

HOOFDSTUK 7 PARASITAIRE BIJEN

JAN SMIT

Niet alle bijen zijn nijverig. Sommige zijn ronduit lui. Zij laten het bouwen van een nest en het zoeken naar voedsel voor hun nageslacht liever over aan andere bijen. Zulke parasitaire bijen glippen bijvoorbeeld op een onbewaakt ogenblik het nest van een andere bij binnen, om daar ongemerkt hun eigen eieren in te leggen. Andere parasieten gaan minder subtiel te werk en roven gewoonweg de stuifmeelvoorraad uit het nest van andere bijen. Ruim een kwart van de Nederlandse bijensoorten maakt zich schuldig aan dergelijk gedrag. Dit hoofdstuk bespreekt de levenswijze van deze parasitaire bijen.

INLEIDING

Het graven of aanleggen van een nest en vervolgens de cellen hierin voorzien van een voorraad stuifmeel kost een bijenvrouwje veel tijd en moeite. Het is logisch dat er bijen zijn die gebruik willen maken van het werk van een ander. We noemen dit parasitisme. Deze bijen maken gebruik van het broedzorggedrag van andere bijen door diefstal van voedsel uit het nest of door overname van het nest of van een of meer broedcellen.

De terminologie over parasitisme is in verschillende publicaties zeer verwarrend. Zo gebruiken Amerikaanse onderzoekers andere termen dan veel Europeanen. In dit boek wordt de term broedparasitisme gebruikt voor nestovername en de term kleptoparasitisme (VOLLRATH 1984) voor diefstal van voedsel uit het nest. Dit sluit aan bij de algemeen in de biologie geldende definities. We kijken daarmee af van de terminologie in *De wespen en mieren van Nederland* (PEETERS ET AL. 2004), waar voor alle vormen dezelfde term (kleptoparasitisme) gebruikt is.

Vindt de parasitering plaats bij een vrouwje van de eigen soort dan spreken we van intraspecifiek parasitisme. Wanneer een bij parasiteert bij een andere bijensoort dan spreken we van interspecifiek parasitisme. Hieronder vinden we soorten die gewoonlijk zelf een nest maken en dat bevoorraden, maar waarvan sommige individuen parasiteren en de (obligaat) parasitaire bijen, die altijd gebruik maken van het broedzorggedrag van een andere bijensoort.

Definities van de verschillende termen zoals in dit boek gebruikt zijn in tabel 1 samengevat.

KLEPTOPARASITISME

De houtbij *Xylocopa pubescens*, die in het oostelijke Middellandse Zeegebied, Afrika en Azië voorkomt, is de enige solitaire bij waarvan is waargenomen dat ze voedselvoorraden steelt uit de nesten van soortgenoten (BEN MORDECHAI ET AL. 1978). Binnen de sociale bijen van de Meliponini en de Apini komt kleptoparasitisme frequent voor (MICHENER 2007). Hommels dringen het nest van andere hommels binnen om het daar aanwezige voedsel te stelen (MICHENER 1974). De werksters van de Kaapse honingbij *Apis mellifera capensis* stelen het voedsel uit de nesten van andere honingbijen. Jean (2005) maakt melding van diefstal van stuifmeel door werksters van de honingbij uit de scopa (structuur om stuifmeel in te verzamelen) van andere bijensoorten, vooral van hommels. De genera *Lestrimelitta* (tropisch Amerika) en *Cleptotrigona* (Afrika) zijn gespecialiseerd in het stelen van stuifmeel en nectar uit de nesten van andere sociale bijensoorten. Ze overvallen de nesten in groepen van 50 tot 800 individuen, waarbij aan beide kanten slachtoffers vallen. Wanneer een nest herhaaldelijk overvallen wordt, kan het te gronde gaan (PORTUGAL-ARAÚJO 1958). De kleptoparasitaire overvallers die gedood worden scheiden een doordringende geur uit die nog veel meer werksters van de soort naar het nest lokt (SAKAGAMI ET AL. 1993). De geur heeft tevens een desoriënterende invloed op de werksters van het overvallen nest, die vaak inactief worden. Zelfs nesten van de zogenaamde 'killer bee' (de geafrikaniseerde honingbij) worden met succes overvallen door bepaalde *Lestrimelitta*-soorten (SAKAGAMI ET AL. 1993), ondanks het feit dat deze bijen veel groter zijn en de aanvallers geen angel hebben. De overvallers nemen het voedsel mee in hun vergrote krop. Ze hebben geen voorziening van haren, zoals het korfje van de honingbij, om stuifmeel mee te vervoeren.

