

Een voorstel voor de soortbeschrijving van de Nederlandse Hymenoptera, met gebruikmaking van de begrippen levenscyclus en broedzorgcyclus

Hans Nieuwenhuijsen

Inleiding

Kort geleden publiceerde ik een determinatietabel voor de Nederlandse spinnendoders (Nieuwenhuijsen 2005). In deze tabel zijn per soort summier wat gegevens opgenomen over de grootte, de vliegtijd en de biotoop. Dat die soortbeschrijving zo summier is heeft vele redenen. Eén ervan is dat kort voor het verschijnen van de tabel het schitterende naslagwerk “De wespen en mieren van Nederland” (Peeters et al. 2004) verscheen, waarin per soort



spinnendoder al heel wat biologische informatie is opgenomen. De gebruiker van de tabel verwijs ik dan ook voor meer gegevens naar dit boek. Een andere reden is dat ik zelf nog geen goed beeld had hoe een goede soortbeschrijving eruit zou moeten zien. In "Over niche en biodiversiteit" (Nieuwenhuijsen 2003) vatte ik de, tot dan toe in "Bzzz" gevoerde discussie over dit onderwerp samen en in dit artikel wil ik een 'definitief' voorstel voor een soortbeschrijving doen. Ik volg gedeeltelijk het stramien uit "De wespen en mieren", dat er als volgt uitziet:

- Een summiere beschrijving van de morfologie van vrouwtje en mannetje.
- De geografische verspreiding, inclusief een verspreidingskaart in Nederland. Bij de kaart staat de status (mate van voorkomen en trend van de soort).
- De biologie van de soort: de biotoop, de vliegtijd met vliegtijddiagram, aantal generaties, broedzorggedrag van het vrouwtje, prooien en eventuele broedparasieten.

Maar ik vind het te beknopt, wat natuurlijk ook niet anders kan met zoveel soorten in één boek, en ik mis samenhang in de presentatie van de gegevens.

In dit artikel zal ik de volgende vragen beantwoorden: welke biologische informatie moet naar mijn mening worden opgenomen in de beschrijving, hoe denk ik dat die informatie geordend kan worden en hoe komt het stramien er dan uit te zien?

Dit artikel is dus bedoeld voor die leden van de werkgroep die de soorten, die ze in het veld tegenkomen, kort willen karakteriseren. Tevens is dit stuk een discussiestuk: de lezer wordt van harte uitgenodigd op mijn voorstellen te reageren.

Welke biologische informatie hoort thuis in een soortbeschrijving?

Als uitgangspunten kies ik het stramien uit de "De wespen en Mieren van Nederland" (Peeters et al. 2004) en het hoofdstuk 'Algemene inleiding' uit Oecologie (Bakker 1995), dat de biologische kennis rangschikt naar de vakgebieden binnen de biologie. Informatie moet worden opgenomen over de:

- systematiek: de wetenschappelijke en de Nederlandse soortnaam.
- morfologie: een beschrijving van het uiterlijk van het volwassen stadium maar ook van de andere ontwikkelingsstadia.
- ethologie: een beschrijving van het gedrag van het mannetje en vooral van het broedzorggedrag van het vrouwtje.
- ontwikkelingsbiologie: een beschrijving van het verloop van de levenscyclus en bijzonderheden van de stadia.
- verspreiding zowel de geografische als de ecologische.
- status: zeldzaamheid en toe- of afname.
- autoecologie: voedselrelaties, nestplaats en vijanden.

Hoe kun je de informatie ordenen?

Ik stel voor de gegevens de ordenen aan de hand van twee begrippen: de levenscyclus en de broedzorgcyclus.

De levenscyclus is de beschrijving van de ontwikkelingsstadia van een individu van een soort en het zorgt er voor dat de soort gezien wordt als een reeks van stadia en niet alleen als een volwassen stadium.

Lincoln e.a. (1998) geven twee omschrijvingen van het begrip levenscyclus. De eerste luidt als volgt: het leven van een individu van de eicel tot de dood. Wij noemen dat vaak de levensloop. De tweede omschrijving is ook de definitie die ik in dit artikel volg: alle stadia van een organisme tussen de productie van geslachtscellen door één generatie tot deze productie door de volgende generatie.



Eén van de voordelen van de laatste definitie is dat ook het begrip generatie wordt gedefinieerd: een generatie van een soort is de periode van de eicel tot en met het volwassen stadium.

De levenscyclus van de hymenoptera

De hymenoptera zijn holometabole insecten wat wil zeggen dat in hun levenscyclus van ei tot volwassen insect een volledige metamorfose optreedt. De larvestadia en pop lijken in het geheel niet op het imago. De stadia in deze cyclus zijn achtereenvolgens ei, larf, pop en imago. Het larvestadium is van het rupstype of het madetype. De pop is van het 'vrije pop'-type. Bij veel soorten wespen treden vijf larvestadia op (Evans & West Eberhard 1973). De eerste vier stadia vreten, groeien en eindigen met een vervelling. Het laatste stadium spint een cocon en verandert in een prepop. Vroeg of laat vervelt deze en verandert in een pop. In het popstadium vindt de eigenlijke metamorfose plaats tot volwassen insect. Elk stadium heeft een functie. De larvestadia zijn de eet- en groeistadia, de prepop of de pop in de cocon, of soms het volwassen stadium is het overwinteringsstadium en het volwassen insect is het voortplantingsstadium.

