

HOOFDSTUK 3 HET BIJENLEVEN

THEO M.J. PEETERS
HANS NIEUWENHUIJSEN

Bijen blijken een grote variatie aan manieren te hebben ontwikkeld om elkaar te ontmoeten, om te paren, om nesten te bouwen en deze van voedsel te voorzien. Volwassen bijen herkennen we meestal wel, maar hoe zien een ei, larve of pop van een bij eruit? Hoe ontwikkelen zich die stadia en wat is de variatie aan verschijningsvormen tussen de levensstadia van verschillende bijen?

INLEIDING

Bijen zijn insecten met een volledige gedaanteverwisseling (metamorfose). Dat wil zeggen dat ze gedurende hun leven de volgende stadia doorlopen: ei, larve, pop en volwassen dier (fig. 1-10). Omdat verreweg de meeste soorten bijen solitair leven, ligt in dit hoofdstuk de nadruk op solitaire levenswijzen. Over sociaal levende bijen is meer te lezen in hoofdstuk 5. Aan honingbijen is eveneens een speciaal hoofdstuk gewijd (hoofdstuk 6). De levenswijze van hommels komt in hoofdstuk 18 bij de bespreking van het genus *Bombus* uitgebreid aan bod.

Dit hoofdstuk begint met een bespreking van het leven van volwassen bijen. Vervolgens sluiten we de cirkel van de levenscyclus met de ontwikkeling van de onvolwassen stadia ei, larve, rustlarve (prepop), pop naar de overwintering van bijen.

VOLWASSEN STADIUM

Het volwassen stadium heeft twee belangrijke functies: voortplanting en verbreiding (dispersie). De eerste zorgt voor erfelijke variatie in de populatie en de tweede voor het koloniseren van nieuwe gebieden. De voortplanting omvat vele aspecten: hoe mannetjes en vrouwtjes elkaar door middel van communicatie opzoeken om te paren, het gedrag van het mannetje en van het vrouwtje, hoe het vrouwtje een nest bouwt, foerageert, eieren legt, haar nest afsluit en eventueel een nieuw nest begint tot ze sterft.

Voortplanting

Zoals bij alle Hymenoptera komt ook bij bijen de haplodiploïde voortplanting voor: de mannetjes zijn haploïd, de vrouwtjes diploïd (voor meer uitleg hierover, zie hoofdstuk 15). Deze vorm van voortplanting wordt arrhenotokie genoemd. Dat wil zeggen dat het geïnsemineerde vrouwtje onbevuchte eieren kan leggen ('ongeslachtelijke voortplanting'), waaruit de mannetjes ontstaan, en bevruchte eieren ('geslachtelijke voortplanting'), die zich ontwikkelen tot vrouwtjes (BEUKEBOOM & ZWAAN 2005).

Communicatie tussen de seksen

Bijen communiceren met behulp van gezicht, geluid en



Figuur 1-9

Van ei tot bij: ontwikkeling van een rosse metselbij *Osmia bicornis*. 1 ei van één dag oud op stuifmeelvoorraad; 2 ei van zes dagen oud, de segmentering van de larve is al door de eischaal heen zichtbaar; 3 larve van één dag oud; 4 larve van zes dagen oud; 5 larve van 14 dagen oud; 6 larve van 21 dagen oud; 7 cocon van 14 à 21 dagen oud; 8 opengewerkte cocon van 14 à 21 dagen oud; 9 volwassen mannetje.



► **Figuur 10**
Verpoping van een mannetje van de gewone sachembij *Anthophora plumipes* in open-gewerkte nestcel.



– vooral – chemische signalen. Meestal zijn het de mannetjes die de vrouwtjes opzoeken in plaats van omgekeerd. Vrouwtjes worden meestal in de vlucht en van achteren benaderd. Visuele signalen om vrouwtjes te lokken zijn zeldzaam onder bijen en geluidssignalen lijken ook geen belangrijke rol te spelen. Mannetjes zoemen luid tijdens het patrouilleren of wanneer ze op vrouwtjes wachten. Het is echter niet bekend of dit geluid een signaalfunctie heeft (STERN & DUDLEY 1991).

Chemische signalen spelen een zeer belangrijke rol. Pas ont-popte, maagdelijke vrouwelijke bijen produceren een seksferomoon dat mannetjes lokt en de copulatie stimuleert (AYASSE ET AL. 2001, GARY 1962, SMITH ET AL. 1985). Een belangrijke chemische component waardoor de mannetjes worden aangetrokken is linalool, een vluchtige stof uitgescheiden door de kaakklieren (mandibulaire klieren) van het vrouwtje (BORG-KARLSON ET AL. 2003, CANE & TENGÖ 1981). Op korte afstand (<10 cm) worden de mannetjes seksueel gestimuleerd door cuticulare hydrocarbonen (CHC's) op het lichaam van het vrouwtje (MANT ET AL. 2005). Recent bleek dat deze vrouwelijke CHC's van de grote zijdebij *Colletes cunicularius* in verschil-

lende geografische regio's in Europa van elkaar verschillen; er lijken dus 'dialecten' van seksferomonen te bestaan (VEREecken ET AL. 2007). Bij sommige groefbijen (Halictidae) verdragen geursignalen verwantschappen en kunnen mannetjes deze signalen gebruiken om een paring met zusters te vermijden (SMITH 1983, SMITH & AYASSE 1987).

Chemische signalen die door mannetjes worden verspreid om vrouwtjes te lokken zijn zeldzaam (AYASSE ET AL. 2001). Wel zetten de mannetjes van diverse soorten met behulp van hun kaakklieren zogenaamde geurvlagen uit op planten en andere plekken in het landschap (zie ook hoofdstuk 15). Deze 'chemische bakens', te vergelijken met een hond die plussend tegen bomen zijn territorium markeert, trekken vrouwtjes van dezelfde soort aan.

Paringsystemen

Thornhill & Alcock (1983) gaan ervan uit dat alle parings-systemen, ook bij insecten, een product zijn van seksuele selectie. Enerzijds zijn er de vrouwtjes, draagsters van een beperkt aantal 'grote' eicellen. Anderzijds de mannetjes met een enorm aantal zeer kleine zaadcellen. Rivaliteit

tussen de mannen voor een kostbare voortplantingsbron – de eicellen – heeft door seksuele selectie geleid tot een aantal paringssystemen (tabel 1).

Onder een monogynisch mannetje wordt verstaan een mannetje dat eenmaal of maar met één individueel vrouwtje paart. Een eenmalige paring komt voor bij de dar van de honingbij, die zijn copulatie met de dood moet bekopen. Een polygynisch mannetje paart per voortplantingsseizoen met meerdere vrouwtjes. De mannetjes van nagenoeg alle Nederlandse wilde bijen zijn polygynisch. Monandrische vrouwtjes paren maar één keer, en dat geldt voor de meeste bijensoorten, of met één individueel mannetje. Een paar soorten bijen hebben polyandrische vrouwtjes. Zij paren met meerdere mannetjes. Onze wilde bijen kennen dus allemaal een polygynisch paringssysteem, waarbij de vrouwtjes van de meeste soorten monandrisch zijn.

Ontmoetingsplekken

Mannen zoeken gericht naar vrouwtjes en concentreren hun zoektochten vaak op plekken waar de meeste vrouwtjes te vinden zijn. Daarin zijn een drietal categorieën van ontmoetingsplekken te onderscheiden: 1 nestplaatsen; 2 bloemen of plekken waar nestmateriaal wordt verzameld; 3 andere bakens in het landschap.

Nestplaatsen vormen de belangrijkste ontmoetingsplekken voor solitaire bijensoorten waarvan de nesten in groepen bij elkaar liggen (aggregaties) en de vrouwtjes ongeveer tegelijkertijd uitkruipen, zoals bij de grijze zandbij *Andrena vaga*, de grote zijdebij *Colletes cunicularius*, de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum* en de rosse metselbij *Osmia bicornis*. Maar ook bij enkele sociale hommels (boomhommel *Bombus hypnorum*) of bij sociale angelloze bijen, waarbij een nest door een heel volk wordt bewoond, vormen de nesten vaak ontmoetingsplekken. Van een beperkt aantal soorten is bekend dat sommige vrouwtjes al paren voordat zij het nest verlaten, zoals de meidoornzandbij *Andrena carantonica* en de blauwe zandbij *Andrena agillissima* (PAXTON & TENGÖ 1996, PAXTON ET AL. 1999).

Bloemen en landschapsbakens vormen de belangrijkste ontmoetingsplekken wanneer de nesten meer verspreid liggen en het uitkruipen van de vrouwtjes minder gesynchroniseerd plaatsvindt. De mannetjes gaan dan niet bij de nesten wachten maar zoeken naar vrouwtjes op plekken waar deze te verwachten zijn, zoals bloemen of plekken in het landschap die opvallen en al of niet door de mannetjes gemarkeerd worden. Voorbeelden van bijen die paren op bloemen zijn de grote wolbij *Anthidium manicatum* en de heggensrankbij *Andrena florea*. Het roodgatje *Andrena haemorrhoa*, de bosbesbij *Andrena lapponica* en soorten uit de genera *Apis*, *Bombus* en *Xylocopa* zoeken bepaalde bakens in het landschap, al of niet gemarkeerd met geurvlagen, om elkaar te ontmoeten. Monandrische vrouwtjes paren vaak op de bloemen waar ze hun eerste nectarmaal nemen. Polyandrische solitaire vrouwtjes paren vaak op de bloemen waar ze het stuifmeel voor de larven verzamelen.

