

## HOOFDSTUK 8 RELATIES MET ANDERE INSECTEN

WIJNAND R.B. HEITMANS

**Bijen en planten zijn sterk van elkaar afhankelijk. Wat minder bekend is dat ook veel andere organismen een relatie hebben met bijen. Hieronder zijn vele insecten, zoals bijenluizen, oliekevers, hommeltuizen en hongerswespen. Soms ondervinden de bijen nadeel van deze relaties, soms hebben ze er geen last van of levert het ze zelfs voordeel op. Dit hoofdstuk geeft een overzicht van deze relaties en gaat in op de vraag hoe het komt dat er juist met bijen zo veel insecten geassocieerd zijn.**

### INLEIDING

Bijen zijn onder de insecten verreweg de belangrijkste bestuivers van bloemplanten. Omdat ze, in tegenstelling tot andere insecten, zowel zichzelf als hun larven voeden met stuifmeel en nectar, zijn ze ook geheel afhankelijk van hun voedselplanten. Soms wordt ten onrechte de indruk gewekt dat bijen en bloemen op elkaar zijn afgestemd tot samenwerking. Niets is minder waar. Uit gedragsecologisch onderzoek blijkt dat bijen als bestuivers aangepast zijn om tegen de laagste kosten de hoogste opbrengst aan stuifmeel op te halen in de kortste tijd, terwijl planten zich hebben ontwikkeld om stuifmeel zo efficiënt mogelijk te ontvangen en te exporteren tegen de laagste kosten. Beide groepen, bijen en planten, bedriegen elkaar als het ware voortdurend om zich zo goedkoop mogelijk te kunnen voortplanten. Het proces dat veranderingen implementeert in de erfelijke samenstelling van een soort (of een groep) als respons op een genetische verandering in een andere soort staat bekend als co-evolutie. De co-evolutie tussen bijen en bloemplanten is een van de beroemdste voorbeelden van een evolutionair proces dat duidelijk maakt dat de diversiteit van het leven en levensvormen niet alleen voortkomt uit aanpassing aan statische omgevingen, maar dat biotische interacties tussen organismen bij bijen en bloemplanten klaarblijkelijk veel belangrijker zijn. Co-evolutie is de drijvende kracht achter de handhaving van de ontstane relaties tussen organismen en de rijke soortvorming. Door de beschikbaarheid van een grote diversiteit aan bestuivers zag de angiosperme flora er in een betrekkelijk korte, geologische periode van enige tientallen miljoenen jaren heel anders uit en dat heeft grote gevolgen gehad voor al het andere leven dat de aarde tot op heden domineert.

Het succes van de bijen en hun voedselplanten is niet zonder gevolgen gebleven. Immers, ieder succesvol systeem is onderhevig aan predatie en parasitisme. Andere organismen willen graag een graantje meepikken en zijn op eigen wijze ingehaakt in het co-evolutionaire proces. Dit heeft bijzonder veel nieuwe, specifieke relaties teweeggebracht, zowel voor de bijen als hun voedselplanten. De verschillende groepen bijen onderhouden relaties met organismen uit maar liefst acht verschillende fyta (taxonomische hoofdgroepen). Het gaat hier om taxa die voor hun voortplanting en ontwikkeling geheel afhankelijk zijn van bijen. In een uitzonderlijk geval zijn de bijen op hun beurt deels van hen afhankelijk. De belangrijkste relaties worden gevormd met andere geleedpotigen (Arthropoda), vooral insecten en mijten. Maar ook onder andere eukaryote organismen zijn taxa te

vinden die geheel afhankelijk zijn van bijen, zoals sommige rondwormen of aaltjes (Nematoda) en diverse schimmels (Fungi). Uit de diverse groepen van de eencellige, eukaryote micro-organismen komen vertegenwoordigers van de Apicomplexa (sporendiertjes), Lobosea (amoeben s.s.) en Euglenozoa. Ten slotte zijn er nog prokaryoten, zoals verschillende groepen bacteriën (Eubacteria) en virussen.

Onder de hoger ontwikkelde organismen die relaties met bijen hebben zijn twee ecologische groepen te onderscheiden: rovers of predatoren en symbionten (parasieten, parasitoïden, commensalen en inquilinen). De eencelligen, bacteriën en virussen worden meestal beschouwd als pathogenen of ziekteverwekkers. Zij zijn vooral bekend van bijen met een (eu)sociale levenswijze, met name de honingbijen (*Apis*), omdat die over de hele wereld het intensiefst bestuurd zijn.

De kennis over hun voorkomen en hun kenmerkende biologie, de soortspecificiteit en hun plaats in de co-evolutie met de gastheer en andere met bijen gerelateerde organismen, is uitermate boeiend en vaak buitengewoon verbazingwekkend. Om met de woorden van de bekende Engelse bioloog Richard Dawkins te spreken is het waarnemen en bestuderen van ecologische relaties met bijen de 'greatest show on earth', en bovendien heel makkelijk in de eigen achtertuin uit te voeren. Een bespreking van alle genoemde groepen valt echter buiten het bestek van dit boek en we beperken ons hier tot de insecten en wel tot die soorten die in Nederland voorkomen of binnen korte termijn verwacht kunnen worden. De verschillende groepen insecten zijn naar hun aard ecologisch ingedeeld en hun biologie wordt beknopt behandeld. Aan het eind wordt ingegaan op de vraag waarom bijen een zo grote diversiteit aan relaties met andere organismen hebben vergeleken met andere insecten. De naamgeving van de in dit hoofdstuk genoemde Nederlandse en/of Europese genera en soorten volgt het Nederlands Soortenregister ([www.nederlandsesoorten.nl](http://www.nederlandsesoorten.nl)) en Fauna Europaea ([www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org)). Andere taxanamen (inclusief auteur) zijn te vinden in bijlage 2.

### TYPEN RELATIES

#### Predatoren van volwassen bijen

Predatoren (roofvijanden) van volwassen bijen komen voor bij graafwespen (Crabronidae) en plooiwingswespen (Vespididae). Graafwespen vangen vooral de werksters van sociale bijen (Apidae en Halictidae) of solitaire bijen die in grote aggregaties nestelen (vooral Andrenidae en Colletidae). In Nederland is vooral de bijenwolf *Philanthus triangulum* bekend. Deze soort jaagt voornamelijk op honingbijen. De bijen worden meestal tijdens het foerageren op bloemen overvallen en geïmmobiliseerd door een steek in de zenuwknop tussen de voorpoten (fig. 1). De prooi wordt vliegend naar het nest getransporteerd. In Zuid-Europa en Egypte kan de bijenwolf aanzienlijke schade aanrichten in de imkerij door predatie van grote aantallen honingbijwerksters bij de korf (CLAUSS 1985, SIMON THOMAS & SIMON THOMAS 1977, 1980). In Noordwest-Europa wordt de bijenwolf niet of nauwelijks als schadelijk beschouwd.



▲ **Figuur 1**  
Een bijenwolf *Philanthus triangulum*, een graafwesp, overmeestert een honingbij en brengt deze een verlammeende steek toe. Deze soort moet niet verward worden met de kever *Trichodes alvearius* met dezelfde Nederlandse naam (zie fig. 12).

▼ **Figuur 2**  
Een vrouwtje viltvlekzandbij *Andrena nitida* is het slachtoffer van de parasitaire waaier vleugelige *Stylops melittae*. Een gevleugeld mannetje probeert te paren met een vleugelloos vrouwtje, dat zich tussen de segmenten van het bijenachterlijf heeft genesteld.

In het graafwespengenus *Cerceris*, waarvan de meeste soorten op snuitkevers prederen, komen soorten voor die bijen als prooi hebben. De bekendste is de gewone graafbijendoder *C. rybyensis*. Als prooien dienen kleine(re) graafbijen, vooral zandbijen (*Andrena*), maar ook groefbijen (*Halictus*, *Lasioglossum*) en bloedbijen *Sphecodes*. De prooien worden in de lucht achtervolgd en op de grond of op een bloem overmeestert met één of meer steken tussen de midden- en voorpoten.

Plooiwespengenen (Vespidae) prederen regelmatig op bijen en graafwespen, maar geen van hen hebben zich ontwikkeld tot uitgesproken specialisten. Buiten Europa staan vooral hoornaars *Vespa* bekend als belangrijke natuurlijke vijanden van diverse soorten honingbijen, en recent heeft de Aziatische hoornaar *V. velutina* zich al in Zuid-Europa gevestigd. Of deze soort zich ook naar het noorden zal verspreiden en zich in Nederland zal kunnen vestigen is onzeker.

#### Parasieten van larvale en volwassen bijen

De op bijen parasiterende waaier vleugeligen (Strepsiptera) uit de familie Stylopidae presenteren zich op familieniveau

als uitgesproken specialisten. Stylopidae komen vooral voor bij in de grond nestelende bijen (Andrenidae, Halictidae en Colletidae). In Nederland komen twee soorten waaier vleugeligen voor op bijen (SMIT & SMIT 2005). Het zandbijwaaiertje *Stylops melittae* (fig. 2) is op maar liefst 15 soorten zandbijen gevonden. Het groefbijwaaiertje *Halictoxenus tumulorum* heeft groefbijen als gastheer: *Halictus confusus*, *H. tumulorum*, *Lasioglossum morio* en *L. punctatissimum*. In 2012 heeft een spectaculaire vondst van *S. melittae* bij Soest een heel andere visie op de biologie van het zandbijwaaiertje opgeleverd (SMIT 2012). Op 25 februari werden maar liefst meer dan 500 grijze zandbijen *Andrena vaga* aangetroffen die alle geparasiteerd waren. Er werden een tot vier vrouwelijke zandbijwaaiertjes per bij gevonden, die werden bezocht door zojuist uitgekomen, rondvliegende mannetjes voor een paring. De grijze zandbij is weliswaar een uitgesproken voorjaarsbij, maar zij vliegt toch niet in de winter. Het lijkt erop dat het zandbijwaaiertje het gedrag van haar gastheer weet te manipuleren. Het voordeel van deze manipulatie is dat de bijen op het zelfde tijdstip uit hun onderaardse nesten tevoorschijn komen, zodat de zeer kort levende mannetjes van het zandbijwaaiertje (3-4 uur) succesvol zijn in het vinden van vrouwtjes. Geparasiteerde bijen vertonen meestal een wat sloom gedrag, ook als je ze later in het voorjaar waarneemt. Door de lage temperatuur zijn ze bovendien makkelijk te benaderen door de mannetjes van het zandbijwaaiertje. De soort plant zich dus, heel verrassend, bij voorkeur voort in de late winter. De vrouwtjes produceren honderden eieren. De uitgekomen larven vinden in de lente nieuwe gastheren (bijenlarven) door over te stappen op ongeparasiteerde bijenvrouwtjes die nieuwe nesten graven om zich voort te planten.