INTRASPECIFIEK BROEDPARASITISME

Van intraspecifiek broedparasitisme is sprake wanneer een vrouwje van een bijensoort die gewoonlijk geen parasitaire

▼
Tabel 1
Definities van verschillende vormen van parasitisme door bijen.

Term	Omschrijving	Voorbeeld
Intraspecifiek		
kleptoparasitisme (diefstal)	een vrouwje steelt voedsel uit het nest van een soortgenoot	hommels, <i>Apis mellifera capensis</i>
broedparasitisme	een vrouwje neemt het nest van een soortgenoot over	hommels, <i>Halictus scabiosae</i> , <i>Hoplitis anthocopoides</i> , <i>Colletes succinctus</i> , <i>Colletes halophilus?</i> , <i>Osmia bicornis</i> , <i>Osmia cornuta</i>
Interspecifiek		
kleptoparasitisme	een vrouwje steelt voedsel uit het nest van een andere soort	Hommels, <i>Lestrimelitta</i> , <i>Cleptotrigona</i> , <i>Xylocopa pubescens</i>
sociaal broedparasitisme	een vrouwje gebruikt het nest en de werksters van een andere soort om haar eigen nakomelingen groot te brengen	(koekoeks)hommels, <i>Sphecodes</i> (deels)
solitair broedparasitisme, facultatief	een vrouwje van een soort die gewoonlijk niet parasitair is, neemt het nest van een vrouwje van een andere soort over	hommels, <i>Lasioglossum malachurum</i> , <i>Osmia cornuta</i>
solitair broedparasitisme, obligaat	een vrouwje legt een ei in een of meer cellen van een vrouwje van een andere soort, koekoeksgedrag	<i>Ammobates</i> , <i>Biastes</i> , <i>Coelioxys</i> , <i>Epeoloides</i> , <i>Epeolus</i> , <i>Melecta</i> , <i>Nomada</i> , <i>Sphecodes</i> , <i>Stelis</i> , <i>Thyreus</i>

levenswijze heeft het nest overneemt van een ander vrouwtje van dezelfde soort. Zij doet dit door de eigenaresse van het nest te verdrijven. Dit gedrag kan mede veroorzaakt worden door gebrek aan nestgelegenheid, hoewel het ook voorkomt in situaties met voldoende nestmogelijkheden. In sommige gevallen nemen vrouwtjes wier nest verloren is gegaan het nest over van een ander vrouwtje. Volgens Field (1992) is nestovername gewoon één van de methoden om met succes tot reproductie te komen. Voor een bijenvrouwtje is de investering in het overnemen van een nest minder groot dan in het aanleggen van een nieuw nest (MADDOCKS & PAULUS 1987). Het vrouwtje dat het nest overneemt gaat vervolgens verder met de nestbouw of provianderding waar het verdreven vrouwtje gebleven was. Wcislo (1987) noemt een aantal bijengenera en -soorten die dit gedrag vertonen, waaronder enkele soorten die ook in Nederland voorkomen: de breedbandgroefbij *Halictus scabiosae*, en de zwaluwstaartbij *Hoplitis anthocopoides*. Richards (1927) noemt nestovername bij verschillende soorten hommels *Bombus*. Erteld (1998) heeft waargenomen dat een vrouwtje van de zesbandgroefbij *Halictus sexcinctus* een bezet nest probeerde over te nemen. Inge Bischoff (pers. med.) heeft intraspecifiek broedparasitisme waargenomen bij de heizijdebij *Colletes succinctus* en vaak bij de gehoornde metselbij *Osmia cornuta*. Zij vermoedt dat het ook voorkomt bij de schorzijdebij *C. halophilus* in Saeftinghe (ZE). Michener (2007) vermoedt dat dit gedrag heel wijd verspreid is. Om deze vorm van parasitisme met zekerheid vast te kunnen stellen, moeten onderzoekers individuele bijen merken, een onderzoeksmethode die niet zoveel gebruikt wordt omdat die zeer arbeidsintensief is. Maddocks & Paulus (1987) hebben onderzoek naar dit gedrag gedaan bij een natuurlijke nestplek en in een botanische tuin met nestkasten. Zij hebben nestovername vastgesteld bij 75% van de nesten van de rosse metselbij *Osmia bicornis* en bij 85% van de nesten van de gehoornde metselbij *Osmia cornuta*.