Strategieën van mannetjes

De voortplantingsstrategie van het mannetje staat in verband met ecologische factoren. Welke factoren bepalen

♂	♀	Systeem	Bij bijen?	Voorbeelden
monogynisch	monandrisch	monogaam	nee	
monogynisch	polyandrisch	polyandrisch	ja	honingbij <i>Apis mellifera</i>
polygynisch	monandrisch	polygynisch	ja	de meeste solitaire soorten
polygynisch	polyandrisch	polygynisch	ja	sommige wolbijen <i>Anthidium</i> , sommige roetbijen <i>Panurgus</i>

bijvoorbeeld of het mannetje een territorium verdedigt of ervoor kiest in een bepaald gebied ('home range') te patrouilleren? Territoriumvorming treedt sneller op bij soorten waarvan de nesten in groepen bij elkaar liggen, de kwaliteit van de foerageerplekken zeer variabel is en zeer geconcentreerd liggen, en wanneer er relatief weinig concurrerende mannetjes tegelijkertijd naar een vrouwtje zoeken. Als de nesten van een soort verspreid liggen, het aantal mannetjes dat tegelijkertijd op zoek is naar een vrouwtje groot is, de foerageerplekken zeer verspreid liggen en de kwaliteit van de foerageerplek uniform is, stimuleert dit bij het mannetje patrouilleergedrag (ALCOCK ET AL. 1978).

Ook de ouderdom van het mannetje heeft invloed op de strategie die gevolgd wordt. In het begin van hun korte leven zullen de verse mannetjes vooral patrouilleren bij de nesten en later bij de bloemen. Combinaties van strategieën waarbij mannetjes zowel nestplekken als bloemen patrouilleren komen ook voor.

Hier volgt een korte bespreking van drie soorten strategieën (vormen van precopulatiegedrag) van mannetjes.

Patrouilleren – Meestal betekent patrouilleren snel vliegen langs bloemen, nestingangen of andere landschapselementen. Het aantal mannetjes dat dit gedrag vertoont kan verschillen van één tot duizenden. Wanneer de aantallen groot zijn, zoals bij sommige zandbijen *Andrena* en groefbijen *Lasioglossum*, vormen de mannetjes patrouillezwermen.

Een variant hierop komt voor bij hommelse soorten *Bombus* waarvan mannetjes geurvlagen uitzetten en vervolgens langs deze routes patrouilleren. Deze vliegbanen van hommels zijn 200-300 m lang en worden meestal door meerdere mannetjes (maar minder dan 30) bevlogen. De vliegbanen van de tropische hommels *Bombus pullatus* zijn ongeveer 2500 m lang en worden door 460-720 mannetjes bevlogen (STILES 1976). Waarschijnlijk worden de maagdelijke vrouwtjes aangetrokken door de geurvlagen en copuleren ze ter plekke, hoewel dit zelden wordt waargenomen. De mannetjes zijn onderling niet aggressief.

Territorium – Een mannetje dat een territorium bezet houdt, heeft het alleenrecht op de maagdelijke vrouwtjes binnen zijn territorium, maar het kost veel energie. Territoriumgedrag wordt rendabel als dit plaatsvindt op plekken met veel maagdelijke vrouwtjes, zoals nestaggregaties, grote hoeveelheden bloemen en andere prominente ontmoetingsplekken. Twee vormen van territoriumgedrag kunnen onderscheiden worden: afwachten en patrouilleren.

Afwachten komt onder meer voor bij enkele soorten houtbijen *Xylocopa* en hommels *Bombus*. Kenmerkend is het zweven en zitten op een bepaald baken. De mannetjes vliegen op voorbijvliegende insecten af en keren daarna



Tabel 1

Paringssystemen van zich seksueel voortplantende organismen volgens Thornhill & Alcock (1983). Afhankelijk van het aantal seksuele partners van de mannelijke en vrouwelijke bij worden vier paringssystemen onderscheiden. Drie hiervan komen ook bij bijen voor. Voor uitleg van de termen, zie tekst.

terug op hun uitkijplekken. Sommige hommels en zandbijen *Andrena* geven feromonen af en wachten tot deze lokstoffen vrouwtjes aantrekken. Bij andere soorten wachten de mannetjes op vruchtbare vrouwtjes op bloemen of bij de nestingangen (grashommel *Bombus ruderarius* en donkere tuinhommel *B. subterraneus*). Barrows (1976) noemt dit microterritoriaal gedrag.

Territoriale mannetjes van andere soorten verplaatsen zich constant, bijvoorbeeld soorten van de genera *Hoplitis* en *Megachile*. Deze patrouilleren dus binnen het territorium (niet te verwarren met het hierboven besproken gedrag van mannetjes die gezamenlijk patrouilleren).

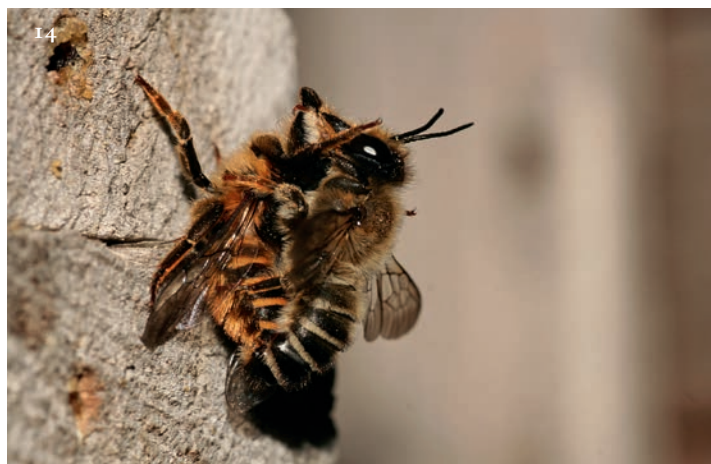
De extremen van afwachten en patrouilleren worden vaak mede door de omstandigheden bepaald; bij eenzelfde soort kunnen beide gedragingen optreden (zie de grote wolvij *Anthidium manicatum*).

De grootte van de territoria varieert van 0,5 tot 6 m² bij afwachtende soorten, en van enkele dicht bijeen staande planten tot planten die 24 m van elkaar staan, zoals bij de zwaluwbij *Hoplitis anthocopoides* (EICKWORT 1977). De grenzen van de territoria worden vaak verlegd omdat bijvoorbeeld bloemgroepen in bloei komen of verwelken en de hoeveelheid mannetjes toe- of afneemt. De verdediging van het territorium is gericht op de rijkste bloemplanten en niet op de grenzen van het territorium. De bestaansduur van het territorium is onder andere afhankelijk van het aantal mannetjes dat om een plek strijdt en kan van twee dagen tot 16 dagen variëren (cijfers van *H. anthoco-*

poides). Verder wisselen mannetjes hun territorium soms in voor een plek elders. Dominante, territoriale mannetjes zijn groter dan de gemiddelde ondergeschikte mannetjes. Interacties tussen mannetjes zijn samen te vatten tot drie typen: 1 achtervolging, waarbij een indringer van een territorium wordt weggejaagd zonder contact; 2 frontale ontmoeting tussen twee zwevende mannetjes, gevolgd door een achtervolging; 3 worsteling, waarbij beide zwevende mannetjes elkaars poten beetpakken en gewoonlijk op de grond vallen.

Darrenverzamelplaats – De darrenverzamelplekken van honingbijen en (tropische) angelloze bijen horen tot deze categorie. Darren van honingbijen verzamelen zich op bepaalde plekken hoog in de lucht. Baudry et al. (1998) stelden met behulp van DNA-technieken vast dat op een darrenverzamelplaats in Duitsland darren van 238 volken aanwezig waren. Wanneer een jonge koningin zo'n verzamelplek nadert, vliegen meer dan 1000 darren in een komeetvormige groep haar tegemoet, aangetrokken door feromonen en uiterlijke signalen van de koningin. Diverse darren volgen de koningin en vormen een groep van 20-100 darren die vlak bij elkaar rond de koningin blijven vliegen. De koningin paart meerdere malen snel achter elkaar met verschillende darren in de vlucht. Koninginnen kunnen meerdere bruidsvluchten ondernemen en zo het aantal paringen verder vergroten. Darren kunnen slechts één keer paren (zie ook hoofdstuk 6).

▼
Figuur 11-14
Vier voorbeelden van paringen tussen bijen. 11 rosse metselbij *Osmia bicornis* in de precopulatiefase; 12 roodgatje *Andrena haemorrhoa* op een wilgenkatje; 13 bruine rouwbij *Melecta albifrons*; 14 lathyrusbij *Chalicodoma ericetorum*



Paring

Schindler (2005) onderscheidt drie fasen in de paring: 1 precopulatie- of baltsfase, waarbij het mannetje probeert het vrouwtje te verleiden tot een copulatie; 2 de copulatiefase, waarbij het mannetje het vrouwtje penetreert; 3 post-copulatiefase (zie onder). Voor genus- en soortspecifiek balts- en paringsgedrag, zie de betreffende genus- en soortteksten in hoofdstuk 18. Enkele voorbeelden zijn afgebeeld in figuur 11-14.

