaantal in de bijbehorende hoofdgroep, omdat sommige soorten tot meer dan een subgroep gerekend worden.

In bijlage 4 wordt per soort de ecologische groep aangegeven. De genera *Arctophila*, *Chamaesyrphus*, *Pelecocera* en *Psarus* zijn hier niet behandeld omdat de levenswijze van hun larven onbekend is. Ook van sommige andere soorten zijn de larven nog nooit gevonden. Deze zijn dan vaak toch ingedeeld op basis van de kennis van nauw verwante soorten. De larven die zijn geassocieerd met sociale wespen (Hymenoptera) hebben geen eigen hoofdgroep maar zijn bij de hoofdgroep ingedeeld die hun voedingswijze weergeeft.

Zoöfaag

Een groot aantal zweefvliegen heeft larven die op kleine dierlijke prooien jagen. Dit geldt voor alle Nederlandse soorten uit de subfamilie Syrphinae. Ook de soorten uit de

subfamilie Microdontinae en *Volucella inanis* zijn zoöfaag, maar deze worden later behandeld in de paragraaf over de met sociale Hymenoptera geassocieerde soorten. Binnen de zoöfage soorten leeft de overgrote meerderheid van bladluisachtigen (Homoptera) (fig. 3). Enkele larven zijn gespecialiseerd in het eten van een specifieke bladluissoort. Zo eet *Platycheirus fulviventris* alleen de bladluis *Hyalopteris pruni* in natte graslanden. *Platycheirus perpallidus* eet alleen bladluizen op zeggen, met name snavelzegge. Slechts twee Nederlandse soorten Syrphinae hebben geen bladluisachtigen als prooi. De larven van *Parasyrphus nigritarsis* leven van de larven van bladhaantjes, die van *Xanthandrus comtus* van rupsen van nachtvlinders. Mogelijk voeden ook de larven van *Melanostoma*-soorten en *Platycheirus albi-manus* zich (mede) met andere insecten dan bladluizen.

**Figuur 3**

De levenscyclus van *Episyrphus balteatus* van stap tot stap.

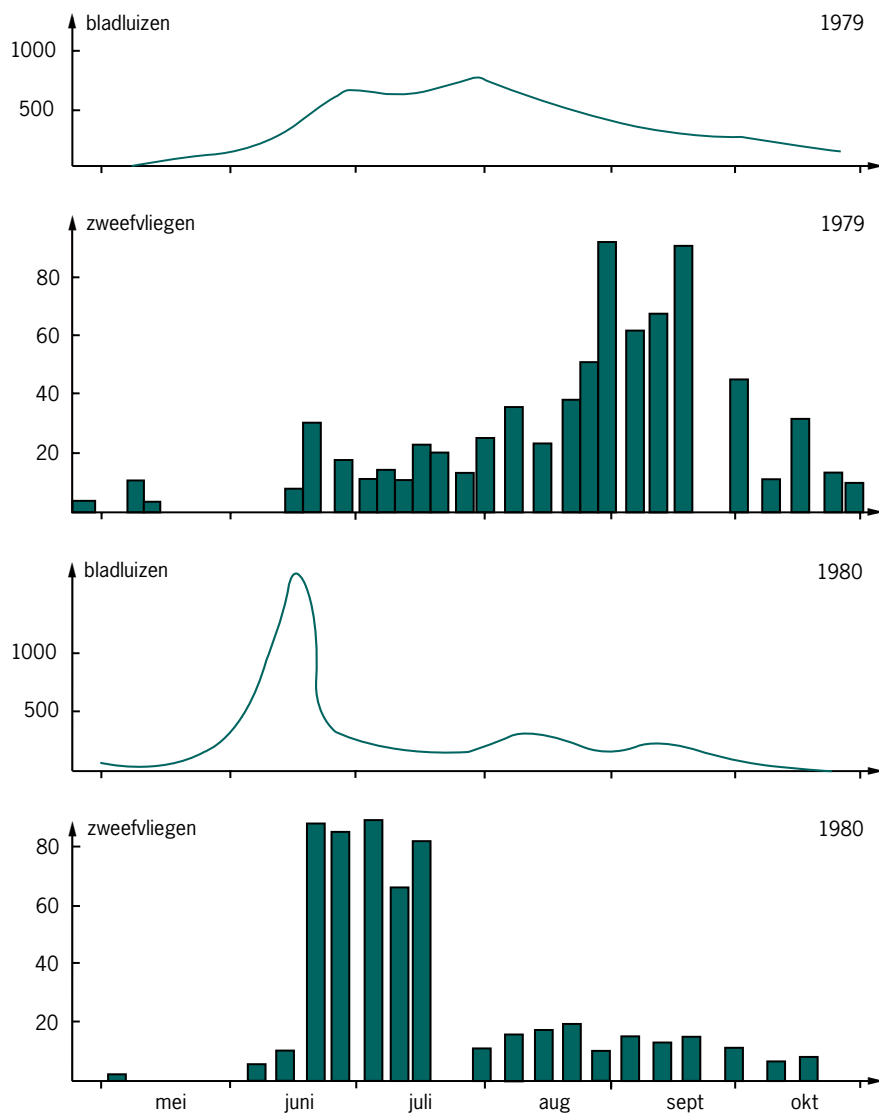
(a) Het vrouwtje legt haar eitjes in een bladluizenkolonie.

(b) De bladluizen betasten zo nu en dan een zweefvliegenei maar vormen hiervoor geen bedreiging.

(c, d, e) Zodra een larve uit het ei komt veroverf hij zijn eerste bladluis.

(f, g) Aan het eind van het derde larvestadium volgt de verpopping.

(h) Uiteindelijk komt er een zweefvlieg tevoorschijn.



Figuur 4
Aantalsontwikkeling van bladluizen (Lachnidae) en bladluis-etende zweefvlieglarven op jonge sparren in twee verschillende jaren in een bos in Duitsland. Pieken in de bladluispopulatie worden gevolgd door hoge aantallen zweefvlieglarven (naar Bastian 1986).

►►
Figuur 5
Epistrophe-larven vallen dankzij hun kleur en afgeplatte vorm niet op tussen de bladeren.

Onder laboratoriumomstandigheden blijken veel zweefvlieglarven overigens veel meer prooi-soorten te eten dan zij onder natuurlijke omstandigheden doen.

Zweefvliegen met bladluis-etende larven zijn er snel bij zodra zich een piek in het aantal bladluizen voordoet. Het zijn veelal zeer mobiele soorten, sommige vertonen zelfs migratiegedrag (zie paragraaf Migratie in hoofdstuk 3, pag. 36). Ze stemmen hun eileg zo af dat er kort na een bladluizenpiek doorgaans een piek in het aantal zweefvlieglarven optreedt (fig. 4). De dichtheid van zweefvlieglarven hangt aldus sterk samen met de dichtheid van de beschikbare prooien.

Bladluis-etende larven kunnen gedurende hun ontwikkeling vele honderden bladluizen verorberen. Samen met de larven van lieveheersbeestjes zijn het dan ook de meest invloedrijke bladluispredatoren (BASTIAN 1986). Bladluizen hebben een aantal verdedigingsmechanismen ontwikkeld om aan hun vijanden te ontkomen: ze maken gebruik van mieren die de vijanden weggagen, ze scheiden was af waardoor ze minder smakelijk zijn, ze leven onder de grond, of ze vormen gallen waarin ze een teruggetrokken bestaan leiden. Op hun beurt hebben zweefvliegen weer manieren ontwikkeld om deze verdediging op zijn minst gedeeltelijk te omzeilen. De be-

waking van bladluizen door mieren lijkt niet geheel effectief, want ook in een bewaakte bladluis-kolonie kunnen zweefvlieglarven toch vaak hun slag slaan. Mogelijk speelt het optillen van de prooi hierbij een rol, waardoor de alarmstoffen van de bladluizen de rest van de kolonie niet kunnen bereiken (ROTHERAY 1993). Zo gaan de zweefvlieglarven vrijwel ongestoord in een bladluis-kolonie op jacht. Ook was afscheidingen en gallen beschermen bladluizen niet volledig: sommige zweefvliegen zijn juist op dergelijke bladluisprooien gespecialiseerd. Zo heeft een aantal *Pipiza*-soorten zich toegelegd op bladluizen van het genus *Pemphigus* in gallen of van het genus *Schizoneura* in omgebogen bladeren. *Trichopsomyia flavitarsis* voedt zich uitsluitend met blad-vlooien (Psyllidae: *Livia juncorum*) die in zelfgemaakte gallen op russen leven.

Zoöfage larven worden in overeenkomst met hun prooien in alle vegetatielagen aangetroffen, van hoog in de bomen tot in de ondergrondse wortelzone. Sommige *Pipizella*-soorten leven van wortelluizen in de strooisellaag en aan de voet van planten komen *Melanostoma*- en *Platycheirus*-soorten voor. Van welke prooien deze laatste leven is niet bekend, maar verondersteld wordt dat ze naast bladluizen ook andere kleine diertjes op hun menu hebben staan (DZIOCK 2002, ROTHERAY 1993).

Bladluiseters zijn rijk vertegenwoordigd in de kruid- en struiklaag. Het gaat hier om de meest algemene Nederlandse soorten, zoals *Episyrphus balteatus*, *Eupeodes corollae*, *Scaeva pyrastris* en *Sphaerophoria scripta*. Ze hebben een breed prooispectrum aan bladluisachtigen, vaak met uitzondering van dopluizen en luizen met een wasafscheiding. In de boomlaag lijken meer gespecialiseerde soorten voor te komen, zoals *Epistrophe grossulariae* in esdoorn. *Melangyna cincta* heeft een voorkeur voor bladluizen op beuk, maar is ook gevonden op zomereik en esdoorn. De larven van *Chrysotoxum*, *Doros* en *Xanthogramma* hebben zich gespecialiseerd op bladluisachtigen die met mieren samenleven (zie paragraaf Geassocieerd met sociale Hymenoptera).

Bladluis-etende larven hebben, in tegenstelling tot larven met andere levenswijzen, vaak fraaie kleuren. Dit hangt samen met camouflages. Er zijn verschillende manieren waarop de larven gecamoufleerd zijn. Zo zijn er afgeplatte soorten die over bladeren kruipen, waarvan *Epistrophe* (fig. 5) een goed voorbeeld is. Er zijn groen-met-wit gestreepte jagers op naaldbomen, waarvan de witte lengtestrepen sterk overeenkomen met de lichte onderzijde van de naalden. Voorbeelden hiervan zijn *Parasyrphus punctulatus*, *P. vittiger* en *Scaeva pyrastris* (fig. 6). Een derde vorm van camouflage komt voor bij *Didea*- en *Dasyrphus*-larven. Deze gemarmerde, bruin-



**Figuur 6**

(a) Naaldboombewonende larve van *Scaeva pyrastri* met camouflerende lengtestrepen. (b) Dankzij speciaal ontwikkelde grijpporgaantjes aan het uiteinde van het lichaam zijn de larven van *Eupeodes*-soorten, zoals deze *E. luniger*, uitstekend in staat om zich langs dennennaalden en plantenstengels voort te bewegen. Dit exemplaar demonstreert zijn behendigheid op een speld.

met-zwarte larven vallen weg tegen de achtergrond van schors en takken, waar ze zich overdag schuilhouden. De laatste bekende camouflagevorm is die van larven die op vogelpoepjes lijken. Het beste voorbeeld hiervan is *Meligramma triangulifera* (fig. 7). Tenslotte zijn er nog de larven van *Baccha*, *Platycheirus* en *Syrphus* (fig. 8, 9, 10) (ROTHERAY 1986A, 1993), die bij geen van eerdergenoemde vormen kunnen worden ingedeeld, maar er tevens goed in slagen om onopvallend door het leven te gaan.

