

DE EUROPESE KAAKWESP *PSEUDOGONALOS HAHNII* IN NEDERLAND

(HYMENOPTERA: TRIGONALIDAE)

Theo Peeters

Sommige insecten nemen het zekere voor het onzekere. Ze stoppen al hun energie in het produceren van een klein aantal grote eieren, waar ze zeer zuinig mee zijn. Zo niet het vrouwtje van de Europese kaakwesp *Pseudogonalos hahnii*, de enige Europese soort uit de familie Trigonalidae. Deze legt juist een groot aantal kleine eieren, in de hoop dat er uiteindelijk enkele goed terechtkomen. De eieren die het uiteindelijk schoppen tot volwassen wesp hebben een zeer bijzondere levensweg afgelegd. Dit artikel bespreekt de opmerkelijke biologie van de Europese kaakwesp en het voorkomen in Nederland.

INLEIDING

In Nederland komen enige duizenden soorten sluipwespen (Hymenoptera: Parasitica) voor. Hiertoe behoren onder andere de grote families van de ichneumoniden (Ichneumonidae) en de schildwespen (Braconidae), maar ook diverse kleinere families. Alle sluipwespen zijn parasitoïden die zich voortplanten ten koste van andere insecten of spinnen. De meeste sluipwespen zijn gespecialiseerd op één gastheer of op een groep, al dan niet verwante, gastheren die zich in een bepaald

habitat ophouden. Om een gastheer te vinden oriënteert de wesp zich op de habitat om vervolgens op zoek te gaan naar de prooi. Hierbij spelen zowel geur, zicht, als gehoor (vibraties) een rol. Als een gastheer in het gewenste stadium wordt gevonden, dan wordt deze gestoken en verlamd, waarna de eileg plaatsvindt. De eieren worden op of in de buurt van de gastheer gelegd. De gastheer eet het ei op, waarna deze in het maagdarmsstelsel terechtkomt en zich verder ontwikkelt. De gastheer wordt vervolgens door de sluipwesplarve



Figuur 1. *Pseudogonalos hahnii*, vrouwtje. Foto Bart Horvers.
Figure 1. *Pseudogonalos hahnii*, female. Photo Bart Horvers.



2



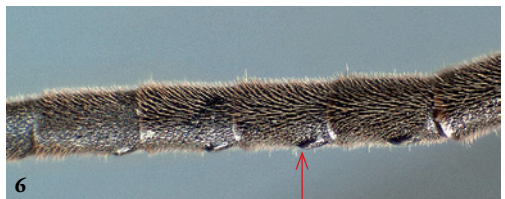
3



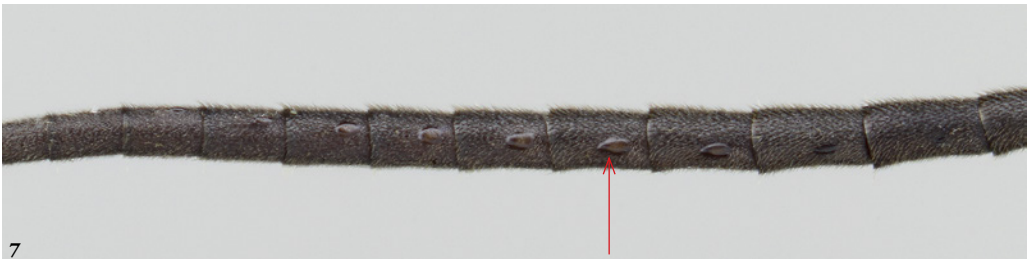
4



5



6



7

Figuur 2-7. *Pseudogonalos habnii*, mannetje, 2. kop frontaal, 3. kaken, 4. kop dorsaal met twee opvallende kielen bij de implant van de antennes, 5. voet met gevorkte klauwtjes, hechtlapjes en tarsale lobben (plantulae), 6-7. antennelieden met tyloïden. Foto 2, 4 en 7: Kees Zwakhals, foto 3, 5 en 6: Bart Horvers.

Figure 2-7. *Pseudogonalos habnii*, male. 2. head frontal, 3. jaws, 4. head dorsal, with two elevations between the antennas, 5. tarsi with plantulae, bifurcate claws and arolium, 6-7. antenna with tyloids. Photo 2, 4 en 7: Kees Zwakhals, photo 3, 5 en 6: Bart Horvers.

van binnen uit opgegeten. De gastheer overleeft parasitering door een parasitoïd niet. Sluipwespen moeten veel tijd en moeite steken in het vinden van een geschikte gastheer die vaak verborgen leeft. Een klein aantal sluipwespen houdt er een andere strategie op na. Zij gaan niet specifiek op zoek naar de gastheer zelf, maar leggen duizenden eieren in geschikt habitat en hopen dat enkele eieren door de gastheer worden opgegeten.

Vertegenwoordigers van de familie Trigonalidae volgen een dergelijke voortplantingsstrategie. Trigonalidae zijn solitaire facultatieve hyperparasitoïden. In tegenstelling tot gregaire parasitoïden kan er maar één nakomeling per gastheer opgroeien. Ze tolereren geen soortgenoten of larven van andere parasitoïden. Deze worden gedood of fysiologisch zo gemanipuleerd dat de concurrenten achterblijven in groei en verhongeren. Het zijn facultatieve hyperparasitoïden omdat de eieren en larven zich ofwel direct in de primaire gastheer kunnen ontwikkelen of in een secundaire gastheer, zoals Ichneumonidae of Tachinidae (Clausen 1940, Clarke & Zalucki 2001, Weinstein & Austin 1995). Van de familie Trigonalidae komt slechts één soort in Europa voor: de Europese kaakwesp *Pseudogonalos habnii* (Spinola, 1840). In dit artikel komen de identificatie en veldkenmerken van *P. habnii* aan de orde en wordt de huidige geografische verspreiding van deze kaakwesp in Nederland gepresenteerd. Tevens wordt de complexe biologie geëvalueerd aan de hand van andere voorbeelden binnen de familie.

