

Ampulicidae - kakkerlakkenwespen

Kakkerlakkenwespen zijn kleine tot grote wespen die in lengte variëren van 4 mm (in de tropen) tot bijna 30 mm. De kleine soorten van minder dan 12 mm zijn meestal zwart gekleurd of zwart met fraaie grijze, bruine en soms rode tekening. Grote tropische soorten zijn vaak fraai metaalglanzend blauw tot groenblauw, soms met rode dijen.

Kakkerlakkenwespen zijn overwegend lopers, hoewel beide seksen goed kunnen vliegen. De vleugels zijn smal. De poten zijn goed aangepast om te lopen: ze zijn stevig en vaak vrij lang met gespierde dijen. Kleine, boombewonende soorten lijken vaak op mieren, terwijl op de grond jagende soorten verward kunnen worden met spinnendoders. Verder vallen kakkerlakkenwespen op door een tamelijk langgerekt lichaam, een lang pronotum en laag geplaatste antennen die als het ware op een sokkel zijn ingeplant.

Kakkerlakkenwespen worden verdeeld in twee tribus (soms ook als subfamilies beschouwd): de Dolichurini die kakkerlakken vangen door ze aan een poot te grijpen, en de Ampulicini die de prooien vangen door het pronotum vast te klemmen tussen de krachtige kaken aan de onderkant en de verlengde clypeus aan de bovenkant. De Ampulicini hebben zo een unieke en zeer effectieve manier ontwikkeld om kakkerlakken te bemachtigen met weinig kans op ontsnapping vergeleken met de manier van de Dolichurini, waarbij de kakkerlakken hun poten kunnen amputeren om te ontsnappen. Het metasoma is aangepast aan het steken van kakkerlakken en loopt bij vrouwtjes kegelvormig spits toe (Dolichurini) of is sterk zijdelings afgeplat (Ampulicini). De steek is niet erg pijnlijk voor mensen. Bij mannetjes ontbreken de gespecialiseerde monddelen om prooien te vangen. Zij hebben een enigszins gedrongen, stomp metasoma met maar drie zichtbare tergieten.

Taxonomie

Ampulicidae werden de laatste decennia veelal als subfamilie in de Sphecidae s.l. geplaatst (BOHART & MENKE 1976, GAULD & BOULTON 1988, LOMHOLDT 1975). Tegenwoordig worden ze, net als vroeger, weer als een aparte familie onderscheiden binnen de Apoidea (ALEXANDER 1990, 1992, BROTHERS 1999, MELO 1997).

De familie vormt een sterk homogene en monofyletische groep, die van de andere Apoidea door 9 morfologische kenmerken kunnen worden onderscheiden. Elf kenmerken delen ze met de zusterfamilie Sphecidae en sommige genera binnen de Crabronidae. Veel morfologische kenmerken, zoals het lange pronotum en de kop met de krachtige, vooruitstekende kaken, worden gedeeld met sphecide genera uit Zuid-Amerika (subtribus Podiina) die eveneens op kakkerlakken jagen. Vermoedelijk berusten deze gelijkenissen op convergente evolutie.

In de Ampulicidae werden 200 soorten beschreven (stand van zaken begin 2004) verdeeld over zes genera: *Aphelotoma* (8), *Austrotoma* (1), *Dolichurus* (ca. 50), *Paradolichurus* (4), en *Trirogma* (6), (tribus Dolichurini) en *Ampulex* (131) (tribus Ampulicini). Ruim tweederde deel van de soorten behoort dus tot de Ampulicini in het genus *Ampulex*. Het genus *Dolichurus* is het minst gespecialiseerd en staat het dichtst bij de voorouderlijke vorm van alle Apoidea.

Verspreiding

Ampulicidae komen op alle continenten voor, vooral in de (sub)tropische gebieden. Veel soorten leven zowel in vochtige (tropische regenwood, natte savannes) als droge (halfwoestijnen en zandgronden, droge savannes, maquis) klimaten. In Europa komen slechts vijf soorten voor: drie *Dolichurus*- en twee *Ampulex*-soorten (tabel 8). Twee daarvan hebben een uitsluitend Mediterrane verspreiding.