Terrestrisch saprofaag

Terrestrisch-saprofage (*sapros* = verrot; *fagein* = eten) zweefvlieglarven voeden zich met micro-organismen (bacteriën en schimmels) in rottend materiaal in terrestrische milieus. De grootste groep is te vinden in dode of zieke oude (delen van) bomen. Dit type larven wordt ook wel aangeduid met de term *saproxylisch* (*sapros* = verrot, *xylos* = hout). De dieren leven in sapstromen, diverse typen dood hout en rottingsholten, categorieën die hierna apart worden besproken en in tabel 1 afzonderlijk zijn genoemd. Drie *Volucella*-soorten die in nesten van hommels en wespen leven zijn in de tabel op grond van hun voedsel ingedeeld bij terrestrisch saprofaag (subgroep *hommell/wesp*), maar worden wegens hun unieke levenswijze apart behandeld in de paragraaf *Geasso-*

cieerd met sociale Hymenoptera. Een kleine groep overige terrestrisch-saprofage soorten, aangeduid met *Anders* in tabel 1, leeft in en van andere typen rottend materiaal, zoals bladafval en dode planten.

Sapstromen – Larven van *Brachyopa*, *Ceriana*, *Ferdinandea*, *Sphegina clunipes*, *Sphiximorpha subsessilis* en *Volucella inflata* leven in boomwonden met uitvloeiend sap (fig. 11). De sapstroom ontstaat bijvoorbeeld bij beschadiging van de bast of op plekken waar takken zijn afgebroken. Op de plek van de wond ontwikkelen zich suikerrijke sapstromen, die soms onder de schors doorlopen. In sommige gevallen zorgen bacteriën en andere micro-organismen ervoor dat de wond jarenlang blijft bestaan (ROTHERAY 1993). Het zijn waarschijnlijk deze micro-organismen waarmee de larven zich voeden. Uiteindelijk herstelt de boom zich meestal van de beschadigingen en dan stopt de sapstroom. Sapstromen kunnen ook worden veroorzaakt door insectenvraat. Een bekend voorbeeld hiervan is de wilgenhoutrups, die gedurende twee jaar onder de bast leeft. De sapstroom die daar het gevolg van is verspreidt een geitengeur, die de vlinder zijn Engelse naam geeft: goat moth. De sapstromen zijn meestal niet zichtbaar van buitenaf. Wel zijn ze op te

**Figuur 7**

De larve van *Meligramma triangulifera* lijkt op een vogelpoepje.

**Figuur 8**

Larve van *Baccha elongata* op springzaad.

**Figuur 9**

Larve van *Platycheirus scutatus* op een met algen begroeide boombast. De larve is hier goed gecamoufleerd.

**Figuur 10**

Syrphus-larve met bladluis als prooi.

Figuur 11

Voorbeelden van (a) een beuk en (b) Amerikaanse eik met wonden in de bast met uitvloeiend sap. In dergelijke sapstromen zijn vaak *Brachyopa*-larven te vinden en soms ook larven van andere genera.

**Figuur 12**

Rottende boomstammen vormen vormt een geschikte leefomgeving voor de larven van onder andere *Chalcosyrphus*-soorten.

Figuur 13

Larven van *Criorhina*-, *Temnostoma*- en *Xylota*-soorten beschouwen rottende boomstronken en bijbehorende rottende ondergrondse wortels als een goede plek om te leven.

sporen aan de hand van driehoekige plekken onderaan de boomstam waar de schors ontbreekt. In deze sapstromen zijn larven gevonden van *Brachyopa*, *Ferdinandea*, *Xylota* en *Volucella inflata*. De snuitkever *Hylobius abietis* veroorzaakt sapstromen onder de bast van naaldbomen. Hieruit is onder andere de larve bekend van *Xylota jakutorum* (ROTHERAY 1993).

Sapstromen komen bij veel verschillende boomsoorten voor. Hoewel zweefvlieglarven geen voorkeur lijken te hebben, is er wel een duidelijk onderscheid tussen loof- en naaldbomen. Veel soorten die zich in sapstromen op loofbomen ontwikkelen (bijvoorbeeld *Brachyopa bicolor* en *Ferdinandea cuprea*), worden niet in sapstromen op naaldbomen aangetroffen. Ook het omgekeerde komt voor, bijvoorbeeld bij *Brachyopa testacea* en *Xylota jakutorum*. Enkele soorten zijn zowel op loof- als naaldbomen gevonden, bijvoorbeeld *Brachyopa dorsata*, *B. pilosa* en *B. scutellaris*. Het vermoeden bestaat dat veel soorten bij een beperkt aanbod genoeg nemen met de bomen die beschikbaar zijn.

Dood hout – Sommige terrestrisch-saprofage zweefvlieglarven zijn te vinden in het natte rottende hout van grote afgebroken takken, dode stammen (fig. 12), stronken (fig. 13), dode boomwortels of onder schors. Overigens is de benaming ‘dood hout’ hier enigszins misleidend, omdat deze boomdelen ook bij levende oude bomen zijn aan te treffen (ROTHERAY 1993).

De soortensamenstelling van zweefvlieglarven hangt af van het stadium waarin het rottingsproces zich bevindt. Als eerste komen de larven van *Brachyopa*, *Chalcosyrphus* en *Sphegina*. Zij voeden zich met de dikke natte laag die zich uit het sap onder de schors vormt zodra bomen sterven of grote takken afbreken. Wanneer de schors openbarst droogt deze voedselbron op. Dan is het de beurt aan *Temnostoma*-larven, die in het hout zelf gaan leven. Ze hebben vochtig en zachter wordend maar toch stevig kernhout nodig, dat pas enkele jaren na de dood van de boom of tak ontstaat. De *Temnostoma*-larven zijn uitstekend toegerust om tunnels te maken. Ze hebben een compacte, gespierde lichaamsbouw met grote haken op



**Figuur 14**

(a, b) *Temnostoma*-larven leven in dood hout met een stevige structuur. Met hun gedrongen lichaamsbouw en dankzij de grote haken op hun thorax (het deel waaruit later het borststuk van de volwassen vlieg voortkomt) zijn ze uitstekend toegerust om zich hier een weg doorheen te banen.

(c, d) *Criorhina*-larven leven in dood hout dat vrij nat en zacht is. Ze hebben minder sterk ontwikkelde thoraxspieren en thoraxhaken dan de *Temnostoma*-larven en een minder compacte lichaamsbouw.

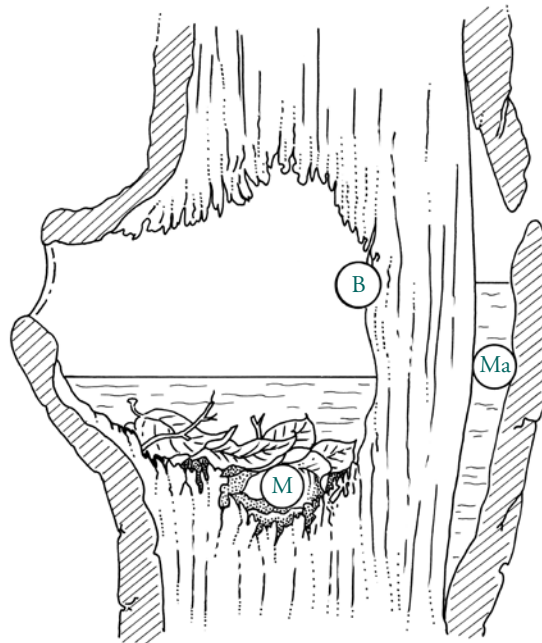
hun thorax, waarmee ze zich een weg door het natte hout raspen (fig. 14a, b - zie ook de figuur bij de soortbeschrijving van *Temnostoma vespiforme*). De larven voeden zich met micro-organismen die in het hout leven. Wanneer het kernhout zachter is geworden, bieden dode bomen en takken een geschikte leefomgeving voor de larven van *Criorhina*, *Spilomyia* en *Xylota*. Van deze drie hebben *Criorhina*-larven de meest ontwikkelde thoraxspieren en -haken (fig. 14c, d), hoewel minder sterk dan bij *Temnostoma*. *Criorhina*-soorten zijn op de grens tussen hard en zacht kernhout te vinden. *Spilomyia*-larven hebben nog minder sterk ontwikkelde haken op de thorax (ROTHERAY

1993, ROTHERAY & STUKE 1998, J. VAN STEENIS 2000) en leven in stukken hout die al uiteen beginnen te vallen.

Rottingsholten – Als er een tak van een boom afbreekt en het kernhout op de plaats van de breuk wegrot, kan een holte ontstaan. In de holte hopen zich water en bladafval op, waardoor het hout gaat rotten. Zo ontstaat een rottingsholte (fig. 15, 16), die in de loop van de jaren steeds dieper wordt. Naarmate de bomen ouder worden ontstaan steeds meer van dit soort microbiotopen. Daaronder worden tevens holten en kuiltjes gerekend die in vermolmd takoksels (fig. 17) en in wortels voorkomen.



Figuur 15
Berk met rottingsholte.



Figuur 16
Schematische weergave van een boomstam met verschillende microbiotopen waarin zweefvlieglarven leven. Onderin leven *Myathropa*-larven (M) en langs de achterwand kunnen *Brachyopa*-larven (B) voorkomen. Aan de andere kant van de stam is een natte ruimte achter de schors aanwezig, die toegankelijk is via een spleet. Hier is het mogelijk om *Chalcosyrphus*- en *Myolepta*-larven (Ma) aan te treffen (naar SPEIGHT 1989).

Figuur 17

Takoksel van een den met daarin een rottingsholte. Hier werden zeven larven van *Callicera rufa* gevonden.

**Figuur 18**

Open rottingsholte met regenwater. Hier verstopten zich larven van *Myathropa florea* tussen de rottende bladeren. Ze verraden hun aanwezigheid met hun lange lichtgekleurde adembuizen die tot aan het wateroppervlak reiken (aangegeven met cirkels).

**Figuur 19**

Larve van *Myathropa florea* met een lange, telescopisch uitschuifbare adembuis.

Figuur 20

Larve van *Callicera rufa* met een korte adembuis.



een rottingsholte, die het natte gedeelte onderin van de buitenlucht scheidt. In dit geval, en in het geval dat een holte alleen aan de zijkant open is, stroomt er minder regenwater naar binnen. Hier is de kans om bijzonderheden zoals *Brachypalpus*, *Mallota*, *Myolepta* en *Pocota* aan te treffen. Hierbij speelt wellicht ook de geringe lichtval een rol, of de instroom van boomsap en de aanwezigheid van bepaalde schimmels.

In het algemeen geldt dat hoe meer rottende houtresten en boomsappen er in de holte aanwezig zijn, hoe meer zeldzame soorten erin voorkomen (ROTHERAY 1993, SCHMID 1996A).

Anders – Een beperkt aantal terrestrische saprofagen is minder of geheel niet aan bomen gebonden. Zo komen de larven van *Xylota segnis* weliswaar in sapstromen en onder schors voor, maar worden ze ook in ander rottend materiaal aangetroffen, zoals rottende aardappels (ROTHERAY 1993). *Syrretta pipiens* leeft op uiteenlopende plekken met rottend plantaardig materiaal, zoals in bladafval, compost en zelfs in mest (RÖDER 1990, ROTHERAY 1993). *Rhingia campestris* is een specialist die in koeienvlaaien leeft. Ook in het genus *Neosasia* zijn grensgevallen te vinden tussen terrestrische en semi-aquatische saprofagen. Zo leeft *N. podagrica* onder andere in modder en compost.