Ik zal twee aspecten van de levenscyclus gebruiken om de informatie van de soort te ordenen. Het eerste aspect is het verloop van de cyclus in een jaar: het fenogram. De gegevens over het aantal generaties per jaar, de diapauze, de duur van de stadia, en dergelijke komen hier aan de orde. Het tweede aspect betreft de gegevens over de morfologie en het gedrag van de verschillende stadia.

Bij de bespreking van het volwassen stadium zal ik veel aandacht besteden aan de broedzorg. Er zijn veel vormen van broedzorg zoals onder andere het leggen van eieren op een geschikte plaats, het bouwen van een nest en vormen van sociaal gedrag ter voeding en bescherming van de jongen (Van der Pluijm e.a. 1981). Ik zal dit soort gedrag, dat vooral bij de aculeate hymenoptera vele en soms complexe vormen heeft aangenomen, beschrijven in de vorm van een broedzorgcyclus en het verloop daarvan weergeven met een broedzorgformule. Zo'n cyclus biedt mij de mogelijkheid de activiteiten van het volwassen dier in deze samenhang te beschrijven.

Een voorstel voor een stramen van de soortbeschrijving

Op grond van de bovenstaande overwegingen doe ik nu een voorstel voor een stramen van een soortbeschrijving.

- De wetenschappelijke en de Nederlandse naam.
- De levenscyclus in de tijd. Hier neem ik een fenogram en een vliegdiagram op. Aan de hand van het fenogram wordt duidelijk of de soort univoltien of bivoltien is. Ook valt af te lezen hoelang elk stadium duurt. Bovendien blijkt in welk stadium de soort in diapauze gaat. Het vliegdiagram laat zien of de soort proterandrisch, de mannetjes verschijnen eerst, dan wel proterogynisch, de vrouwtjes verschijnen eerst, is.
- De levenscyclus: morfologie en gedrag van de stadia.
 - Van het ei vermeld ik de grootte, de vorm en de kleur evenals de plaats waar het ei gelegd wordt.
 - Ook van de larvestadia komen de vorm en de kleur ter sprake evenals het voedsel. Eventueel worden bijzonderheden over het gedrag vermeld.
 - De pop en de cocon: op welke plek vindt de verpopping plaats en hoe ziet de pop eruit? Wat is er bekend over de grootte, de kleur en de vorm van de cocon?
 - Het imago. Eerst beschrijf ik de morfologie van het mannetje en het vrouwtje. Dan beschrijf ik het gedrag van het mannetje, bijvoorbeeld territoriumgedrag, paringsgedrag, en dergelijke. Bij de beschrijving van het gedrag van het vrouwtje plaats ik het broedzorggedrag centraal. Ik onderscheid drie groepen van broedzorggedrag: het (eu)sociale, het solitaire en het koekoek-gedrag. Voor een verdere beschrijving van deze groepen, de gedragselementen waaruit een



broedcyclus bestaat, de broedzorgtypen die ik onderscheid en de broedzorgformules verwijs ik naar de bijlage aan het einde van dit artikel. Hier beperk ik mij tot het geven van twee voorbeelden:

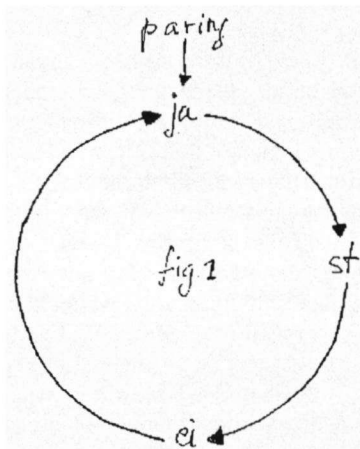


Fig 1. *Cotesia glomeratus*

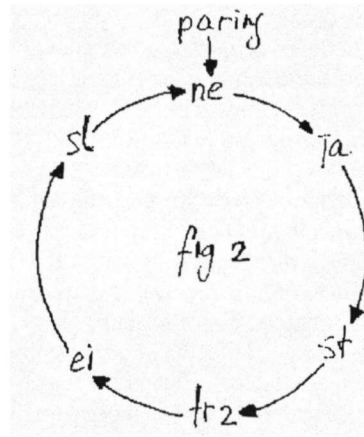


Fig. 2. *Priocnemis perturbator*

(Figuur 1.) Het type broedzorgcyclus van *Cotesia* noem ik het 'parasitaire wesp'-type. De broedzorgformule is: (ja → ('st') → ei)_n. Deze formule betekent dat de jaag-fase soms gevolgd wordt door het steken van de legboor in de prooi en het inspuiten van gif, waardoor de prooi tijdelijk verlamd raakt. Daarna wordt het ei gelegd. Het vrouwtje herhaalt deze cyclus n keer.