#### Parasitoïden van volwassen bijen

De belangrijkste vertegenwoordigers in deze groep zijn brakwespen (Braconidae) van de subfamilie Euphorinae, die parasiteren op hommels, en blaaskopvliegen (Conopidae). Neotropische bochelvliegen (Phoridae) van de subfamilie Metopininae op angelloze bijen behoren ook tot deze groep. Deze bochelvliegen kunnen in sommige gevallen overschakelen op geïntroduceerde Europese en Afrikaanse honingbijrassen. Zij worden hier niet besproken.

#### *Euphorine brakwespen*

De Europese vertegenwoordigers van deze brakwespen behoren tot het genus *Syntretus* waarvan de vrouwtjes hommels en ichneumonide sluipwespen parasiteren. In Nederland parasiteert *S. splendidus* niet alleen verschillende soorten hommels, maar ook hun koekoekshommels. Net als veel andere sluipwespen van adulte gastheren hebben de vrouwtjes van *S. splendidus* een licht naar beneden gebogen lancetvormige legboor, die zeer geschikt is om in een fractie van een seconde een snede tussen de cuticulaire platen te maken om de eieren te leggen. De brakwesp schijnt het legsel te deponeren in het borststuk, althans daar worden de eieren bij dissectie in gevonden (ALFORD 1968). Vervolgens verhuizen de jonge larven naar het achterlijf om zich verder te ontwikkelen. Als ze volgroeid zijn verlaten ze de hommel door intersegmentale naden en vallen op de bodem. Daar spinnen ze een onderaardse cocon of een



cocon in de strooisellaag om te overwinteren. Het volgende jaar komen de volwassen dieren uit in de lente of vroege zomer. De vrouwtjes vinden hun potentiële slachtoffers op bloemen (ALFORD 1973). Hommelkoninginnen, werksters, mannetjes en koekoekshommels kunnen alle gear parasiteerd worden. *S. splendidus* is een gregaire parasitoïd die haar legselgrootte mogelijk aanpast aan de actuele gastheergrootte. Er kunnen ongeveer 20 nakomelingen uit een werkster kruipen, maar wel 70 uit een koningin. Een vrouwtje *S. splendidus* zou zich dus het voordeligst voorplanten via een koningin of een vrouwtje koekoekshommel. Schmid-Hempel (2001) meldt dat vooral voorjaarskoninginnen van de aardhommel *Bombus terrestris* slachtoffer worden van een *Syntretus*-soort. Rutrecht & Brown (2008) vonden in Ierland dat een *Syntretus*-soort de belangrijkste insectenparasitoïd was van de weidehommel *B. pratorum*. Gearparasiteerde koninginnen leefden kort en werden grotendeels of geheel gesteriliseerd door de sluipwespen. De opbouw van de kolonie in het voorjaar werd spoedig gestopt of vond helemaal niet plaats. Bovendien sterft een weidehommelkoningin 7-8 dagen na het uitkruipen van de sluipwesp larven. *Syntretus splendidus* en andere hommelparasiterende *Syntretus*-soorten kunnen dus een grote invloed hebben op het hommelleven en op de koloniefitnes hoewel het gevonden parasiteringspercentage van weidehommelkoninginnen met 7% tamelijk laag lag (RUTRECHT & BROWN 2008).

#### Blaaskopvliegen

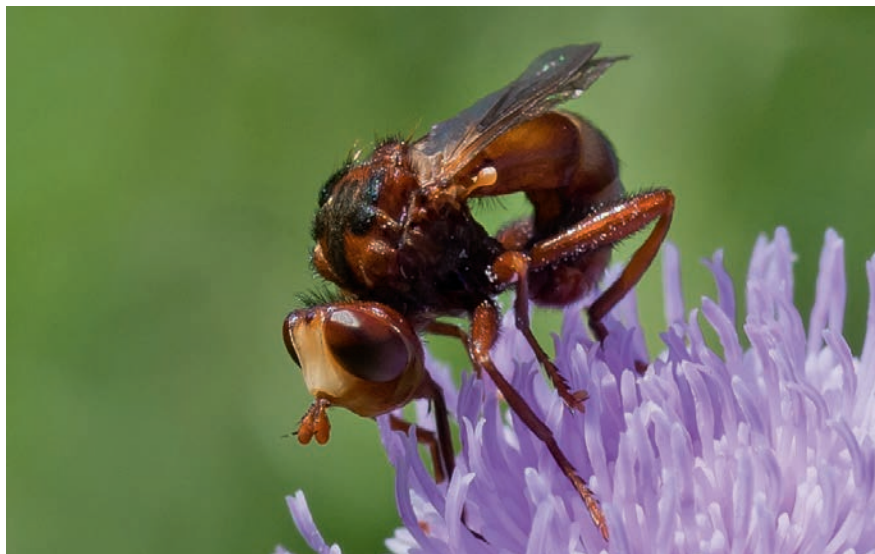
Blaaskopvliegen (Conopidae) zijn vooral gespecialiseerd op 'hogere' Aculeata: bijen, wespen en (hoewel niet in Nederland) mieren. Om een bij of wesp te parasiteren is het vrouwelijke geslachtsapparaat geëvolueerd tot een 'klampje' onder het gebogen achterlijf. Dit klampje werkt als een soort blikopener. De vlieg snijdt vlug een gaatje tussen de tergieten en het ei wordt zo in het achterlijf van het slachtoffer gedeponerd. Sommige soorten blaaskopvliegen jagen op in de grond nestelende bijen.

Door blaaskopvliegen gearparasiteerde hommels ondergaan een gedragsverandering: zij bezoeken andere bloemen dan gezonde soortgenoten en graven zich een paar dagen voor hun dood de grond in. Hiermee bieden ze de pop van de parasitoïd een veilig heenkomen voor de overwintering.

Enige relaties van blaaskopvliegen en hun gastheren in Nederland: *Conops quadrifasciatus* heeft met name de steenhommel *Bombus lapidarius* als gastheer. *Conops flavipes* parasiteert niet alleen hommels, maar ook metselbijen *Osmia* en de rode wesp, *Vespa rufa*.

*Physocephala rufipes* lijkt een voorkeur te hebben voor hommels: aardhommel *Bombus terrestris*, akkerhommel *B. pascuorum*, heidehommel *B. humilis*, veldhommel *B. lucorum*, weidehommel *B. pratorum*, grashommel *B. ruderals*, vierkleurige koekoekshommel *B. sylvestris*, tuinhommel *B. hortorum* en steenhommel *B. lapidarius* en de rode wesp *Vespa rufa*.

*Physocephala vittata* parasiteert op hommels, de malvabij *Tetralonia malvae*, een aantal groefbijen *Halictus*, behangersbijen *Megachile* en *Chalicodoma sicula*, maar eveneens op de ploovleugelwespen hoornaar *Vespa crabro* en Duitse wesp *Vespa germanica* en zelfs op de kiezelsprinkhaan



▲ **Figuur 3**  
Deze blaaskopvlieg *Sicus ferrugineus* is een parasitoïd van hommels. Het vrouwtje heeft een 'klampje' onder aan het achterlijf, waarmee ze – als met een blikopener – het achterlijf van een hommel kan openen om daar een ei in te leggen.

*Sphingonotus caeruleus*. *Dalmannia*- en *Thecophora*-soorten parasiteren verschillende soorten groefbijen (*Halictus*, *Lasioglossum*). Ook *Zodion cinereum* parasiteert groefbijen: *Halictus quadricinctus* en *H. rubicundus*. *Myopa*- en andere *Zodion*-soorten hebben vooral zandbijen *Andrena* als gastheer. In Nederland heeft *Myopa tessellatipennis* naar alle waarschijnlijkheid de witbaardzandbij *A. barbilabris* als gastheer (NIEUWENHUIJSEN 2009B).

*Sicus ferrugineus* (fig. 3) is bij uitstek een hommelspecialist: de gastheren zijn onder andere aardhommel *Bombus terrestris*, akkerhommel *B. pascuorum*, heidehommel *B. humilis*, tuinhommel *B. hortorum* en steenhommel *B. lapidarius* (VAN VEEN 1984).

#### Parasitoïden van bijenlarven en -poppen

Larvale parasitoïden komen vooral voor onder de vliegen en vliesvleugeligen, maar ook bij de kevers. Veel soorten larvale parasitoïden komen voor bij solitaire bijen, slechts enkele bij eusociaal levende bijen.

#### 'Hommelbroedvliegen'

Hommelbroedvliegen van het genus *Brachicoma* (Sarcophagidae; Paramacronychiinae) planten zich uitsluitend in hommelnesten voort. *Brachicoma devia* is de enige Nederlandse vertegenwoordiger. Deze soort komt overal voor waar geschikte gastheren te vinden zijn en is uit de nesten gekweekt van onder andere boomhommel *Bombus hypnorum*, steenhommel *B. lapidarius*, late hommel *B. soroensis* en aardhommel *B. terrestris*. Behalve hommels bezoekt de vlieg soms nesten van sociale ploovleugelwespen.