In Nederland komt één soort voor: de bliksemwesp *Dolichurus corniculatus*. Een nauw verwante soort, de tweekleurige bliksemwesp *D. bicolor* Lepeletier, heeft een meer zuidelijk areaal met de noordgrens in de Belgische Ardennen, vlak onder de stad Luik. In Zuid-Duitsland en verder in Centraal- en Zuid-Europa komt nog een derde soort vrij algemeen voor: *Ampulex fasciata* Jurine.

Biologie

Op morfologische gronden wordt verondersteld dat alle kakkerlakkenwespen gespecialiseerd zijn in het jagen van kakkerlakken. Dit is voorsnog echter alleen van een aantal soorten uit de genera *Dolichurus*, *Trirogma* en *Ampulex* met zekerheid bekend.

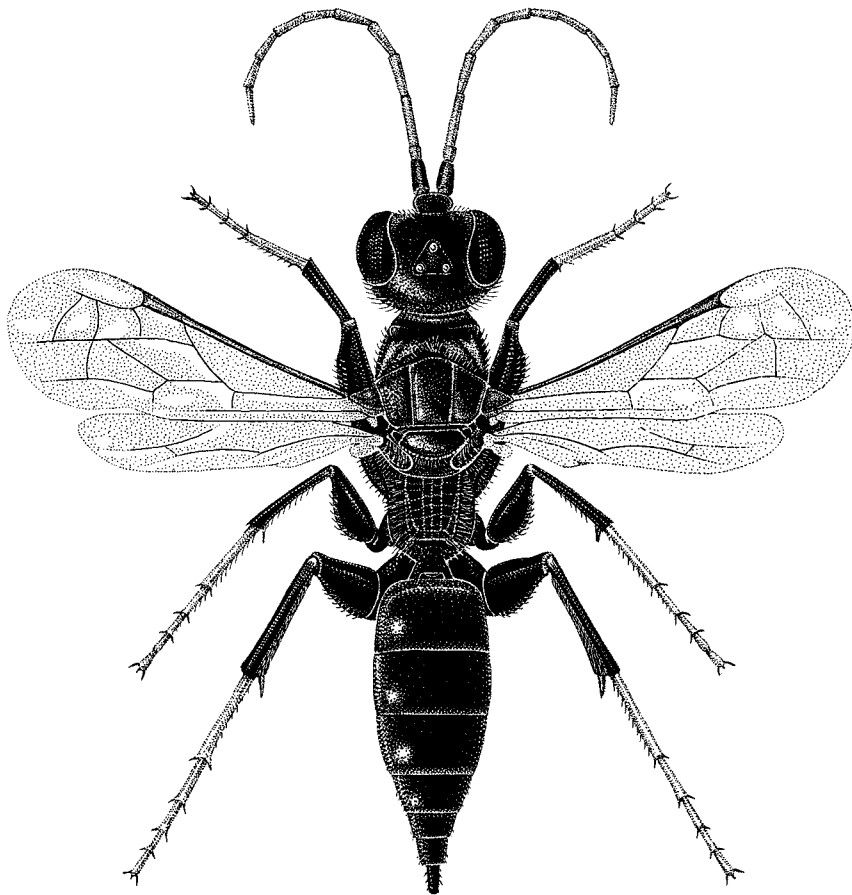
De biotoop van kakkerlakkenwespen komt voor een groot deel overeen met die van hun prooien. Veel soorten kakkerlakken zijn 's nachts actief en houden zich overdag op in bladstroomsel, in spleten in boomstammen en tussen epifytische begroeiingen op boomtakken, waar ze overdag worden bejaagd door de wespen. Geur speelt een belangrijke rol bij het opsporen van de prooi.