INTERSPECIFIEK BROEDPARASITISME

Hierin zijn twee vormen te onderscheiden: facultatief broedparasitisme en obligaat broedparasitisme.

Facultatief broedparasitisme

Facultatieve broedparasieten hebben gewoonlijk geen parasitaire levenswijze, maar nemen soms het nest over van een vrouwtje van een andere (vaak nauwverwante) bijensoort door de eigenaresse te verdrijven. Dit gedrag komt veel minder voor dan intraspecifiek broedparasitisme. Plateaux-Quénu (1960) heeft een geval geconstateerd van facultatief broedparasitisme door de groepjesgroefbij *LasioGLOSSUM malachurum* bij *L. marginatum* (niet inheems). Maddocks & Paulus (1987) hebben drie gevallen waargenomen waarin een vrouwtje van de gehoornde metselbij *Osmia cornuta* het nest overnam van een vrouwtje van de rosse metselbij *O. bicornis*. Richards (1927) en Michener (1974) vermelden echter dat dit gedrag wel tamelijk frequent voorkomt bij diverse hommelse soorten. *Macrogalea berentyensis* is een sociaal-parasitaire bijensoort van Madagascarië, die mogelijk facultatief broedparasitair gedrag vertoont (SMITH 2007).

Obligaat broedparasitisme (koekoeksbijen)

Bij obligate broedparasieten maakt een bijenvrouwtje altijd gebruik van de broedzorg van een vrouwtje van een andere bijensoort om haar eigen nakomelingen groot te brengen (WCISLO 1987). Dit gaat ten koste van de nakomelingen van de gastheer. Ze doet dit op de plek waar de gastheer haar nest heeft gemaakt. Bijen met een dergelijke levenswijze staan bekend als koekoeksbijen. We onderscheiden hierin sociaal broedparasitisme en solitair broedparasitisme.

Sociaal broedparasitisme

De gastheer is sociaal en heeft dus een werksterkaste. De broedparasiet maakt gebruik van de werksters van de gastheer om haar eigen nakomelingen groot te laten brengen. Dat zijn alleen mannetjes en vrouwtjes (geen werksters). Alle hommels *Bombus* van het subgenus *Psithyrus* zijn sociale broedparasieten; hiervan komen in Nederland zeven soorten voor. Daarnaast is er in Europa een soort van het subgenus *Thoracobombus* (*B. inexpectatus*) en in Amerika een soort van het subgenus *Alpinobombus* (*B. arcticus*) die beide een parasitaire levenswijze hebben. Parasitaire hommels worden koekoekshommels genoemd.

Een vrouwtje van een sociaal-parasitaire soort gaat een nest van een andere *Bombus*-soort binnen en neemt dit over van de oorspronkelijke koningin. Dit doet ze door dominantie te verwerven over deze koningin of in sommige gevallen door haar te doden. Het gedrag is echter zeer verschillend per soort. Bij de ene sluip het parasitaire vrouwtje een nest binnen en blijft daar voorlopig verscholen zitten. Bij een andere soort komt het vrouwtje een nest binnen en vertoont verschillende agressieve gedragingen ten opzichte van de aanwezige werksters: kopstoten uitleiden, betasten met de antennes, kopwrijven, steken met de angel. Een sociale broedparasiet heeft een nest nodig van bescheiden omvang, maar wel met voldoende werksters. Deze brengen haar nakomelingen groot. Indien een nest reeds te groot is en te veel werksters bevat, kan ze die niet allemaal onder controle houden en kan ze aangevallen en zelfs gedood worden (MICHENER 1974).

Hommelkoninginnen gebruiken feromonen om hun dominantie over de werksters te behouden. Waarschijnlijk maken koekoekshommels die náást een *Bombus*-koningin leven gebruik van de dominantie van die koningin over de werksters. De dominantie van de koekoekshommel is namelijk zeer snel verdwenen wanneer de oorspronkelijke koningin gedood wordt (FREHN & SCHWAMMBERGER 2000, KÜPPER 1998).