Het vrouwtje dringt hommelnesten binnen en produceert daar een aantal larven (de soort legt dus niet eerst eieren) die ze verdeelt over broedcellen die hommeleieren of -larven bevatten. Zodra de hommellarven volgroeid zijn en zich hebben ingesponnen in een cocon, doorboren de vliegenlarven de cocon en consumeren ze de hommellarve of prepop. Volgroeide vliegenlarven komen uit de hommelcocon en verpoppen zich in het nestmateriaal (afval). Al na ruim een week verschijnt de nieuwe generatie vliegen. Bij meer dan 50 vliegenmaden kan de hommelkolonie beginnen te stinken en gaat het nest op den duur te gronde.



▲ **Figuur 4**  
Veel soorten wolzwevers, zoals deze *Bombylius major*, leven als larve als parasitoïden in bijenlarven.

Bovendien kan een tweede of derde generatie hommels later in het seizoen het koninginnenbroed vernietigen. Daarom zijn *Brachicoma*-soorten zeer destructief.

#### Wolzwevers

Wolzwevers (Bombyliidae) zijn een soortenrijke vliegenfamilie waarvan diverse soorten zich op de larven van solitaire bijen ontwikkelen. *Bombylius*-soorten (fig. 4) parasiteren meestal op in de grond nestelende bijen; zo zoekt *B. posticus* (syn. *B. vulpinus*) naar nesten van roetbijen *Panurgus* en heeft *B. major* een voorkeur voor zandbijen *Andrena*. *Anthrax anthrax* wordt vaak gevonden bij in muren nestelende bijen, zoals *Osmia* en *Megachile*, waarbij ook de bijbehorende koekoeksbijen, bijvoorbeeld de kegel- en tubebijen van de genera *Coelioxys* en *Stelis*, tot het gastheerspectrum behoren (KRUNIĆ ET AL. 2005).

De voortplantingsbiologie is opmerkelijk. Na de paring oriënteert het vrouwtje zich vliegend op een bijennest waarbij zij stil kan staan als een zweefvlieg. Vanaf korte afstand, 2-3 cm, wordt een ei in de nestopening 'geschooten'. Wolzwevers hebben een hoge fecunditeit en kunnen een paar duizend eieren produceren. Als ze een keer mis schieten heeft dat vermoedelijk geen grote gevolgen voor het voortplantingssucces.

De meeste wolzwevers ondergaan een hypermetamorfose. Het eerste larvenstadium heeft vijf schijnpoten en is zeer actief en beweeglijk. Zij vinden zelfstandig de weg naar een broedcel. Er zijn soorten die zich eerst tegoed doen aan de opgeslagen nectar en stuifmeel, daarna vervellen zij naar een tweede stadium waarin zij in staat zijn nog een broedcel te veroveren. Het derde stadium is niet meer beweeglijk, heeft geen poten meer en doet zich tegoed aan de bijenlarve. In het geval van *A. anthrax* wacht de jonge larve totdat de gastheer de stuifmeelbrij heeft opgegeten. Daarna voegt de larve zich bij de spinnende gastheer in de cocon alwaar deze wordt geconsumeerd en waarin de *Anthrax*-larve zal overwinteren. In het voorjaar vindt de verpopping plaats. De pop heeft een kroon van harde,

tandachtige doorns en boort daarmee met roterende bewegingen een uitweg door de cocon- en/of de nestwanden om als adulte vlieg te kunnen uitvliegen.

De impact van wolzwevers op het bijenleven kan vrij hoog zijn. Bij de rosse metselbij *Osmia bicornis* in nestblokken in Amsterdam in 2001 en 2002 was het parasiteringspercentage door *A. anthrax* 20-30% (WH eigen waarneming).

#### Mierwespen

Mierwespen (Mutillidae) zijn onderverdeeld in zeven subfamilies. Vier daarvan leven als parasitoïden van de larven van nestbouwende angeldragers. Zij komen ook bij bijen voor, vooral bij de in de grond nestelende groefbijen (Halictidae), maar tevens bij hommels.

In Nederland komen drie soorten mierwespen voor, waarvan de grote mierwesp *Mutilla europaea* de bekendste is. Deze soort is geenszins soortspecifiek en maar liefst van 13 soorten hommels bekend. Het vrouwtje dringt in het voorjaar de jonge hommelnesten binnen om zich voort te planten. De hommels vallen de wesp merkwaardig genoeg niet aan in het nest. De wesp steekt een net ingesponnen larve of prepop aan door de cocon en remt daarmee de ontwikkeling van de gastheer. Er wordt één ei per gastheer in de cocon gelegd.

Mierwespen kunnen bijenpopulaties decimeren. Uit één hommelnest zijn maar liefst 76 exemplaren *M. europaea* uitgekweekt tegen twee hommels (ALFORD 1975). Ook bij andere soorten mierwespen zijn in nesten van sociale groefbijen hoge parasiteringspercentages bekend.

#### Goudwespen

Goudwespen (Chrysididae) van de subfamilie Chrysidinae komen wereldwijd voor en staan grotendeels bekend als solitaire broedparasieten van graafwespen en solitaire ploovleugelwespen. Een minderheid is larvale en/of prepupale parasitoïd van met name metselbijen *Osmia*, zelden wolbijen *Anthidium* of bladsnijderbijen *Megachile*. Buiten Noordwest-Europa worden zij ook op houtbijen *Xylocopa* gevonden. Goudwespen vormen een mooi voorbeeld van een groep broedparasieten die niet de stap hebben kunnen maken naar het vegetarische dieet van de bijenlarve (zie onder in de paragraaf 'Andere factoren die de diversiteit en het aantal relaties bepalen - Stuifmeeldieet'). Goudwespen zijn carnivoren gebleven en de soorten die bijen als gastheer hebben manifesteren zich als larvale parasitoïden.

Door onderzoek aan de goudwesp *Chrysurina trimaculata*, die parasiteert bij de in slakkenhuisjes nestelende gouden slakkenhuisbij *Osmia aurulenta*, is veel bekend geworden over gedrag van goudwespen in relatie met bijen (samenvatting en foto's in BELLMANN 1998, 2003). Tijdens de verzorgingsfase kruipt het vrouwtje van de goudwesp bij de gastheer in de open broedcel in het slakkenhuis. Gewoonlijk hecht ze een ei aan de achterzijde van de deels vooraf aangelegde eindwand, zodat het door de metselbij niet wordt ontdekt. De goudwesplarve zuigt vervolgens voor korte tijd met lange tussenpauzes aan de jonge bijenlarve, maar trekt zich daarna weer terug in een rustplaats aan de wand van het slakkenhuis. Pas als de gastheer de voedselvoorraad heeft geconsumeerd en gereed is voor de verpopping slaat de goudwesplarve toe. Met de goudwesplarve aan haar lijf spint de

bijenlarve nog een cocon, om daarna geheel uitgezogen te worden door de goudwesplarve. De goudwesplarve verpopt en overwintert ten slotte zelf in de cocon van de gastheer.

In Nederland komen circa 60 soorten goudwespen voor, waarvan er drie bekend zijn als parasitoïden van metselbijen. Van het meest soortenrijke genus *Chrysis* komen in Nederland twee soorten zeker voor, omdat die uit nesten van metselbijen zijn opgekweekt: *Chrysis mediata* (bij de zwaluwbij *Hoplitis anthocopoides*) en *C. ruddii* (bij de klavermetselbij *H. ravouxi*). Vertegenwoordigers van het genus *Chrysura* lijken zich eveneens gespecialiseerd te hebben op metselbijen. In Nederland parasiteert de zeldzame *Chrysura cuprea* op de larven van de in slakkenhuisjes nestelende gedoornde slakkenhuisbij *Osmia spinulosa*. De bovengenoemde *C. trimaculata* is nog niet waargenomen in ons land.

#### Sluipwespen

Tot de 'echte' sluipwespen of Ichneumonidae behoren op wereldschaal tienduizenden soorten. De familie is onderverdeeld in tientallen subfamilies en honderden genera. Het gastheerspectrum is voor dit megataxon erg breed. De soorten die geassocieerd worden met bijen hebben meestal een vrij lange tot zeer lange legboor waarmee zij een larve of pop in de broedcel kunnen bereiken. Met name uit twee subfamilies, Pimplinae en Cryptinae, zijn er ectoparasitoïden bekend die het doelgericht gemunt hebben op solitaire bijen die in holle plantenstengels nestelen. Uit Nederland zijn er bijzonder weinig concrete gastheerrelaties gepubliceerd.

De bekendste bijenparasitoïd uit de subfamilie Pimplinae is *Ephialtes manifestator*, die vooral de volgroeide larven van metselbijen van de genera *Osmia* en *Chelostoma* parasiteert. *E. manifestator* bereikt de gastheren door de lange legboor door de gemetselde barrières van de broedkamers te steken of door kleine gaatjes op dunne plekken in stengels te boren. De Nederlandse hymenopteroloog pater Benno kweekte in de jaren 1950 een *Ephialtes*-soort uit een cocon van de rosse metselbij *Osmia bicornis* [= *rufa*] die in een hol takje had genesteld. In nestblokken met *O. bicornis* als belangrijkste bewoner in Amsterdam en Purmerend en ook van materiaal uit elders in Nederland werd nooit een infectie met een *Ephialtes*-soort geconstateerd (WH eigen waarnemingen). Waarschijnlijk hebben *Ephialtes*-soorten toch een specifieke voorkeur voor nesten in holle stengels. In Europa zijn er zes *Ephialtes*-soorten bekend die in Zuid-Frankrijk uit heel verschillende bijengenera zijn opgekweekt: *Osmia*, *Anthidium*, *Heriades*, *Hylaeus* en *Ceratina*.

Een andere bekende sluipwesp uit de subfamilie Pimplinae is *Perithous scurra*, die eveneens uit in holle stengels nestelende metselbijen (*Osmia*) en houtbijen (*Xylocopa*) is opgekweekt.