Wanneer de copulatie gelukt is, zal het mannetje proberen andere mannetjes te beletten om ook met het vrouwtje te paren. Zo bewerkstelligt hij dat alleen zijn genen en niet die van een ander mannetje worden doorgegeven aan zijn nageslacht. Eén van de manieren waarop het mannetje dat kan doen is door het vrouwtje waarmee hij gepaard heeft te voorzien van een chemisch signaal dat andere mannen meedeelt dat het vrouwtje niet receptief is, een signaal dat werkt als een antiafrodisiacum. Dit gedrag werd voor het eerst vermoed bij de Amerikaanse soort *Centris adani* (FRANKIE ET AL. 1980) en de Amerikaanse groefbij *Lasioglossum zephyrum* (KUKUK 1985) maar onderzoek aan de rosse metselbij *Osmia bicornis* leverde pas het eerste antiafrodisiacum van bijen dat ook chemisch geduid werd (AYASSE ET AL. 2001). Het mannetje van laatstgenoemde soort blijft tijdens de post-copulatiefase enige tijd op het vrouwtje zitten en brengt door ritmische bewegingen van zijn achterlijf een secreet uit zijn sternale klieren op het vrouwtje aan. Deze stof verandert het vrouwelijke geurenbouquet, dat mannen aantrekt, in een antiafrodisiacum (ROLKE 2010). Het voordeel dat hij heeft is dat andere mannen niet meer copuleren met dit vrouwtje en zij heeft het voordeel dat ze ongehinderd aan haar nestbouw kan beginnen.

Het vrouwtje kan na de paring ook onaantrekkelijk worden voor mannetjes door eigen veranderingen in hun geursignalen. Bij de West-Australische *Amegilla dawsoni* – een genus verwant aan onze sachembijen – stoppen de vrouwtjes na de paring met de productie van lokgeuren en seksferomonen en gaan ze stoffen produceren die de paringslust van mannetjes remmen (SIMMONS ET AL. 2003). Ook bij de zwartbronzen zandbij *Andrena nigroaenea* werden soortgelijke resultaten gevonden (SCHIELSTL & AYASSE 2000). Na de paring slaat het vrouwtje de zaadcellen op in de zaadblaas of spermatheca. We noemen het vrouwtje dan geïnsemineerd (nog niet bevrucht). Als het vrouwtje een ei gaat leggen ‘beslist’ ze of ze dit laat bevruchten door zaadcellen uit de spermatheca of niet. In het eerste geval laat ze sperma los uit de zaadblaas en ontstaat uit het bevruchte ei een vrouwtje; in het tweede geval houdt ze de zaadblaas gesloten en ontstaat uit het onbevruchte ei een mannetje. De mannetjes gaan na de paring meestal op zoek naar een nieuw maaagdelijk vrouwtje. Na enkele weken sterven ze.

Na de paring: nestbouw en broedzorg

Veel vrouwtjes uit de families Halictidae en Apidae gaan na de copulatie op zoek naar een overwinteringsplek (hibernaculum). Dat kan bijvoorbeeld in het nest zijn waarin ze werden geboren, of een plek die ze zelf graven, zoals koninginnen van *Bombus* of de geïnsemineerde vrouwtjes van *Sphecodes*. De vrouwtjes van koekoeksbijen, die geen eigen nest bouwen, gaan na de paring op zoek naar broed-

cellen van hun gastheer om daarin hun eieren af te zetten. Bij de meeste soorten echter gaan de vrouwtjes na de paring aan de slag met de nestbouw.

De vrouwtjes van bijen vertonen een groot aantal vormen van broedzorg. Grofweg kunnen we de bijen indelen in solitaire en sociale bijen. Bij de eerste groep zorgt het vrouwtje gedurende haar hele leven alleen voor haar nakomelingen, bij de tweede werkt het vrouwtje samen met andere vrouwtjes om nakomelingen groot te brengen. Meer over de sociale levenswijzen vinden we in hoofdstuk 9. Er zijn ook veel bijensoorten die zelf geen broedzorg vertonen, maar profiteren van andere bijen, de zogenaamde koekoeksbijen. Aan koekoeksbijen is een apart hoofdstuk in dit boek gewijd (hoofdstuk 7).

Ongeacht de levenswijze, solitair of sociaal, zijn in het broedzorggedrag van bijen in principe de volgende fasen te onderscheiden: 1 keuze nestplaats; 2 bouw van de nestgang(en); 3 bouw van een broedcel; 4 foerageren en provianderen; 5 eileg; 6 sluiten van de broedcellen en van het nest.

Keuze nestplaats

Wat betreft hun nestplaats hebben de meeste bijen voorkeur voor warme, droge plaatsen. Voor de nestbouw maken ze gebruik van diverse materialen, zoals klei, steentjes en plantendelen zoals hout, schors, hars, bladeren en plantenharen.

Naar nestplaatskeuze kunnen bijen worden verdeeld in ondergronds (endogeiisch) en bovengronds (hypergeiisch) nestelende soorten. De meeste bijen in ons land nestelen in de grond (250 soorten). Circa 40 soorten kunnen zowel onder- als bovengronds nestelen, zoals veel hommels. Het is overigens soms moeilijk om uit te maken of de soort nu in, op of boven de grond nestelt. De overige 65 soorten nestelen bovengronds. Tot deze categorie zijn hier ook de soorten gerekend die gebruik maken van allerlei holle ruimten zoals kevergangen in oude boomstammen, weipalen, graspollen, muren, leemwanden en holle stengels van riet, braam, vlier, distels en schermbloemen. Hiertoe rekenen we tevens de drie bijensoorten in Nederland die in lege slakkenhuisjes nestelen (genus *Osmia*) en de rietmaskerbij *Hylaeus pectoralis* die oude rietgallen van halmvliegen van het genus *Lipara* bewoont. Kunstmatige nestblokken in de bebouwde omgeving bieden nestgelegenheid aan ongeveer 5% van de bijensoorten in Nederland (voor meer informatie hierover, zie hoofdstuk 13).

De meeste bijen nestelen in de directe omgeving van hun geboorteplaats. Niet zelden gebruiken holtebewoners na een flinke schoonmaakbeurt nogmaals dezelfde nestgang. Van zandbijen *Andrena* zijn nestplaatsen bekend die al tientallen jaren achtereen in gebruik zijn.

Het nestelen in groepen (aggregaties) is bij bijen een algemeen verschijnsel. Opvallend zijn de grote groepen van nesten van bijvoorbeeld de grote zijdebij *Colletes cunicularius* of van diverse zandbijen *Andrena* (*A. bimaculata*, *A. flavipes*, *A. vaga*, *A. ventralis*) in het voorjaar, van de pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes*, de wormkruidbij *Colletes daviesanus* in de zomer en bijvoorbeeld de schorzijdebij *C. halophilus* in het najaar. Niet alleen solitair levende bijen vormen aggregaties, ook nesten van communale



▲ **Figuur 15**
De nestingang van in de bodem nestelende bijen is soms gemarkeerd met een tumulus, een hoopje of torentje van bodem-materiaal dat opgeworpen is uit de nestgang. Hier een tumulus van de kleigroefbij *Lasioglossum pauxillum*.

▶▶ **Figuur 16**
Dwarsdoorsnede van de nest-gang van een gewone sachembij *Anthophora plumipes* in een bloembak.

▶ **Figuur 17**
Broedcel zonder bekleding van de binnenwand: pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes*.

(eikenzandbij *A. ferox*) of sociale soorten (groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum*) kunnen in groepen bij elkaar liggen. Ongetwijfeld zijn veel van deze nestgroepen een gevolg van beperkte beschikbaarheid van open grond die geschikt is om in te nestelen. Ook chemische en fysische eigenschappen van de bodem kunnen een rol spelen bij de keuze van de nestplaats (Cane 1991). Toch komen nest-aggregaties ook voor op plekken waar uitgestrekte hoeveelheden geschikte grond lijken te zijn, zoals in de duinen en op stuifzanden.

Meer over de nestbouw van bijen is te vinden in Iwata (1976), Malyshev (1936), Radchenko (1996), Radchenko & Pesenko (1994) en Sakagami & Michener (1962).

Bouw van de nestgang(en)

De nestgangen (fig. 15) worden gegraven en soms worden ze bekleed met een soort speeksel. De grond van het eerste deel van de gang wordt naar boven geduwd en vormt een zandhoopje (tumulus) voor de ingang van het nest (fig. 16). Elke zijgang wordt na proviandering (zie onder) opgevuld met de grond van de volgende zijgang, zodat de bij niet meer het materiaal helemaal bovengronds hoeft te brengen. In de ligging van de gangen bestaat veel variatie (zie onder in de paragraaf 'Nesttypen').