(Semi-)aquatisch saprofaag

Onder de (semi-)aquatisch-saprofage larven vallen de soorten die in uiteenlopende aquatische of modderige omstandigheden leven. Net als terrestrisch-saprofage larven voeden zij zich met micro-organismen, vermoedelijk vooral bacteriën. Het verschil tussen de twee ecologische groepen is dat (semi-)aquatische larven in meer of mindere mate met waterige habitats geassocieerd zijn en niet met bijvoorbeeld dood hout, maar het onderscheid is niet altijd even duidelijk. Zo leven *Chalcosyrphus eunotus* en enkele andere soorten Xylotini in dood hout dat in het water ligt. Omdat het substraat terrestrisch is worden deze soorten toch bij de terrestrisch-saprofagen gerekend. Op een enkele uitzondering na gaat het in alle gevallen om zoetwater. Alleen de larven van *Eristalinus aeneus* en *Lejops vittatus* komen in brakwater voor.

De larven met de meest aquatische levenswijze behoren tot de groep van de Eristalini (*Eristalis*, *Helophilus* en verwanten). Zij hebben een sterk verlengd anaalsegment (tot meer dan 10 cm!) dat de functie van adembuis heeft. Door de buis via het wateroppervlak in de lucht te steken, kunnen de larven ademen terwijl ze zelf onder water zitten (fig.



2d, zie ook fig. 18 en 19). Vanwege de vorm van hun adem-buis staan de larven ook wel bekend als *rattenstaartlarven* of *rotjes* (waarbij de adembuis gezien moet worden als de lont van het gelijknamige vuurwerk). Er zijn ook larven die onder water tussen de bladscheden van water- en moerasplanten leven. Voorbeelden hiervan zijn *Anasimyia*- en *Parbelophilus*-larven, die tussen lisdoddebladeren leven en eveneens een lange adembuis hebben.

Larven die dicht onder de oppervlakte te vinden zijn, zoals die van de genera *Chrysogaster*, *Lejogaster*, *Neoscias* en *Orthonevra*, hebben een kortere flexibele adembuis (MAIBACH ET AL. 1994A). Deze larven worden op natte, ondiepe plekken met rottend organisch materiaal gevonden.

De larven van *Melanogaster*-soorten hebben een sterk gechitiniseerd, stekelachtig anaalsegment waarin zich de ademhalingsbuisjes bevinden. Door het anaalsegment in de stengels van waterplanten zoals liesgras te steken kunnen ze via de luchtkanalen in de plantenstengels ademen. Met deze techniek kunnen de larven zelf onder water blijven (MAIBACH ET AL. 1994A, VARLEY 1937).

De biotopen van (semi-)aquatisch-saprofagen variëren sterk in voedselrijkdom. In matig voedselarme moerassen in laag- en hoogvenen komt een beperkte groep soorten voor, waaronder *Anasimyia lunulata*, *Orthonevra geniculata*, *Parbelophilus consimilis* en *Sericomyia lappona*. In meer voedselrijk water leeft een grotere groep, zoals diverse *Anasimyia*-, *Eristalis*-, *Helophilus*- en *Lejogaster*-soorten. Tenslotte is er een kleine groep die van extreem voedselrijke plekken houdt. Een karakteristiek voorbeeld is *Eristalis tenax*, waarvan de larven in gierputten en mestopslag worden aangetroffen.

Fytofaag en fungifaag

Fytofagen en fungifagen voeden zich respectievelijk met planten en paddenstoelen. *Eumerus funeralis*, *E. strigatus* en *Merodon equestris* kunnen schade veroorzaken aan land- en tuinbouwgewassen en *Cheilosia caerulescens* en *C. semifasciata* beschadigen soms tuinplanten. De volgende categorieën worden onderscheiden.

Bloembolleneters – De larven van de meeste *Portevinia*-, *Eumerus*- en *Merodon*-soorten leven in de bollen van een-zaadlobbige planten. Van bepaalde *Eumerus*-soorten zijn de larven gevonden in de wortels of knollen van twee-zaadlobbige planten, zoals schermbloemen en aardappels. Met chitinestekels maken ze de bollen kapot, waarna ze het vloeibare plantenmateriaal tot zich nemen.

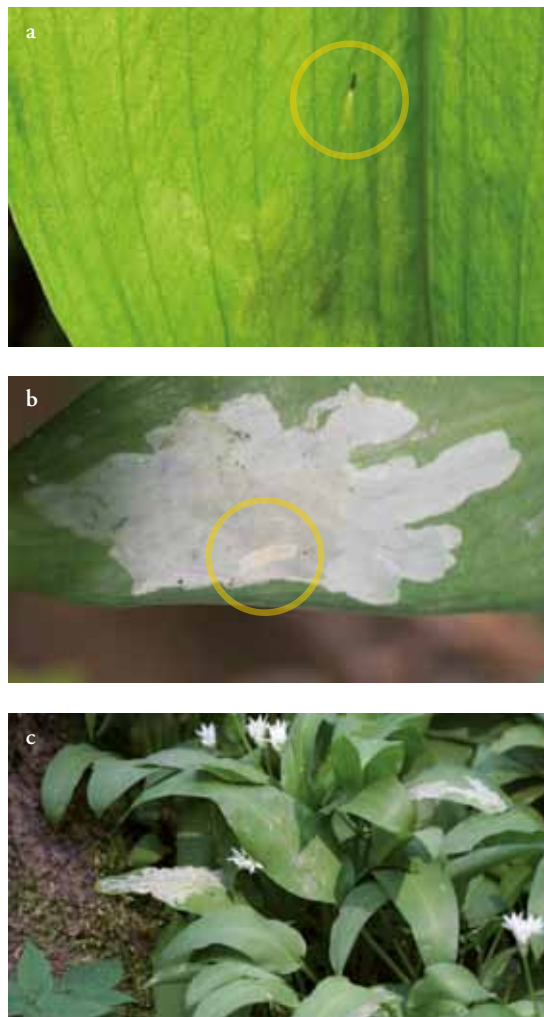
Bladmineerders – Drie Nederlandse *Cheilosia*-soorten mineren als larve in bladeren. Dit zijn *Cheilosia caerulescens* (in *Sempervivum*-soorten zoals huislook), *C. fasciata* (in daslook; fig. 21) en *C. semifasciata* (in hemelsleutel en rotsnavelkruid). Hiervan leeft *C. fasciata* uitsluitend in één plantensoort (monofaag), terwijl de andere twee soorten iets minder kieskeurig zijn (oligofaag).

Wortel- en stengelbewoners – De larven van de meeste *Cheilosia*-soorten leven in wortels en stengels van een groot aantal plantensoorten, waaronder opvallend veel schermbloemen en composieten. Een volledig overzicht hiervan

wordt bij de beschrijving van het genus gegeven in hoofdstuk 10. De compact gebouwde larven van *Cheilosia* (fig. 22) vermorzelen het plantenmateriaal met hun kaken, waarna ze de vloeibare materie tot zich nemen. Hiermee beïnvloeden ze de groeivorm van de plant. Een aantal soorten (bijvoorbeeld *C. grossa*) gaat het uitgroei-en van de hoofdstengel tegen, waardoor de plant zijstengels gaat maken (*meerstengeligheid*). De larven van *C. psilophthalma* en *C. urbana* verhinderen bij muizenoor-tje dat deze tot bloei komt (GROSSKOPF ET AL. 2002, pers. obs. J. van Steenis).

Binnen de groep van de wortel- en stengelbewoners bestaan verschillende gradaties in specialisatie. Er zijn mono- en oligofage soorten, die maar van één plantensoort of -genus leven, en polyfage soorten, die in een groot aantal plantensoorten, -genera en zelfs bij verschillende plantenfamilies kunnen voorkomen.

Het aantal monofage soorten is beperkt. Voorbeelden zijn *Cheilosia chloris* (in moesdistel) en *C. fraterna* (in kale jonker). Een groot aantal soorten is oligofaag en leeft van de planten die tot één genus (soms twee nauw verwante genera) behoren. Voedselplanten van oligofage soorten zijn verspreid over een groot aantal plantenfamilies, van boterbloemen tot helmkruiden. Het meest komen ze echter bij composieten voor. Opvallend is dat distels (*Cirsium* en *Carduus*) diverse oligofage *Cheilosia*-soorten



Figuur 21

(a) Blad van daslook met een zeer jonge *Cheilosia fasciata*-larve.
(b, c) Karakteristiek vraatpatroon van *Cheilosia fasciata*-larven in daslook. In figuur 21b is de larve zichtbaar als langwerpig geelwitte vlek.

Figuur 22

Cheilosia-larven, zoals deze *Cheilosia grossa*, zijn compact gebouwd en hebben stevige kaken, waarmee ze plantenweefsel vermalen.

**Figuur 23**

Volgroeide larven van *Microdon analis* kruipen naar de buitenrand van het mierenest (in dit geval onder schors van een dode boomstam) waarin zij opgroeien, om daar te verpoppen.

**Figuur 24**

Groot hoefblad met daarin aangegeven welke *Cheilosia*-larven zich in welke delen ontwikkelen (naar Stuke & Claussen 2000). De plaats van de eileg is aangegeven met een doorgetrokken pijl, de plek waar de larve zich ontwikkelt met een gestippelde pijl, de plek waar de larve overwintert met een gestreepte pijl.

Cheilosia canicularis: de eieren worden laat in de zomer gelegd op verschillende structuren (zoals droge bladeren of stukjes hout) in de directe nabijheid van jonge 'spruiten' van bloeistengels. De larve ontwikkelt zich in het najaar in de jonge bloeischeuten, waarna hij vermoedelijk in de strooisellaag overwintert, om daar in het volgende voorjaar te verpoppen.

Cheilosia himantopus: de eieren worden in het voorjaar gelegd op de bladstengel. De larve ontwikkelt zich in de zomer in de bladstengel en brengt de winter door in de wortelstok. Verpopping vindt plaats in het volgende voorjaar.