UITERLIJK EN GEDRAG

Pseudogonalos habnii (fig. 1) lijkt in het veld op een bladwesp, graafwesp, sluipwesp of zelfs een spinnendoder, met name de gewone baardspinnendoder *Deuteraenia subintermedius*. Het is een vrij grote wesp, met een stevige kop en lange antennen, een vrij slank lichaam, een donkere vlek in de voorvleugel en een uitgebreide vleugeladering. Het gehele lijf is bezet met korte blonde haren, bestippeld en grotendeels glimmend zwart. Alleen de smalle wang is soms wit van kleur (fig. 2). In

rust liggen de vleugels over elkaar heen gevouwen op het achterlijf en is de donkere vlek in de voorvleugels nauwelijks te herkennen. Soms wordt het achterlijf in rust omhoog gehouden en worden de vleugels gespreid en neergedrukt (Bischoff 1933). Bij activiteit staan de vleugels schuin omhoog en is de vlek goed te zien. Haverhorst (1924) beschrijft de vlucht als langzamer en rustiger dan bij graafwespen, met vliegsprongetjes van plant naar plant. De kop heeft in het midden van het gezicht, bij de inplant van de antennen, opvallende kielen in de vorm van een halve ovaal (fig. 4). De antennen tellen 24-28 leden en zijn vaak iets bruinig gekleurd. De stevige, asymmetrische kaken (mandibels) liggen meestal over elkaar, met links drie en rechts vier grote driehoekige tanden (fig. 3). De tanden van de kaken zijn apicaal vaak roodbruin. Deze familie dankt de naam kaakwespen aan de opvallend grote kaken. De poten zijn donker roodbruin tot zwart, vooral de voorpoten van de mannen zijn vaak lichter gekleurd. De voetleden hebben stekelvormige lobben (distal plantulae) (fig. 5) (Schulmeister 2003). De legboor is klein en gereduceerd (Oeser 1962). Als je een kaakwesp vastpakt probeert ze te bijten en slaat het achterlijf tot tegen het borststuk omhoog. Bischoff (1936) nam in glazen observatiebuizen trillende vleugels waar, samen met een zoemtoon die door een tik van het achterlijf tegen de vleugels onderbroken werd.

De grootte is 6,4-11,7 mm (Gauss 1962), niet verschillend tussen vrouwen en mannen. Tweemaal heb ik een klein exemplaar gezien, een mannetje van 5 mm en een vrouwtje van 6 mm.

Mannetjes en vrouwtjes worden in collecties slecht onderscheiden. Toch is het verschil niet zo moeilijk. Het mannetje heeft een (variabel) aantal bolvormige tyloïden op antennenleden IX-XVIII (fig. 6, 7). Tyloïden zijn gladde kussenvormige clusters van zintuigcellen (Bugnion 1910). Het mannetje heeft ook een iets smaller en puntiger achterlijf, met op het eind vaak twee flappen (gonostyli) van het genitaal, die uitsteken bij opgeprikte dieren. Bij het vrouwtje ontbreken de

Tabel 1. Records van *Pseudogonalos habnii* per provincie in twee perioden.
Table 1. Records of *Pseudogonalos habnii* per province in two periods.

| Records | GR | FR | DR | OV | FL | NH | ZH | UT | GE | ZE | NB | LI | Totaal |
|------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|--------|
| vóór 1970 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 7 | 0 | 9 | 4 | 33 | 32 | 88 |
| vanaf 1970 | 1 | 7 | 38 | 9 | 23 | 6 | 35 | 10 | 78 | 10 | 56 | 98 | 371 |
| Totaal | 2 | 7 | 38 | 10 | 24 | 6 | 42 | 10 | 87 | 14 | 89 | 130 | 459 |

tyloïden en is het achterlijf iets breder, met een naar binnen gekromde punt, met een klein gootvormig laatste (6e) sterniet (Enderlein 1905, Schulz 1906).

SYSTEMATIEK EN NAAMGEVING

De superfamilie Trigonaloidea wordt in recente stambomen van Hymenoptera als het meest verwant aan de angeldragers (Aculeata) gezien (Branstetter et al. 2017, Peters et al. 2017). Er worden in de literatuur diverse schrijfwijzen voor deze groep van wespen gevonden. De twee gangbare versies zijn de familie Trigonalidae en superfamilie Trigonaloidea (Carmean & Kimsey 1998, Schnee 2011, Aguiar et al. 2013, Broad et al. 2016) of de familie Trigonalidae en superfamilie Trigonalidae (Oehlke 1983, Weinstein & Austin 1991, 1995, Lelej 2003, Perrichot et al. 2011, Chen et al. 2014, Tan et al. 2017). Voor beide zijn argumenten aan te voeren. Ik volg hier de eerste schrijfwijze.

De Trigonalidae vormen een vrij kleine familie met wereldwijd ruim 120 soorten in 15 genera. De groep is wereldwijd verspreid, maar wordt vooral gevonden in de tropen en subtropen. (Carmean & Kimsey 1998).

VERSPREIDING

Er zijn drie soorten beschreven in het genus *Pseudogonalos* Schulz, 1906, waarvan *P. habnii* de enige Europese vertegenwoordiger is. Daarnaast

komen er nog twee soorten in Azië voor. *Pseudogonalos habnii* is verspreid over vrijwel de gehele Palaearctische regio, van Ierland tot in Kazachstan, China, Mongolië en Siberië. Ze ontbreekt in Japan (Watanabe & Yamane 2017). Uit Europa is de soort gemeld van een hele reeks landen van Ierland tot in Rusland en van Finland tot in Italië en Griekenland (Madl & Mitroiu 2019).

OPBOUW DATABANK

Het merendeel van de beschikbare data is nu bijeengebracht in een databestand. Hierin zijn opgenomen:

- Collectie van Naturalis (ZMA en Wageningen), Natuurmuseum Brabant, Natuurhistorisch Museum Maastricht (deels) en Natuurhistorisch Museum van Rotterdam (deels, alleen kaartstelsel Jan van Lith in mijn bezit).
- Waarnemingen Ad Mol, Jeroen de Rond, Jan Smit en Kees Zwakhals.
- Waarnemingen van Waarneming.nl.
- Aanvullende data uit het bestand van EIS Kenniscentrum Insecten.

Literatuurvermeldingen zijn alleen opgenomen als van de vindplaats geen collectie-exemplaar aanwezig was.