Kakkerlakkenwespen vangen soorten uit verschillende families kakkerlakken waaronder de belangrijkste: Blattidae, Blattellidae en Blaberidae (de systematiek van de Blattaria staat de laatste jaren ter discussie). Een aantal reusachtig grote kakkerlaksoorten uit de familie Blaberidae die zwaarder kunnen worden dan 2 gram en de 3 tot 4 mm lange dwergkakkerlakken uit de familie Anaplectidae (Blattellidae-Anaplectinae) behoren niet tot het prooispectrum, evenals kakkerlakken uit extreme milieu's (bijv. soorten met een semi-aquatische of ondergrondse levenswijze en soorten die in wespen-, mieren- en termieten nesten leven). Kakkerlakken van de in en van hout levende familie Cryptocercidae en de voornamelijk woestijnbewonende soorten van de Polyphagidae worden waarschijnlijk ook niet gevangen door de wespen. Onder de kakkerlakkenwespen zijn er specialisten die kakkerlakken uit slechts één of enkele verwante genera bejagen, en generalisten of opportunisten, die prooien vangen uit twee of drie verschillende families. De laatste groep vangt ook kakkerlaksoorten die afkomstig zijn uit andere werelddelen dan de wespen. De Europese soorten beperken zich tot de Blattellidae (tabel 8).

W.R.B. Heitmans

Tabel 8
De Europese Ampulicidae en hun prooien.

Europese soorten Ampulicidae	Prooi (familie Blattellidae)
<i>Dolichurus corniculatus</i>	Ectobiinae: <i>Ectobius</i> , <i>Phyllodromica</i> (?)
<i>Dolichurus bicolor</i>	Ectobiinae: <i>Ectobius</i>
<i>Dolichurus haemorrhous</i>	Blattellinae: <i>Loboptera</i>
<i>Ampulex fasciata</i>	Ectobiinae: <i>Ectobius</i>
<i>Ampulex ruficollis</i>	Ectobiinae: <i>Ectobius</i>



Figuur 78
Vrouwte van de bliksemwesp
Dolichurus corniculatus, de enige
Nederlandse Ampulicidae-soort.

De prooi wordt twee keer gestoken: één keer in of bij de zenuwknoop van het eerste pootpaar en een tweede keer in of bij de zenuwknoop onder de slokdarm (het suboesophagiale ganglion). Pas na de vangst van de prooi gaat de wesp op zoek naar een nest. Dit is altijd een reeds bestaande holte in bijvoorbeeld hout, steen of het verlaten nest van een andere wesp of bij. De kakkerlak wordt meestal bij de basis van de antennen vastgepakt en achteruitlopend naar het nest ge-

DE COMMERCIEËLE POTENTIES VAN KAKKERLAKKENWESPEN

Kakkerlakkenwespen leggen een groot aantal eieren, waardoor ze potentieel aantrekkelijk zijn voor biologische bestrijdingsprogramma's. Vooral soorten die op plaagkakkerlakken zijn gespecialiseerd krijgen aandacht van experimentele entomologen en bedrijven die natuurlijke vijanden van plaaginsecten kweken. Vooral kleine, tropische soorten als *Ampulex denticollis*, *Dolichurus stantoni* en *D. ignitis*, die o.a. op *Blattella*-kakkerlakken jagen, bieden perspectief op succes in sortimentskassen.

De tropische *Ampulex compressa*, die voornamelijk op *Periplaneta*-soorten jaagt, en *Dolichurus stantoni*, die *Blattella*-soorten als prooi heeft, zijn beide uitgezet op diverse eilanden (zoals Hawaï) om kakkerlakken te bestrijden. Vooral de grote *A. compressa* heeft zich kunnen handhaven en verspreiden en komt nu overal in de tropen voor. De soort is er echter nergens in geslaagd het aantal kakkerlakken naar tevredenheid te reduceren. Waarschijnlijk worden de wespen beperkt in hun voortplantingssucces door onvoldoende nestplaatsen, onbereikbaarheid van de prooien (bijvoorbeeld in riolen) en gebrek aan voedsel (suikers). Bovendien trekken de wespen bij onvoldoende succes weg naar een betere habitat. Toch kunnen kakkerlakkenwespen zo nu en dan op enkele tientallen vierkante meters in grote dichtheden voorkomen en kakkerlakpopulaties in enkele maanden decimeren. Dit is ook een aantal malen waargenomen in de vrije natuur in Nederland (pers. obs. HEITMANS).