(Figuur 2.) Het type van de spinnendoder *Priocnemis perturbator* noem ik het 'solitaire wesp van de 4^e orde'-type. De broedzorgformule is: (ne → ja → st → tr2 → ei → sl)_n.

Deze betekent dat de vrouwelijke wesp eerst een nest maakt, dan gaat jagen, de prooi steekt en verlamt, de prooi naar het nest vervoert en in de cel stopt, een ei legt en de cel en het nest sluit. Zij herhaalt deze cyclus n maal.

Zoals de levenscyclus dus ordening kan brengen in de presentatie van allerlei gegevens over de verschillende stadia uit het leven van een vliesvleugelige zo kan de broedzorgcyclus de gegevens van het broedzorggedrag ordenen.

- Geografische verspreiding en biotoop

Eerst vermeld ik de verspreiding over de planeet, daarna die in noordwest Europa en tenslotte die in Nederland. Het liefst presenteer ik de verspreiding in de vorm van verspreidingskaarten. Bij de verspreiding van de soort in Nederland wordt zijn status in dit land vermeld: hoe algemeen is de soort en neemt hij toe of af?

De ecologische verspreiding in Nederland geef ik, zo bepleitte ik al eerder, weer met behulp van de natuurdoeltypologie (Bal e.a. 2001). Eventueel kan hier een gedetailleerde beschrijving van de habitat van de soort gegeven worden.

- Relaties met de omgeving

- Voedselrelaties

Welke voedselrelaties heeft de soort met planten? En welke met dieren? Als ik naar de laatste groep relaties kijk denk ik aan host-feeding of de soort als predator (roofdier), als parasitoid, als broedparasiet of als kleptoparasiet.



Enkele ecologische begrippen

Het begrip symbiose geeft aan dat twee soorten een nauwe relatie met elkaar hebben. Men onderscheidt een aantal vormen van symbiose zoals mutualisme, commensalisme en parasitisme. Het laatste begrip geeft aan dat de parasiet voordeel heeft van de samenwerking en de gastheer nadeel. Bij veel insecten treedt een bijzondere vorm van parasitisme op: het parasitoidisme. Dit is het verschijnsel dat de parasitoid één arthropode gastheer nodig heeft voor zijn ontwikkeling en dat de gastheer aan het einde van de ontwikkeling sterft (Gauld & Bolton 1988, Heitmans 2001). Dit is de definitie die ik volg. Godfray (1994) en in navolging van hem O'Neill (2001) geven een meer beperkte definitie van de parasitoid. Zij voegen de beperking toe dat de moeder de gastheer niet verplaatst. Zij doen dat ongetwijfeld om de Parasitica te scheiden van de wespen, die ook één prooi voor hun nakomeling vangen en een nest maken. Het verwarrende van hun beperking is dat ze een ecologisch begrip over relaties tussen soorten - parasitoid - koppelen aan een gedraging uit de broedzorgcyclus, een verschijnsel dat hoort bij het niveau van het individuele organisme. Dat is de reden waarom ik hun definitie niet volg. Men onderscheidt de volgende soorten parasitoiden: solitair (één ei per gastheer) en gregair (meer eieren); endo (de larve leeft in de gastheer) en ecto (op de gastheer); idiobiont (de ontwikkeling van de gastheer stopt) en koinobiont (de ontwikkeling gaat door). Een ander begrip dat een nauwe relatie tussen twee soorten aangeeft is het begrip predator. Een predator is een organisme dat zich voedt met andere organismen, die al dood waren of door het voeden gedood worden. Met betrekking tot de hymenoptera zijn dat de soorten, die als volwassen stadium andere insecten eten of de soorten, waarvan het larve stadium meerdere prooien opeet, die het vrouwtje van de *vorige* generatie heeft verzameld. Ook hier is niet van belang of het vrouwtje van de nakomelingen, die als predator leven, een nest maakt of niet. Trouwens: aculeate predatoren maken

➤ Nestplaats

Hier komen gegevens over de nestplaats. Is het nest boven of onder de grond? Welke grondsoort wordt gekozen? In welke soorten hout wordt het nest gemaakt?

➤ Vijanden

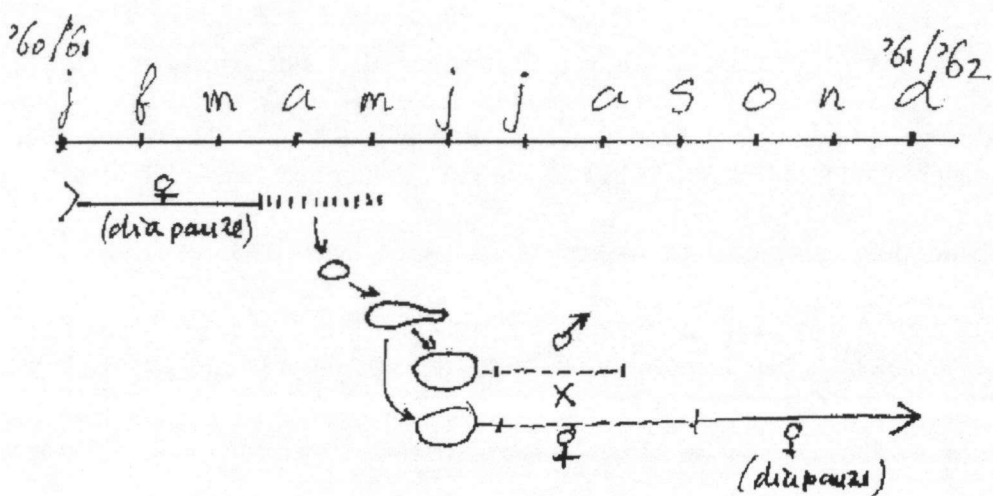
In de categorie vijanden noem ik de predatoren, parasieten, parasitoiden, micro-organismen, broedparasieten en kleptoparasieten van de soort en de wijzen waarop ze de soort het leven zuur maken.