NEDERLAND

In totaal bevat de databank nu 459 records. Het betreft 606 exemplaren, waaronder 253 vrouwen en 284 mannen. De overige exemplaren heb ik (nog) niet gezien. Een record is een waarneming



Figuur 8. Verspreiding van *Pseudogonalis hahnii* in Nederland.
 Figure 8. Records of *Pseudogonalis hahnii* in the Netherlands.

van de soort met gegevens over tenminste vindplaats en datum. In Nederland werd de soort voor het eerst gemeld door Maurissen (1882) van Venlo. Het betreft een mannetje, waarschijnlijk uit 1866, gevangen door R.A.H. van den Brandt. Daarna verschenen vanaf Lindemans (1918) diverse nieuwe meldingen van de soort. Al die meldingen werden door Van Ooststroom (1969) samengevat. Volgens deze auteur was *P. hahnii* destijds vrij gewoon in het zuidelijk deel van het land, met als noordelijkste vindplaatsen Oegstgeest, Hulshorst en Diepenveen.

Tabel 1 geeft een overzicht van de records per provincie. De laatste decennia neemt het aantal waarnemingen sterk toe, waarschijnlijk met name door de inzet van malaisevallen bij entomologisch onderzoek vanaf 1970. Van de 606 exemplaren werden er 292 gevangen met een malaiseval. *Pseudogonalis hahnii* is nu bekend van grote delen van het land (fig. 8), maar leek vroeger te ont-

breken in het noorden (Van Ooststroom 1969). Mogelijk heeft de soort zich recent verder naar het noorden uitgebreid. In Noord-Duitsland, grenzend aan Nederland, werd de soort voor het eerst waargenomen in de jaren 1970 (Bremen, Oldenburg) (Haeseler 1976). Toch bewijst de vondst van een vrouwtje op 17 juli 1961 in Sappemeer (Groningen) dat de soort ook vroeger al in het noorden van ons land voorkwam.

Pseudogonalis hahnii is in ons land regelmatig aangetroffen in stedelijke gebieden op struikgewas in tuinen, vooral haagliguster. Maar ook een kanaaloever, berm, zanddepot, grint- en mergelgroeve, spoorlijn, uiterwaard, weiland, broekland, wilgenbos worden als habitats genoemd. Het betreft zowel droge als natte habitats.

BIOLOGIE

Over de levenswijze van *P. hahnii* is vrijwel alleen uit de Duitse literatuur goede en oorspronkelijke informatie bekend. Uit Nederland zijn geen kweekresultaten van deze kaakwesp bekend, maar dat is niet heel verrassend want haar levenswijze is ook vrij uitzonderlijk. Hieronder wordt de kennis over de biologie van *P. hahnii* aangevuld met informatie over andere leden uit de familie, vooral gebaseerd op Clausen (1929, 1931), Yamane (1973) en Weinstein & Austin (1995).

Relatie met planten

Vrouwtjes van *P. hahnii* leggen duizenden kleine eieren aan de onderkant van de randen van bladeren van allerlei planten. De dieren zijn daarbij blijkbaar niet kieskeurig. Zelf heb ik de soort in de jaren 1980 gevangen langs een zonnige boerderijmuur tussen kruiden en aldaar op bladeren van Chinese bruidssluier *Fallopia baldschuanica*, maar ook in een greppel langs een zandpad op blad van grote wederik *Lysimachia vulgaris* en op een bed met rolklaver *Lotus corniculatus* in de berm van een fietspad langs een bosrand. Volgens de etiketten onder de opgeprikte dieren uit ons land zijn ze tevens aangetroffen op het blad van alant *Inula* en braam *Rubus*. En door Van Oost-



Figuur 9-10. *Pseudogonalos hahnii* in een tuin te Dongen (Noord-Brabant), 9, mogelijk eiafzettend vrouwtje op onderzijde buxus-blad, 6.VIII.2010, 10, op bamboe, 5.VI.2014. Foto's Petra Fleurbaaij.

Figure 9-10. *Pseudogonalos hahnii* in a garden in Dongen (Noord-Brabant), 9, possibly a female ovipositing on the underside of a buxus leaf, 6.VIII.2010, 10, on bamboo, 5.VI.2014. Photos Petra Fleurbaaij.

stroom (1969) werd al haagliguster *Ligustrum ovalifolium*, hulst *Ilex aquifolium*, robinia *Robinia pseudoacacia* en wilgenroosje *Chamerion angustifolium* gemeld. Bloembezoek wordt zelden waargenomen. Onder de Nederlandse exemplaren die ik gezien heb staat slechts eenmaal berenklauw *Heracleum* genoteerd, waarbij niet duidelijk is of hier bloembezoek wordt bedoeld. Of *P. hahnii* in ons land ook eieren afzet op deze planten is niet bekend. Wel toont een foto van een Europese kaakwesp op buxus in een tuin in Dongen (fig. 9) een mogelijke waarneming van eiafzetgedrag. In het buitenland is eiafzet waargenomen op een vijftal zeer verschillende plantensoorten: den, adelaarsvaren, braam, hazensla en blauwe bosbes (tabel 2).

Voortplanting

Pseudogonalos hahnii heeft geslachtelijke of arrhenotoke voortplanting, waarbij bevruchte eieren zich tot vrouwtjes ontwikkelen en onbevruchte eieren tot mannetjes. Dit lijkt gangbaar binnen de kaakwespen. Er zijn enkele soorten met een thelytoke voortplanting, dus ongeslachtelijke voortplanting met uitsluitend vrouwtjes (Weinstein & Austin 1996).