Uit de subfamilie Cryptinae zijn sluipwespen uit de genera *Xylophrurus* en *Hoplocryptus* opgekweekt uit nesten in holle stengels. *Xylophrurus dentatus* parasiteert de zwartgespoorde houtmetselbij *Hoplitis leucomelana* evenals de broedparasitaire *Stelis*-soorten en de kortsprietmaskerbij *Hylaeus brevicornis*, die onder andere in holle bramenstengels nestelen. Het vrouwtje boort met haar legboor een gat

in de stengel en legt een ei in een broedkamer. De larve zuigt een (bijna) volgroeide bijenlarve uit en schijnt haar daarna te consumeren. *Hoplocryptus bellosus* is ook bekend van *H. leucomelana* en een aantal soorten maskerbijen *Hylaeus*. Van deze sluipwesp is bekend dat zij alle broedcellen door de stengelwand een voor een met een ei kan beleggen en zo effectief een heel cohort bijen kan uitroeien. Bij maskerbijen kan de sluipwesplarve de dunne celwand tussen twee broedcellen doorbreken om ook de bijenlarve van de buurbroedcel te consumeren. Daarna verpopt de sluipwesplarve in een cocon.

#### Bronswespen - *Melittobia acasta*

In de zeer soortenrijke superfamilie Chalcidoidea of bronswespen komen enkele families voor waarin genera zijn vertegenwoordigd met zeer destructieve parasitoïden van solitaire bijen. Een dergelijk berucht genus is *Melittobia* uit de familie Tetrastichidae (Tetrastichinae), een vrij soortenarm (ca. tien soorten), maar zeer wijdverspreid genus. *Melittobia* heeft een atypisch voorkomen vergeleken met andere Tetrastichidae. Zij zijn extreem afgeplat en dit is een aanpassing aan hun bijzondere levenswijze. In Europa is de wijdverspreide *M. acasta* de bekendste vertegenwoordiger, die ook vrij algemeen in Nederland voorkomt. De vrouwtjes gaan (vliegend of lopend) op zoek naar een nest en knagen zich dwars door de klei- of leemachtige afsluitprop van de in muren of hout nestelende solitaire bijen en wespen. Bij hard materiaal zien zij kans zich door zeer kleine openingen naar binnen te persen. In een broedcel oriënteert een vrouwtje zich op een (bijna) volgroeide larve of jonge pop. De larve wordt gestoken om de verdere ontwikkeling stop te zetten. Dan wordt het eerst groepje van 8-20 eieren afgezet op de gastheer. Uit de steekwond likt het vrouwtje hemolymfe op om uit de eiwitten en vetten nieuwe bouwstoffen te halen voor de rijping van de volgende cohorten eieren (synovigenie). De procedure herhaalt zich een aantal keren totdat er, afhankelijk van de gastheergrootte, enkele tientallen tot honderden eieren zijn gelegd. Het achterlijf van een leggend vrouwtje zwelt duidelijk op en wordt in omvang twee tot drie keer zo dik. Als de gastheer volledig is belegd kan een vrouwtje, ook weer afhankelijk van de gastheergrootte, nog een of een paar gastheren beleggen. Als een vrouwtje kans ziet een cocon te doorboren wordt ook die larve of pop geparasiteerd (VAN LITH 1955A, MOENEN 2012).

Het gastheerspectrum van *Melittobia*'s is opvallend breed. De puparia van parasitaire vliegen, bijvoorbeeld die van Sarcophagidae, zijn ook niet veilig en kunnen zeker succesvol worden geparasiteerd. In gevangenschap parasiteren *Melittobia*-soorten allerlei soorten bijen- en wespenlarven, waaronder die van de honingbij, hommels en plooiwleugelwespen, alsmede de wespen- of waaierveer *Metococcus paradoxus* (Ripiphoridae) en puparia van diverse calyptrate vliegen (Calliphoridae, Sarcophagidae en Muscidae). *Melittobia acasta* kan zich voortplanten op gastheren van maar liefst drie verschillende insectenordes.

*Melittobia acasta* kan net als de soorten uit (sub)tropische streken zich onder gunstige omstandigheden (bv. in gevangenschap) zonder rustpauze het hele jaar door voortplanten. Overwintering kan plaatsvinden als prepop of

als adult vrouwtje. *Melittobia acasta* kan zowel voorjaars- als zomerbijen parasiteren of in het geval van hommels een aantal cohorten werksters en koninginnenlarven. De legselgrootte neemt toe met de grootte van de gastheer; uit een Calliphoridae puparium kunnen 20-50 individuen komen, uit cocons van *Osmia bicornis* 40-100 en uit grote koninginnenlarve van *Vespula vulgaris* wel tegen de 500 exemplaren. Bij gelegenheid zal een *Melittobia*-vrouwtje op relatief kleine gastheren meer gastheren proberen te parasiteren.

*Melittobia acasta* wordt in Nederland het meest waargenomen op lemen muren van gebouwen of leemkliffen (bv. Isabellagreed bij Roermond) waar diverse groepen angeldragers langdurig nestelen van generatie op generatie. Ook op dood hout zijn er waarnemingen. Tijdens jarenlang onderzoek aan nestmateriaal uit houten nestblokken en papierrolletjes in Amsterdam en Purmerend, met *Osmia bicornis* als hoofdbewoner, is *M. acasta* echter nooit waargenomen (WH eigen waarneming).

#### Bronswespen - Torymidae

In de familie Torymidae vormt *Monodontomerus* (Toryminae), met circa tien Europese soorten, een belangrijk genus van gregaire ectoparasitoïden van angeldragers en andere Hymenoptera, alsmede van Lepidoptera.

*Monodontomerus obscurus* en *M. aeneus* worden vaak als parasitoïd bij een aantal soorten metsel- en behangersbijen aangetroffen, inclusief de broedparasitaire soorten van het genus *Stelis*. *Megachile parietina*, *M. rotundata*, *Hoplitis adunca* en *Osmia bicornis* zijn bekende gastheren (GRISSELL 2007).

De wespen kunnen vanaf mei tot medio juli worden geobserveerd rond de nesten van potentiële gastheren. Zij worden sterk aangetrokken door de nestgeur van de gastheren (fig. 5). Als de eindplug is beschadigd kan de wesp makkelijk naar binnen glippen. In artificiële, lineaire nesten, die volop door *O. bicornis* worden bezocht, kunnen de sluipwespen diep in de nesten worden aangetroffen, waar vooral de grote cocons met vers ingesponnen, vrouwelijke larven worden geparasiteerd. Bij de in holle takjes neste-

lende bijen kunnen *Monodontomerus*-soorten aan de buitenkant door een gaatje of andersoortige beschadiging een gastheercocon aanpakken.

*Monodontomerus* injecteert chemische stoffen in de larve die de ontwikkeling remmen en deponeert vervolgens 20-35 eieren op de bijenlarve binnen de cocon. De larven zuigen de bijenlarve uit. Tijdens de groei maken zij vier of vijf larvale stadia door. In het laatste stadium stopt de ontwikkeling en wordt overwinterd als prepop. Van de gastheerlarve is dan vrijwel niets meer over en de cocon wordt volledig opgevuld met de prepoppen van de wesp. In Zuid-Europa kunnen er twee of drie generaties worden geproduceerd (op verschillende gastheren). Het volgend voorjaar komen de parasitoïden 4-5 weken later uit dan de bijen. Een exemplaar knaagt een gaatje van 1 mm doorsnede in de cocon waardoor alle broers en zussen naar buiten komen. De jonge bijen kunnen de tussenschotten van de broedcellen al kapot gebeten hebben, zodat de jonge wespen direct kunnen uitvliegen. Als dat niet het geval is kunnen de wespen zichzelf bevrijden door zich ook door de modderwand (*Osmia*) of bladbarrière (*Megachile*) te knagen.

*Monodontomerus obscurus* is algemeen in alle Nederlandse provincies en kan overal worden aangetroffen. Of *M. aeneus* in Nederland net zo algemeen is als *M. obscurus* is de vraag, omdat de soorten in het verleden niet goed uit elkaar gehouden zijn. *Monodontomerus obscurus* is zeer mobiel en weet de nesthabitats goed te vinden, zelfs als die voor bestuiving korte tijd (zes weken) in het veld staan (WH eigen waarneming).

Bij *M. obscurus* zijn parasiteringspercentages op *O. bicornis* tot ca. 15% (= cocons met parasitoïden) heel gewoon. Als *O. bicornis* voor bestuivingsdoeleinden laat in het seizoen (na half mei tot juli) nestelt kan het percentage parasiteringen drastisch toenemen tot wel 80%. Bosch (1992, 1994a, 1994b) meldt uit Spanje respectievelijk 0,5-73% parasitisme voor *M. aeneus* op *O. cornuta*. Beide parasitoïden kunnen commercieel gezien een aanzienlijke schadepost zijn bij vermeerderingsprojecten van gewasbestuivers (KRUNIĆ ET AL. 2005). In de Verenigde Staten zijn er voor *Monodontomerus*-soorten dan ook effectieve anti-nestpenetratietechnieken ontwikkeld.

Naast *Monodontomerus* parasiteren de soorten van het zeer soortenrijke en wijdverspreide genus *Torymus* ook bijen. In Nederland is dit *T. cupreus* op *Osmia*-soorten.

#### Bronswespen - Eurytomidae

Vertegenwoordigers van de subfamilie Eurytominae zijn vooral bekend als larvale parasitoïden van galwespen (Cynipidae), maar enkele zijn 'overgestapt' naar andere typen gastheren, zoals de in holle takjes en stengels solitair nestelende ertsbijen *Ceratina*, metselbijen *Osmia* en tronkenbijen *Heriades* (GRISSELL 2007). In Nederland komt *Eurytoma nodularis* voor als parasitoïd van sommige *Hylaeus*-soorten; in het buitenland worden ook *Osmia coendescens* en *Heriades crenulatus* bezocht. De blauwe ertsbij *C. cyanea* zou ook een gastheer moeten zijn, maar dat is in Nederland niet aangetoond. Wel is de Europese ertsbij *C. callosa* een gastheer, maar deze soort ontbreekt in Nederland. In Nederland bestaan er geen goed gedocumenteerde rapporten over de gastheren van *Eurytoma*.



#### Figuur 5

Een vrouwtje *Monodontomerus obscurus*, een bronswesp uit de familie Torymidae, steekt haar legboor in een cocon van de rosse metselbij *Osmia bicornis*. De cocon is bedekt met uitgedroogde uitwerpselen van de bijenlarve.