De soortbeschrijving, toegelicht aan een voorbeeld.

Anoplius viaticus – de roodzwarte borstelspinnendoder.

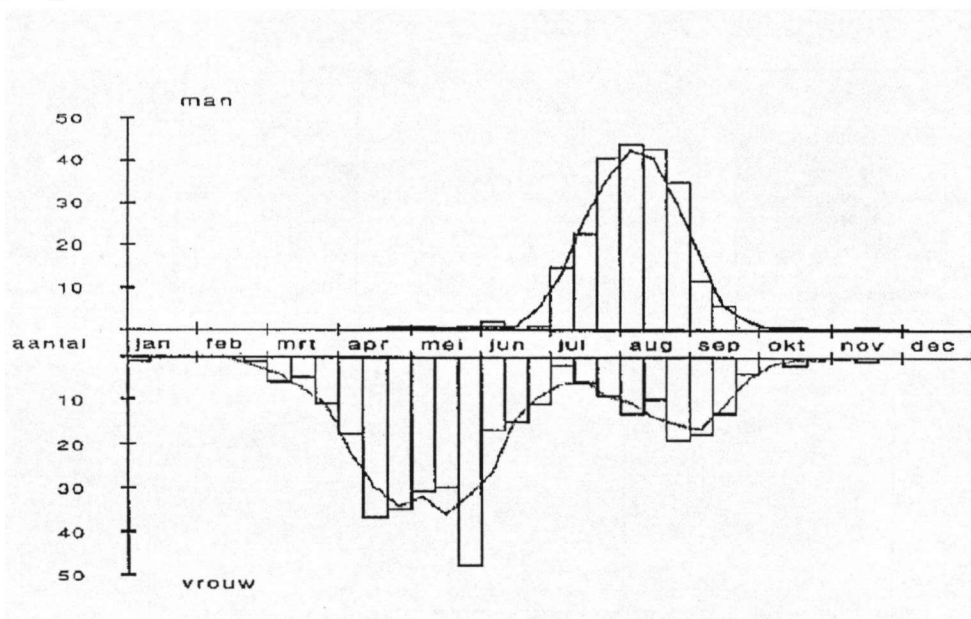
- De levenscyclus en tijd.

Fenogram





Vliegdiagram



Het is een proterandrische, univoltiene soort. Het volwassen vrouwtje gaat na paring in diapauze in een overwinteringsnest. Het leeft ongeveer zes maanden, het mannetje één à twee maanden.

De hele cyclus speelt zich af in de biotopen droge hei en droge duinhei.

- De levenscyclus: morfologie en gedrag.

Het ei is wit, het meet 2 à 3 x 0,3 mm. Het wordt dwars op het rostrale, dorsale deel van het abdomen van de spin gelegd. Dit stadium duurt 5-6 dagen. Er zijn 5 (?) carnivore larvestadia, die samen 15-18 dagen in beslag nemen. Het larvetype is de made. De cocon heeft een dunne, geelbruine wand. Het popstadium duurt 35 dagen.

Het mannetje 6 – 12 mm; het vrouwtje 9 – 15 mm. Zowel bij mannetjes als bij vrouwtjes zijn de metasomale tergieten rood. De caudale randen van de tergieten zijn donker. Op het laatste tergiet van het vrouwtje staat een borstel van dikke haren, die gebruikt wordt bij de nestbouw. Het vrouwtje is een solitaire wesp van de 4^e orde. Zij kan 3 (?) cycli per dag doorlopen. Zij produceert ongeveer 20 (?) nakomelingen.

De cyclus begint met het jagen. Waarschijnlijk vindt het vrouwtje de verborgen levende prooi op de reuk. Het steekgedrag is niet in het wild waargenomen. In het laboratorium kromt de wesp het achterlijf onder het kopborststuk van de spin en steekt waarschijnlijk maar één keer tussen de aanhechting van de poten aan het borststuk. De verlamming is definitief.