Opmerkelijk bij nesten van veel bijen is de versmalling van de ingang (vooral bij Halictidae en Xylocopinae). In beide groepen treden wachtbijen op bij de ingangen als er meer dan een bij tegelijkertijd in het nest verblijft. Bij verstoring bijt de wachtbij naar het storende object en bij aanhoudende verstoring draait ze zich en blokkeert de ingang met het achterlijf.

Bouw van een broedcel

Een broedcel is de ruimte waarin één nakomeling (zelden meerdere) tot ontwikkeling komt. Bij de meeste solitaire soorten verloopt de constructie van een broedcel volgens een bepaald patroon van handelingen die steeds herhaald worden: uitgraven, bekleden en aanstampen van een gladde grondlaag (bijvoorbeeld fijne klei) en al of niet afsmeren met een glimmende secretie. Voor het bekleden en aanstampen gebruikt de bij de pygidiale plaat boven op het uiteinde van het achterlijf. Bij de meeste Nederlandse soorten van de families Colletidae, Andrenidae, Halictidae en Apidae is een celwandbekleding aanwezig van een secretie die de bij zelf afscheidt (uit de Dufourklieren) (fig. 18-19). Deze afscheiding kan dun en cellofaanachtig zijn, zoals bij zijdebijen *Colletes* en maskerbijen *Hylaeus*, of meer wasachtig. Bij Melittidae s.l. en Xylocopinae is de bekleding afwezig (fig. 17). Bij Megachilidae wordt de broedcel gebouwd met stoffen die van elders worden aangevoerd, zoals stukjes blad, gekauwd blad, wollige haren, hars, klei en steentjes. Bij hommels *Bombus*, honingbijen *Apis* en Meliponini worden de broedcellen gebouwd van was die wordt afgescheiden door de wasklieren in het achterlijf. De broedcellen van honingbijen en angelloze bijen worden gebouwd in clusters die we raten noemen.

Foerageren en provianderen

Na de bouw van de broedcel volgt het bevoorraden. Het vrouwtje gaat op zoek naar voedsel voor de larve. Bijen zijn herbivoren en het voedsel van de larve bestaat gewoonlijk uit nectar en stuifmeel. Sommige bijensoorten, zoals slobkousbijen *Macropis*, verzamelen plantaardige oliën. Ook afscheidingen van de Dufourklier die als broedcelbekleding dienst doen lijken te worden geconsumeerd door de larven (NORDEN ET AL. 1980). Sociale bijen voeren hun larven met klierproducten (koninginnengelei), nectar en stuifmeel.



Over transport van voedsel door bijen is meer te lezen in hoofdstuk 4 en 15.

Wat betreft het voedsel van de larven zijn bijen te verdelen in specialisten en generalisten. De specialisten (mono- en oligolectische bijen) verzamelen het stuifmeel voor hun larven op slechts één of een aantal verwante planten. De generalisten of polylectische soorten maken gebruik van een breder spectrum aan plantensoorten. Deze indeling is afkomstig uit het stuifmeelonderzoek van Westrich (1989a) waardoor de meeste bijen in ons land qua stuifmeelvoorkeur kunnen worden ingedeeld. De stuifmeelverzamelende bijenfauna in Nederland bestaat uit 76 oligolectische soorten en 180 polylectische soorten. Van de polylectische soorten zijn er 45 die een sterke voorkeur hebben voor enkele planten en die we beperkt polylectisch zouden kunnen noemen. Voor een overzicht van de oligolectische bijen in ons land, zie hoofdstuk 4.

Er zijn twee manieren waarop bijen hun broedcellen provianderen: massaproviandering en progressieve proviandering. Het merendeel van de bijen doet aan massaproviandering, waarbij de broedcel in korte tijd wordt gevuld met voedsel en na de eileg wordt afgesloten. Progressieve proviandering komt voor bij sociale bijen. De werksters blijven in dat geval steeds opnieuw voedsel aandragen gedurende de periode waarin de larven zich ontwikkelen.

Bij maskerbijen *Hylaeus* en zijdebijen *Colletes* is de voedselmasse voor de larven vloeibaar met een relatief kleine hoeveelheid pollen. Bij sachembijen *Anthophora* en behangersbijen *Megachile* is de voedselmasse meer lijmachtig met meer pollen, maar neemt toch nog de vorm van de broedcel aan. Bij andere bijen bevat de proviand voor de larve voornamelijk pollen en is daardoor steviger. Er bestaat een grote variatie aan vormen van deze 'pollenbroodjes' (STEPHEN ET AL. 1969), vaak met een minimum aan contact tussen broedcelwand en pollenmasse, waarschijnlijk om de vochtigheid van de pollenmasse te waarborgen en schim-

melgroeit tegen te gaan. Een mooi voorbeeld vormt het pollenbroodje van de pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes* dat op drie pootjes in de broedcel staat (fig. 20). Bij sommige soorten die geen broedcelbekleding aanbrengen zien we dat ze de voedselmasse van de larve bedekken met een secretie van nectar en wellicht eigen klierproducten (bv. *Panurgus*). Naast nectar en pollen bevat de proviand voor de larve vaak klierafscheidingen die naast voedingswaarde ook een antibacteriële en schimmelwerende functie kunnen hebben (BATRA & NORDEN 1996).

Eileg

Voordat het ei wordt gelegd is de broedcel meestal eerst voorzien van voedsel. Het ei wordt gewoonlijk op, zelden in of onder de voedselmasse gelegd. In de meeste gevallen is de plaats waar de eieren gelegd worden karakteristiek per genus of groep van verwante genera. Koekoeksbijen kunnen het ei verbergen in de celwand (*Nomada*), in de voedselmasse (*Coelioxys*, *Stelis*) of aan de bovenkant van de broedcel (Melectini). Zijdebijen *Colletes* plakken de eieren aan de celwand vlakbij de voedselmasse. De sociale Halictini en Meliponini kunnen een aantal broedcellen tegelijkertijd bevoorraden voordat de eieren worden gelegd. Bijen die hun larven progressief voeden, zoals honingbijen



▲ **Figuur 18-19**
Broedcellen met bekleding van de binnenwand: 18 donkere rimpelrug *Andrena bimaculata*; 19 gewone sachembij *Anthophora plumipes*.

◀ **Figuur 20**
De stuifmeelvoorraad (het 'pollenbroodje') van de pluimvoetbij *Dasygaster hirtipes* staat op drie pootjes in de nestcel.

▼ **Figuur 21**
Een nest van de rosse metselbij *Osmia bicornis* in een bamboestengel. Er zijn tien broedcellen aangelegd, gescheiden door tussenwandjes. De laatstaangelegde cel bevindt zich achter de dikke afsluitprop (links) en bevat geen voedsel, om eventuele indringers te ontmoedigen. In de overige cellen is een stuifmeelvoorraad aangelegd en op elk daarvan is één ei gelegd.



Apis en hommels *Bombus*, leggen de eieren in lege broedcellen en geven de eieren geen of slechts weinig voedsel mee. Per broedcel wordt meestal één ei gelegd. Vooral bij nesten die door koekoeksbijen bezocht zijn worden vaak meerdere eieren per gastheercel aangetroffen. Het kan zijn dat we dan te maken hebben met eileg door verschillende vrouwtjes koekoeksbijen, maar er zijn gevallen bekend van een enkel vrouwtje dat meer dan één ei legt per broedcel (LINSLEY & MACSWAIN 1955, MICHENER 1955). Alleen bij hommels en de niet-inheemse Allodapini worden eieren in groepen gelegd in gezamenlijke kamers. Het aantal eieren dat een vrouwtje tijdens haar leven kan

leggen varieert van enkele tot meer dan een miljoen bij koninginnen van hoog ontwikkelde eusociale soorten zoals honingbijen.

Sluiten van de broedcellen en het nest

Het sluiten van de broedcel kan eenvoudig door de bouw van een tussenwandje (fig. 21). Zijdebijen *Colletes* sluiten de broedcellen door een ingewikkeld vouwsysteem van cellofaanachtige wandjes. De in de grond nestelende soorten graven vaak een nieuwe zijgang en vullen met de vrijgekomen grond de gang naar de vorige broedcel. De sluitprop van lineaire nesten (zie onder in de paragraaf Nest-





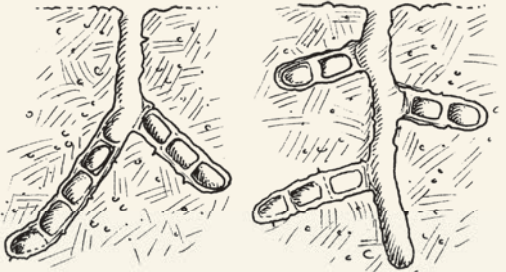
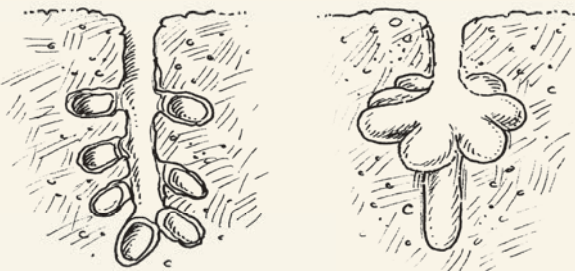
Tabel 2

De 11 nesttypen.