Eieren

Bischoff (1936) beschreef uitgebreid het eiafzetgedrag. Het vrouwtje betast met wijd gespreide en

trillende antennen de bladrand. Dan draait ze zich om zodat de achterlijfspunt tegen de bladrand gericht is. Met enkele achterwaartse stappen steekt de achterlijfspunt over de bladrand. Het voorlijf komt omhoog en gelijktijdig het achterlijf omlaag, waarna de achterlijfspunt om de bladrand heen buigt om de eieren af te zetten op de onderkant van de bladrand. In deze positie loodrecht op de bladrand, beweegt ze met kleine zijdelingse stapjes langs de bladrand en zet in een parallelle lijn één voor één de eieren af. Bij een smal blad komt het meermaals voor dat, nadat het vrouwtje een ei aan de onderzijde heeft afgezet zich direct 180 graden draait om aan de andere kant van het blad een volgend ei te leggen. Soms worden meerdere eieren tegelijk afgezet die door een kleverige uitscheiding bij elkaar worden gehouden. In deze karakteristieke eileghouding ligt het zwaartepunt van het lichaam sterk naar achteren en lijkt de grote kop en het borststuk met relatief zware spiermassa te zorgen voor een goede balans. De hechtlapjes tussen de klauwen zullen bijdragen aan de nodige grip op het gladde oppervlak van het blad. Bladetende larven, zoals rupsen van vlinders en bastaardrupsen van bladwespen, grazen langs of vanaf de bladrand en krijgen zo de eieren binnen. Mechanische en chemische stimuli van de kaken en verteringssappen van de gastheer leiden tot het uitkomen van de eieren. Daarna boort het

Tabel 2. Plantensoorten waarop eiafzet van *Pseudogonalos habmii* is waargenomen, met de primaire en secundaire gastheren.

Table 2. Plant species on which oviposition of *Pseudogonalos habmii* has been observed, with the primary and secondary hosts.

| Eiafzet op | Primaire gastheer | Secundaire gastheer (Ichneumonidae) | Referentie |
|----------------------------|--|---|---|
| ? | <i>Epipsilia latens</i> (Noctuidae) | <i>Ophion luteus</i> (Ophioninae) | Reichert 1911 |
| ? | <i>Smerinthus ocellatus</i> (Sphingidae) | <i>Callajoppa cirrogaster</i> (Ichneumoninae) | Puhlmann 1916 in Väänänen et al. 2018 |
| ? | <i>Papilio machaon</i> (Papilionidae) | ? | foto van Bryuhov in Väänänen et al. 2018 |
| <i>Pinus</i> | <i>Panolis flammea</i> (Noctuidae) | <i>Enicospilus merdarius</i> (Ophioninae) | Gauss 1962 |
| <i>Preridium aquilinum</i> | <i>Ceramica pici</i> (Noctuidae) | <i>Enicospilus ramidulus</i> (Ophioninae) | Shaw in Schnee 2011 |
| ? | <i>Callimorpha dominula</i> (Erebidae) | <i>Heteropelma amictum</i> (Anomaloniinae) | Schnee 2011 |
| ? | <i>Xestia triangulum</i> (Noctuidae) | <i>Erigorgus melanops</i> (Anomaloniinae) | Schnee 2011 |
| <i>Rubus</i> | <i>Polia nebulosa</i> (Noctuidae) | <i>Erigorgus procerus</i> (Anomaloniinae) | Schnee 2011 |
| <i>Prenanthes purpurea</i> | <i>Cucullia lactucae</i> (Noctuidae) | <i>Exetastes fornicator</i> (Banchinae) | Schnee 2015 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | <i>Ectropis crepuscularia</i> (Geometridae) | cf. <i>Aphanistes bellicosus</i> (Anomaloniinae) | Haeselbarth 1979, Schnee 2015 |

eerste larvestadium zich door de darmwand van de gastheer om in de lichaamsholte (haemocoel) te zoeken naar een secundaire gastheerlarve van een ichneumonide (Ichneumonidae) of sluipvlieg (Tachinidae) (Clausen 1931). Het maakt hierbij niet uit of de primaire gastheer vóór of na de opname van de eieren van de kaakwesp wordt geparasiteerd. Wanneer de primaire gastheer niet is geparasiteerd dan sterft de kaakwesplarve. Maar als er wel een larve aanwezig is, dan vreet de kaakwesplarve zich naar binnen. Daarna volgt een koinobiont patroon. De trigonalide larve wacht tot de secundaire gastheerlarve (bijna) is volgroeid of tot verpopping over gaat en begint dan pas weer te eten.

Een van de vrouwtjes legde in gevangenschap op één dag 1.650 eieren. De twee ovaria bevatten elk zo'n 300-400 ovarioelen met elk gemiddeld vijf volgroeide eieren en een serie eieren in ontwikkeling (Bugnion 1910). In totaal beschikt een vrouwtje over meer dan 10.000 eieren. De ovale witte eieren hebben een lengte van 0,15-0,18 mm en blijven tot zes weken levenskrachtig, pas daarna beginnen ze in te drogen. Door de kleurloze eischaal met 12 lengte- en enkele dwarsribben kun je het bruinige embryo zien (Bischoff 1936, Schnee 2015).

Larven en poppen

De verschillende larvenstadia en de pop van *P. hahnii* zijn nog niet beschreven. Binnen de familie worden enkele larvale typen onderscheiden. In totaal doorloopt de larve vijf stadia. Het eerste stadium is slechts 0,12 mm lang en is van het microtype. Deze is bezet met rijen haken, borstels en haren, waarmee ze de darmwand van de primaire gastheer en/of de darmwand of huid van de secundaire gastheer doorboren (Clausen 1931). Het tweede larvestadium, een intermediair type tussen stadium een en twee, is ongeveer 1 mm lang en heeft geen haken of haren en nog geen gechitiniseerd kopkapsel. Het derde larvestadium is van de mandibulate vorm. Deze heeft een stevig gechitiniseerde kop met grote kaken, die waarschijnlijk gebruikt worden voor het uitschakelen van soortgenoten of andersoortige concurrenten. Omdat de kaakwespeieren in grote aantallen op de bladeren voorkomen, is het niet verwonderlijk dat gastheren meerdere eieren van kaakwespen binnenkrijgen. In gastheerpoppen worden soms ook vele kopkapsels van derde larvestadia aangetroffen. Dit heeft er mee te maken dat Trigonalidae solitaire parasitoïden zijn. Er kan maar één nakomeling per gastheer opgroeien en deze doodt dus zijn soortgenoten. Het vierde en vijfde larvestadium zijn van de normale vorm en zijn ectoparasitair. Ze hebben 14 lichaamssegmenten en een lengte van respectievelijk 3,5 en 10 mm. Kenmerkend voor de vijfde-stadiumlarve van kaakwespen zijn de drietandige kaken. In dit stadium vindt de groei van de kaakwesplarve plaats.