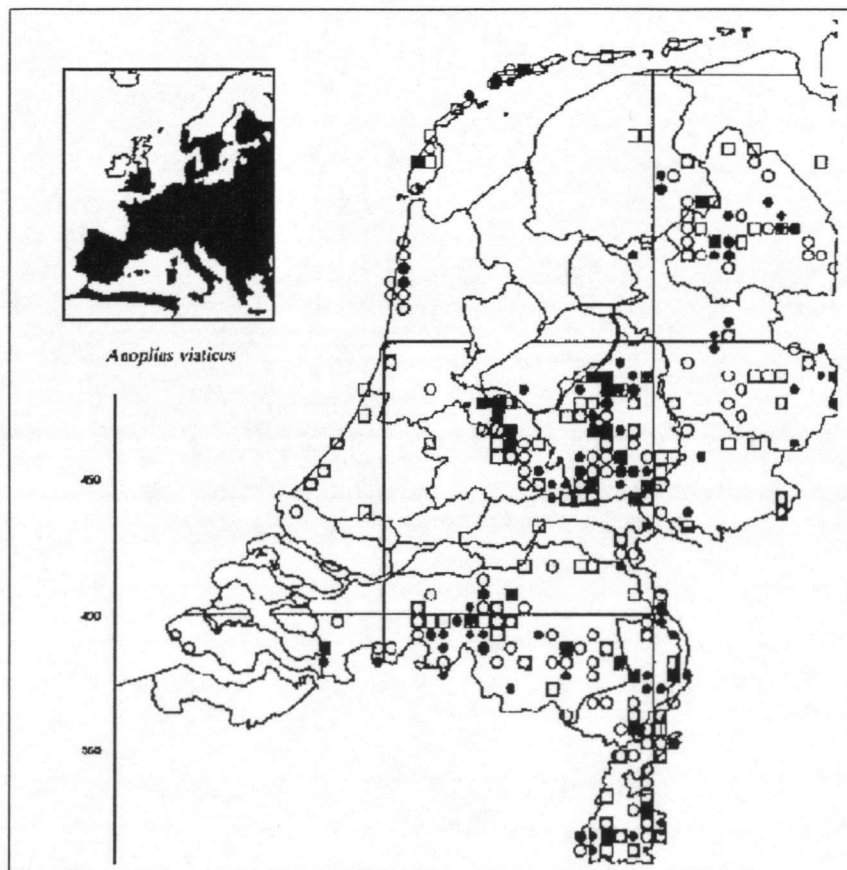
Vervolgens vervoert de wesp de spin achterwaarts lopend en verbergt de prooi bij de plek waar het nest gegraven wordt. Waarschijnlijk is de nestplaats al voor de jacht gekozen. Soms maakt het vrouwtje een paar nesten bij elkaar. Het ééncellige nest is een 30-60 mm lange schuin of recht naar beneden lopende gang, die eindigt in een 8 x 12 mm grote cel. Daarin wordt de spin gebracht en het ei gelegd. Nu wordt de gang gesloten door zand van de wanden te krabben en te bijten. Telkens wordt het zand aangestampt met behulp van de borstel op het achterlijf. Van het paringsgedrag is niets bekend. Het geïnsemineerde vrouwtje gaat overwinteren. Ze graaft in de zomer een 15-30 cm diep winternest. Ze jaagt niet. Pas in het volgend voorjaar gaat ze op jacht.

Waar vrouwtjes in het voorjaar bij elkaar in de buurt nestelen treedt interferentie op.

- De geografische en ecologische verspreiding.

De soort komt voor in Europa, Noord-Afrika en Noord-Azië.

Verspreiding in Europa en Nederland.



In Nederland is de biotoop droge heide (45) en droge duinheide (46). Zij maakt haar nest op open stukken zand in de hei bijvoorbeeld zandpaden.

De soort komt algemeen voor, maar neemt af.

- Relaties met de omgeving.

De mannetjes en vrouwtjes likken nectar en honingdauw. Sommige vrouwtjes likken sap van de prooi. De soort is een solitaire idiobionte ectoparasitoid van spinnen, vooral van de gewone nachtwolfspin (*Trochosa terricola*).

Ze nestelt op open zandplekken in de hei, bijvoorbeeld paden.

Vijanden zijn de spinnendoders die broedparasieten zijn *Ceropales maculata*, *Evagetes proximus* en waarschijnlijk *Evagetes dubius*. De parasitaire dambordvlieg *Metopia argyrocephalus* is uit een nest gekweekt. De wespen zullen ten prooi vallen aan spinnen en vogels.

Literatuur

- Bakker, K., 1995. Algemene inleiding. In: K. Bakker, J.H. Mook & J.G. van Rijn (ed.) Oecologie. - Bohn Stafleu Van Loghum, Houten/Diegem: 1-28.
- Bal, D., H.M.Beije, M. Fellingner, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal & F.J. van Zadelhoff, 2001. Handboek Natuurdoeltypen. - Expertisecentrum LNV. Wageningen, 832 p.
- Drent, R.H. & J.M. Tinbergen, 1995. Gedragsoecologie. In: K. Bakker, J.H. Mook & J.G. van Rijn (ed.) Oecologie. - Bohn Stafleu Van Loghum. Houten/Diegem: 200-223.
- Evans, H. E., 1953. Comparative ethology & systematics of spider wasps. - Syst. Zool. 2.4: 155 – 172.
- Evans, H.E., & M. J. West Eberhard. 1973. The Wasps. - David & Charles. Newton Abbot, 265 p.
- Evans, H.E., 1984. Insect biology. - Addison-Wesley. Reading, Mass. Enz., 436 p.
- Gauld, I., & B. Bolton, 1988. The hymenoptera. - British Museum (Natural History), Oxford University Press. Oxford, 332 p.
- Godfray, H.C.J., 1994. Parasitoids. - Princeton University Press. Chichester. West Sussex, 473 p.