Van de ca. 22.000 beschreven soorten bronswespen (NOYES 2003) worden er 216 geassocieerd met bijennesten of zijn inderdaad parasitoïden omdat ze uit bijenmateriaal zijn uitgekweekt. Van de biologie van veel soorten is nagenoeg niets bekend. Bovendien berusten veel associaties op een enkele waarneming. Naast de behandelde families komen ook bij de Pteromalidae, Encyrtidae, Eupelmidae, Eulophidae, Chalcididae, Perilampidae en Mymaridae soorten voor die gebonden zijn aan bijen(nesten) (GRISSELL 2007). Van de in Nederland voorkomende Encyrtidae, *Coelopenecyrtus arenarius* en *C. callidii*, zijn de gastheren de gewone maskerbij *Hylaeus communis* en de rietmaskerbij *H. pectoralis*. Moenen (2012) vond dat ook de resedammaskerbij *H. signatus* geparasiteerd wordt door een nog te identificeren *Coelopenecyrtus*-soort.

Van sommige bronswespen is bekend dat zij broedparasieten, potentieel destructieve saprofagen en andere commensale gasten in het bijennest parasiteren en mogelijk de overlevingskansen van de bijen positief beïnvloeden. Zo is de algemeen in Nederland gevonden *Pachycrepoides vindex* (Pteromalidae) gevonden in hommelnesten als parasitoïd van vliegenupparia. *Dibrachys boarmiae* (Pteromalidae) komt voor bij honingbijen en parasiteert daar de poppen van de grote wasmot *Galleria mellonella*.

#### Broedparasieten

Bij broedparasieten voeden de larven zich met het mengsel van stuifmeel en nectar in het bijennest. Meestal hebben ze zich eerst tegoed gedaan aan het bijenei of de jonge larve. Broedparasieten zijn zelden geheel vegetarisch en in sommige gevallen blijkt het zelfs onmogelijk dat de larve zich ontwikkelt zonder dierlijk 'voorgerecht'. Bij de angeldragende Hymenoptera zijn knotswespen de bekendste broedparasieten en bij de parasitaire Hymenoptera zijn dit de hongerwespen. Bij de Diptera zijn er drie families waarbinnen broedparasieten voorkomen: fruitvliegen, bloemvliegen en dambordvliegen. Oliekevers zijn een soortenrijke en zeer diverse groep met broedparasieten en bij de mierkevers (Cleridae) zijn de bijenwolven geduchte broedparasieten (niet te verwarren met de gelijknamige graafwespen van het genus *Philanthus*).

#### Knotswespen

Knotswespen (Sapygidae) vormen een soortenarme familie (ca. 80 soorten wereldwijd), waaruit zich maar liefst negen genera binnen de subfamilie Sapyginae als broedparasieten op bijen hebben ontwikkeld. In Europa zijn deze wespen vooral bekend als broedparasieten van verschillende bijenfamilies, vooral Megachilidae, maar ook solitaire Apidae zoals houtbijen *Xylocopa* en sachembijen *Anthophora*. In Nederland zijn vier soorten inheems (PEETERS ET AL. 2004).

Een knotswespvrouwje observeert de activiteiten van haar gastheer. Zodra deze een broedcel heeft bevoorrad met stuifmeel en nectar en een ei heeft gelegd, sluipt de wesp naar binnen om haar ei(eren) te leggen. Het leggen van een ei kost hoogstens tien seconden en de wesp kan dit ongemerkt doen als de bij van het nest is. Bij een confrontatie kan de bij agressief gedrag vertonen, waarbij zij de knotswesp kan verwonden. De eerst uitgekomen knots-

wesp begint na twee uur de broedcel te doorzoeken met het doel mogelijke concurrenten uit te schakelen. Het eerste larvenstadium heeft dolkvormige kaken die geschikt zijn om concurrenten te doorboren. De enige overgebleven larve zuigt vervolgens het bijenei uit. Na de vervelling zijn de kaken morfologisch veranderd en geschikt om de voedselvoorraad kauwend naar binnen te werken. Tijdens de vertering van het voedsel scheidt de larve goed herkenbare keutels af. Daaraan is goed te zien of zich een bij of een knotswesp in de cel ontwikkelt.

#### Hongerwespen

Hongerwespen van de familie Gasteruptionidae (fig. 6) lijken zich exclusief op stuifmeelverzamelaars te hebben ontwikkeld. Gasteruptionidae zijn een zeldzaam voorbeeld van broedparasieten die zich zowel aan bijen als aan pollenwespen (Vespidae; Masarinae) hebben gebonden. Ze hebben zich, heel uitzonderlijk, ecologisch binnen de superfamilie Evanoidea als stuifmeeleters ontwikkeld, maar kunnen zich in sommige gevallen nog altijd als carnivoren op volgroeide bijen- of wespelarven manifesteren. In Europa komt alleen het genus *Gasteruption* voor met circa acht soorten in Nederland. Ze parasiteren voornamelijk maskerbijen *Hylaeus*. Imago's worden vaak op bloemen gezien met makkelijk bereikbare nectar, zoals Apiaceae en Asteraceae. Ook worden ze, karakteristiek zwevend met het achterlijf scheef omhoog geheven als een soort roer, waargenomen bij de nestopeningen van potentiële gastheren.

Op de zandgronden is *G. assector* een algemene soort die zich normaliter op verschillende soorten maskerbijen ontwikkelt, maar ook is ze uit een nest van de pottenbakkerswesp *Trypoxylon figulus* gekweekt. Larven die zich ontwikkelen op twee broedsels zijn als imago bijna twee keer zo groot als de soortgenoten die zich met één portie tevreden moesten stellen. Na de beëindiging van de voedingsfase spinnen de hongerwespelarven geen echte cocon, maar creëren een schoon deel van de broedcel door de keutels van de bijenlarven naar de kanten te schuiven en twee scheidingswanden te construeren. De scheidingswanden bestaan uit



**Figuur 6**

Een hongerwesp *Gasteruption*. De larven van deze wespen zijn broedparasieten van bijen.





▲ **Figuur 7**  
Volgroeide, overwinterende larven van de fruitvlieg *Cacoxenus indagator*. Deze larven voeden zich met stuifmeel in een nest van de rosse metselbij *Osmia bicornis*. De uitwerpselen van de vliegenlarven (dunne, oranjeachtige draden) zijn duidelijk te onderscheiden van die van de bij (dikke, donkere, gebroken slierten).

▼ **Figuur 8**  
Een bloemvlieg van het genus *Leucophora* (rechts) ligt op de loer bij een nest van de heizijdebij *Colletes succinctus*. Er is echter een andere kaper op de kust: een heideviltbij *Epeolus cruciger*, eveneens een broedparasiet, heeft ook belangstelling.



vloeistof uit de darmen, eventueel verhard met droge keutels. In deze ruimte kan worden overwinterd als prepop. Vroeg in de zomer kunnen de larven echter ook verpoppen en na vijf weken uitkomen en in een partieel tweede generatie vliegen.

#### *Cacoxenus indagator*

Deze fruitvlieg (Drosophilidae), die overal in Nederland voorkomt, leeft als broedparasiet in de nesten van met name metselbijen *Osmia* (MOENEN 2012). De meeste fruitvliegen planten zich voort op gisthoudende substraten, zoals gistend fruit, paddestoelen en sapstromen. *Cacoxenus*-soorten (Steganinae) maken hierop een uitzondering; de larven van de enige Europese soort *C. indagator* eten uitsluitend stuifmeel.

Tijdens de periode waarin de bij het nest bevoorraadt worden in een broedcel twee tot acht eieren gelegd op de stuifmeelvoorraad. Eenmaal uitgekomen beginnen de larven direct met het verorberen van de stuifmeelproviand. Soms doden zij eerst de bijenlarve, maar meestal ontstaat er een competitie om de voedselbron, waarbij de bijenlarve meestal verliest (fig. 7) (KRUNIĆ ET AL. 2005).

Jarenlange observaties (2000-2010) aan nestkasten met ieder jaar nieuw ingezette rosse metselbijen *Osmia bicornis* in Amsterdam en Purmerend brachten aan het licht dat *C. indagator* ieder jaar aanwezig was en voor aanzienlijke sterfte zorgde onder nakomelingen van de bijen (WH en Hans Vogel eigen waarnemingen). De vlieg kan zijn gastheren uitstekend traceren over grote afstanden en op verborgen plaatsen, of deze nu in parken of boomgaarden nestelen of midden in de binnenstad. Nestgeuren spelen voor *C. indagator* een voorname rol in het vinden van de gastheren.

#### Bloemvliegen

Binnen de bloemvliegen (Anthomyiidae) zijn vertegenwoordigers van het genus *Leucophora* (fig. 8) bekend als broedparasieten bij solitaire bijen. Vooral zandbijen *Andrena* en roetbijen *Panurgus* zijn favoriet, maar ook andere in de grond nestelende bijen worden geparasiteerd, zoals Colletidae (*Colletes succinctus*) en Halictidae (*Lasioglossum*, *Rophites*) (HENNIG 1976). In Nederland komen vijf soorten voor.

Loonstra (2010a) deed verslag van waarnemingen in Groningen aan het gedrag van *Leucophora obtusa* bij een nest-aggregatie van de viltvlekozandbij *Andrena nitida*. Vliegen volgen de vliegbewegingen van binnenvliegende bijen met stuifmeel op de voet. Zelfs de kleinste en onverwachte afwijkingen in hun vliegbewegingen worden met grote precisie en heel synchroon gevolgd op een gelijkblijvende afstand van ongeveer 10 cm. Ditzelfde achtervolgingsgedrag was al eerder waargenomen van *L. obtusa* bij het vosje *Andrena fulva* (PAXTON & POHL 1999). In een publicatie over waarnemingen aan het gedrag van de grijze zandbij *Andrena vaga* werd een dergelijk achtervolgingsgedrag ook beschreven voor *L. cinerea* (WALRECHT 1947).