Daarna vindt de verpopping plaats. Het vijfde larvestadium maakt, afhankelijk van de soort, een onregelmatige cocon, een zijdeachtige afscheiding of geen cocon (Clausen 1929, Van der Vecht 1933, Yamane 1973, Cooper 1954, Weinstein & Austin 1995). Ze verpopt buiten of in de pop van de primaire gastheer maar in de cocon of het puparium van de secundaire gastheer. Het popstadium duurt ongeveer 10 dagen. Na het uitkomen gebruikt het volwassen dier de grote kaken om zich een weg naar buiten te bijten door de pop, de gastheercocon of het puparium. Er zijn in-

dividuen met een verlengde diapauze van twee en drie jaar gemeld (Weinstein & Austin 1995). Adulte kaakwespen overleven in het laboratorium langer als ze honing hebben gedronken. In de natuur wordt zelden bloembezoek gezien maar zijn individuen wel foeragerend op honingdauw waargenomen (Townes 1956, Weinstein & Austin 1995).

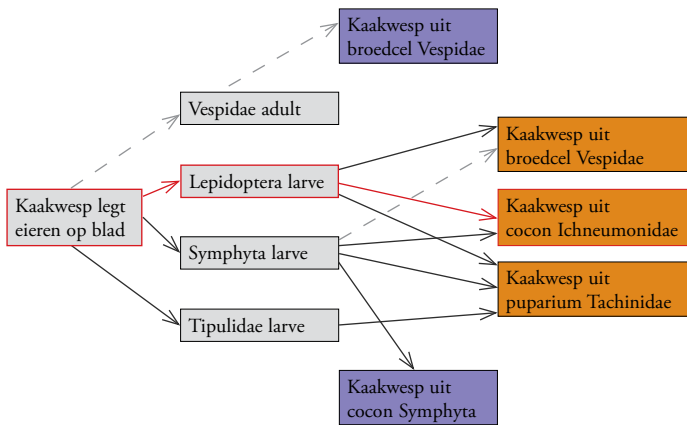
Schnee (2011) constateerde uit een kweek van *P. hahnii* dat de larven in een primaire gastheer ongeveer zeven maanden gewacht moeten hebben op de secundaire gastheer. Uit een andere kweek concludeert dezelfde schrijver dat de hyperparasitoïd als jonge larve overwintert en de ontwikkeling van de kaakwesp ongeveer tien maanden duurt. Schnee concludeert uit zijn kweken dat *P. hahnii* slechts één generatie per jaar heeft.

Gastheren

Zoals hierboven al gezegd zijn uit Nederland geen kweekresultaten van *P. hahnii* bekend. Als primaire parasieten zijn tot op heden alleen rupsen bekend van Lepidoptera, van vijf families: Erebidae, Geometridae, Noctuidae, Papilionidae en Sphingidae (tabel 2). Bastaardrupsen van bladwespen zouden ook primaire gastheer kunnen zijn. Zo vermelden Carmean & Kimsey (1998) *Diprion similis* (Diprionidae) als gastheer, maar dat is niet door een kweek bevestigd.

Secundaire parasieten zijn larven van Ichneumonidae van de subfamilies Ophioninae, Ichneumoninae, Anomaloninae en Banchinae (tabel 2). Deze ichneumoniden hebben als gemeenschappelijk kenmerk een endoparasitaire en koinobionte levenswijze. Dat wil zeggen dat de parasitoïd haar ontwikkeling op een laag pitje zet om de gastheer de kans te geven verder te groeien tot het moment dat er voldoende voedsel is voor een geslaagde ontwikkeling van de parasitoïd. Mogelijk komen ook nog Tachinidae die rupsen parasiteren als secundaire gastheren in aanmerking.

Bij andere Trigonalidae zijn verrassend genoeg ook diverse eusociale plooiwespelwespen (familie



Figuur 11. Gastheerrelaties van kaakwespen (familie Trigonalidae). Paars: primaire gastheer, oranje: secundaire gastheer. De onderbroken pijlen geven een mogelijke relatie aan. De rood weergegeven route betreft *Pseudogonalos habnii*. Figure 11. Host relations of Trigonalidae. Purple: primary host, orange: secondary host. The broken lines show a possible relationship. The red lines show *Pseudogonalos habnii*.

Vespidae, subfamilie Vespinae, Polistinae, Eumeninae) als secundaire gastheer gemeld. De larven van deze wespen zouden dienen als secundaire gastheren nadat ze door de werksters gevoed zijn met rupsen of bastaardrupsen geparasiteerd door Trigonalidae (Van der Vecht 1933, 1934, 1957, Weinstein & Austin 1991, Carmean & Kimsey 1998, Hunt et al. 2001, Yamane 2014). Het is de vraag of eusociale plooiwielwespen tevens facultatieve, primaire gastheren van kaakwespen kunnen zijn. Santos & Noll (2013) vonden in het midden van het open nest van de nachtactieve *Apoica flavissima* Van der Vecht, 1972 elf broedcellen met de neotropische kaakwesp *Seminota marginata* (Westwood, 1874). Werksters van *A. flavissima* zijn generalisten die prederen op evertbraten, vooral rupsen, en hun kropinhoud opraken (trophallaxis) om hun eigen broed te voeden. Ze bespreken de mogelijkheid dat deze sociale wesp de eieren van de kaakwesp ook met het verzamelen van plantaardig nestbouw materiaal binnen kunnen krijgen. Door trophallaxis kunnen de eerste larvenstadia van de kaakwesp indirect via geparasiteerde rupsen worden doorgegeven aan de larven van *A. flavissima* (secundaire gastheer) of direct vanuit de plantaardige bouwstoffen van de nestcellen de larven van *A. flavissima* binnendringen (primaire gastheer). Een kweek van de Amerikaanse kaakwesp *Taeniongalos gundlachi* (Cresson, 1865) toont dat ook een succesvolle