- Harris, A.C., 1999. The life histories and nesting behavior of the Pompilidae (Hymenoptera) in New Zealand: A comparative study.- *Species diversity* 4: 143 – 235.
- Heitmans, W.R.B., 2001. Parasitoiden.- *Bzzz* 14: 27 – 28.
- Iwata, K., 1976. Evolution of instinct. - Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, 535 p.
- Lincoln, R., G. Boxshall, & P. Clark, 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. - Cambridge University Press. Cambridge, 361 p.
- Malyshev, S.I., 1966. Genesis of the hymenoptera and the phases of their evolution. - Methuen. London, 319 p.
- Müller, A., A. Krebs & F. Amiet, 1997. Bienen. - Naturbuch Verlag. München, 384 p.
- Nieuwenhuijsen, H., 2003. Over niche en biodiversiteit. - *Bzzz* 17: 15 – 20.
- Nieuwenhuijsen, H., 2005. Determinatietabel voor de Nederlandse spinnendoders (Hymenoptera : Pompilidae).- *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 22: 27 – 90.
- O'Neill, K.M., 2001. Solitary wasps. - Comstock Publishing Associates. Ithaca and London, 406 p.
- Peeters, T.M.J., C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis, 2004. De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata).- *Nederlandse Fauna* 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden, KNNV Uitgeverij, Utrecht & European Invertebrate Survey – Nederland, Leiden, 507 p.
- Pluijm, J.E. van der, W. Backhuys, P.P.H. Hallmann, J.G.M. Marquenie, W. van Ree & I.J.W. Westerhof, 1981. *Biothema* 4. Milieu. - B.V. W.J. Thieme & Cie. Zutphen, 296 p.
- Vollrath, F., 1984. Kleptobiotic interactions in invertebrates. In: Barnard, C.J. (ed), *Producers & scroungers. Strategies of exploitation & parasitism.* - Croom Helm. London & Sidney & Chapman & Hall. New York: 61 – 63.

BIJLAGE: De verschillende broedzorgcycli en hun formules.

Gelet op het broedzorggedrag van het hymenoptera-vrouwkje onderscheid ik het sociale gedrag, het solitaire gedrag en het koekoekgedrag.

- Het kenmerk van het sociale gedrag is dat de moeder en haar steriele dochters zorgen voor het nageslacht van de moeder. Dit gedrag is bij de verschillende groepen vrij uniform. In het voorjaar bouwt een geïnsemineerd vrouwkje, dat overwinterd heeft -de toekomstige koningin- een meercellig nest. Ze legt per cel een bevrucht ei en voedt de larven, die opgroeien tot werksters. De koningin blijft leggen en de werksters gaan voeden. Aan het eind van het seizoen legt de koningin zowel onbevruchte eieren, waaruit mannen komen, als bevruchte eieren, waaruit nu koninginnen komen. De koninginnen paren en overwinteren.
- Solitair gedrag wil zeggen dat een geïnsemineerd vrouwkje alleen voor haar nakomelingen zorgt. Zij doorloopt daarbij een aantal malen een broedzorgcyclus. De cyclus bestaat uit een groep van opeenvolgende gedragingen, die een aantal malen herhaald wordt door het adulte vrouwkje en die tot doel heeft de overlevingskans van het nageslacht te vergroten. Zo'n broedzorgcyclus kent vele vormen. Harris (1999) spreekt, in navolging van Evans, van een nestcyclus. Ik gebruik liever de term broedzorgcyclus omdat er veel hymenoptera zijn die wel moederlijk gedrag vertonen maar geen nest maken. Iwata (1942), Evans (1953) en Malyshev (1966) behandelen de gedragingen van het vrouwkje van de hymenoptera uitgebreid en ze speculeren over de evolutie van dit gedrag. Harris (1999) spreekt van een hiërarchie van nestcycli. Zo'n hiërarchie, een speculatie over de evolutie van dit soort gedrag staat ook in "De wespen en mieren van Nederland" (Peeters et al. 2004, fig. 3 in Hoofdstuk 7).
- Veel soorten vertonen koekoek-gedrag, ook clepto- of broedparasitisme genoemd. Het vrouwkje van deze soorten legt een ei op de prooi buiten het nest, of op de prooi of de voedselvoorraad in het nest van een sociaal of solitair levende soort. Een cleptoparasiet pakt dus de resultaten van het broedzorggedrag van een andere soort af. Cleptoparasitisme is iets anders dan kleptoparasitisme. Dat laatste geeft aan dat een soort het voedsel van een andere soort afpakt (Vollrath 1984, Drent & Tinbergen 1995). Gebeurt dit afpakken van de prooi tussen soortgenoten, dan spreekt men van intraspecifiek kleptoparasitisme of interferentie.