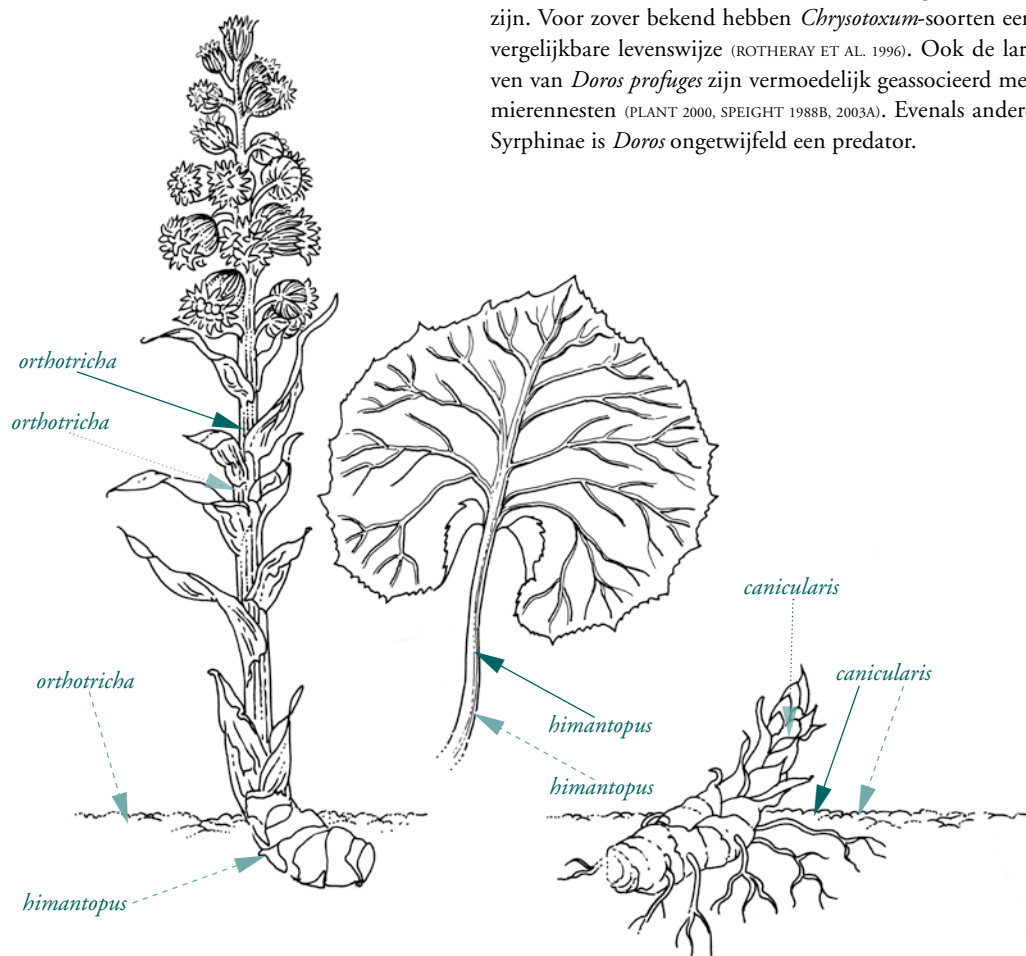
Cheilosia orthotricha (niet bekend uit Nederland): de eieren worden in het voorjaar gelegd op de bloeischeuten, waarin de larve zich in het voorjaar ontwikkelt. De zomer en de winter worden vermoedelijk als volgroeide larve in de strooisellaag doorgebracht, waarna deze in het voorjaar verpopt.

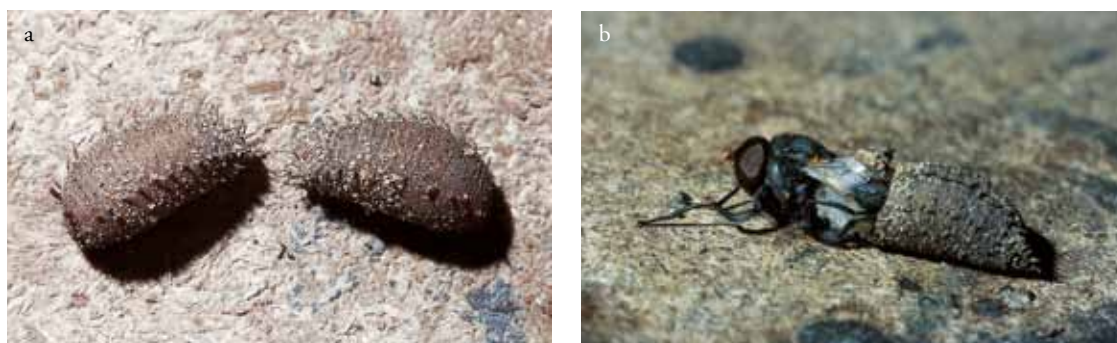
kennen, zoals *C. albipila*, *C. fraterna* en *C. grossa*. Slechts twee wortel- en stengelbewonende *Cheilosia*-soorten verdienen het predikaat 'polyfaag': *C. pagana* ontwikkelt zich in uiteenlopende genera van schermbloemen en *C. vernalis* in uiteenlopende genera van composieten. Sommige nauwverwante soorten ontwikkelen zich in dezelfde plantensoort, maar hebben zich gespecialiseerd in verschillende delen van de plant. *Cheilosia canicularis*, *C. himantopus* en *C. orthotricha* (VUJIC & CLAUSSEN 1994) leven alle drie in groot hoefblad maar prefereren ieder verschillende delen (fig. 24). Iets dergelijks komt voor bij *C. psilophthalma* en *C. urbana* in muizenootje. Een ander voorbeeld is het drietal *C. grossa*, *C. albipila* en *C. cynocephala*: de eerste leeft in de rozet van distels, de tweede in de stengel en de laatstgenoemde in de bloeistengel ervan (STUKE 2000A).

Paddenstoelers – Een klein aantal *Cheilosia*-soorten heeft zich op paddenstoelen gespecialiseerd, namelijk *C. longula*, *C. scutellata* en *C. soror*. Ze leven in de vruchtlichamen van diverse soorten boleten, soms in andere grote plaatjeszwammen. Voor een overzicht wordt verwezen naar de beschrijving van het genus (hoofdstuk 10).

Geassocieerd met sociale Hymenoptera

Een klein aantal soorten leeft in nesten van mieren, hommels en sociale wespen (Hymenoptera). Dit zijn de zoöfage larven van *Chrysotoxum*, *Doros*, *Microdon*, *Xanthogramma* en *Volucella inanis* en de saprofage larven van drie andere *Volucella*-soorten. De larven van *Microdon* (fig. 23), die op naaktslakken lijken, leven in mierennesten. Daar voeden zij zich met eieren, larven en poppen (BARR 1995, DONISTHORPE 1927, ROTHERAY 1993). Ook *Xanthogramma*-larven leven in mierennesten. In plaats van zich met het mierenbroed te voeden, eten ze wortelluizen die met de mieren geassocieerd zijn. Voor zover bekend hebben *Chrysotoxum*-soorten een vergelijkbare levenswijze (ROTHERAY ET AL. 1996). Ook de larven van *Doros profuges* zijn vermoedelijk geassocieerd met mierennesten (PLANT 2000, SPEIGHT 1988B, 2003A). Evenals andere Syrphinae is *Doros* ongetwijfeld een predator.





Figuur 25
(a) Poppen van *Volucella pellucens*.
(b) Een volwassen *Volucella pellucens* kruipt uit de pop

De larven van *Volucella inanis*, *V. pellucens* (fig. 25) en *V. zonaria* leven in nesten van sociale wespen. De laatste twee soorten zijn saprofaag en voeden zich onderin het nest met afval en dode wespenlarven. De larve van *Volucella inanis* heeft een voor Nederlandse soorten unieke, parasitaire levenswijze. Hij leeft in een wespenraat en voedt zich gedurende de eerste twee stadia van zijn leven met afscheidingen van een wespenlarve. In het derde - en tevens laatste - stadium zuigt de zweefvlieglarve de wespenlarve leeg. *Volucella bombylans* tenslotte ontwikkelt zich in nesten van diverse soorten hommels, waar de larve leeft van afval en dode hommellarven.

Pop

Wanneer een larve na twee vervellingen in het derde stadium is aangekomen, sluit hij dit af door te gaan verpoppen. Bij sommige zweefvliegen treedt in het popstadium een rustperiode (*diapauze*) op, meestal gedurende de winter (zie paragraaf Levenscyclus, pag. 55). In dat geval duurt de popfase tot wel tweehonderd dagen (DUŠEK & LÁSKA 1974A). Als in een ander stadium wordt overwinterd duurt het popstadium doorgaans 7-12 dagen, afhankelijk van temperatuur en luchtvochtigheid. Hoe warmer en vochtiger, hoe sneller de ontwikkeling. Bij *Eupeodes corollae* en *E. luniger* is vastgesteld dat de ontwikkeling van de pop stopt wanneer het kouder is dan 4°C (DUŠEK & LÁSKA 1974A). Voor deze soorten kan op grond van een optelsom van de gemiddelde temperaturen van de dagen waarop het warmer is dan 4°C worden voorspeld wanneer de zweefvlieg uit de pop komt.

Waar de verpopping plaatsvindt hangt samen met de plek waar de larven leven. Plantenetende larven en een aantal saprofage larven verpoppen doorgaans in de grond. De planteneters verlaten hiervoor de planten en zoeken een plekje in de bodem naast de plant. De meeste terrestrisch-saprofage larven die in bomen leven verpoppen in de buurt van 'hun' boom op beschutte droge plekjes. Zo kruipen larven van bijvoorbeeld *Chalcosyrphus* bij het verpoppen onder de bast. Larven die in rottingsholten leven waarin water staat verpoppen boven het waterniveau. In of langs het water levende saprofage larven verpoppen buiten het water in de grond of in de strooisellaag. Uitzondering hierop vormen larven van *Parhelophilus* en *Anasimyia*, die vlak boven het wateroppervlak verpoppen tussen de bladscheden van lisdodde. Verschillende zoöfage larven verpoppen op de planten waarop hun prooiën leven. Ze zoeken een plekje op de bast, op de stengel of onder een blad. De pop van zoöfage soorten heeft vaak een karakteristieke druppelvorm (fig. 3, 26). Soorten van de zoöfage genera

Epistrophe en *Parasyrphus* verpoppen hoofdzakelijk in de strooisellaag, terwijl soorten van de eveneens zoöfage genera *Episyrphus* en *Eupeodes* vaak op bladeren en stengels in de vegetatie verpoppen.

Larven die in nesten van wespen, hommels en mieren leven moeten ervoor zorgen dat het verpoppen en uitkomen van de pop veilig verloopt zonder te worden aangevallen of opgegeten. Hiertoe verpoppen de larven van *Microdon* bijvoorbeeld aan de rand van of net buiten het mierenest, hoewel dit niet altijd een garantie is dat de vliegen bij het uitkomen van de pop niet worden aangevallen (pers. obs. W. Renema). *Volucella*-larven verlaten het nest en verpoppen in de omliggende bodem (RUPP 1989).

PREDATIE EN ANDERE DOODSOORZAKEN

Predatie

Hoewel er geen gegevens over bekend zijn, is het waarschijnlijk dat de eitjes van zweefvliegen door diverse insecten en andere ongewervelden worden gegeten. Gevallen van kannibalisme zijn waargenomen bij zweefvliegen met bladluisetende larven. Als er weinig bladluizen zijn, nemen

ZWEEFVLIEGLARVEN ALS BESTRIJDERS

Zweefvliegen met bladluisetende larven staan al geruime tijd in de belangstelling van de tuinbouw. Ze kunnen worden ingezet voor de biologische bestrijding van bladluizen, met name in kassen. De bevruchte vrouwtjes zetten eieren op de planten af en vervolgens gaan de uitgekomen larven de bladluizen te lijf (PINEDA & GARCÍA 2005). Een Nederlands bedrijf (Koppert bv) biedt de poppen van *Episyrphus balteatus* voor dit doel te koop aan. In tegenstelling tot lieveheersbeestjes is er nog geen sprake van grootschalig gebruik van zweefvliegen voor bladluisbestrijding. In mediterrane landen zijn vanwege het klimaat de kassen aan de zijkanen open, wat het onmogelijk maakt om zweefvliegen te gebruiken omdat ze meteen wegvliegen. Daarom richten gewastelers zich hier op het aantrekkelijk maken van de omgeving van de kassen voor zweefvliegen, bijvoorbeeld door de aanleg van stroken bloeiende planten en heggen (CHANEY ET AL. 2005, PINEDA & GARCÍA 2005).