Tabel 3 (onderaan p. 29)

Begrippen die gebruikt worden bij het beschrijven van bijen-nesten.

Nesttype		Bij welk genus of bij welke soort?
1. Open		<i>Anthidiellum strigatum</i> , <i>Osmia xanthomelana</i>
2. Overkapt		<i>Hoplitis anthocopoides</i> , <i>H. ravouxi</i>
3. Holte		<i>Anthidium</i> , <i>Bombus</i> , <i>Hoplitis villosa</i> , <i>Osmia bicornis</i> [=rufa] (soms); <i>Apis mellifera</i> (met raten)
4. Lineair, niet vertakt		<i>Andrena polita</i> , <i>Anthophora quadrimaculata</i> , <i>Ceratina</i> , <i>Chelostoma</i> , <i>Colletes daviesanus</i> (soms), <i>Heriades</i> , <i>Hoplitis</i> (veel soorten), <i>Hylaeus</i> , <i>Megachile</i> (veel soorten), <i>Osmia</i> (veel soorten), <i>Xylocopa</i> (soms)
5. Lineair, vertakt		<i>Andrena bimaculata</i> , <i>Anthophora furcata</i> , <i>A. plagiata</i> , <i>A. plumipes</i> (soms), <i>Colletes daviesanus</i> (soms), <i>C. halophilus</i> (soms), <i>Lasioglossum nitidiusculum</i> , <i>Megachile circumcincta</i> , <i>M. maritima</i> , <i>M. willughbiella</i> (soms), <i>Trachusa byssina</i> , <i>Xylocopa</i> (soms)
6. Zittend, niet vertakt		<i>Andrena aglissima</i> (soms), <i>A. barbilabris</i> , <i>A. labialis</i> , <i>Colletes hederiae</i> , <i>Halictus</i> (veel soorten), <i>Lasioglossum majus</i> , <i>L. malachurum</i> (eerste broed), <i>L. morio</i> (soms), <i>L. xanthopus</i>

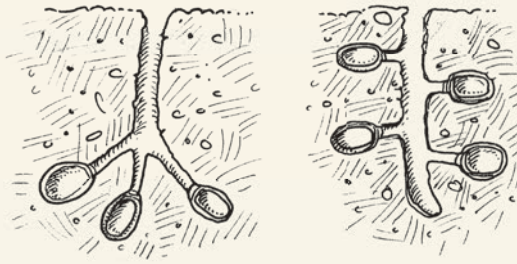
7. Zittend, enkelvoudig vertakt

*Halictus scabiosae* (soms), *Lasioglossum malachurum* (derde broed)

8. Eindstandig, niet vertakt

*Hoplitis papaveris*, *Osmia maritima*

9. Eindstandig, enkelvoudig vertakt

*Andrena* (veel soorten), *Anthophora plumipes* (soms), *Colletes cunicularius*, *C. halophilus* (soms), *C. succinctus*, *Dasygaster*, *Dufourea*, *Eucera*, *Halictus maculatus* (soms), *Lasioglossum leucozonium*, *L. lucidulum*, *L. minutissimum*, *L. morio*, *L. quadrinotatum*, *L. zonulum*, *Melitta*, *Macropis*, *Rophites*, *Tetralonia*

10. Eindstandig, meervoudig vertakt

*Halictus sexcinctus*, *Panurgus*, *Lasioglossum albipes*

11. Broedcelcluster

*Halictus quadricinctus*, *L. calceatum*, *L. fratellum*, *L. laticeps*, *L. lineare*, *L. malachurum*, *L. pauxillum*

Broedcelconfiguratie	Omschrijving	Type nestgang	Omschrijving
eindstandig	de broedcel ligt aan het einde van een gang	nestgang	de eerst aangelegde gang
aanliggend	de broedcellen liggen langs een gang en monden direct daarin uit	niet vertakte zijgang	zijgang van de hoofd gang, zonder zijtakken
lineair	de broedcellen liggen lineair gerangschikt in de gangen en zijn gescheiden via tussenschotten	vertakte zijgang	zijgang van de hoofdgang, met zijtakken
broedcelcluster	de broedcellen liggen groepsgewijs aan een gang, niet lineair, al of niet vrij en al of niet omgeven door een gedeeltelijke of volledige kamerwand	holte	er zijn geen gangen maar er is een holte

typen) kan zeer karakteristiek zijn voor een genus of zelfs een soort. Vaak worden er meerdere typen bouw materiaal gebruikt.

Hergebruik van broedcellen komt alleen voor bij enkele Halictidae en honingbijen *Apis*. Hergebruik van het nest komt wel relatief vaak voor. Metselbijen *Osmia* beginnen met een poetsbeurt voordat ze de bouw van een nieuw nest starten. Overname van nesten en gemengde nesten zijn ook verschijnselen die in aggregaties van nesten (bijvoorbeeld nestblokken in tuinen) vaker optreden.

Nesttypen

Nesttypen van bijen kunnen worden ingedeeld naar de plaats van de broedcellen en, bij een nest met gangen, naar de configuratie van de cellen ten opzichte van de gang(en) en de vertaktheid van het nest. In dit boek worden 11 nesttypen onderscheiden (tabel 2), gebaseerd op Radchenko & Pesenko (1994). De gebruikte terminologie voor de naamgeving van de nesttypen wordt toegelicht in tabel 3.

Vliegtijd en generaties

Nadat het vrouwtje van een solitaire bij één of meerdere nesten heeft gebouwd, komt er een eind aan haar leven. Haar energie raakt op, de vleugels zijn versleten.

Tussen bijensoorten bestaan grote verschillen in vliegtijd. Onder vliegtijd verstaan we hier de periode in het jaar waarin het volwassen dier actief is. Er zijn voorjaars-, zomer- en nazomersoorten. Vooral solitaire soorten vliegen soms maar enkele weken (korte levensduur) en sommige voorjaarssoorten zijn bijvoorbeeld bijna alleen begin maart of eind april te vinden. Door deze spreiding wordt veel concurrentie tussen de soorten voorkomen. Sociale soorten hebben over het algemeen een lange vliegtijd.

Uit een vliegtijd-diagram is, met enige voorzichtigheid, het aantal generaties per kalenderjaar af te leiden. Een generatie bestaat uit alle individuen die zich (min of meer) gelijktijdig uit het eistadium ontwikkelen tot het volwassen stadium of imago. Verschijnen er per kalenderjaar in een bepaalde periode gelijktijdig mannen en vrouwen, die in die periode paren en nakomelingen voortbrengen, dan heeft de soort één generatie per jaar (mono- of univoltien). Zijn er per kalenderjaar twee perioden waarin dit gebeurt dan heeft de soort er twee (bivoltien). Meer dan twee generaties per jaar (poly- of multivoltien) komt bij Nederlandse bijen nauwelijks voor. Soms treedt bij een bivoltiene soort slechts een gedeeltelijke tweede generatie op (partieel bivoltien). Bij sommige soorten, bijvoorbeeld *Osmia caerulea* en *Chelostoma florissomne*, overwintert een deel van de populatie twee opeenvolgende winters; dit verschijnsel heet 'overliggen' of herhaalde diapauze (partivoltien).

Bij veel soorten, zoals hommels *Bombus*, nagenoeg alle groefbijen *Halictus* en *Lasioglossum* en diverse bloedbijen *Sphacodes*, vliegen in het voorjaar alleen vrouwtjes. Dat zijn geen vrouwtjes van een nieuwe voorjaarsgeneratie, maar de vrouwtjes van de zomergeneratie van het voorgaande jaar. Deze hebben overwinterd en komen in het voorjaar weer tevoorschijn.

In Nederland heeft het merendeel van de bijen één generatie per jaar. Twee duidelijk gescheiden generaties per jaar

vinden we bij 17 soorten zandbijen *Andrena* en de bijbehorende parasitaire wespbijen *Nomada*. Een partiële tweede generatie komt voor bij diverse groepen. Van de weidehommel *Bombus pratorum* en de veenhommel *B. jonellus* is bekend dat in sommige jaren een partiële tweede generatie optreedt, en misschien is dit ook het geval bij de tuinhommel *B. hortorum*. Ook bij een aantal solitaire bijen kan een partiële tweede generatie optreden, zoals bij de gewone behangersbij *Megachile versicolor*, de bergbehangersbij *M. alpicola*, de tuinbladsnijder *M. centuncularis*, de blauwe metselbij *Osmia caerulea* en de gouden slakkenhuisbij *O. aurulenta* (zie de vliegtijd-diagrammen van deze soorten in hoofdstuk 18).

Bij circa 27 soorten is het op grond van de beschikbare gegevens moeilijk om het verschil te maken tussen een univoltiene en een bivoltiene levenswijze. Zijn het univoltiene dieren met een lange vliegtijd of komen de bijen verspreid over de tijd tevoorschijn? Of zijn het bijen met een partiële tweede generatie en dus bivoltiene soorten? In dit boek is dit onderscheid in zulke gevallen op subjectieve wijze gemaakt op basis van het aantal waarnemingen in de tweede periode.