In de onderstaande tabellen doe ik een poging de hymenoptera met een solitaire broedzorgcyclus verder in te delen en te benoemen met het oog op het gebruik van deze informatie in de soortbeschrijvingen. Hoewel ik termen als eerste orde, tweede orde, enzovoort zal gebruiken, dienen die alleen ter onderscheiding van de soorten cycli, ze geven noch een hiërarchie, noch een evolutionair stadium aan.

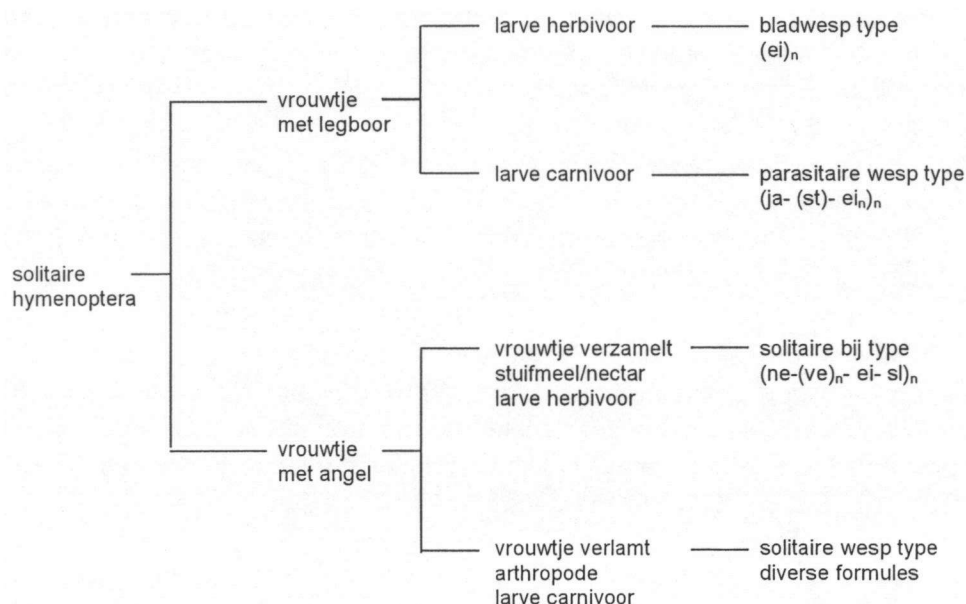
De gedragselementen en hun eventuele onderverdeling, die bovengenoemde auteurs bij solitaire vormen onderscheiden staan in tabel 1. Ik heb de afkortingen zelf gekozen en ik plaats de elementen in alfabetische volgorde omdat de volgorde in de cyclus per soort verschilt.

Tabel 1. De gedragselementen van een broedzorgcyclus.

Gedragselement	Subelementen	Afkorting
eileg		ei
Inspectie nest met larf		in
Gastheer zoeken/gastnest zoeken/jagen	Zoeken gastheer/prooi habitat Zoeken gastheer/prooi Accepteren gastheer/prooi	ja
Nest maken	Nest maken Cel maken	ne
Prooi opbergen in schuilplaats		sc
Nest of schuilplaats afsluiten		sl
Legboor inbrengen, eventueel gif/ steken met angel		st
Prooi terug in eigen schuilplaats		te
Transport prooi naar (tijdelijke) schuilplaats		tr1
Transport prooi tot in het nest		tr 2
Verzamelen van stuifmeel		ve

Ik ga nu de solitaire hymenoptera verder indelen. Zie schema 1.

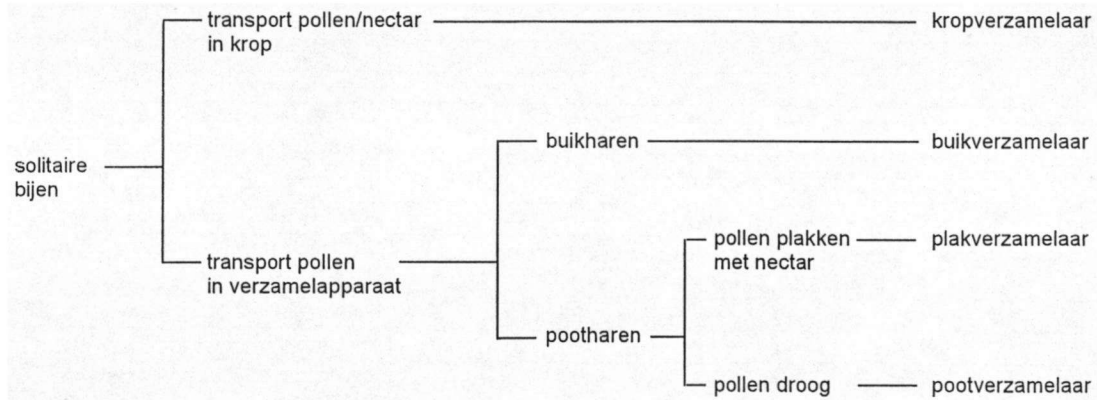
Schema 1. Broedzorgcycli bij solitaire hymenoptera.