Behalve bladluisetende larven zouden ook sommige plantenetende soorten bruikbaar kunnen zijn als biologische bestrijders. Zo is de larve van *Cheilosia grossa* in Noord-Amerika ingevoerd om daar de knikkende distel terug te dringen, een geïntroduceerde soort die er in landbouwgebieden een plaag vormt (RIZZA ET AL. 1988). *Cheilosia psilophthalma* en *C. urbana* worden geacht in staat te zijn om in Nieuw-Zeeland geïntroduceerde en plaagvormende *Hieracium*-soorten zoals havikskruid te bestrijden (GROSSKOPF ET AL. 2002). Voor zover bekend is tot dusver alleen *Cheilosia grossa* (onder de naam *C. corydon* (HARRIS, 1780)) daadwerkelijk geïntroduceerd. De toepassing van biologische bestrijding is niet geheel zonder gevaar; doorgaans is het effect op de lokale flora en fauna onbekend. Zo is het mogelijk dat inheemse lieveheersbeestjes te lijden hebben onder de concurrentie met het in Nederland geïntroduceerde veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje *Harmonia axyridis* (CUPPEN ET AL. 2004). Zulke effecten zijn ook denkbaar bij introductie van uitheemse zweefvliegensoorten.

Figuur 26

Pop van *Eupeodes corollae* aan de onderzijde van een blad.



de larven soms hun toevlucht tot het verorberen van eieren of kleine larven van hun eigen soort. Zelfs op een dieet van uitsluitend soortgenoten kan een zweefvlieglarve zich tot imago ontwikkelen (BRANQUART ET AL. 1997).

Over predatie op larven bestaat maar weinig informatie. De larven van bladluiseters zijn vermoedelijk kwetsbaarder dan de larven met een meer verborgen bestaan, zoals degene die in rottend hout of in planten leven. Doorgaans hebben bovengronds levende larven dan ook een goede schutkleur (zie paragraaf over zoöfage larven; fig. 5-9) of zijn ze alleen 's nachts actief.

Zichtjagers zoals vogels zijn de meest waarschijnlijke predatoren (ROTHERAY 1986A). Bladluisetende larven hebben ook te lijden van mieren. De mieren leven van de nectar-achtige uitscheiding (*honingdauw*) van bladluizen en zien de zweefvlieglarven als concurrent. Ze slepen met elkaar de larven weg, wat niet altijd gemakkelijk gaat omdat sommige larven een slijm afscheiden dat aan de pootjes van de mieren plakt (BASTIAN 1986). Voor predatie op (semi-)aquatische larven geldt dat deze wellicht worden gegeten door insecten(larven) en vissen.

Parasitoïde wespen

Je kunt ze zien lopen over stengels en bladeren, rusteloos wiebelend met de antennen; zo nu en dan maken ze een korte vlucht, om hun zoektocht direct weer voort te zetten op een andere stengel of een ander blad. Dit zijn vrouwelijke sluipwespen, op zoek naar een slachtoffer om hun eitjes in te

Figuur 27

Een sluipwespvrouwtje steekt met haar legboor in een zweefvlieglarve om er een ei in te leggen.



leggen. Vele soorten wespen uit zeer uiteenlopende wespen-families hebben het op zweefvliegen gemunt (VAN ACHTERBERG 1982, ROTHERAY 1984). Dit geldt in het bijzonder voor de 'echte' sluipwespen (Ichneumonidae, met name de subfamilie Diplazontinae) en bronswespen uit de familie Encyrtidae (Chalcidoidea). Ook onder de schildwespen (Braconidae) en galwespen (Cynipoidea: Aspiceratidae en Figitidae) zijn er soorten die op zweefvlieglarven of -poppen parasiteren. De invloed van parasitoïde wespen op zweefvliegpopulaties is soms groot: het kan voorkomen dat de helft van de larven is geparasiteerd (BOMBOSCH 1963). Het verschil tussen parasitoïden en parasieten is dat parasieten hun gastheer in leven laten, terwijl parasitoïden uiteindelijk de dood van hun gastheer veroorzaken (PEETERS ET AL. 2004).

Vrouwelijke sluipwespen zijn een bedreiging voor verschillende levensstadia van de zweefvliegen. Veel soorten leggen hun eitjes in de larven of poppen, maar er zijn er ook die dat in de eieren doen (ROTHERAY 1981). De larven van de wesp leven in de gastheer, waarmee zij zich voeden. De gastheer leeft vaak nog lange tijd door, maar sterft voordat hij het volwassen stadium bereikt. Geparasiteerde eieren of larven ontwikkelen niet tot volwassen zweefvlieg. Over het algemeen ontwikkelen geparasiteerde larven zich op een normale manier. Pas in de popfase gaat het mis, wat vaak is te zien aan de afwijkende, vaak donkere of juist ongewoon doorzichtige kleur van de pop (BASTIAN 1986, pers. obs. M. Reemer). Afhankelijk van de wespensoort komen er een tot zelfs tientallen wespen uit een zweefvliegenpop. Wanneer het om meerdere wespen gaat wordt van *gregair parasitisme* gesproken (naar het Latijnse woord *gregis*, wat kudde betekent). Doorgaans komen de zweefvliegen uit niet geparasiteerde poppen eerder uit dan de sluipwespen (pers. obs. M. Reemer, J. van Steenis). Zo krijgen de vliegen de kans om zich voort te planten en heeft de nieuwe generatie sluipwespen de beschikking over nieuwe larven.

De wespen vinden hun gastheer aan de hand van zijn geur, die ze waarnemen met hun antennen (vandaar het voortdurende gewiebel hiermee). Kleur, vorm, textuur en gedrag van de larve zijn voor de sluipwesp niet belangrijk (ROTHERAY 1981). Zodra het slachtoffer is gevonden, gaat het vrouwtje vaak direct tot de eileg over en steekt met haar legboor in de larve (fig. 27). Als reactie hierop richt de larve zich op en buigt zich naar zijn vijand, terwijl hij via zijn mondelen sappen afscheidt, die vermoedelijk een afschrikkende werking hebben. Een andere vorm van verweer is een ontsnapingspoging. De larve trekt zich in dit geval samen tot een halvemaanvorm en laat zich al rollend vallen. Vaak mislukken deze afweermechanismen en slaagt de wesp erin om een of meer eieren in het lichaam te leggen. Sommige soorten gebruiken hiervoor de achterzijde van het lichaam van de zweefvlieglarve, andere de voorzijde, vlak achter de kop. Er zijn sluipwespen die de eitjes in de lichaamsholte van de larve leggen, andere doen dit in een zenuwknop (ROTHERAY 1981).

Uit de literatuur blijkt dat vooral zweefvliegensoorten met bladluisetende larven ten prooi vallen aan parasitoïde wespen. Deze larven en poppen zijn gemakkelijker door de wespen op te sporen dan bijvoorbeeld die van in plantestengels, modder of rottend hout levende soorten. Het relatieve zoekgemak geldt echter eveneens voor onderzoekers

van zweefvlieglarven, waardoor wellicht de tot nu toe bekende informatie een vertekend beeld geeft. Daarnaast hebben bladluisetende larven wegens hun toepasbaarheid in de biologische bestrijding onevenredig veel aandacht gekregen (zie kader Zweefvlieglarven als bestrijders, pag. 53). Voor overzichten van de talloze relaties die tussen bladluisetende zweefvliegen en wespen bekend zijn wordt verwezen naar Barkemeyer (1994), Dušek et al. (1979) en Rotheray (1984).

Ook van soorten die zich niet met bladluizen voeden zijn gevallen van parasitisme door sluip- en schildwespen bekend (tabel 2). Zelfs larven van *Temnostoma* en *Ferdinandea*, die respectievelijk diep in houtmolen en in sapstromen leven, ontkomen niet aan parasitoïde wespen.

Sommige wespensoorten parasiteren op meerdere zweefvliegensoorten met eenzelfde levenswijze. Zo werd de sluipwesp *Phygadeuon fraternae* gekweekt uit larven van vier verschillende *Cheilosia*-soorten die alle in distels leven. Een vergelijkbare relatie bestaat tussen *Rhembobius quadrispinus* en de aquatische larven van *Eristalis*- en *Eristalinus*-soorten (HORSTMANN 2000). Het hoeft echter niet in alle gevallen om larven van nauw verwante soorten te gaan. De sluipwesp *Ethelurgus vulnerator* werd bijvoorbeeld gekweekt uit zweefvlieglarven van verschillende tribus, namelijk *Myathropa florea* (Eristalini) en *Pocota personata* (Xylotini) (HORSTMANN 2000). Hier lijkt dus vooral de levenswijze van de gastheer bepalend.

Van de meeste soorten zweefvliegen zijn sluipwespen bekend, maar hier valt nog veel te ontdekken. Dit blijkt onder meer uit de zeer recente beschrijvingen van tot dan toe onbekende wespensoorten die uit zweefvliegen zijn gekweekt, zoals een schildwesp op *Parhelophilus versicolor* (VAN ACHTERBERG 1998) en een sluipwesp op *Cheilosia longula* (ROTHERAY 1990C). Mocht er bij het kweken van zweefvlieglarven (zie hoofdstuk 8) onverwachts een sluipwesp uit de pop kruijen, dan loont het zeker de moeite om deze te verzamelen. Het is niet onwaarschijnlijk dat het om een nog onbekende parasitoïde relatie gaat en het zou zelfs een onbeschreven wespensoort kunnen zijn.

Voedselgebrek

Bij bladluisetende soorten kan een bladluizenkolonie te klein zijn om de larve van voedsel te voorzien. Toch is bekend dat zowel bij deze als bij houtbewonende soorten de larven zich ondanks voedseltekort kunnen verpoppen, wat vaak resulteert in kleinere vliegen dan normaal. Of deze 'ondermaatse' vliegen in staat zijn om zich voort te planten is niet bekend.

Weersomstandigheden

Larven zijn veel toleranter voor een lage temperatuur dan volwassen zweefvliegen. Bevriezing lijkt bij verschillende soorten geen probleem te zijn, zowel tijdens de periode dat ze in diapauze zijn als tijdens hun actieve leven. Zo doormaan de larven van *Syrphus ribesii* onder laboratoriumomstandigheden een temperatuur van -35°C (HART & BALE 1998). In de winter zorgt vochtig, warm weer bij veel soorten voor een grotere sterfte onder de larven dan koud vriesweer. Ook bij het kweken van zweefvlieglarven (zie hoofdstuk 9) is de ongunstige invloed van vocht bekend,