Een kenmerk van sociaal broedparasitisme is dat het vrouwtje in het nest van de gastheer blijft, om er zeker van te zijn dat de werksters haar larven groot brengen.

Solitair broedparasitisme

De vrouwtjes van solitaire bijen met een broedparasitaire levenswijze maken niet zelf een nest, maar leggen hun eieren in het nest van andere solitaire bijen. In tegenstelling tot sociale broedparasieten blijven zij na de eileg niet in het nest. Deze vorm van broedparasitisme komt bij veel bijengenera voor. Van de 33 bijengenera in Nederland zijn er tien waarvan de soorten een broedparasitaire levenswijze hebben: *Ammobates*, *Biastes*, *Coelioxys*, *Epeoloides*, *Epeolus*,

Melecta, *Nomada*, *Sphecodes*, *Stelis* en *Thyreus*. Met uitzondering van *Coelioxys*, *Sphecodes* en *Stelis* behoren deze genera tot de familie van de Apidae. In Europa vinden we nog vier andere genera van parasitaire bijen: *Ammobatooides*, *Dioxys*, *Pasites* en *Triepeolus*. Broedparasitisme is in de evolutie verscheidene keren ontstaan binnen de bijen. Volgens Michener (2007) ligt dit aantal tussen de 20 en 29, maar recent onderzoek heeft aangetoond dat broedparasitisme binnen de Apidae s.s. vier keer is ontstaan (CARDINAL ET AL. 2010).

De gastheren van solitaire broedparasieten zijn altijd soorten uit andere bijengenera, maar vaak wel uit dezelfde familie (tabel 2). De gastheer is gewoonlijk solitair, met uitzondering van sommige primitief-sociale soorten groefbijen *Lasioglossum* en *Halictus*.

Enkele parasitaire soorten hebben één vaste gastheer (bv. de kortspruitwespbij *Nomada fucata* heeft als gastheer de grasbij *Andrena flavipes*), andere hebben meer soorten als gastheer. Bij soorten met verschillende gastheren is vaak wel een hoofdgastheer aan te wijzen. Dat wil zeggen dat de meeste parasitering bij deze soort plaats vindt en de andere gastheren minder frequent of incidenteel geparasiteerd worden.

De broedparasitaire bosbloedbij *Sphecodes ephippius* en dikkopbloedbij *S. monilicornis* hebben een breed spectrum aan gastheren uit de genera *Andrena*, *Halictus* en *Lasioglossum*. Individuele vrouwtjes van deze bloedbijen parasiteren echter slechts bij één soort van deze gastheren (BOGUSCH ET AL. 2006).

Nog lang niet alle relaties tussen broedparasieten en hun gastheren zijn met zekerheid vastgesteld. We kunnen in de mate van zekerheid de volgende gradaties aanbrengen (aangepast naar WIERING 1997):

zeker	bewezen door kweek of uitgraven van de broedparasiet uit de gesloten nesten van de gastheer.
zeer waarschijnlijk	veel aanwijzingen, maar minder duidelijk of minder vaak geconstateerd dan bij de vorige categorie. De soorten worden vaak samen vliegend bij de nestplaatsen waargenomen.
waarschijnlijk	er zijn niet veel aanwijzingen.
mogelijk	het zou kunnen dat de broedparasiet bij deze gastheer zit, maar er zijn geen duidelijke aanwijzingen.
onwaarschijnlijk	deze relatie is in de literatuur geopperd, maar er zijn geen concrete aanwijzingen.

KOEKOEKSBIJEN EN KOEKOEKSHOMMELS

Morfologie van de volwassen dieren

Parasitaire bijen verschillen in uiterlijk vaak sterk van de soorten van verwante genera. Vooral de vrouwtjes zijn op hun hele lichaam veel minder sterk behaard (fig. 1). Het belangrijkste kenmerk is echter dat ze geen of gereduceerde voorzieningen hebben om stuifmeel te verzamelen. De scopa ontbreekt bij de Nederlandse parasitaire soorten helemaal. Stuifmeelverzamelende bijenvrouwtjes hebben een soort plaatje aan de basitarsus van de voorpoot waarmee ze stuifmeel van de antennen kunnen afvegen. Dit