sleept. Kakkerlakkenwespen zijn idiobionte ectoparasitoïden (zie hoofdstuk *Biologie van wespen*), omdat ze de ontwikkeling van hun gastheer stopzetten en steeds één kakkerlak per nestcel bergen. De nestholte wordt gevuld met allerlei materiaal uit de omgeving, dat het vrouwtje met de kaken verzamelt en lopend naar het nest brengt. Elk stukje materiaal wordt stevig tussen het andere materiaal vastgetrild met behulp van de vibrerende vliegspieren. Op die manier ontstaat er een stevige barrière die de nakomeling moet beschermen. Het ei is wit en langwerpig en wordt precies naast het gewrichtsmembraan op de middelste heupen (zelden de achterheupen) van de kakkerlak geplakt. De prooi herstelt volledig van de verlamming, maar blijft inactief en zoekt geen voedsel meer. Na drie dagen komt de larve uit en bijt direct een gaatje in het membraan om haemolymfe tot zich te nemen. De larve groeit snel en doorloopt vijf stadia. Gedurende de eerste vier stadia blijft de pootloze, worstvormige larve vrijwel bewegingsloos zitten op of boven de heupen. Na de laatste vervelling krijgt de larve grotere en krachtiger kaken. Het membraan wordt doorgebeten en de kop en thorax worden naar binnen gewrongen om de vitale delen te consumeren. De kakkerlak sterft dan spoedig. Nadat alle zachte delen zijn opgegeten wordt het resterende spierweefsel systematisch van de cuticula verwijderd met subtiële stripbewegingen van de kaken. De chitineuze delen worden door sommige tropische *Dolichurus*-soorten eveneens geconsumeerd, maar de Europese soorten versmaden deze harde delen. Na een paar uur rust begint de larve een cocon te spinnen. De ontwikkeling van ei tot het spinnen van de cocon duurt ongeveer acht dagen.

De ontwikkeling van de pop is afhankelijk van de grootte van de wesp en kan vier tot acht weken duren. Europese, Noord-Amerikaanse en Zuid-Afrikaanse soorten hebben één generatie per jaar, soms twee. Zij overwinteren als prepupa in de cocon en zijn soms tot 11 maanden inactief. Soorten uit de vochtige tropen kunnen zes tot 12 generaties per jaar voortbrengen (ongepubliceerde obs. HEITMANS).

Volwassen Ampulicidae bezoeken geen bloemen. De korte monddelen zijn hier ook niet voor aangepast. Suikers worden van honingdauw of bladafscheidingsen betrokken. In gevangenschap kunnen de wespen het slechts enkele dagen zonder koolhydraten uithouden. Bij continue beschikbaarheid van suikers kunnen volwassen wespen uit de genera *Dolichurus* en *Ampulex* acht tot 14 weken oud worden.

De vrouwtjes paren maar één keer in hun leven, meestal kort na het uitkomen. De mannetjes reageren op lokstoffen die door vrouwtjes op het substraat worden afgezet. De paring duurt, afhankelijk van de soort, één tot acht minuten. Mannetjes vertonen geen of slechts een eenvoudige, korte balts om het vrouwtje receptief te maken. Een paringsbereid vrouwtje buigt haar kop naar beneden en laat het mannetje over zich heen stappen. Daarna wendt het mannetje zich van het vrouwtje af (koppen wijzen de andere kant op). Deze 'touwtrekhouding' is - voor zover bekend - ongewoon en mogelijk uniek binnen de Apoidea en Vespoidea, maar wordt wel gevonden bij andere primitieve Hymenoptera.