Gastheer (zweefvliegen)	Parasiet (wespen)
Soorten met fytofage larven	
<i>Cheilosia albipila</i>	<i>Bracon obscurator</i> Nees, 1811 (B)
<i>Phygadeuon clotho</i> Kriechbaumer, 1892 (I)	
<i>Phygadeuon fraternae</i> Horstmann, 2001 (I)	
<i>Cheilosia chloris</i>	<i>Phygadeuon fraternae</i> Horstmann, 2001 (I)
<i>Cheilosia cyanocephala</i>	<i>Phygadeuon chilosiae</i> Horstmann, 1975 (I)
<i>Phygadeuon ovatus</i> Gravenhorst, 1829 (I)	
<i>Cheilosia fasciata</i>	<i>Phygadeuon fasciatae</i> Horstmann, 1986 (I)
<i>Phygadeuon ursini</i> Horstmann, 1986 (I)	
<i>Pleolophus vestigialis</i> (Förster, 1850) (I)	
<i>Cheilosia fraterna</i>	<i>Phygadeuon fraternae</i> Horstmann, 2001 (I)
<i>Cheilosia grossa</i>	<i>Phygadeuon clotho</i> Kriechbaumer, 1892 (I)
<i>Cheilosia longula</i>	<i>Bioblapsis mallochii</i> Rotheray, 1990 (I)
<i>Cheilosia proxima</i>	<i>Phygadeuon fraternae</i> Horstmann, 2001 (I)
<i>Eumerus strigatus</i>	<i>Rhembobius abdominalis</i> (Provancher, 1874) (I)
<i>Merodon equestris</i>	<i>Rhembobius abdominalis</i> (Provancher, 1874) (I)
soorten met saprofage larven	
<i>Blera fallax</i>	<i>Rhembobius perscrutator</i> (Thunberg, 1822) (I)
<i>Callicera rufa</i>	<i>Rhembobius perscrutator</i> (Thunberg, 1822) (I)
<i>Eristalinus aeneus</i>	<i>Rhembobius quadrispinus</i> (Gravenhorst, 1829) (I)
<i>Eristalinus sepulchralis</i>	<i>Rhembobius quadrispinus</i> (Gravenhorst, 1829) (I)
<i>Eristalis arbustorum</i>	<i>Rhembobius quadrispinus</i> (Gravenhorst, 1829) (I)
<i>Eristalis tenax</i>	<i>Aspilota ruficornis</i> (Nees, 1834) (B)
<i>Rhembobius bifrons</i> (Gmelin, 1790) (I)	
<i>Rhembobius quadrispinus</i> (Gravenhorst, 1829) (I)	
<i>Ferdinandea</i> sp.	<i>Bioblapsis polita</i> (van Vollenhoven, 1878) (I)
<i>Melanogaster hirtella</i>	<i>Rhembobius bifrons</i> (Gmelin, 1790) (I)
<i>Myathropa florea</i>	<i>Ethelurgus vulnerator</i> (Gravenhorst, 1829) (I)
<i>Parhelophilus versicolor</i>	<i>Phaenocarpa helophilae</i> van Achterberg, 1998 (B)
<i>Pocota personata</i>	<i>Ethelurgus vulnerator</i> (Gravenhorst, 1829) (I)
<i>Syritta pipiens</i>	<i>Medophron afflictor</i> (Gravenhorst, 1829) (I)
<i>Rhembobius perscrutator</i> (Thunberg, 1822) (I)	
<i>Temnostoma</i> sp.	<i>Phaenocarpa barthii</i> (Brues, 1907) (B)
<i>Phaenocarpa tiliae</i> Tobias, 1986 (B)	
<i>Xylota segnis</i>	<i>Rhembobius perscrutator</i> (Thunberg, 1822) (I)

dat vaak voor schimmel zorgt. Daarnaast is uitdroging van de larven een groot gevaar. Onder natuurlijke omstandigheden zijn geen waarnemingen aan weersinvloeden op zweefvlieglarven gedaan.

LEVENSCYCLUS

De hiernavolgende paragrafen behandelen de jaarlijks terugkerende patronen die in het leven van zweefvliegen kunnen worden gevonden, ofwel hun *fenologie*. Na uitleg over de algemene begrippen van generaties en vliegtijden volgt een beschrijving van de acht typen levenscycli die bij zweefvliegen worden onderscheiden.

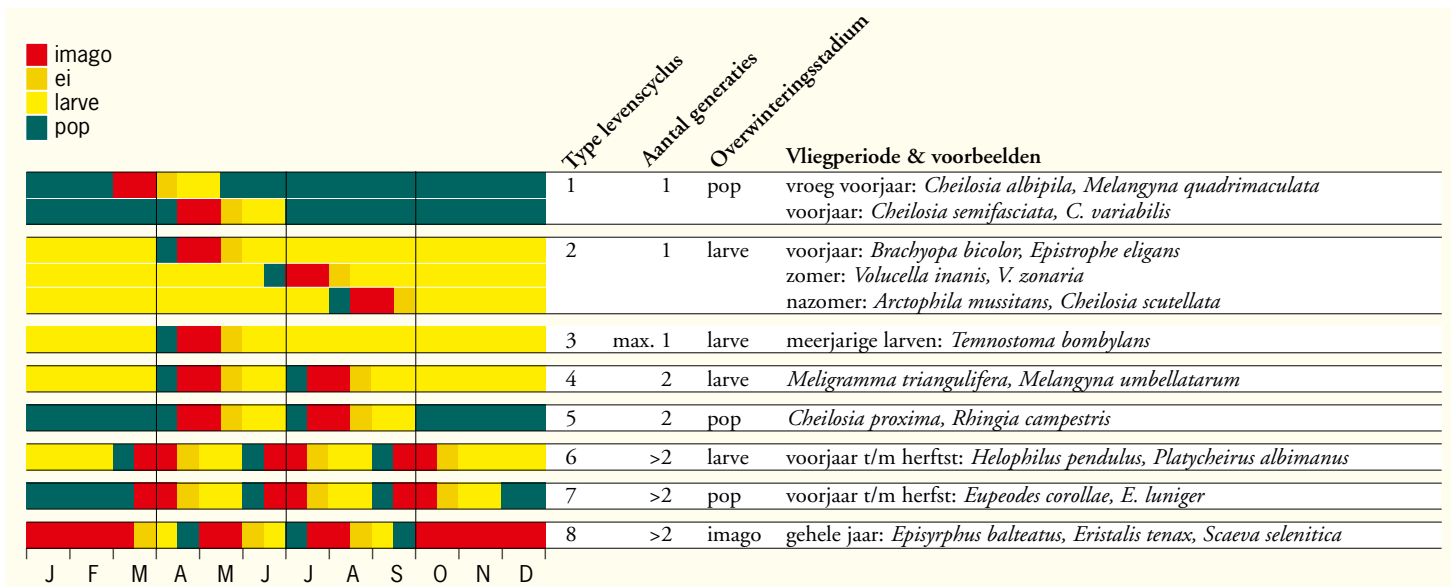
Enkele begrippen

Vliegtijd

De vliegtijd is de periode in het jaar dat de volwassen dieren gevonden worden. In dit boek wordt de vliegtijd grafisch weergegeven in een *vliegtijddiagram*, waarin per tien dagen het aantal waarnemingen van mannetjes (boven de x-as) en vrouwtjes (onder de x-as) is uitgezet. De pieken in dit diagram laten zien wanneer de soort het meeste is waargenomen. In het vliegtijddiagram komen aspecten

Tabel 2

Overzicht van de tot nu toe bekende sluipwespen (Ichneumonidae) en schildwespen (Braconidae) die parasiteren op niet-bladluisetende Nederlandse zweefvliegensoorten. (I) = Ichneumonidae; (B) = Braconidae (gebaseerd op HORSTMANN 1986, 2000, 2001, ROTHERAY 1990C, YU 1999).



Figuur 28
De acht typen levenscycli die bij zweefvliegen kunnen worden onderscheiden, inclusief soort-voorbeelden.

van de levenscyclus tot uiting, zoals het aantal generaties en het overwinteringsstadium. Deze zaken kunnen niet altijd zonder meer uit het diagram afgeleid worden. Bij de interpretatie van de vliegtijddiagrammen moeten onderstaande kanttekeningen in het achterhoofd gehouden worden.

Als eerste kanttekening moet worden vermeld dat in de zweefvliegendatabank een relatief klein aantal waarnemingen beschikbaar is tussen eind juni en half juli. Dit betekent dat van soorten met een lang doorlopende vliegtijd er onterecht een dal in het diagram kan ontstaan.

Een tweede kanttekening over de vliegtijddiagrammen betreft het feit dat de gegevens van alle jaren hierin zijn opgeteld. Daardoor kan het gebeuren dat bij opschuivende vliegtijden tussen opeenvolgende jaren de generaties elkaar lijken te overlappen, terwijl dit niet het geval is. Bij *Rhingia campestris* ligt er bijvoorbeeld zeker een maand tussen de eerste en tweede generatie, wat niet zichtbaar is in het vliegtijddiagram.

Een derde kanttekening is dat soorten met sterk op elkaar gelijkende vliegtijddiagrammen zeer verschillende levenscycli kunnen hebben. Dit wordt duidelijk in de paragraaf *Typen levenscycli*.

Generaties

De larven van dezelfde soort ontwikkelen zich vaak in ongeveer dezelfde periode(n) van het jaar en zijn ongeveer gelijktijdig volwassen. Zulke dieren met een min of meer parallel ontwikkeling vormen samen een *generatie*. Hoeveel generaties een soort jaarlijks heeft, is doorgaans goed zichtbaar in het *vliegtijddiagram*. Een aantal duidelijke pieken in het vliegtijddiagram wijst vaak op een overeenkomstig aantal generaties. Toont het diagram vele kleine en grote pieken die gedurende een lange periode van het jaar optreden, dan is er doorgaans sprake van een soort waarvan de ontwikkeling van verschillende stadia niet zo gelijkmatig verloopt. Zie echter de kanttekeningen in de paragraaf *Vliegtijd*.

Diapauze

Net als veel andere insecten kent de levenscyclus van de meeste zweefvliegensoorten het verschijnsel *diapauze*. Hier-

mee overbruggen ze ongunstige omstandigheden zoals langdurige droogte of kou. De vliegen gaan in een soort rusttoestand, waarin ze hun lichaamsfuncties nagenoeg stilleggen en dus geen voedsel nodig hebben. Afhankelijk van de soort kan de diapauze optreden in het larve-, pop- of volwassen stadium. Sommige soorten hebben een *obligate* (verplichte) diapauze, wat betekent dat ze ongeacht de omstandigheden in de leefomgeving altijd in een bepaald stadium van hun leven een diapauze door moeten maken voordat ze zich verder kunnen ontwikkelen. Bij andere soorten is de diapauze *facultatief* (niet verplicht): de dieren gaan alleen in diapauze als de omstandigheden ze daartoe dwingen.

Typen levenscycli

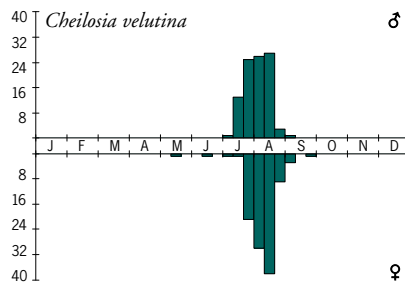
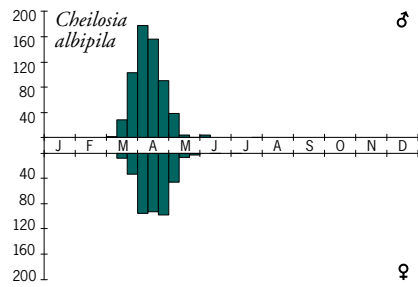
De typen levenscycli bij zweefvliegen zijn ingedeeld op basis van het aantal generaties en het stadium waarin ze overwinteren. In totaal zijn dat acht typen (fig. 28), die hieronder worden besproken. Overigens gelden de voorbeelden alleen voor Nederland; in het buitenland is de levenscyclus van veel soorten anders. Zo is van diverse zweefvliegen bekend dat ze in Noord-Europa minder generaties hebben dan in Zuid-Europa. Veel soorten die bij ons twee generaties hebben, hebben er bijvoorbeeld in Lapland slechts één en in het Middellandse-Zeegebied soms drie.

Type 1: één generatie, overwintering als pop

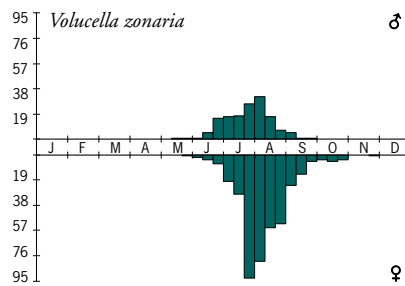
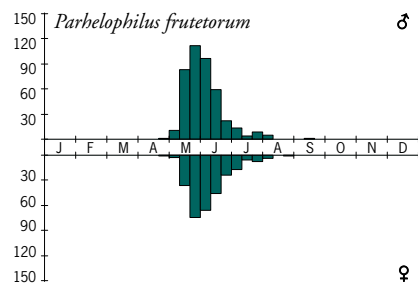
Dit zijn zweefvliegen die veelal zeer vroeg in het voorjaar als imago uit de pop kruipen. Zo profiteren ze van de eerste voorjaarsbloemen, zoals die van wilgen en sleedoorn. Het betreft soorten zoals *Melangyna barbifrons*, *M. lasiophthalma*, *M. quadrimaculata*, *Parasyrphus punctulatus*, *Cheilosia albipila* (fig. 29), *C. fasciata* en *C. grossa*. Ook andere *Cheilosia*-soorten, die minder vroeg in het voorjaar vliegen, behoren tot dit type (fig. 29). Mogelijk overwintert ook *Platycheirus discimanus* als pop (DUŠEK & LÁSKA 1986). Alle genoemde soorten brengen één generatie per seizoen voort.