Genus	Familie	Parasiet bij genus	Familie	Binnen zelfde familie
<i>Ammobates</i>	Apidae	<i>Anthophora</i>	Apidae	ja
<i>Bombus</i>	Apidae	<i>Bombus</i>	Apidae	ja
<i>Biastes</i>	Apidae	<i>Dufourea</i>	Halictidae	nee
<i>Coelioxys</i>	Megachilidae	<i>Megachile</i>	Megachilidae	ja
		<i>Anthophora</i>	Apidae	nee
<i>Epeoloides</i>	Apidae	<i>Macropis</i>	Melittidae	nee
<i>Epeolus</i>	Apidae	<i>Colletes</i>	Colletidae	nee
<i>Melecta</i>	Apidae	<i>Anthophora</i>	Apidae	ja
<i>Nomada</i>	Apidae	<i>Andrena</i>	Andrenidae	nee
		<i>Eucera</i>	Apidae	ja
		<i>Lasioglossum</i>	Halictidae	nee
		<i>Melitta</i>	Melittidae	nee
		<i>Panurgus</i>	Andrenidae	nee
<i>Sphecodes</i>	Halictidae	<i>Andrena</i>	Andrenidae	nee
		<i>Colletes</i>	Colletidae	nee
		<i>Dufourea</i>	Halictidae	ja
		<i>Halictus</i>	Halictidae	ja
		<i>Lasioglossum</i>	Halictidae	ja
<i>Stelis</i>	Megachilidae	<i>Anthidium</i>	Megachilidae	ja
		<i>Chelostoma</i>	Megachilidae	ja
		<i>Heriades</i>	Megachilidae	ja
		<i>Osmia</i>	Megachilidae	ja
<i>Thyreus</i>	Apidae	<i>Anthophora</i>	Apidae	ja

plaatje ontbreekt bij parasitaire bijen. Niet-parasitaire bijenvrouwtjes hebben op het zesde tergiet een pygidium (of pygidiale plaat), een afgeplat, vaak duidelijk begrensd deel van het tergiet, dat wordt gebruikt om de celwanden mee aan te stampen. Ook deze ontbreekt bij parasitaire bijen. Parasieten die hun ei in een cel of in de celwand leggen, hebben vaak aanpassingen aan het zesde tergiet en sterniet, meestal zijn ze puntiger (fig. 2). Ook bij de sociale broedparasitaire hommels (subgenus *Psithyrus*) is het achterlijf puntiger.

Opvallend veel bijen met een broedparasitaire levenswijze zijn kleurrijker dan hun gastheren, veel soorten zijn rood-zwart of geel-zwart gekleurd. Deze bijen lijken sterk op wespen; de wespbijen *Nomada* hebben hun Nederlandse naam hieraan te danken.



Tabel 2
Broedparasitaire genera in Nederland, hun gastheergenera en de familie waartoe ze behoren.



Figuur 1
Veel parasitaire bijen, zoals deze bleekvlekwespbij *Nomada alboguttata*, zijn veel minder behaard en kleurrijker dan hun gastheren. Ook hun gedrag is kenmerkend: vrouwtjes vliegen vaak laag boven de grond en zoeken zo naar nesten van hun gastheren.

**Figuur 2**

Bij kegelbijen is het uiteinde van het achterlijf spits en uitgerust met speciale structuren die van pas komen bij het leggen van eieren in het nest van hun gastheer. Deze gewone kegelbij *Coelioxys inermis* inspecteert de nestopening van een Lapse behangersbij *Megachile lapponica*.

**Figuur 3**

Koekoekshommels lijken qua uiterlijk sterk op sociale hommels. Dit mannetje van de grote koekoekshommel *Bombus vestalis* lijkt bijvoorbeeld sterk op zijn gastheer de aardhommel *B. terrestris*.

Veel parasieten zijn beschermd tegen aanvallen door de gastheer doordat ze een grover gepunteerde en dikkere chitinehuid hebben. Koekoekshommels (fig. 3) hebben scherpere kaken dan niet-parasitaire hommels. De meeste parasitaire genera hebben een langere en sterkere angel dan de gastheren.