Vrouwtjes van *Dolichurus* en *Ampulex* kunnen in gevangenschap meer dan 100 eieren leggen. Een hoge eiproductie komt ook voor bij andere primitieve Aculeata (zoals Bethyliidae), die net als de Ampulicidae geen nest bouwen. Van deze eigenschap wordt gebruik gemaakt bij de biologische bestrij-

ding van kakkerlakkenplagen (zie kader *De commerciële potenties van kakkerlakwespen*).

Determinatie

De soorten van de Benelux kunnen op naam worden gebracht met Klein (1996, 1999). Voor vier van de vijf Europese soorten kan men Pagliano (1986) raadplegen. In deze tabellen worden de Ampulicidae nog gerekend tot de Sphecidae s.l.

GENUS *DOLICHURUS* - BLIKSEMWESPEN

Soorten van het genus *Dolichurus* zijn zwart of zwart met rood in het metasoma. Met een lengte van 5 tot 15 mm zijn ze vrij klein en onopvallend. Kenmerkend voor het genus is het verlengde pronotum en de antennen die laag, vlak naast elkaar, zijn ingeplant op een sokkel onder een uitgroei van de kop. Vrouwjes hebben een kegelvormig, spits toelopend metasoma, dat van de mannetjes is afgerond. Door hun gedrag lijken *Dolichurus*-soorten in het veld wel wat op spinnendoders (Pompilidae).

Binnen de Ampulicidae is *Dolichurus* het minst gespecialiseerde genus. *Dolichurus* heeft als enige genus binnen de familie vertegenwoordigers op alle continenten, met uitzondering van Antarctica. Er zijn ca. 50 soorten beschreven.

De Europese en Noord-Amerikaanse *Dolichurus*-soorten komen voor langs zonnige bosranden op warme taluds in bladstrooisel en tussen takken en geveld bomen. De vrouwjes jagen lopend en verplaatsen zich zo nu en dan vliegend over kleine afstanden, meestal niet hoger dan een meter boven de grond. Ook van (sub)tropische *Dolichurus* en *Paradolichurus*-soorten zijn dergelijke habitats en zoekgedrag bekend.

De prooien of gastheren van *Dolichurus* bestaan vooral uit Blattellidae en buiten Europa soms ook wel uit Blattidae en kleinere soorten Blaberidae. De wespen jagen vliegensvlug achter de kakkerlakken aan, die zij meestal aan de achterpoot grijpen. Na het vastgrijpen komt de kakkerlak vaak na een korte worsteling op de rug te liggen, waarna de wesp zich omdraait en twee steken toebrengt (fig. 79). Een door een *Dolichurus* gestoken kakkerlak blijft ruim een uur verlamd, meestal lang genoeg om hem in verdoofde toestand naar het nest te slepen. Pas na de eileg komt de kakkerlak bij en deze houdt geen spoor van verlamming meer over. Als de kakkerlak uit het nest wordt gehaald kan hij weer hard rennen, maar blijft inactief als hij niet extern wordt geprikkeld en zoekt ook geen voedsel meer.

Dolichurus-vrouwjes onttrekken zelf ook voedsel aan de gastheer kort na het steken (host feeding). Meestal wordt eerst een deel van één of beide antennen geamputeerd. Het doel hiervan is niet duidelijk, want ze likken geen wondvocht op uit de afgebeten antenne. Vervolgens wordt met de kaken een soort massage van de keel en de monddelen van de kakkerlak uitgevoerd, waardoor een druppel kropvocht of speeksel wordt opgegeven, die door de wesp wordt opgelikt. Eiwitten in het speeksel van de kakkerlak worden gebruikt om na het leggen van het ei een volgend ei te doen rijpen. Zo wordt iedere kakkerlak zowel gebruikt voor de voeding als voor de voortplanting. In tegenstelling tot bijvoorbeeld spinnendoders worden er geen prooien gevangen die uitsluitend dienen voor de voeding van de wesp.