Type 2: één generatie, overwintering als larve

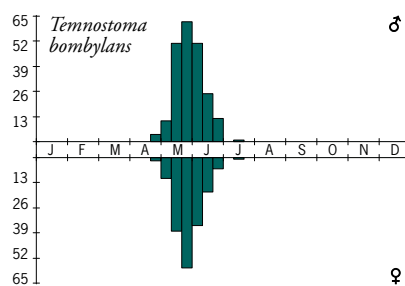
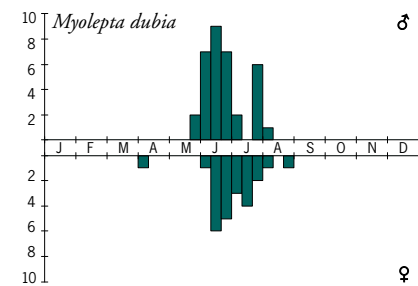
Hier betreft het soorten die in het vroege voorjaar nog een korte periode als larve doorbrengen zonder zich te voeden.



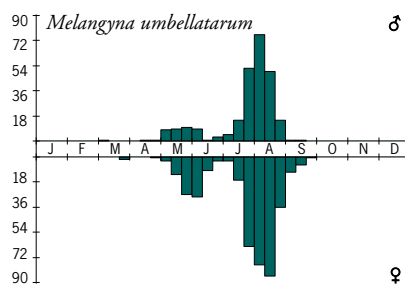
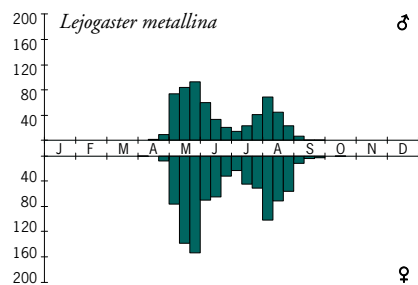
Figuur 29
Vliegtijddiagrammen van
soorten met één generatie en
overwintering als pop
(levenscyclus type 1).



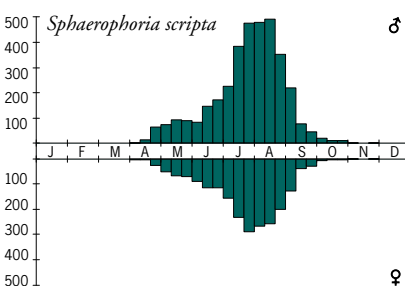
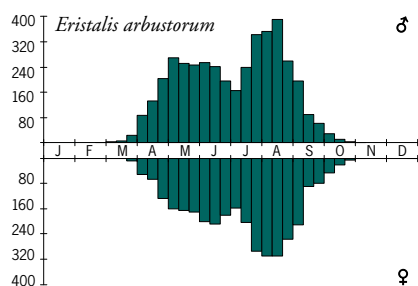
Figuur 30
Vliegtijddiagrammen van
soorten met één generatie en
overwintering als larve
(levenscyclus type 2).



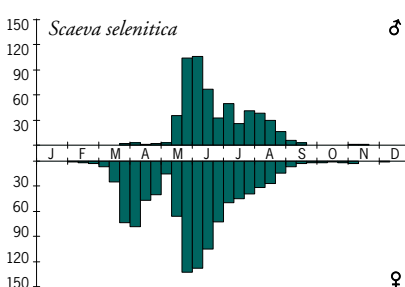
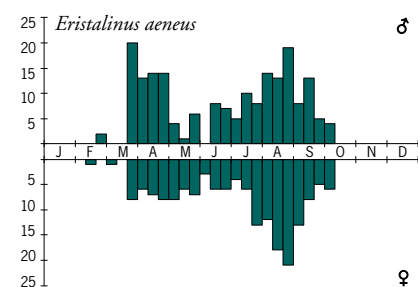
Figuur 31
Vliegtijddiagrammen van
soorten met één generatie en
meerjarige larven
(levenscyclus type 3).



Figuur 32
Vliegtijddiagrammen van
soorten met twee generaties en
overwintering als larve
(levenscyclus type 4).



Figuur 33
Vliegtijddiagrammen van
soorten met meerdere generaties
en overwintering als larve
(levenscyclus type 6).



Figuur 34
Vliegtijddiagrammen van
soorten met meerdere generaties
en overwintering als imago
(levenscyclus type 8).

Daarna verpoppen ze en komen ze uit. Dit type levenscyclus komt voor bij veel zweefvliegensoorten uit alle subfamilies. Ze brengen één generatie in de voorzomer voort, die piekt in mei. Het vliegtijddiagram is hetzelfde als dat van soorten met meerjarige larven, die tot het hiernavolgende type 3 worden gerekend.

Er zijn ook laatvliegende soorten met één generatie, zoals *Arctophila mussitans*, *Volucella zonaria* (fig. 30) en *V. inanis*. De piek van deze soorten valt in de zomer of in de nazomer. Voor de late vliegtijd van *Cheilosia longula* en *C. scutellata* bestaat een duidelijke verklaring: de larven van deze soorten leven in paddenstoelen die pas laat in het jaar verschijnen. Ook voor *Volucella*-larven, die leven in de nesten van sociale wespen of hommels, valt er laat in de zomer het meeste te halen.

In enkele gevallen, zoals bij *Anasimyia*- en *Parhelophilus*-soorten (fig. 30), wijkt het vliegtijddiagram af door het optreden van een tweede piek. Vanwege de geringe omvang van deze tweede piek worden deze soorten toch bij type 2 ingedeeld. Mogelijk gaan de meeste larven al tijdens de zomer in diapauze, die duurt tot na de winter, terwijl een beperkt aantal larven meteen tot ontwikkeling overgaat. Deze laatste groep larven levert eind juli en begin augustus nog imago's op. Omdat de diapauze bij deze soorten niet door alle larven wordt doorlopen zou deze facultatief kunnen zijn. Factoren zoals vocht en temperatuur zijn mogelijk van invloed op het al dan niet tot ontwikkeling komen van een tweede generatie.

Van een aantal soorten, zoals bijvoorbeeld *Sericomyia lappona*, is bekend dat ze in Nederland één generatie hebben en in Zuid-Europa twee. Een interessant geval is *Cheilosia impressa*. Deze soort heeft in Nederland alleen een zomer-generatie, maar in Duitsland en Engeland is ook sprake van een voorjaarsgeneratie (BALL & MORRIS 2000, SCHMID 1999A). Waar dit verschil door veroorzaakt wordt is niet bekend.

Type 3: maximaal één generatie, meerjarige larven

Voor wat betreft het vliegtijddiagram zouden deze soorten bij type 2 kunnen worden ingedeeld. Wat ze echter anders maakt is dat het hier gaat om vliegen met meerjarige larven, zoals *Myolepta dubia* en *Temnostoma*-soorten (fig. 31). Omdat de larven er langer dan een jaar over doen om zich tot volwassen dieren te ontwikkelen hebben deze vliegen strikt gesproken minder dan één generatie per jaar. Bovendien vliegen ze slechts gedurende een beperkte periode. Het is onduidelijk door welk mechanisme de vliegen gelijktijdig uitkomen.

Type 4: twee generaties, overwintering als larve

Een flink aantal zweefvliegensoorten produceert twee generaties per jaar en overwintert als larve. De eerste generatie vliegt in de voorzomer en produceert een tweede generatie met een piek halverwege augustus. Hieruit kan worden afgeleid dat de tweede generatie zich in 2-3 maanden ontwikkelt, inclusief een korte obligate diapauze in het larvestadium, die bekend is uit kweekproeven. Na de tweede generatie duurt de diapauze de hele winter, waarna de larven zich in het voorjaar verpoppen. Dit type levenscyclus komt vooral voor bij bladluiseters en mogelijk bij *Ceriana conopsoides*, waarvan de larven zich in sapstromen ontwikkelen.

Ceriana conopsoides, *Lejogaster metallina* en *Pipiza noctiluca* hebben een grote generatie in de voorzomer en een kleine in de nazomer (fig. 32). De kleine tweede generatie kan betekenen dat niet alle larven zich tot imago ontwikkelen, maar dat een deel meteen in winterrust gaat. Hiermee vertonen ze overeenkomst met vliegen met een type-2-levenscyclus. *Ceriana conopsoides* heeft mogelijk larven die een langere ontwikkelingstijd nodig hebben. Hier is de tweede generatie misschien een lichte langlevende larven die later, maar wel gelijktijdig, uitkomen. Dit is mogelijk ook het geval bij *Myathropa florea*. Bij enkele soorten is de tweede generatie zo klein dat ze hier bij soorten met één generatie zijn ingedeeld (type 2).

Er zijn ook soorten met een veel grotere nazomer- dan voorzomer-generatie, zoals *Melangyna umbellatarum* (fig. 32) en *Sphaerophoria taeniata*. Tenslotte heeft bijvoorbeeld *Dasyrphus tricoloratus* ongeveer even grote voorzomer- als nazomer-generaties. Bij soorten zoals *Dasyrphus albostratus* en *Didea alneti* komt zeer incidenteel een derde generatie tot ontwikkeling. Deze is zo klein dat hij niet zichtbaar is in het vliegtijddiagram.

Type 5: twee generaties, overwintering als pop

Diverse *Cheilosia*-soorten kennen twee generaties, evenals *Rhingia campestris* en waarschijnlijk ook andere *Rhingia*-soorten. De vliegtijden van deze soorten komen overeen met die van vliegen met type-4-levenscyclus. Ze hebben overeenkomstige vliegtijddiagrammen. Het verschil is de overwintering, die in dit geval in het popstadium wordt doorgemaakt.

Type 6: meerdere generaties, overwintering als larve

Terwijl zweefvliegen met voorgaande typen levenscycli zich tot één of twee generaties beperken, zijn er ook die zich blijven voortplanten zolang de omstandigheden gunstig zijn. Deze vliegen vertonen meerdere generaties per jaar. Hun vliegtijddiagram laat een grillig patroon zien, zonder duidelijke pieken, zoals bij *Eristalis arbustorum* (fig. 33). Ook komt het voor, zoals bij *Sphaerophoria scripta* (fig. 33), dat de aantallen zich gedurende de zomer gestaag opbouwen, met een hoogtepunt in augustus.

Soms is er bij soorten in deze groep een dal in het vliegtijddiagram te zien (bijvoorbeeld *Eristalis arbustorum*) (fig. 33), wat de indruk wekt van twee generaties. Mogelijk is dit een effect van optredende zomerdroogte, waardoor de ontwikkeling van de larven als gevolg van de minder gunstige omstandigheden langzamer gaat. Ook kan het dal ontstaan doordat er in de zomer minder aan zweefvliegonderzoek wordt gedaan.

Tot dit type levenscyclus behoren algemene tot zeer algemene soorten in ons land. Daarnaast worden ook minder algemene soorten zoals *Trichopsomyia flavitarsis* tot deze groep gerekend. Het is echter de vraag of het grillige patroon van het vliegtijddiagram bij deze en andere soorten niet veroorzaakt wordt door hun zeldzaamheid en het daaruit voortvloeiende relatief lage aantal waarnemingen.