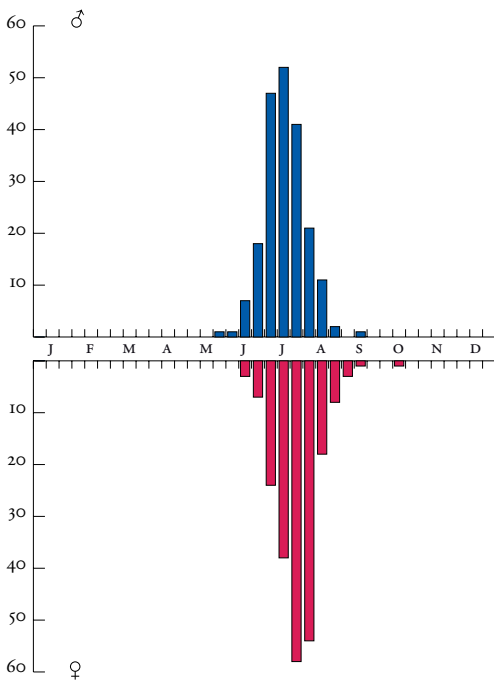
ontwikkeling mogelijk is via de larven van een langpootmug (Tipulidae: *Tipula cf. flavoumbrosa*) geparasiteerd door een sluipvlieg (Gelhaus 1987).

Een opmerkelijke waarneming is dat jonge larven van kaakwespen ook oudere soortgenoten parasiteren. Ze kunnen dus ook nog als facultatieve autoparasitoïd optreden. Het slagen van deze parasitering is niet aangetoond (Clausen 1929, Weinstein & Austin 1995). En tenslotte kunnen Australische kaakwespen van het genus *Taeniongalos* zowel optreden als parasitoïden van bladwespen van het genus *Perga* (familie Pergidae) maar tevens parasitoïden van Ichneumonidae of Tachinidae in dezelfde soorten bladwespen zijn (Weinstein & Austin 1995).

In figuur 11 worden alle gastheerrelaties, behalve die van de facultatieve autoparasitoïd, schematisch weergegeven in een diagram.

Fenologie

Pseudogonalos habnii vliegt van eind mei tot en met half oktober in één generatie per jaar. De mannen vliegen van 25 mei tot en met 20 september, de vrouwen van 16 juni tot en met 17 oktober. De piek van de vliegtijd van de mannen ligt in juli en lijkt iets vroeger te liggen dan de piek van de vrouwen die valt tussen half juli en begin augustus (fig. 12).



Figuur 12. Vliegtijd diagram van *Pseudogonalos hahnii* in Nederland.

Figure 12. Flight period of *Pseudogonalos hahnii* in the Netherlands.

Volwassen dieren lijken een relatief kort leven te hebben, het langst levende vrouwtje van een kaakwesp dat tot op heden is gemeld werd slechts 14 dagen oud (Clausen 1931). Voor een vrouwtje van *P. hahnii* meldt Bischoff (1936) een levensduur van maximaal acht dagen in gevangenschap.

CONCLUSIES EN DISCUSSIE

In dit artikel worden de Trigonidae gepresenteerd als zonderlinge buitenbeentjes, met een opmerkelijke voortplantingsstrategie. De vrouwtjes hebben een sterk gereduceerde legboor die ongeschikt is om de cuticula van gastheren te kunnen penetreren. De legboor wordt gebruikt om eieren af te zetten op bladeren. Dit komt neer op een soort loterij waarbij de wesp erop hoopt dat een voorbijkomende rups of bladwesplarve eieren

binnenkrijgt. In plaats van te investeren in het gericht zoeken naar een specifieke gastheer produceren kaakwespen enorme hoeveelheden eieren om de kans te vergroten dat enkele eieren goed terecht komen (Bugnion 1920, Bischoff 1936). Het is overigens wel de vraag of de eieren volledig random verdeeld worden over de voedselplanten van hun gastheren of dat ze voorkennis hebben over de kwaliteit van de habitat. Het zou bijvoorbeeld kunnen dat vrouwtjes de dichtheid van gastheren kunnen inschatten, bijvoorbeeld door detectie van chemische stimuli afkomstig van de gastheren en/of hun voedselplanten. Ook de plaatsing van eitjes langs de bladranden vergroot de kans om in een primaire gastheer terecht te komen, aangezien veel gastheerlarven de randen van bladeren eten.

De slagingskans van de eieren wordt verder vergroot door de lange levensduur van enkele maanden. Door de geringe afmeting van de eieren zijn ze minder gevoelig voor predatie of parasitering.

Uit deze dataset blijkt dat *P. hahnii* een algemene soort is verspreid over het gehele land. De leeftijd van deze kaakwesp is nog slecht bekend. In gevangenschap, van in het wild gevangen dieren, werd een vrouwtje van de Europese kaakwesp maximaal acht dagen oud (Bischoff 1936). Daarentegen is de vliegtijd lang (eind mei - half oktober). Misschien heeft deze trigonalide zo'n lange vliegtijd doordat ze gebruik kan maken van gastheren met een verschillende levenscyclus. Waarschijnlijk hebben we bij deze soort te maken met één generatie per jaar (Schnee 2011).

Het feit dat *P. hahnii* in Nederland in zeer verschillende typen vochtige en droge habitats kan worden aangetroffen en dat de soort tevens in staat is snel nieuwe habitats te vinden, zoals zanddepots en grindgroeven, wijzen op een brede ecologische amplitude (eurytope soort). De eiafzet op een grote variatie aan planten betekent dat de eieren door veel verschillende primaire gastheren opgegeten kunnen worden. *Pseudogonalos hahnii* blijkt niet kieskeurig te zijn in zowel de primaire

als de secundaire gastheer (tabel 2). Alle bovenstaande ecologische eigenschappen zullen er toe bijdragen de nakomelingen in een kansrijke positie te brengen om gevonden te worden.

De grootte van de mandibels, waaraan de kaakwespen hun Nederlandse naam ontleen, en de blokvormige kop is mogelijk ook een eigenschap die bijdraagt aan de overlevingskans en/of het voorplantingssucces van de volwassen wesp. Zowel het vrouwtje als het mannetje bezitten die forse kaken. Mogelijk dienen de mandibels en de krachtige spieren om zich uit de eigen cocon en de stevige cocon van de secundaire gastheer te bevrijden. Meer aannemelijk worden de mandibels, met drie of vier dolkvormige tanden aan de binnenzijde, gebruikt als wapen bij de fysieke verdediging van de eileghabitat tegen soortgenoten. Bischoff (1933, 1936) merkt op dat je kaakwespen niet in eenzelfde ruimte bij elkaar moet zetten vanwege agressief gedrag dat tot flinke, lichamelijke beschadigingen kan leiden. De grote, scherpe kaken lijken dus een adaptief instrumentarium binnen een vorm van competitie waarbij een territorium kan worden afgeschermd.