Eieren en larven

De eicellen rijpen in de ovariolen van de ovaria (eierstokken). Gewoonlijk hebben vrouwtjes van bijen drie ovariolen per ovarium, behalve bij de Apidae, die hebben er ten minste vier. In de subfamilie Nomadinae hebben de vrouwtjes er meer dan vier, vaak vijf of soms zelfs tien. Bij de sociaalparasitaire hommels varieert het aantal van zes tot 18. Oöcyten zijn eieren die bijna zover zijn dat ze gelegd kunnen worden. Niet-parasitaire bijen hebben gewoonlijk slecht één volgroeide oöcyt in hun ovarium omdat ze maar één ei hoeven te leggen nadat een cel klaar is. In de tijd dat ze de volgende nestcel bouwen kan de volgende oöcyt rijpen. De vrouwtjes van broedparasieten hebben in hun ovaria meer volgroeide oöcyten (ALEXANDER & ROZEN 1987). Een parasiet kan vrij snel achter elkaar meer cellen vinden die 'belegd' kunnen worden. De eieren van veel parasitaire soorten zijn verhoudingsgewijs klein en meestal anders van structuur dan die van niet-parasitaire soorten. Wanneer ze verstopt zijn in een cel die nog bevoorrad wordt, worden ze door hun geringe formaat en structuur mogelijk minder snel opgemerkt dan grotere eieren. Parasitaire soorten die reeds afgesloten cellen openen en daar hun ei in leggen, hebben eieren die lijken op die van niet-parasitaire bijen. Dit komt voor bij de soorten van onder andere de genera *Melecta* (fig. 4) en *Sphcodes*.

De larven van broedparasieten wijken in veel gevallen sterk af van die van niet-parasitaire bijen. Meestal is het



eerste larvenstadium voorzien van scherpe kaken, die naar voren gericht zijn (fig. 5). Hiermee vernietigen ze het ei of de larve van de gastheer. Bij kegelbijen *Coelioxys* heeft het tweede of derde larvenstadium de grootste kaken, bij tubebijen *Stelis* kan het laatste larvenstadium modificaties hebben om de gastheerlarve te doden. De kop is sterk gesclerotiseerd, in tegenstelling tot die van de larven van gastheersoorten. De latere stadia hebben naar beneden gerichte kaken, die niet scherp zijn. Deze zijn geschikt om van de stuifmeelvoorraad te eten.

De larven zijn beweeglijker dan die van niet-parasitaire soorten, omdat ze op zoek moeten gaan naar de gastheerlarven. De larve heeft vaak een soort antennen of andere zintuigen waarmee de gastheerlarve kan worden opgespoord (ROZEN 1991).

Rozen (1984) oppert de mogelijkheid dat sommige gastheerlarven in staat zijn zich te verdedigen tegen de larve van de broedparasiet. De larven van de niet-parasitaire genera *Ptiloglossa* en *Protoxaea* (beide niet in Nederland) hebben eveneens scherpe kaken.

Gedrag

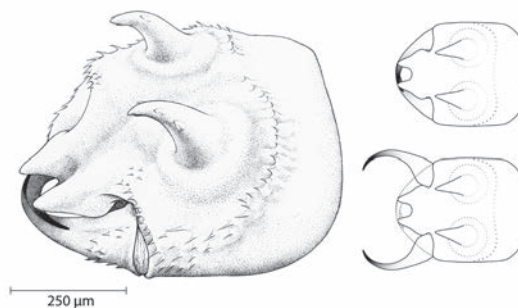
De vrouwtjes van broedparasitaire bijen zoeken in eerste instantie op zicht naar de nesten van gastheren. Daarbij vliegen ze vrij laag boven de grond en alle mogelijke nestplaatsen worden van dichtbij bekeken (fig. 6). Indien ze een nestingang vinden, stellen ze onder andere door middel van hun reukvermogen vast of dit een nest van een gastheer is. Het vervolgedrag verschilt per genus. Meestal dringt ze bij afwezigheid van de gastheer een nest binnen en inspecteert de cellen. Van sommige genera (*Sphcodes*, *Hoplostelis*) vernietigen de vrouwtjes eerst het ei van de gastheer en leggen daarna hun eigen ei, dat qua vorm niet afwijkt van dat van de gastheer. De meeste broedparasitaire

**Figuur 4**

Ei van de parasitaire bruine rouwbij *Melecta albifrons* (links) in de nestcel van zijn gastheer, de gewone sachembij *Anthophora plumipes*. Rechts is in de door de gastheer aangelegde voedselvoorraad nog het ei van de gastheer te zien.