Verbreiding of dispersie

Als gevolg van de geslachtelijke voortplanting verschijnt een nieuwe generatie van individuen, die onderling genetisch van elkaar verschillen. Een aantal individuen zal in de buurt van de nestplaats blijven maar andere zullen wegvliegen naar andere plekken. Er zijn twee momenten in de levenscyclus van bijen waarop dispersie (verbreiding naar, kolonisatie van nieuwe gebieden) is te verwachten: voor of na de overwintering. Bij het tevoorschijn komen van de bijen na de overwintering gaan ze op zoek naar een plek om zich voort te planten en/of te nestelen. Wanneer de dieren gepaard hebben gaan de geïnsemeneerde vrouwtjes van sommige soorten op zoek naar een overwinteringsplek.

Dispersie is voor de bijensoort een middel om zijn areaal uit te breiden. Mooie voorbeelden zijn zuidelijke soorten, die als gevolg van klimaatverandering in Nederland verschijnen. Ook duiken soorten die voorheen alleen uit het zuiden en midden van het land bekend waren nu op in het noorden.

Natuurlijke volken van honingbijen splitsen zich (gaan zwermen) voordat een nieuwe koningin wordt geboren, of hele volken kunnen gaan zwermen, bijvoorbeeld bij gebrek aan voedsel, en gaan dan op zoek naar een nieuwe nestplaats. Ook dit is een vorm van dispersie.

Gerichte dispersie van bijen in een bepaalde richting wordt wel migratie of trek genoemd en is alleen bekend van koninginnen van enkele hommelsoorten. De mechanismen achter dit verschijnsel bij hommels zijn onbekend.

ONVOLWASSEN STADIA

In het ei vindt de eerste ontwikkeling van de bij plaats, de vorming van het embryo. De larvale stadia zijn typische groeistadia, die afgewisseld worden door vervellingen. Het laatste larvenstadium, de rustlarve of prepop, is op onze breedtegraad vaak het overwinteringsstadium. Ten slotte vindt in de pop de metamorfose plaats: de larvale weefsels sterven af en de adulte weefsels ontwikkelen zich.

Ei- en embryovorming

Eieren worden meestal gevormd in de twee eierstokken (ovaria), die bestaan uit een aantal ovariolen. In de ovariolen ontstaan door herhaaldelijke celdeling eicellen (oöcyten). Deze zijn volgroeid wanneer ze omgeven worden door een eischal (chorion). Vanaf dat moment worden ze eieren genoemd.

Hier worden twee soorten eieren onderscheiden: onvruchtbare of trofische eieren en vruchtbare of reproductieve eieren. Trofische eieren zijn eieren of eiachtige structuren die zich niet verder ontwikkelen, maar geproduceerd worden voor consumptie door nakomelingen (CRESPI 1992). Tenzij anders vermeld gaat het hieronder steeds om vruchtbare eieren.

Vorm en grootte

Een bijenei is meestal langwerpig cilindrisch en enigszins gekromd, wittig van kleur en omgeven door een eischal (chorion) (fig. 1, 2, 17-19). Meestal is het chorion zacht, membraanachtig dun, maar bij koekoeksbijen is het dikker. De meeste eieren zijn afgerond aan beide zijden en één uiteinde is gewoonlijk iets smaller dan het andere. Aan deze voorzijde van het ei bevindt zich in het chorion een cirkelvormig zogenaamd micropylair gebied, waar waarschijnlijk de zaadcellen naar binnen kunnen.

Eieren hebben meestal geen duidelijke oppervlaktestructuur wanneer ze onder een binoculair worden bekeken, maar bij vergroting van meer dan 90× is vaak een netvormige structuur te zien (ROZEN 1967, ROZEN & MICHENER 1968). Trofische eieren zijn gewoonlijk kleiner dan vruchtbare eieren en hebben een andere chorionstructuur dan vruchtbare eieren. Onvruchtbare eieren vallen om, terwijl de vruchtbare recht op het voer blijven staan doordat ze, evenals het ei van de koningin, een netvormige structuur aan de buitenkant bezitten.

Om eieren van bijen onderling te kunnen vergelijken bedachten Iwata & Sakagami (1966) een ei-index als een maat van de eigrootheid ten opzichte van de gehele lichaams-grootte. De ei-index wordt berekend door de lengte van het ei (E) te delen door de breedte van het mesosoma (M). De breedte van het mesosoma wordt gemeten als de afstand tussen de uitersten van de tegulae (voor terminologie van lichaamsdelen, zie hoofdstuk 15). De volgende vijf categorieën van eigrootheid worden gehanteerd:

- dwergei: $E/M \leq 0,50$
- klein ei: $0,50 < E/M \leq 0,75$
- middelgroot ei: $0,75 < E/M \leq 1,00$
- groot ei: $1,00 < E/M \leq 1,10$
- reuzenei: $E/M > 1,10$

Er bestaat een relatie tussen de levenswijze van een bijensoort, het aantal eieren per vrouwtje en de grootte van de geproduceerde eieren (IWATA & SAKAGAMI 1966). De eieren van subsociale soorten vallen meestal in de categorieën 'groot ei' tot 'reuzenei'. Reuzeneieren komen vooral voor in de subfamilie Xylocopinae en bij enkele soorten Halictidae. Deze eieren rijpen langzaam en dat hangt wellicht samen met de progressieve proviandering van deze soorten. Grote tropische soorten houtbijen *Xylocopa* leggen slechts 6-8 eieren ter grootte van 16,5 mm die ongeveer de helft van hun lichaamsgrootte uitmaken; waarschijnlijk de grootste eieren

van het insectenrijk (in verhouding tot de lichaamslengte). Dwergeieren en kleine eieren worden vooral door sociale bijen en koekoeksbijen gelegd. Uitzonderingen zijn sommige subsociale of primitief eusociale soorten zoals *Braunsapis* (niet-inheems) die grote eieren leggen, eusociale soorten van het genus *Melipona* (niet-inheems) die middelgrote eieren leggen en ook parasitaire soorten vlekkenbijen *Thyreus* en viltbijen *Epeolus* die middelgrote eieren leggen. De meeste solitaire bijen leggen kleine tot grote, meestal middelgrote eieren. Slechts enkele solitaire soorten hebben dwerg- of reuzeneieren.

Binnen de kleinere bijensoorten lijken de parasitaire soorten toch kleinere eieren te hebben dan de andere solitaire bijen; een trend die bij de grotere bijen niet werd teruggevonden (ALEXANDER & ROZEN 1987).

Bevruchting van het ei

Na de paring slaat het vrouwtje de zaadcellen op in de zaadblaas of spermatheca. We noemen het vrouwtje dan geïnsemineerd (nog niet bevrucht). Als het vrouwtje een ei gaat leggen beslist ze of ze dit laat bevruchten door zaadcellen uit de spermatheca of niet. In het eerste geval ontstaat uit het ei een vrouwtje, in het laatste een mannetje.

Ontwikkeling van de eieren na de eileg: embryogenese

In het eistadium vindt de eerste ontwikkeling plaats. Uit de eicel ontwikkelen zich door deling celgroepen die de larve gaan vormen. Andere celgroepen gaan in rust en gaan later, in het popstadium, het imago vormen. De duur van het eistadium wordt beïnvloed door temperatuur en sekse (BOSCH & KEMP 2000). De meeste eieren komen na enkele dagen uit.

Larve

Bijenlarven zijn gekromd, zacht, wit, blind, pootloos en meestal niet mobiel. Alleen gespecialiseerde stadia van enkele koekoeksbijen zijn mobiel en gewapend met krachtige kaken, aanpassingen die ze gebruiken om de gastheerlarve te overheersen voordat ze de provisie van hun gastheer verorberen.

De larven van bijen verorberen de voedselvoorraad in een paar weken en groeien snel. Om te kunnen groeien moeten ze een viertal keer vervellen. Net als bij andere aculeaten hebben de jonge larven van bijen geen verbinding tussen de middendarm en de einddarm en kunnen dus nog niet poepen. De meeste bijenlarven poepen pas als ze volgroeid zijn en het larvenvoedsel op is (bij andere soorten ver voordat de voedselvoorraad op is). Het laatste larvenstadium, de volgroeide larve, is steviger, minder vormloos en beter bestand tegen uitdroging dan de eerdere larvenstadia. We noemen dit laatste larvenstadium de rustlarve of prepop. Deze spint vaak een cocon. Dit stadium vormt voor veel soorten van de gematigde zone het overwinteringsstadium.

Het aantal larvale vervellingen van bijen varieert enigszins. De afgelegde huidjes in de eerste stadia van de vervellingen zijn zo klein en moeilijk te ontdekken dat voor het merendeel van de bijen het aantal vervellingen onbekend is.

Honingbijen *Apis* hebben vijf larvale stadia (vier vervellingen voordat ze vervellen naar het popstadium). Bij sommige

bijen, zoals sachembijen *Anthophora* en Megachilidae, blijft het eerste stadium grotendeels in de eischaal, waardoor er vier stadia overblijven (ROZEN 1991). Echter in eenzelfde populatie van *Megachile rotundata* hadden sommige individuen vier larvenstadia en andere vijf. De eerste drie stadia waren ongeveer gelijk van grootte in de twee groepen, maar het eindstadium van de larven met vier stadia was intermediair in grootte tussen de twee laatste stadia van de larven met vijf stadia (WHITFIELD ET AL. 1987).