DANKWOORD

Frederique Bakker wordt bedankt voor toegang tot de collectie van Naturalis. Medewerkers van de bibliotheek van Naturalis dank ik hartelijk voor hun hulp bij het zoekwerk naar literatuur en Heinz Schnee voor het toezenden van zijn publicaties over de kweek van *P. bahni*. Ad Mol, Jeroen de Rond, Jan Smit en Kees Zwakhals dank ik voor hun bijdrage aan de dataset. Kees van Achterberg en Kees Zwakhals stuurden enkele tekstcorrecties en Wijnand Heitmans kwam met diverse aanpassingen die de opbouw en daardoor de leesbaarheid en consistentie van de tekst sterk hebben verbeterd. Tenslotte hartelijk dank aan Petra Fleurbaaij, Bart Horvers en Kees Zwakhals voor het gebruik van hun prachtige foto's.

LITERATUUR

- Aguiar, A.P., A.R. Deans, M.S. Engel, M. Forshage, J.T. Huber, J.T. Jennings, N.F. Johnson, A.S. Lelej, J.T. Longino, V. Lohrmann, I. Miko, M. Ohl, C. Rasmussen, A. Taeger & D.S.K. Yu 2013. Order Hymenoptera. – In: Zhang, Z.-Q. (ed.) *Animal Biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). – *Zootaxa* 3702 (1): 51-62.
- Bischoff, H. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Trigonaloiden. – *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 19: 480-496.
- Bischoff, H. 1936. Beiträge zur Lebensgeschichte der *Pseudogonolobus habni* (Spin.). – *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde in Berlin* 1936: 51-63.
- Branstetter, M.G., B.N. Danforth, J.P. Pitts, B.C. Faircloth, P.S. Ward, M.L. Buffington, M.G. Gates, R.R. Kula & S.G. Brady 2017. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. – *Current Biology* 27: 1019-1025.
- Broad, G.R. 2016. Checklist of British and Irish Hymenoptera - Trigonalioidea. – *Biodiversity Data Journal* 4: e7935.
- Bugnion, E. 1910. La structure anatomique du *Trigonalys Habni* Spin. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 12: 14-20, pls. 1-4.
- Carmean, D. & L. Kimsey 1998. Phylogenetic revision of the parasitoid wasp family Trigonalidae (Hymenoptera). – *Systematic Entomology* 23: 35-76.
- Chen, H.-Y., C. van Achterberg, J.-H. He & Z.-H. Xu 2014. A revision of the Chinese Trigonalidae (Hymenoptera, Trygonalyoidea). – *ZooKeys* 385: 1-207.
- Clarke, A.R. & M.P. Zalucki 2001. *Taeniogonolobus raymenti* Carmean & Kimsey (Hymenoptera: Trigonalidae) reared as a hyperparasitoid of *Sturmia convergens* (Weidemann) (Diptera: Tachinidae), a primary parasite of *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Pan-Pacific Entomologist* 77: 68-70.
- Clausen, C.P. 1929. Biological studies on *Poecilogonolobus thwaitesii* (Westw.), parasitic in the cocoons of *Henicospilus* (Hymen. Trigonalidae). – *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 31 (4): 67-79, 1 pl.

- Clausen, C.P. 1931. Biological notes on the Trigonalidae (Hymenoptera). – Proceedings of the Entomological Society of Washington 33 (4): 72-81.
- Clausen, C.P. 1940. Trigonalidae. – In: C.P. Clausen (ed.), Entomophagous insects. McGraw-Hill Book Co., London & New York: 56-61.
- Cooper, K.W. 1954. Biology of eumenine wasps iv. A trigonalid wasp parasitic on *Rygiichium rugosum* (Saussure). – Proceedings of the Entomological Society of Washington 56 (6): 280-288.
- Enderlein, G. 1905. Einige Bemerkungen zur Kenntnis der Trigonaliden. – Zoologische Anzeiger 29: 198-200.
- Gauss, R. 1962. Über *Pseudogonals habni* (Spin.) (Hym. Trigonalidae) und seine Wirte. – Mitteilungen badischen Landesvereinigung für Naturkunde und Naturschutz, N.F.S. 2: 275-288.
- Gelhaus, J.K. 1987. A detritivore *Tipula* (Diptera: Tipulidae) as a secondary host of *Poecilognalis costalis* (Hymenoptera: Trigonalidae). – Entomological News 98: 161-162.
- Haeselbarth, E. 1979. Zur Parasitierung der Puppen von Forleule (*Panolis flammea* [Schiff.]), Kiefernspanner (*Bupalus pinarius* [L.]) und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistortata* (Goeze)) in bayerischen Kieferwälder. Teil 1. – Zeitschrift für angewandte Entomologie 87: 186-202.
- Haeseler, V. 1976. *Pseudogonals habni* (Spin.) in Norddeutschland (Hym. Trigonalidae). – Faunistisch-Ökologische Mitteilungen 5: 43-46.
- Haverhorst, P. 1924. Van een paar zeldzame wespen (*Discoelius zonalis* Panz. en *Trigonalys habni* Spin.). – De Levende Natuur 29 (6): 180-182.
- Hunt, J.H., S. O'Donnell, N. Chernoff & C. Brownie 2001. Observations on two neotropical swarm-founding wasps, *Agelaiya yepocapa* and *A. panamaensis* (Hymenoptera: Vespidae). – Annals of the Entomological Society of America 94 (4): 555-562.
- Lelej, A.S. 2003. A review of the family Trigonalidae (Hymenoptera) of the palaearctic region. – Far Eastern Entomologist 130: 1-7.
- Lindemans, J. 1918. [*Trigonalis habni* Spin. f.nsp.]. – In: Verslag 51e wintervergadering der NEV gehouden te Rotterdam op 17 februari 1918. Tijdschrift voor Entomologie 61: xxviii.
- Madl, M. & M.-D. Mitroiu 2019. Fauna Europaea: Trigonalidae. – Fauna Europaea version 2017.06, Fauna-eur.org.
- Maurissen, A.H. 1882. Lijst van insecten in Limburg en niet in de andere provincien van Nederland waargenomen. – Tijdschrift voor Entomologie 25: cx-cxx.
- Oehlke, J. 1983. Zur Nomenklatur der Gattungen *Trigonalis*, *Stephanus* und *Brachygaster* (Hymenoptera, Trigonalidae et Evaniidae). – Reichenbachia 21 (14): 91-93.
- Oeser, R. 1962. Der reduzierte Ovipositor von *Pseudogonals habni* (Spin.) nebst Bemerkungen über die systematische Stellung der Trigonalidae. – Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Tagungsberichte 45 [1961]: 153-157.
- Oostroom, S.J. van 1969. Over het voorkomen van *Pseudogonals habni* (Spin.) in Nederland (Hym., Trigonalidae). – Entomologische Berichten 29 (7): 123-126.
- Perrichot, V., J. Ortega-Blanco, R.C. McKellar, X. Delclos, D. Azar, A. Nel, P. Tafforeau & M.S. Engel 2011. New and revised maimetshid wasps from Cretaceous ambers (Hymenoptera, Maimetshidae). – ZooKeys 130: 421-453.
- Peters, R.S., L. Krogmann, C. Mayer, A. Donath, S. Gunkel, K. Meusemann, A. Kozlov, L. Podsiadlowski, M. Petersen, R. Lanfear, P.A. Diez, J. Heraty, K.M. Kjer, S. Klopstein, R. Meier, C. Polidori, T. Schmitt, S. Liu, X. Zhou, T. Wappler, J. Rust, B. Misof & O. Niehuis 2017. Evolutionary history of the Hymenoptera. – Current Biology 27: 1-6.
- Reichert, A. 1911. Beitrag zur Lebensweise von *Pseudogonals habni* Spin. – Berliner Entomologische Zeitschrift 56: 109-112.
- Santos, E.F. & F.B. Noll 2013. Biological notes on the parasitism of *Apoica flavissima* Van der Vecht (Hymenoptera: Vespidae) by *Seminota marginata* (Westwood) (Hymenoptera: Trigonalidae): are social paper wasps primary of secondary hosts of Trigonalidae? – Sociobiology 60 (1): 123-124.
- Schnee, H. 2011. Beitrag zur Kenntnis der Biologie von *Pseudogonals habni* (Spinola) (Hymenoptera, Trigonalidae und Ichneumonidae). – Entomologische Nachrichten und Berichte 55 (1): 27-32.
- Schnee, H. 2015. Neue Wirte von *Pseudogonals habni*