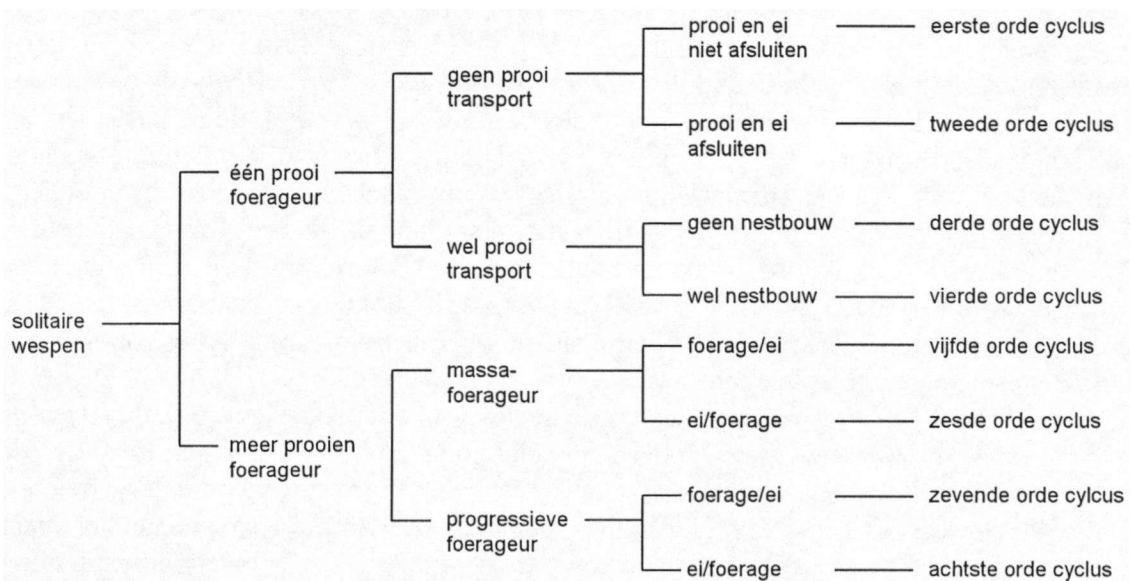
In schema 2 geef ik een voorstel voor een mogelijke indeling van de solitaire bijen gelet op de wijze van verzamelen.

Schema 2. Solitaire bijen (naar Müller et al. 1997)



Tot slot een voorstel voor de solitaire wespen. Zie schema 3. De broedzorgformules die de cycli beschrijven staan in tabel 2.

Schema 3. Indeling van de broedzorgcycli van de solitaire wespen.





Tabel 2. Samenvatting van typen broedzorgcycli, broedzorgformules en systematische groepen bij solitaire hymenoptera.

Type	Formule	Systematische groep
Bladwesp	$(ei)_n$	Blad- en houtwespen
Parasitaire wesp	$(ja \rightarrow ('st') \rightarrow ei)_n$	Veel Parasitica
Solitaire bij	$(ne \rightarrow (ve)_n \rightarrow ei \rightarrow sl)_n$	Meeste Apidae s.l.
Solitaire wesp		
1° orde	$(ja \rightarrow st \rightarrow (te) \rightarrow ei)_n$	Tangwespen, peerkopwespen, veel platkopwespen, enkele spinnendoders.
2° orde	$(ja \rightarrow st \rightarrow ei \rightarrow sl)_n$	Enkele platkopwespen, enkele spinnendoders, enkele goudwespen, keverdoders
3° orde	$(ja \rightarrow st \rightarrow tr1 \rightarrow sc \rightarrow ei \rightarrow sl)_n$	Enkele spinnendoders, kakkerlakwespen
4° orde	$(ja \rightarrow st \rightarrow tr1 \rightarrow sc \rightarrow ne \rightarrow tr2 \rightarrow ei \rightarrow sl)_n$ $(ne \rightarrow ja \rightarrow st \rightarrow tr2 \rightarrow ei \rightarrow sl)_n$	Een langsteelgraafwesp (geen st, tr1 en sc). Veel spinnendoders
5° orde	$(ne \rightarrow (ja \rightarrow st \rightarrow tr2)_n \rightarrow ei \rightarrow sl)_n$	Graafwespen
6° orde	$(ne \rightarrow ei \rightarrow (ja \rightarrow st \rightarrow tr2)_n \rightarrow sl)_n$	Veel metselwespen
7° orde	$ne_1 \rightarrow ja \rightarrow st \rightarrow tr2 \rightarrow ei \rightarrow ne_2 \rightarrow ja \rightarrow st \rightarrow tr2 \rightarrow ei \rightarrow sl \rightarrow in/ne_1 \rightarrow ja \rightarrow st \rightarrow tr2/$ $ne_1 \rightarrow in/ne_2 \rightarrow enz.$	Enkele langsteelgraafwespen, enkele graafwespen
8° orde	$ne_1 \rightarrow ei \rightarrow ja \rightarrow st \rightarrow tr2 \rightarrow ne_2 \rightarrow ei \rightarrow enz.$	Enkele metselwespen