Voor beschrijvingen en determinatietabellen van larven, zie Grandi (1961), McGinley (1981, 1987), Michener (1953a) en diverse uitgaven van Rozen (2001b, 2008), Rozen & Kamel (2009) en Rozen & Özbek (2008). McGinley (1989) geeft een catalogus van de bijenlarven die beschreven zijn.

Rustlarve of prepop

De volgroeide larve die haar excrementen heeft uitgescheiden noemen we de prepop. Omdat dit vaak het larvenstadium is dat overwintert, wordt dit ook vaak de rustlarve genoemd.

Een opvallend verschijnsel dat bij sommige bijensoorten optreedt is het 'overliggen' van de prepop. Deze ontwikkelt zich dan niet verder in het volgende jaar, maar slaat één of meerdere jaren over voordat ze zich tot pop en daarna volwassen dier ontwikkelt. Dit verschijnsel is bijvoorbeeld geconstateerd bij de ranonkelbij *Chelostoma florissomme*. Dit is een voedselspecialist die als larvenvoedsel uitsluitend stuifmeel van boterbloemen verzamelt. Voor een specialist kan deze vorm van risicospreiding handig zijn als er bijvoorbeeld een slecht jaar is van de voedselplant waardoor de productie van nakomelingen laag is en er larven zijn die dat jaar hebben overgelegen. Deze vorm van risicospreiding komt ook voor bij bijen die leven in onvoorspelbare milieus zoals woestijnen (DANFORTH 1999A).

Cocon

Cocons zijn kenmerkend als omhulsel van de ruststadia (prepoppen en poppen) bij allerlei insecten. In de volksmond worden cocons vaak poppen genoemd (denk aan mierenpoppen), maar dat is niet juist. De volgroeide larve van veel bijensoorten spint een cocon om in te verpoppen. Een cocon wordt grotendeels gemaakt van zijden draden en vaak worden bij de constructie materialen uit de directe omgeving of uitwerpselen ingebouwd.

De functie van een cocon kan veelzijdig zijn. Bepaalde eiwitten in de draden van cocons kunnen een antibacteriële en schimmelwerende rol spelen, cocons kunnen mechanische bescherming bieden, stevige cocons kunnen bescherming bieden tegen natuurlijke vijanden en cocons kunnen meer of minder waterdicht zijn en tegen overstroming beschermen. De cocon bezit aan de voorkant vaak een kleine regio die uitwisseling van gassen mogelijk maakt en wellicht ook voor de juiste luchtvochtigheid zorgt en daardoor uitdroging van de volgroeide larve en pop voorkomt (ROZEN & HALL 2011).

In Nederland spinnen circa 110 bijensoorten een cocon. Geen cocon spinnen soorten uit de genera *Dasygaster*, *Andrena*, *Panurgus*, *Halictus*, *Lasioglossum*, *Sphcodes*, *Colletes*, *Hylaeus*, *Ceratina*, *Xylocopa*, *Anthophora*, *Nomada* en diverse andere genera van de Apidae.

Pop

Wanneer de omstandigheden gunstig zijn treedt verpoping op. Bij de meeste soorten treedt verpoping pas op na een lang rustlarve- of prepopstadium. Voor eusociale en vele andere soorten treedt verpoping op meteen nadat de larve volgroeid is en gepoet heeft.

In het popstadium vindt de metamorfose plaats. Het larvale weefsel wordt geabsorbeerd en de rustende imagoelgroepen gaan delen en vormen het imago. Poppen zijn teer en hun ontwikkeling is snel. De verpoping van een volgroeide larve (prepop) tot witte pop bij de gewone sachembij *Anthophora plumipes* duurde slechts enkele uren (LOONSTRA 2009). Het gehele popstadium van een vrouwtje van deze bij duurde van 3 juli tot 12 augustus (VAN LITH 1947). Bij een mannetje van dezelfde soort duurde het popstadium van 14 juli tot 21 augustus (LOONSTRA 2009). Respectievelijk dus 41 en 39 dagen.

Bij bijen is het popstadium nagenoeg nooit het stadium dat lange ongunstige perioden, zoals de winter, overbrugt. De ranonkelbij *Chelostoma florissomme* is de enige Nederlandse bij waarvan bekend is dat ze én als prepop én als al dan niet uitgekleurde pop overwintert (VAN LITH 1957A, WESTRICH 1989B).

De ontwikkeling van het popstadium is af te lezen aan de pigmentontwikkeling van het lichaam. De pop verkleurt van geheel wit langzaam naar donker. De verkleuring van de facetogen verloopt bijvoorbeeld van wit, via roze en bruin naar zwart. De verpoping van een larve van de gewone sachembij *Anthophora plumipes* werd in beeld gebracht door Loonstra (2009, 2012) (fig. 10).

Type levenscyclus	Voorbeeld
1. monovoltien, overwintering als rustlarve	<i>Heriades truncorum</i>
2. monovoltien, overwintering als imago in het nest	<i>Anthophora plumipes</i>
3. monovoltien, overwintering als imago buiten het nest	<i>Ceratina cyanea</i>
4a. monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (solitair)	<i>Lasioglossum leucozonium</i>
4b. monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (sociaal)	<i>Bombus lapidarius</i>
5. monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (koningin) met volk	<i>Apis mellifera</i>
6. bivoltien, overwintering als imago in het nest	<i>Andrena bicolor</i>

OVERWINTERING

Bij bijen ligt het niet voor de hand dat een ei of onvolgroeide larve de winter doorbrengt. Het voedsel dat het moederdier in de broedcel heeft gebracht is namelijk aan bederf onderhevig. Een lang ruststadium zal dus pas optreden nadat het voedsel genuttigd is. Overwintering in het eistadium is dan ook niet bekend uit de bijenwereld. De enige meldingen van een bijensoort die als onvolgroeide larve overwintert betreffen de schorzijdebij *Colletes halophilus* (VAN LITH 1937A, SOMMEIJER 2009, SOMMEIJER ET AL. 2012). Ook overwinteren bijen zelden als pop. Alleen de ranonkelbij *Chelostoma florissomne* overwintert volgens enkele auteurs deels in het popstadium en deels als prepop (VAN LITH 1957A, WESTRICH 1989B). Waarschijnlijk gaat het hier om een strategie van risicospreiding die bij meer oligolectische bijensoorten optreedt.

In gematigde streken hebben de meeste bijen één generatie per jaar en overwinteren ze als prepop of imago. In Nederland overwinteren 223 soorten als imago en 131 als prepop (drie soorten onbekend). De prepop kan al of niet overwinteren binnen een cocon. Het imago kan overwinteren in het nest en dan al of niet in een cocon. Bij de meeste soorten bijen die als imago overwinteren, is dat het geïnsemineerde vrouwtje. Het imago kan ook overwinteren op een andere plek, zoals we zien bij de blauwe ertsbij *Ceratina cyanea* en de blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea*. Hiervan vliegen de mannetjes en vrouwtjes in het najaar al uit en gaan daarna op zoek naar een overwinteringsplek. Dat kan het nest zijn waarin ze zijn geboren of een andere plek. Vaak overwinteren deze dieren in groepen bij elkaar.

Pas na de overwintering paren deze soorten.

Het overwinteringsstadium kan soms binnen dezelfde soort variëren, zoals hierboven vermeld voor de ranonkelbij. De gewone langhoornbij *Eucera longicornis* kan als prepop, maar ook als imago in haar cocon overwinteren (HÖPPNER 1901, MÜLLER 1944).