**Figuur 5**

Het eerste larvenstadium van parasitaire bijen heeft vaak scherpe, naar voren gerichte kaken, waarmee ze het ei of de larve van de gastheer kunnen doden. Hier afgebeeld is de kop van een pas uit het ei gekomen larve van de bruine rouwbij *Melecta albifrons*. Aan de rechterzijde twee schematische afbeeldingen in bovenaanzicht die de beweging van de kaken illustreren.





soorten leggen echter hun ei in de broedcel van de gastheer zonder dat van de gastheer te vernietigen. Ze verstopten hun ei in een nog niet afgesloten cel, bijvoorbeeld in de celwand. Vrouwjes van enkele genera leggen hun ei in reeds afgesloten cellen, door een kleine opening in de afsluiting van de cel te maken. Sommige andere, waaronder wespbijen *Nomada* en kegelbijen *Coelioxys*, leggen vaak twee of meer eieren per cel (MICHENER 2007).

Gewoonlijk verlaat de broedparasiet het nest nadat een ei gelegd is. Ze kan wel terugkeren om in een andere cel eieren te leggen. Enkele soorten bloedbijen *Sphecodes* blijven in het nest van hun gastheer, om er zeker van te zijn dat de larven grootgebracht worden. Knerer (1980a) heeft in verschillende nesten van de primitief-sociale blokhoofdgroefbij *Halictus maculatus* ook vrouwjes van bloedbijen aangetroffen, zelfs in nesten die al dagen gesloten waren. Het ging om twee soorten, de zwarte bloedbij *Sphecodes niger* en *S. subovalis* (niet in Nederland).

Bijen van veel parasitaire genera rusten (slapen) terwijl ze zich met hun kaken hebben vastgebeten aan stengels, takjes of bladeren (fig. 7). Ze hebben immers geen eigen nest om zich in terug te trekken. Het lichaam steekt hierbij vrij in de lucht, of hangt iets af (BLÖSCH 2006, MÜLLER ET AL. 1997, WESTRICH 1989A). In sommige gevallen bijten exemplaren van verschillende soorten zich vast aan dezelfde stengel en vormen zogenaamde slaapgemeenschappen. Koekoekshommels (*Bombus* subgenus *Psithyrus*) en bloedbijen *Sphecodes* zoeken schuilplekken in of op de grond (BLÖSCH 2006).

De vliegtijd van veel parasitaire bijen komt ongeveer overeen met die van hun gastheren.

Geografie van broedparasitisme

Het percentage broedparasitaire soorten in een bijenfauna is in noordelijke en alpiene regio's veel hoger dan in mediterrane en (sub)tropische regio's. In het noorden kan het percentage broedparasieten oplopen tot 25-30%, terwijl dat in de subtropen 10-15% is (PETANIDOU ET AL. 1995). Voor Nederland is het percentage ruim 26,5%. Sluitende verklaringen voor deze verschillen zijn nog niet gegeven, wel enkele hypothesen. Mogelijk wordt het veroorzaakt door de synchronisatie van vliegtijden van een soort, veroorzaakt door het koelere klimaat. Daardoor zijn er veel nesten van gastheren tegelijkertijd beschikbaar. Bovendien is de competitie onderling groot, waardoor sommige individuen geen eigen nestplaats kunnen vinden. De korte zomer maakt het moeilijk voor verlaat uitgekomen individuen om nog succesvol een nest te bevoorraden. Gebruik maken van het nest van een ander om het ei in te leggen geeft dan betere kansen (MICHENER 2007). Petanidou et al. (1995) vermoeden dat de onvoorspelbaarheid van het ecosysteem in mediterrane gebieden, tezamen met de korte vliegperiode van mogelijke gastheren, de problemen voor broedparasieten vergroten. Vooral met betrekking tot het juiste moment om het nest binnen te dringen. Michener (2007) oppert dat dit verspreidingspatroon mogelijk een gevolg is van de grotere soortenrijkdom in de genera *Andrena* en *Bombus* in noordelijke regio's en daardoor ook in hun broedparasieten.



Figuur 6

Een vrouwtje van de roodharige wespbij *Nomada lathburiana* inspecteert de nestopening van een zandbij *Andrena*.



Figuur 7

Om te slapen bijten veel soorten parasitaire bijen zich 's avonds met de kaken vast aan een stengel of grasspriet. Hier een vrouwtje van de heideviltbij *Epeolus cruciger*.