Type 7: meerdere generaties, overwintering als pop

Tot dit type behoren *Eupeodes*-soorten, waarvan het vliegtijddiagram in grote lijnen lijkt op dat van soorten met levens-

cyclus type 6. Het verschil is dat deze soorten als pop overwinteren (DUŠEK & LÁSKA 1986). Hierdoor zijn ze vroeger in het voorjaar als imago te zien, zoals bijvoorbeeld *Eupeodes lunniger*.

Type 8: meerdere generaties, overwintering als imago

Er zijn maar weinig zweefvliegen die als imago overwinteren. Ze zoeken droge, beschutte plaatsen op, zoals in boomholten, onder schors, in muurspleten en in oude bunkers. Hier kunnen zich soms tientallen exemplaren tegelijk schuilen (VAN GRUNSVEN 1999, VAN DER VLIES 2005, WOLFF 1990, 1996A). Zowel mannetjes als vrouwtjes beginnen met de overwintering, maar meestal overleven alleen de vrouwtjes. De laatste jaren worden van soorten als *Eristalis tenax* en *Episyrphus balteatus* steeds vaker vroeg in het voorjaar ook overwinterde mannetjes gevangen. Vrouwtjes zijn in de nazomer bevrucht en verschijnen in het voorjaar om eitjes te leggen. Mannetjes zijn er dus pas wanneer de eitjes zijn uitgekomen en de larven zich hebben ontwikkeld tot de eerste generatie. Slechts een enkele keer wordt een overwinterend mannetje gevonden (VAN DER VLIES 2005). Dit komt duidelijk naar voren in de vliegtijd-diagrammen van deze soorten (fig. 34). Vrouwtjes van *Scaeva pyrastris* overwinteren in Centraal- en Zuid-Europa maar vinden de Nederlandse winters (nog) te koud (VAN DER GOOT 1986, SCHNEIDER 1947). Een soort met zowel overwinterende vrouwtjes als mannetjes is *Eristalinus aeneus* (fig. 34). In de winter is deze vlieg aangetroffen in onder meer sleutelgaten, in een kerk en in een buiten tentoongestelde walvis schedel (BRUGGE 1980, COE 1953A). Uit het vliegtijd-diagram van deze soort blijkt dat de vliegen pas eind maart of begin april actief worden, in tegenstelling tot soorten zoals *Episyrphus balteatus*, die al in februari en maart vliegen. De late vliegtijd van *Eristalinus aeneus* stelt ons voor de vraag of de soort wellicht ook als larve overwintert, al is het ook denkbaar dat de vliegen wachten met tevoorschijn komen tot het warm genoeg is. Alle soorten met overwinterende imago's hebben meerdere generaties per jaar en vliegen tot laat in het jaar door. Voorbeelden zijn *Eristalis tenax*, die zich op een zonnige winterdag op het balkon zou kunnen vertonen, en *Episyrphus balteatus*, die onder gelijke omstandigheden wellicht op een krokus valt te zien. Andere soorten zijn *Eupeodes lapponicus* en *Scaeva selenitica* (DUŠEK & LÁSKA 1986, WOLFF 1990).

Verschillen in vliegtijd tussen mannetjes en vrouwtjes

Bij veel soorten zweefvliegen vliegen de mannetjes vroeger in het jaar dan de vrouwtjes (zie de vliegtijd-diagrammen bij de soortbesprekingen in hoofdstuk 10). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat ze hierdoor meteen met de vrouwtjes kunnen paren zodra deze verschijnen. Als mannetje moet je daar namelijk snel bij zijn, want een vrouwtje heeft maar een beperkt aantal eitjes. Vrouwtjes vliegen over het algemeen langer in het seizoen door dan mannetjes; ze hebben namelijk tijd nodig om hun eitjes te leggen. Naast de genoemde verschillen zijn er ook soorten waarbij de vliegtijd van beide geslachten gelijk lijkt te zijn.

Verschillen in vliegtijden kunnen het meest betrouwbaar worden onderzocht bij soorten met één generatie per jaar. Bij soorten met meerdere generaties wordt de analyse namelijk onder meer vertroebeld door de tijdsduur tussen de

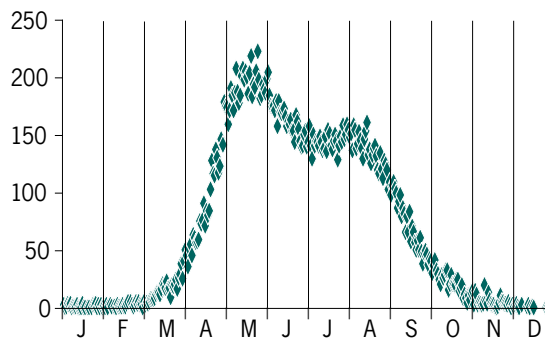
generaties. Voor dit boek is gebruik gemaakt van een methode die eerder succesvol werd toegepast op de familie van de sluipvliegen (Tachinidae) (ZEEGERS 1998B, 2001A). Hierbij wordt allereerst gekeken naar de betrouwbaarheid (statistische significantie) van het gevonden verschil in vliegtijd en vervolgens naar de grootte van dat verschil. Van 232 van de 328 soorten zweefvliegen die in ons land voorkomen waren er voldoende gegevens beschikbaar om op grond van de analyse tot de hiernavolgende uitspraken te komen.

Bij soorten met één generatie per jaar bestaat een vliegtijdverschil tussen mannetjes en vrouwtjes van 5-12 dagen. De mediaan (het middelste getal in de verdeling) van het vliegtijdverschil tussen beide geslachten bedraagt tien dagen. Bij ruim de helft (55%) van de soorten vliegen de mannetjes vroeger in het jaar dan de vrouwtjes. Er zijn duidelijke verschillen tussen de subfamilie Syrphinae en de overige zweefvliegen. Bij de Syrphinae vliegt in tweederde van de gevallen het mannetje eerder dan het vrouwtje (bijvoorbeeld bij de genera *Chrysotoxum*, *Dasysyrphus*, *Epistrophe*, *Parasyrphus* en *Syrphus*). Het verschil in vliegtijd bedraagt meestal minstens een week, met een mediaan van acht dagen. Het grootste verschil, namelijk achttien dagen, bestaat bij *Melangyna barbifrons*. In de subfamilie Milesiinae treedt bij slechts twee op de vijf soorten een vliegtijdverschil op, maar dat verschil is dan wel groter, namelijk twaalf dagen (mediaan). Het vliegtijdverschil tussen nauwverwante soorten kan behoorlijk uiteenlopen. Zo vliegen bij *Cheilosia albipila* de mannetjes zeven dagen eerder dan de vrouwtjes, terwijl bij *C. grossa* het verschil in vliegtijd verwaarloosbaar is.

Bij een klein aantal soorten ligt de volgorde precies andersom: daar vliegen vrouwtjes juist eerder dan mannetjes. Bij *Eristalis tenax* wordt dit veroorzaakt doordat uitsluitend vrouwtjes overwinteren. De vrouwtjes dragen eitjes en beginnen met vliegen voordat er mannetjes zijn. Zodra hun nageslacht zich heeft ontwikkeld is het ontbreken van mannetjes opgeheven. Sterke (seizoens)migranten met vroegvliegende vrouwtjes zijn *Episyrphus balteatus*, *Eupeodes corollae*, *Melicaeva auricollis*, *Scaeva pyrastris*, *Scaeva selenitica*, *Sphaerophoria scripta* en *Xanthandrus comtus*. Aangenomen wordt dat bij deze soorten vrouwtjes een andere migratiewijze hebben dan mannetjes en daardoor eerder of in grotere aantallen worden aangetroffen. Bij *Eristalis similis* is nog onduidelijk waarom in de vroege voorjaarsgeneratie vrijwel geen mannetjes worden waargenomen.

Soortenrijkdom gedurende het jaar

Figuur 35 schetst voor iedere dag in het jaar het beeld van het maximum aantal zweefvliegsoorten dat kan worden



Figuur 35
Aantal soorten zweefvliegen (y-as) per dag van het jaar (x-as), over de jaren heen bij elkaar opgeteld.

waargenomen. Dit is een handig hulpmiddel om te bepalen wanneer het een soortenrijke tijd is om veldwerk te doen. In de praktijk zul je zoveel soorten niet op één dag tegen komen, al is het maar omdat sommige heel zeldzaam zijn. Daarnaast zorgen de weersomstandigheden ervoor dat er van jaar tot jaar grote verschillen kunnen zijn in de momenten waarop de soorten vliegend worden waargenomen.

Het zweefvliegenseizoen begint in maart, met uitzondering van een klein aantal winterwaarnemingen. Soorten die in het volwassen stadium overwinteren verschijnen het eerst, meteen gevolgd door zeer vroege voorjaarssoorten zoals *Melangyna quadrimaculata*, die in het popstadium overwintert. Het aantal soorten blijft in maart nog bescheiden, maar in april stijgt dit heel snel: van circa vijftig soorten op 1 april naar zo'n honderdtachtig aan het eind van die maand.

Mei is duidelijk het meest soortenrijk: tussen 9 mei en 2 juni liggen diverse dagen waarop door de jaren heen meer dan tweehonderd soorten zijn gevangen. De topdag is 25 mei met 221 soorten. Deze soortenrijkdom is te danken aan de vele soorten zweefvliegen die alleen in het voorjaar volwassen zijn. Na die tijd worden ze niet meer gevonden.

In juni neemt de soortenrijkdom geleidelijk af. Tussen half juni en half juli is er een kleine terugval, die mogelijk samenhangt met het aflopen van de voorjaarsgeneraties en de ontwikkelingstijd die de tweede generatie nodig heeft. Toch is deze periode zeker interessant om zweefvliegonderzoek te doen, want het aantal soorten ligt nog altijd rond de hon-

derdvijftig. Enkele soorten hebben dan zelfs een optimum, zoals *Chrysogaster cemiteriorum*, *Chrysotoxum bicinctum*, *Eumerus ornatus* en *Myolepta dubia*.

Van half juli tot half augustus kruipt de soortenrijkdom weer enigszins uit het dal. Veel soorten hebben in deze periode een tweede generatie en ook enkele echte zomersoorten zijn dan te vinden, zoals *Cheilosia impressa*, *Leucozona glauca* en *L. laternaria*.

Na half augustus loopt het soortenaantal langzamerhand terug. Dit wil echter niet zeggen dat er niets interessants te vinden is. Van sommige soorten worden nog extra hoge aantallen aangetroffen, zoals van de migrant *Episyrphus balteatus*, die onder bepaalde weersomstandigheden massaal aanwezig kan zijn. Ook hebben *Chamaesyrphus lusitanicus*, *Cheilosia longula*, *C. scutellata* en *Pelecocera tricincta* van half augustus tot half september hun optimum. Na september is er weinig meer te beleven, hoewel ook eind oktober op een zonnige dag bijvoorbeeld nog gemakkelijk vijftien soorten zijn te vangen op een bloeiende klimop. De wintermaanden december tot en met februari zijn rustig. Op een uit zijn winterslaap ontwaakte *Episyrphus balteatus* of *Eristalis tenax* na zijn er geen zweefvliegen te zien.

Hierbij moet worden opgemerkt dat bovenstaande gegevens zijn gebaseerd op het gehele databestand, dat gegevens bevat van de 19e eeuw tot en met 2007. Door de warmere jaren in de laatste decennia is de vliegtijd van veel soorten inmiddels vervroegd.