Het schaduwen van een gastheer heeft waarschijnlijk tot doel de nestingang te ontdekken. De vlieg blijft op een karakteristieke manier op de loer liggen, totdat de bij weer is uitgevlogen, en gaat daarna naar binnen om te controleren of er voldoende voorraad aanwezig is. Vermoedelijk legt de vlieg na enige inspecties een (of meer) eieren ergens in het nest. Parasiteringen bij *Andrena fulva* en *A. nitida* kunnen makkelijker plaatsvinden dan bij *A. vaga*, omdat deze laatste de nestschacht steeds afsluit voor vertrek.

Voor informatie over larvale ontwikkeling en verpopping van *Leucophora grisella*, zie Huie (1916).

#### Dambordvliegen

Onder de dambordvliegen (Sarcophagidae) uit de subfamilie Miltogramminae bevinden zich veel genera met soorten die zich als broedparasieten manifesteren van nestbouwende angeldragers. Van de 73 soorten Sarcophagidae in Nederland behoren er 27 tot de Miltogramminae of satellietvliegen. Deze worden meestal in verband gebracht met graafwespen. In dit geval hebben de vliegenlarven hun carnivore levenswijze behouden (zie onder in de paragraaf 'Waarom zo veel relaties? – Verwante taxa'). De genera *Miltogramma* en *Senotaina* worden echter vaak genoemd in relatie met solitaire bijen. De in Nederland voorkomende *Miltogramma punctata* is vooral opgekweekt uit de nesten van de wormkruidbij *Colletes daviesanus*. De



puparia kunnen in grote aantallen worden gevonden in de graafgangen van deze zijdebij. Een andere gastheer is de schorzijdebij *C. halophilus*. De nestgang van deze bij heeft drie tot vijf zijgangen, die door de bij worden behangen met een omhulsel, een wasachtige substantie van speeksel en voedsel, dat een zijdeachtig uiterlijk heeft en waterafstotend is. Het lijkt erop dat *M. punctata* wordt gefopt door aanleg van een zijgang zonder afsluiting en ei, maar mét voedsel. Hierin zou de satellietvlieg zich niet volledig kunnen ontwikkelen.

Een aantal *Miltogramma*- en *Senotaina*-soorten vertoont het volgedrag zoals hierboven beschreven voor bloemvliegen. Zij volgen de naar het nest terugkerende bij op een afstand van 15-30 cm en lijken met dit gedrag op satellieten. Het traceergedrag vindt ook plaats tijdens de constructie van het nest en gedurende de oriëntatievluchten van een potentiële gastheer. Als bijen de gastheer zijn moet een satellietvlieg haar ei(eren) in het nest leggen, waarna de larve zich vermoedelijk actief naar de voedselvoorraad beweegt.

#### Oliekevers

Oliekevers (Meloidae) vormen een grote keverfamilie met wereldwijd meer dan 2500 beschreven soorten. Een groot deel hiervan leeft als broedparasiet van solitaire bijen. De enorme expansie van het aantal soorten oliekevers is bij uitstek het product van co-evolutie met solitaire bijen (zie onder in de paragraaf 'Waarom zo veel relaties? – Verwante taxa'). In Nederland komen tien soorten oliekevers voor. De meeste oliekevers van het genus *Meloe* ontwikkelen zich als broedparasieten van solitaire bijen. Omdat de kans dat een eerste larvenstadium zelfstandig een gastheer vindt gering is, produceren de vrouwtjes grote hoeveelheden eieren. Door de grote hoeveelheid eieren zwelt het achterlijf worstvormig op en bereikt de kever een gewicht dat wel tot tien keer zo hoog ligt als toen zij uit de pop kwam. Sommige soorten kunnen 10.000 tot 40.000 eieren produceren. Om de kans op het vinden van een gastheer te vergroten bedienen de larven van diverse soorten zich van foresie: ze liften mee op bijen om aldus in hun nesten te belanden.

De primaire larve is carnivoor en hongerresistent, omdat het lang kan duren voordat ze bij een gastheer terechtkomt. Eenmaal in een broedcel beland wordt eerst het bijenei of de jonge larve uitgezogen. Daarna vervelt de larve. Het tweede stadium ontwikkelt zich op het mengsel van stuifmeel en nectar. Het derde en vierde stadium nemen geen voedsel meer op.

Over de biologie van de oliekever *Cerocoma schaefferi* is weinig meer bekend dan dat deze waarschijnlijk parasiteert bij zijdebijen *Colletes* en mogelijk ook bij Megachilidae. De in Nederland zeer zeldzame en misschien verdwenen Spaanse vlieg *Lytta vesicatoria* heeft zijdebijen *Colletes* en maskerbijen *Hylaeus* als voornaamste gastheren. Of de larven zich ook foretisch verspreiden is niet helemaal zeker.

Zes Nederlandse oliekevers behoren tot het genus *Meloe*, waarvan de gewone oliekever *Meloe proscarabeus* en de blauwe oliekever *M. violaceus* met enige regelmaat worden

waargenomen. De andere soorten zijn zeer zeldzaam (geworden). Oliekevers kunnen lokaal vaak in grote aantallen worden gevonden in open, droge, warme habitats zoals zonnige, bloemrijke dijken, zandige, halfnatuurlijke graslanden en in de duinen. Het zijn dagactieve bodemdieren maar de eieren worden meestal 's nachts afgezet in zelfgegraven kuiltjes in de grond. De larven zijn foretisch. De gastheren zijn meestal zandbijen (Andrenidae) en sachembijen *Anthophora*. De primaire larven klimmen omhoog in planten en wachten in de bloemen op een gastbij waar zij zich heel behendig aan vastklampen (fig. 9, 10).

De smalvleugelige sachembijenoliekever *Sitaris muralis* gold voor 1990 als uiterst zeldzaam in Nederland, maar in de laatste 20 jaar zijn er verschillende nieuwe waarnemingen gedaan (BELGERS & TEUNISSEN 2012, HEITMANS 2007). Het vrouwtje legt haar eieren bij of rond de nestholten van haar gastheren (fig. 11). In Nederland is dat meestal de gewone sachembij *Anthophora plumipes*. De eieren vormen na een uur een kapsel, dat zo hard wordt dat de eieren er



**Figuur 9**

Een larve van de oliekever *Meloe proscarabeus* wacht in een bloem van beemdtkroon op een bij om zich aan vast te klampen.



**Figuur 10**

Dit mannetje van de wimperflankzandbij *Andrena dorsata* is de klos: de larve van de oliekever *Meloe proscarabeus* heeft zich aan hem vastgeklampt. De larve zal tijdens een paring moeten overstappen op een vrouwelijke bij om uiteindelijk in een bijennest te geraken. Alleen daar kan de keverlarve zich verder ontwikkelen.





▲ **Figuur 11a**

Dit vrouwtje van de smalvleugelige sachembijenoliekever *Sitaris muralis* heeft zojuist een grote hoeveelheid eieren gelegd bij een nest van de gewone sachembij *Anthophora plumipes*.

**Figuur 11b**

De in de nazomer uitgekomen eerstestadiumlarven van de smalvleugelige sachembijenoliekever overwinteren en zullen zich in het volgend voorjaar proberen vast te klampen aan een gewone sachembij om in een broedcel terecht te komen voor hun verdere ontwikkeling.



niet (meer) afzonderlijk kunnen worden uitgenomen zonder ze te beschadigen. De larven komen in de nazomer of vroege herfst uit en overwinteren in de nestgang of op de bodem in gaatjes in de grond of in de strooisellaag. De larven zijn foretisch en proberen zich in het voorjaar aan een bij vast te klampen met de bedoeling in een broedcel terecht te komen. Omdat mannetjes sachembijen eerder uitkomen dan de vrouwtjes zullen veel larven tijdens een paring moet overstappen op een vrouwtjesbij.

De klimopbijenoliekever *Stenoria analis*, die parasiteert op de klimopbij *Colletes hederæ*, is in 2008 voor het eerst in Nederland vastgesteld (MOENEN 2009, RAEMAKERS 2009B). Deze kever legt eieren op plantenstengels, die uitkomen wanneer de klimop gaat bloeien. Na het uitkomen blijven de jonge, actieve larven bij elkaar en een paar dagen later vormen zij een bal die aan een kleverig koordje aan de stengel hangt. Na enkele uren vallen de larven op de grond en blijven daar ook bij elkaar. Vereecken & Mahé (2007) suggereren dat (mannetjes) klimopbijen zich tot zo'n kluitje larven voelen aangetrokken, maar Moenen (2009) kon dit niet bevestigen. Wel werd aangetoond dat de primaire

larven zich direct aan een klimopbij vastklampen, zodra ze daartoe experimenteel de kans werd geboden. In de natuur zijn klimopbijen gevonden met wel 70 of meer larven op het lichaam. De bijen kunnen vanwege de zware larvenlading moeilijk vliegen en zo mogelijk verhongeren. Dat is voor beide partijen nadelig.

Over de invloed van oliekevers op solitaire bijen is weinig concreets gepubliceerd. Heitmans (2007) berichtte over een waarneming van *Sitaris muralis* in Noord-Frankrijk waarbij waarschijnlijk alle broedcellen van de gewone sachembij *Anthophora plumipes* werden geparasiteerd.

#### Mierkevers

Enkele soorten mierkevers (Cleridae) hebben een relatie met bijen en hebben een omschakeling in hun dieet gemaakt van geheel carnivoor naar voornamelijk vegetarisch (zie onder in de paragraaf 'Waarom zo veel relaties? – Verwante taxa'). Het grote genus *Trichodes* (27 soorten in Europa) omvat soorten die zich als broedparasieten ontwikkelen in de nesten van angeldragers, waaronder enige bovengronds nestelende solitaire bijen en bij uitzondering ook bij honingbijen. De bekendste vertegenwoordigers zijn de bijenwolf *T. apiarius* en de behaarde bijenwolf *T. alvearius* (fig. 12) (KRUNIĆ ET AL. 2005). Beide komen in Nederland vrij zeldzaam voor op de zandgronden van de zuidelijke provincies.