Dolichurus corniculus - bliksemwesp

Kleine, zwarte wesp met transparante vleugels en tamelijk lange, draadvormige antennen. De soort dankt haar Nederlandse naam aan de razendsnelle jacht, die veel weg heeft van het gedrag van sommige spinnendoders. Lengte mannetje 7-8, vrouwtje 8-9 mm.

Verspreiding

Groot verspreidingsgebied van de poolcirkel in Finland tot in Noord-Afrika en Turkije, en van de Noordzeekust tot diep in Aziatisch Rusland. Ontbreekt op de Britse Eilanden, Ierland en in Noorwegen.

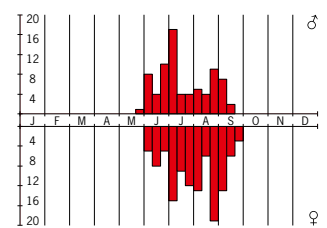
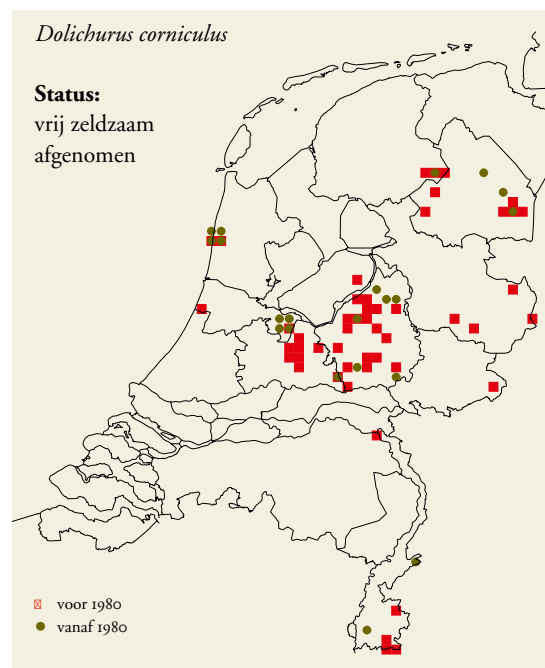
In Nederland wordt deze wesp onregelmatig waargenomen,



maar kan zo nu en dan plaatselijk heel algemeen zijn. Het is een typische bewoner van de hoge zandgronden en wordt veel op de Veluwe gevonden, maar ook in Drenthe, Twente, de Achterhoek, Limburg, het Gooi, en de beboste, kalkarme Schoorlse duinen in Noord-Holland. Er zijn geen

Figuur 79

Een bliksemwesp *Dolichurus corniculus* bij het steken van een kakkerlak.



vondsten uit Noord-Brabant, de kalkrijke duinen ten zuiden van Egmond aan Zee ^(NH) en van de Waddeneilanden.

Biologie

Vooraf gevonden op zandige terreinen met veel dood hout of eikenbladstrooisel met dennennaalden en dennenappels. De soort heeft een voorkeur voor luwe, zonnige bosranden, erosieve richels en afplagrandjes. Vliegtijd van eind mei tot eind september. Het vrouwtje graaft zelf geen nest, maar gebruikt boorgaten in dood hout en takken en hergebruikt bestaande nesten van andere Aculeata in de grond. Prooien zijn kakkerlakken uit de familie Blattellidae, subfamilie Ectobiinae (fig. 79), in Nederland vooral de boskakkerlak *Ectobius sylvestris*, maar ook de noordse kakkerlak *E. lapponicus* en de bleke kakkerlak *E. pallidus*. De wesp bijt vaak de helft tot

tweederde van de antennen van de kakkerlak af en legt het ei aan de voorrand van de middenheup.

De ontwikkeling van ei tot volgroeide larve duurt zeven tot acht dagen. De larve spint een cocon naast of tussen de harde overblijfselen van de gastheer. In de cocon worden steentjes en dergelijke in de spinsels verwerkt, zodat deze goed gecamoufleerd is. In de cocon overwintert de larve als prepupa, soms wel 11 maanden lang.