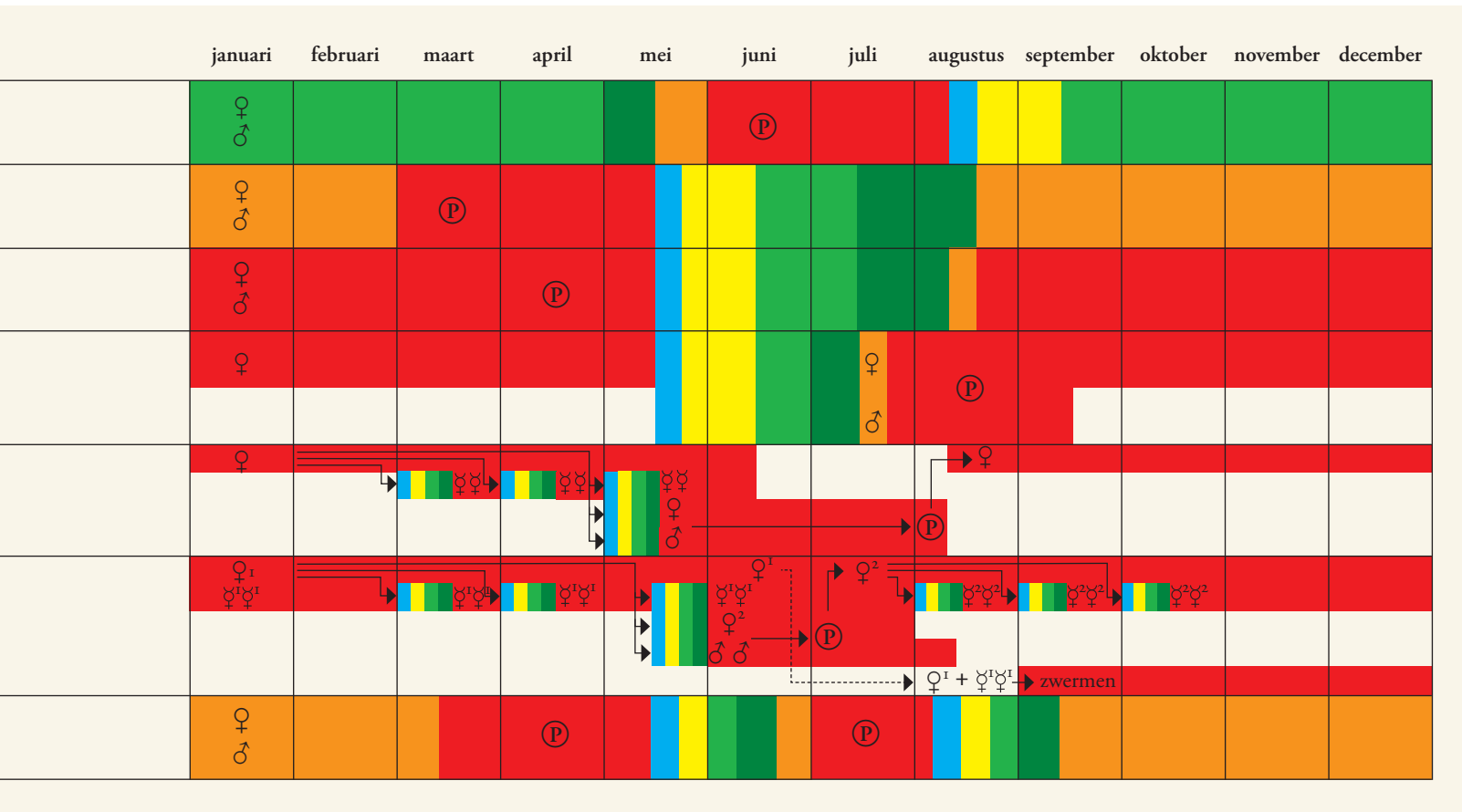
HOOFDTYPEN VAN LEVENSCYCLI

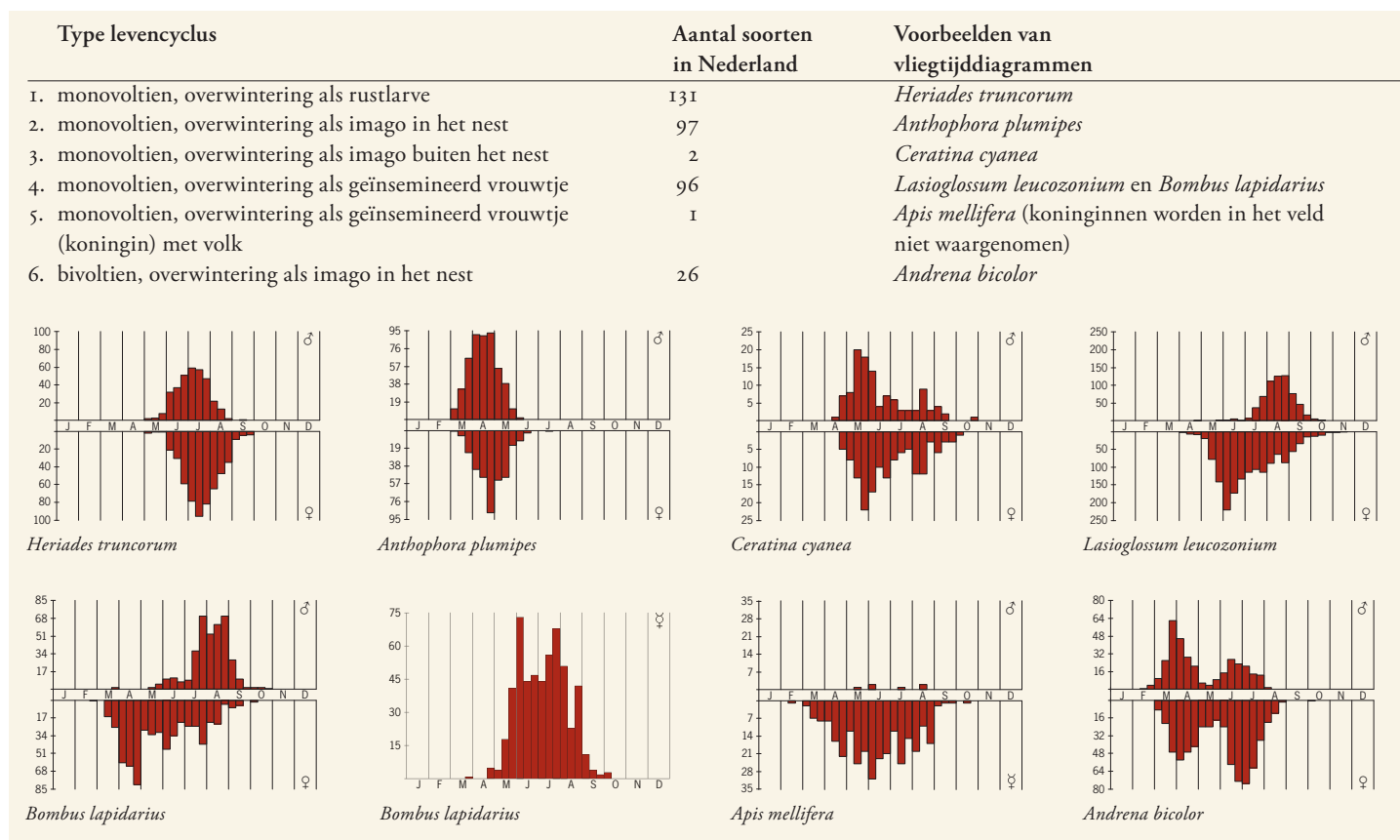
Geïnspireerd door Benno (1950a) en Reemer et al. (2009) worden bij de bijen op grond van het aantal generaties per kalenderjaar en het overwinteringsstadium een aantal hoofdtypen van levenscycli onderscheiden. Het aantal generaties is vaak af te leiden uit het vliegtijd-diagram van een soort, de tijd dat de volwassen stadia worden waargenomen. Gecombineerd met onderzoek aan de andere stadia, onder andere door onderzoek van de nesten, kan het overwinteringsstadium worden vastgesteld. Dit levert zes hoofdtypen op (zie tabel 4 en fig. 22).

Het merendeel van de Nederlandse bijen heeft één generatie per jaar (monovoltien) en overwintert als imago. Een andere grote groep vormen de soorten met één generatie die als rustlarve overwintert. De levenscyclus van de schorzijdebij *Colletes halophilus* blijft buiten deze hoofdtypen omdat onvoldoende zekerheid bestaat over hoe deze soort de winterperiode doorkomt. Er zijn sterke aanwijzingen dat deze monovoltiene soort een afwijkende levenscyclus heeft en als niet volgroeide larve overwintert (VAN LITH 1937A, SOMMEIJER 2009, SOMMEIJER ET AL. 2012). Ook de levenscyclus van de roodbruine groefbij *Lasioglossum xanthopus* is nog onvoldoende bekend en daarom niet meegerekend. Het lijkt in

▼ **Figuur 22**
De zes hoofdtypen van levenscycli.

- Legenda**
- ei
 - larve
 - rustlarve
 - pop
 - imago in nest
 - imago buiten nest
 - Ⓟ = paring





▲
Tabel 4
 Vliegtijddiagrammen van de zes hoofdtypen van levenscycli bij bijen in Nederland.

ons land een solitaire soort waarvan de meeste mannetjes laat in het jaar vliegen als vrijwel geen vrouwtjes meer worden waargenomen. Waarschijnlijk gaan bij ons de vrouwtjes geïnsemineerd de winter in en hebben ook deze late mannetjes al gepaard. In zuidelijke streken overwinteren de mannetjes, evenals de vrouwtjes. Misschien hebben we daar te maken met een levenscyclus die lijkt op type 3 (tabel 4). Zo'n 26 soorten hebben duidelijk twee generaties per jaar. Dit zijn bijna allemaal zandbijen *Andrena* en hun specifieke koekoeksbijen uit het genus *Nomada*. Uitzondering vormt de biggenkruidgroefbij *Lasioglossum villosulum*, de

enige soort van dit genus die twee generaties per jaar heeft en als geïnsemineerd vrouwtje overwintert.

Een interessante uitzondering op de hier geschetste indeling betreft de solitaire bosgroefbij *Lasioglossum fratellum*. De vrouwtjes van deze soort leven uitzonderlijk lang en overwinteren tweemaal (FIELD 1996, VON DER HEIDE 1992). Dit is een vorm van risicospreiding in de tijd, die we iteropariteit noemen. Een ongunstig jaar kan dan toch worden overleefd, omdat er in het jaar daarop nogmaals een reproductiekans is. Soorten met een dergelijke risicospreiding kunnen daarmee veel noordelijker voorkomen.