- (Spinola, 1840) (Hymenoptera, Trigonalidae und Ichneumonidae, Lepidoptera, Noctuidae). – Entomologische Nachrichten und Berichte 59 (3-4): 235-236.
- Schulmeister, S. 2003. Morphology and evolution of tarsal plantulae in Hymenoptera (Insecta), focussing on the basal lineages. – Zoologica Scripta 32: 153-172.
- Schulz, W.A. 1906. Die Trigonaloiden des Königlichen Zoologischen Museums in Berlin. – Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin 3: 205-212.
- Tan, J.-L., C. van Achterberg, Q.-Q. Tan & L.-P. Zhao 2017. New species of Trigonalidae (Hymenoptera) from NW China. – ZooKeys 698: 17-58.
- Townes, H. 1956. The nearctic species of trigonalid wasps. – Proceedings of the United States National Museum 106 (3367): 295-304.
- Väänänen, S., J. Paukkunen, V. Soon & E. Budrys 2018. Occurrence and biology of *Pseudogonalos habnii* (Spinola, 1840) (Hymenoptera: Trigonalidae) in Fennoscandia and the Baltic states. – Entomologica Fennica 29: 86-96.
- Vecht, J. van der 1933. [Mededelingen over *Nippogonalos jezoënsis* (Trigonalidae)]. – In: Verslag van de 88e zomervergadering der NEV op 17 juni 1933 te Delden. Tijdschrift voor Entomologie 76: lxxviii-lxxxii.
- Vecht, J. van der 1934. Zur Kenntnis der Indo-Malayischen Trigonaloiden. – Zoologische Mededelingen 17 (3-4): 290-296.
- Vecht, J. van der 1957. The Vespinae of the Indo-Malayan and Papuan areas (Hymenoptera, Vespidae). – Zoologische Verhandelingen, Leiden 34: 1-83, pls. i-vi.
- Watanabe, K. & S. Yamane 2017. Notes on the Japanese Trigonalidae (Hymenoptera). – Tsunekibachi 30: 1-26.
- Weinstein, P. & A.D. Austin 1991. The host relationships of trigonalid wasps (Hymenoptera, Trigonalidae), with a review of their biology and catalogue to world species. – Journal of Natural History 25: 399-433.
- Weinstein, P. & A.D. Austin 1995. Primary parasitism, development and adult biology in the wasp *Taenogonalos ventoria* Riek (Hymenoptera: Trigonalidae). – Australian Journal of Zoology 43: 541-555.
- Weinstein, P. & A.D. Austin 1996. Thelytoky in *Taenogonalos venatoria* Riek (Hymenoptera: Trigonalidae), with notes on its distribution and first description of males. – Australian Journal of Entomology 35: 81-84.
- Yamane, S. 1973. Descriptions of the second to final instar larvae of *Bareogonalos jezoensis* with some notes on its biology (Hymenoptera, Trigonalidae). – Kontyu 41 (2): 194-202.
- Yamane, S. 2014. New taxa of the genus *Bareogonalos* from Asia with further information on the tribe Nomadinini (Hymenoptera, Trigonalidae). – Halteres 5: 17-31.

SUMMARY

Pseudogonalos habnii in the Netherlands (Hymenoptera: Trigonalidae)

Based on a new database of 606 specimens (of which 253 females and 284 males) the distribution of *Pseudogonalos habnii* (Spinola, 1840) (Hymenoptera: Trigonalidae) in the Netherlands is shown. Almost all the Dutch sources on this species are brought together. The species is illustrated and after study of the literature the miraculous biology is described.

T.M.J. Peeters
Tilburg
ptheo@xs4all.nl