De kevers leggen hun eieren in groepjes in kieren van houtblokken in de nabijheid van nesten van solitaire bijen, vooral de rosse metselbij *Osmia bicornis* en de gehoornde metselbij *O. cornuta*. *Trichodes alvearius* komt ook bij graafwespen voor. De primaire larve dringt een nest binnen en eet de bijeneieren of de jonge larven op van de jongste broedcel. Daarna begint ze aan de voedselvoorraad. Bij *T. apiarius* is waargenomen dat de larve na het consumeren van de inhoud van de eerste of jongste broedcel door de celbarrière heen kan breken en tevens de inhoud van een buurcel kan consumeren. Het is zelfs mogelijk dat een enkele larve alle broedcellen vernietigt. De larven verblijven in het nest tot aan het begin van de winter. Indien zij volgroeid zijn kunnen zij daar verpop-

▲ **Figuur 12**

De behaarde bijenwolf *Trichodes alvearius* is een kever waarvan de larven als broedparasieten in bijennesten leven. Deze soort moet niet verward worden met de graafwesp *Philanthus triangulum* met vrijwel dezelfde Nederlandse naam (zie fig. 2).



pen in het voorjaar. Als er te weinig voedsel in het bijennest wordt gevonden kan de taaie, extreem hongerresistente, onvolgroeide larve vertrekken en elders overwinteren (WESTRICH 1990). In het volgende jaar probeert zij dan een nieuw bijennest binnen te dringen om daar haar ontwikkeling met meer succes af te sluiten.

### Destructieve saprofagen

#### Lichtmotten

Onder de lichtmotten (Pyralidae) heeft een klein aantal soorten in de subfamilie Galleriinae zich gespecialiseerd in het leven in de nesten van sociaal en, in mindere mate, solitair nestelende bijen en wespen. De rupsen leven voornamelijk van nestmateriaal.

De grote wasmot *Galleria mellonella* (fig. 13) kan als imago in nesten van honingbijen en hommels worden aangetroffen. De mot legt haar eieren aan de binnenkant van het nest. De rupsjes komen na twee tot vier dagen uit en begeven zich weldra naar de raten om vooral bijenwas en resten van stuifmeel en nectar te eten. De was is noodzakelijk voor een succesvolle ontwikkeling. Meestal beginnen de rupsen met de oude broedcellen, maar later volgen ook de nieuwe, waar nog voorraad in ligt. De rupsen bedekken de raten met spinsel. De verpoping vindt meestal groepsgewijs plaats in de spinselbuis aan de rand van de raten in hard gesponnen cocons. De uitgekomen motten kunnen het nest verlaten en op zoek gaan naar een ander nest of zich nogmaals voortplanten in het oude nest als dat nog in goede conditie is. De kleine wasmot *Achroia grisella* heeft een overeenkomstige levenswijze, maar opereert meer solitair en verpopt niet gezamenlijk. Bijenwas is bij deze soort niet noodzakelijk voor een succesvolle ontwikkeling.

De hommelnestmot *Aphomia sociella* zet haar eieren af in pakketten tussen het nestmateriaal van hommelnesten. De rupsen zijn polyfaag, maar zullen bij voorkeur eerst de uit was gevormde broedcellen, larvenwiegen en voorraadpotten consumeren. Door vraat aan de wasconstructies kan de hommelnestmot fikse schade aan het nest aanrichten. *Aphomia sociella* komt ook voor in wespennesten (*Vespa* en *Vespa*) en speelt daar een rol als afvaleter. Bijenwas is dus geen noodzakelijk ingrediënt van hun dieet.

Wasmotten bevuilden de nesten van hun gastheren met hun spinsels en uitwerpselen; dood en vochtig rottend materiaal biedt vervolgens weer gelegenheid tot de vestiging van andere schadelijke organismen, zoals bepaalde bijenmijten en schimmels. De motten zijn vooral schadelijk omdat ze in grote aantallen voorkomen. Zwakke of verzwakte kolonies kunnen aan hen te gronde gaan.

#### Kleine bijenkastkever

De kleine bijenkastkever *Aethina tumida* is een van de weinige soorten glanskevers (Nitidulidae) die direct met bijen wordt geassocieerd. Oorspronkelijk komt de soort uit Zuid-Afrika en wordt aldaar in de nesten van Kaapse honingbijen *Apis mellifera capensis* gevonden. In het oorspronkelijke verspreidingsgebied wordt de kever door imkers niet als schadelijk ervaren, omdat de bijen daar zijn aangepast aan de binnendringende kever door hem in te kapselen met propolis (hars). Buiten Afrika is de kever echter zeer geveerd en een schrikbeeld voor imkers. Hier wordt de des-



▲ **Figuur 13**  
De grote wasmot *Galleria mellonella* legt eieren in nesten van honingbijen en hommels. De larven voeden zich met bijenwas, stuifmeel en nectar.

tructieve kever niet herkend door de bijen. De kever die door een combinatie van bijengeur, honing en stuifmeel aangetrokken wordt, deponeert eipakketjes van tien of meer 1,2 mm lange eieren in spleten in het nest, op stuifmeel en in broedcellen. De keverlarven boren zich door de raten op zoek naar voedsel en laten een slijmspoor na. De honing loopt daardoor uit en gaat gisten. Bij een ernstige besmetting kunnen enige tienduizenden larven het nest te gronde richten door te ontlasten in de honingraat. Van de hele kastinhoud blijft slechts een zwart poeder over, uitwerpselen vermengd met wasmul. De kastwanden vertonen bruine slijmsporen en korsten. De honingbijen zijn dan reeds vertrokken. Aangetrokken door het licht verlaten de volgroeide larven het nest en graven zich enige tientallen centimeters van het nest in de bodem om te verpoppen. *A. tumida* kan 's zomers vier tot vijf generaties voortbrengen. De naam van de kever wordt bij sommige imkers niet meer volledig uitgesproken en afgekort als KBK of in het Engels als SHB ('small hive beetle'). De soort is in Spanje, Zuid-Frankrijk en Italië reeds geïmporteerd en geregistreerd als destructieve plaag. Ook in de Verenigde Staten en Australië is de soort al bekend. In Noordwest-Europa doet men er alles aan om de KBK buiten de deur te houden en is hij tot op heden, voor zover bekend, nog niet doorgebroken.

### Commensalen en inquilinen

#### Bijenluizen

'Bijenluizen' (Braulidae) zijn zeer kleine, vleugelloze vliegen. Ze vormen een kleine familie met wereldwijd maar twee genera: *Braula* (zes soorten) en *Megabraula* (twee soorten). Alle hebben een exclusieve relatie met honingbijen.

*Braula coeca* is een kosmopoliet, die door de imkerij verspreid is over de wereld. Het is de enige bijenluis die in Noordwest-Europa voorkomt, inclusief Nederland. Het is een zeer kleine vlieg: 1,0-1,5 mm. De volwassen vliegen leven epizoïsch tussen de pelsharen van de bijen. De eieren worden vaak gelegd op de binnenzijde van het nog niet gesloten deksel van de zeshoekige broedcel. De larve



▲ **Figuur 14**  
De larven van de hommelmelreus *Volucella bombylans*, een zweefvlieg, ontwikkelen zich onder in hommelnesten, waar ze zich voeden met afval.

knaagt gangetjes in het deksel en in de wand van de broedcel. Het voedsel bestaat waarschijnlijk uit bijenwas, aangevuld met aan de wand klevend stuifmeel en nectar. De verpopping vindt plaats in het nest. De monddelen van volwassen bijenluizen zijn aangepast om het voedsel op te nemen dat door de bijen wordt afgegeven bij de onderlinge uitwisseling van voedsel (trophallaxis). De vliegen bedelen ook om voedsel. Bijenluizen zijn dus geen parasieten, maar kostgangers die onder andere van de voedseloverdracht profiteren.

#### *Bochelvliegen*

Bochelvliegen (Phoridae) uit de subfamilies Conicerinae en Metopininae kunnen als saprofagen leven in de nesten van (eu)sociale Hymenoptera, zowel bij bijen als mieren en wespen. Onder deze saprofagen bevinden zich waarschijnlijk ook zoöfagen en broedparasieten. De ecologische rol van veel soorten is bij lange na nog niet opgehelderd. In Europa worden vooral de vertegenwoordigers uit het kleine genus *Gymnoptera* en uit het soortenrijke genus *Megaselia* geassocieerd met bijen. Veel soorten staan bekend als zeer polyfaag en kunnen daarom ook in veel verschillende habitats voorkomen. De soorten die in hommelnesten leven kruipen in de onderaardse nesten en kunnen daar een aantal generaties voortbrengen. Door hun geringe afmetingen (meestal 1-3 mm) worden zij door de hommels waarschijnlijk niet als indringers opgemerkt.

#### *Zweefvliegen*

Enkele soorten zweefvliegen (Syrphidae) uit het genus *Volucella* leven als larve als inquiline in de nesten van sociale angeldragers. Eén hiervan, de hommelmelreus *Volucella bombylans* (fig. 14), is met bijen geassocieerd. Om eieren te leggen betreedt het vrouwtje het nest vlak nadat een hommelmel naar binnen is gegaan, zodat de kans op een tegenligger klein is (RUPP 1987, 1989). In het nest legt zij enige tientallen eieren. De larven kruipen onder de ebekers, de honingpot en de larvenwiegen en leven daar van het afval. Soms

wordt er ook een dode of verzwakte larve gegeten, maar de hommelmelreus richt verder geen schade aan. De larven blijven achter als de laatste hommels het nest in augustus of september verlaten. Overwintering vindt plaats in het puparium. De nieuwe vliegen komen in het volgende voorjaar uit.

#### *Harige schimmelkevers*

In de grote groep van harige schimmelkevers (Cryptophagidae) zijn enige soorten die zich in hommelnesten ontwikkelen. De zwartspriethommelkever *Antherophagus nigricornis* is in Europa en Noord-Amerika de bekendste vertegenwoordiger. Op een bloem klampt de kever zich vast aan de poten, antennen of monddelen van een hommelmelwerkster en laat zich naar het nest transporteren. De kever is niet soortspecifiek. De eieren worden in en tussen het nestmateriaal gelegd alwaar de larvale ontwikkeling plaatsvindt. De larven voeden zich voornamelijk met organisch detritus. Onderzoek wees uit dat *Antherophagus*-soorten geen schade veroorzaken door predatie op hommellarven, ook niet bij hoge dichtheden, zodat de kevers als echte commensalen te boek staan (POUVREAU 1974). Twee andere Europese soorten hommelmelkevers zijn *A. canescens* en *A. pallens*.

#### *Spektorren*

Spektorren (Dermestidae) staan vooral bekend als opruimers van dierlijk afval, zoals kadavers, restafval in nesten, huiden, wol, hoorn en dierlijke producten in museumcollecties. In herbaria wordt ook plantaardig materiaal gegeten. *Megatoma undata* is een van de weinige inheemse soorten die in oude nesten van metsel- en behangersbijen (*Osmia* en *Megachile*) kan worden gevonden en soms ook bij maskerbijen *Hylaenus* in kunstmatige nesten en rieten daken. De eieren worden gelegd in boorgaten in dood hout. De larven voeden zich vaak met resten van stuifmeel, exuvia, dode bijen en ander dood dierlijk materiaal. Ze zoeken hun voedsel in meerdere nesten. Spektorren voeden zich in bijennesten uitsluitend met afvalproducten en brengen als echte commensalen de nakomelingen van bijen geen schade toe.

#### *Diefkevers*

Diefkevers (Ptinidae) uit de subfamilie Ptininae en hun larven leven gewoonlijk van allerlei soorten organisch afval, zoals voedselresten, granen en tabak, maar ook van zaken als leer, papier en behanglijm. In het grote genus *Ptinus* (105 soorten in Europa) zijn er enkele bekend die als commensalen in bijennesten leven. Ze worden vooral gevonden in de broedcellen van metselbijen *Osmia*, maar ook in verlaten of niet voltooiden nesten, waarschijnlijk om zich daar terug te trekken. Het is de in Nederland zeldzaam gevonden *Ptinus sexpunctatus* die exclusief gebonden is aan *Osmia*-soorten (WESTRICH 1989B). De daarentegen algemene *P. fur*, vooral bekend uit vogelnesten, zou zich eveneens in nestblokken met *Osmia bicornis* als hoofdbezoeker kunnen voortplanten en in Zuid-Nederland mogelijk ook bij *O. cornuta*. De kevers leggen hun eieren in de stuifmeel-nectarmix. Daar ontwikkelen de larven zich binnen één of enkele broedcellen. Ze eten mee van de voedsel-

voorraad van de bij zonder de bijenlarve noemenswaardig te benadelen. Of bij massaal optreden toch schade optreedt is niet geheel duidelijk. De larven kunnen immers als voedselconcurrenten worden gezien.

#### Stofluizen

Stofluizen (Psocoptera) van de familie Liposcelididae zijn het hele jaar door te vinden onder boomschors. De bekendste vertegenwoordigers van het grote genus *Liposcelis* (36 soorten in Europa) worden dikwijls massaal rond en in de nesten en nestkasten van metselbijen *Osmia* aangetroffen, waar ze zich vooral voeden met de op het nestafval groeiende schimmels. Als echte commensalen doen zij geen schade aan de nakomelingen van bijen.

#### WAAROM ZO VEEL RELATIES?

Zoals we bij het passeren van de genoemde groepen insecten hebben kunnen zien zijn alleen al in Nederland bijna alle ecologische relaties die worden genoemd in de inleiding aanwezig. Het is een feit dat bijen beduidend meer relaties met andere insectengroepen hebben dan andere insecten en dat die relaties zowel ecologisch als taxonomisch zeer divers zijn. De weinige groepen die in de buurt komen zijn andere nestbouwende angeldragers, wespen en mieren. Blijkbaar speelt het residentiële gedrag, het hebben van een nest als vaste verblijfplaats, het maken van broedgelegenheden in de vorm van broedkamers en de aanleg van voedselvoorraden voor de nakomelingen een belangrijke rol als aangrijpingspunt voor natuurlijke vijanden en andersoortige profiteurs. Andere insecten met een zwervend bestaan zouden dan veel minder of geen relaties hebben verworven. Zou dat waar kunnen zijn? En hebben bijen dan een heel eigen gilde van relaties opgebouwd en/of delen zij relaties met angeldragers met een min of meer overeenkomstige levenswijze? Om die vragen bevredigend te kunnen beantwoorden zou men een volledig overzicht moeten hebben van alle groepen relaties. Voor insecten en mijten is een dergelijk overzicht inmiddels beschikbaar, maar het voert in het bestek van dit boek te ver om de bijpassende analyse te geven. Toch kan er op eenvoudige wijze een tip van de sluier worden opgelicht door te kijken naar de naaste verwanten van bijen in de superfamilie Apoidea.

#### Verwante taxa

De Apoidea bestaan uit de bijen (Anthophila) die onderverdeeld zijn in zeven verschillende families. In dezelfde evolutionaire lijn bevinden zich een drietal groepen wespen, de zogenaamde apoïde wespen. De kakkerlakwespen (Ampulicidae) vormen een kleine familie die als de 'verste verwanten' van de bijen kunnen worden beschouwd. Het aantal soorten (ca. 200) bedraagt slechts 1% van dat van de bijen (ca. 20.000). Kakkerlakwespen hebben geen relatie met bloemen, gebruiken geen nectar als voedselbron, leven als parasitoiden, zijn solitair, leggen geen voedselvoorraad aan, zijn meestal onbehaard en bouwen geen vast nest. Zij leiden dus een zwervend bestaan en voldoen dus aan de bovengenoemde categorie. Een dergelijke, nomadische levenswijze is onvoorspelbaar en levert weinig aangrijpingspunten voor het ontwikkelen van specifieke rela-

ties met andere organismen. Op de specifieke relaties met hun prooi na, kakkerlakken, zijn er dan ook geen andere relaties bekend.

Dit ligt anders bij de twee andere apoïde wespenfamilies: de langsteelgraafwespen (Sphecidae) en de graafwespen (Crabronidae). Dit zijn met respectievelijk ruim 700 en circa 10.000 soorten beduidend grotere families dan de Ampulicidae, maar toch nog aanzienlijk kleiner dan de bijen. In beide families is een ontwikkeling te zien van een zwervend bestaan, naar een veel complexere, residentiële levenswijze. Kenmerkend voor de evolutionair historische ontwikkeling is: 1 dat nectar uit bloemen de voornaamste koolhydraatbron werd voor imago's; 2 dat er een grote diversiteit aan prooi werd gebruikt; 3 dat de prooigrootheid afnam ten opzichte van de lichaamsgrootheid van de wesp; 4 en dat er een differentiatie in nestarchitectuur is ontstaan om nakomelingen en voedselvoorraden te bergen (Peeters et al. 2004). Deze sterk vereenvoudigde reconstructie van de evolutie van de graafwespenfamilies toont aan dat zij biologisch steeds meer op bijen zijn gaan lijken. Uit stap 3 en 4 volgt dat een groot aantal groepen graafwespen een flinke afstand met een kleine prooi kunnen afleggen richting het nest dat meestal uit meerdere broedcellen bestaat. Bijen volgen eenzelfde procedure, zij het dat zij geen prooi, maar stuifmeel vervoeren. Onderzoek wees uit dat sommige subfamilies van de Crabronidae de zusterfamilie vormen van alle bijen en een gemeenschappelijke voorouder moeten hebben gehad in de vorm van een denkbeeldige 'oerbij' (DANFORTH ET AL. 2006A, 2006B, MICHE-  
NER 2007; MICHEZ ET AL. 2009A). Echter, van de recent levende taxa is er geen die de voorouderlijke eigenschappen bezit die lijken op die van de fylogenetisch gereconstrueerde oerbij. Aangenomen wordt dat de gemeenschappelijke voorouder is uitgestorven. Bij de Sphecidae en Crabronidae die de stappen 2-4 niet hebben doorgemaakt of, wat wel wordt aangenomen, terug zijn gegaan naar een zwervend bestaan zijn er geen relaties gevonden met andere organismen dan met hun specifieke prooidieren. Voorbeelden zijn het primitieve genus *Chlorion* (Sphecidae) en de genera *Larra* en *Liris* en andere Larrinae (Crabronidae). Vooral van de wespen die stappen 3-4 hebben doorgemaakt zijn er relaties met andere organismen bekend, vaak zijn dat insecten (BOHART & MENKE 1976). Van veel graafwespen buiten Europa is de biologie nog grotendeels onopgehelderd.

Uit bovenstaande reconstructie is duidelijk dat het aantal relaties met andere organismen nauw samenhangt met een residentiële levenswijze. Ook bij niet aan de bijen verwante angeldragers is een zelfde tendens te ontdekken: verreweg de meeste relaties met andere organismen worden gevonden bij de Vespoidea, de ploovleugelwespen en verwanten (Vespidae) en de mieren (Formicidae) (PEETERS ET AL. 2004; WITT 2009).

#### ANDERE FACTOREN DIE DE DIVERSITEIT EN HET AANTAL RELATIES BEPALEN

##### Soortenrijkdom

De grote diversiteit aan relaties is niet uitsluitend te verklaren uit de levenswijze. Immers, bijen hebben veel meer associaties met andere organismen dan de verwante wespen.

Allereerst moet worden aangestipt dat de bijen een soortenrijke groep vormen. Waarschijnlijk had het taxon (*Anthophila*) zich aan het einde van het Krijt (65 miljoen jaar geleden) in al zijn diversiteit ontwikkeld en hebben veel organismen ruim de kans gekregen zich gedurende miljoenen jaren aan te passen aan het leven van bijen (ENGEL 2010, ENGEL & GRIMALDI 2005).

### Bloembezoek

Bloembezoek is een van de meest kenmerkende, biologische eigenschappen van bijen. Veel rovers maken gebruik van de mogelijkheid bijen te overvallen, zoals bijenwolven *Philanthus* en blaaskopvliegen (Conopidae) (fig. 2). Bijenwolven vormen een onderfamilie van graafwespen die zich bijna alle gespecialiseerd hebben op het vangen van andere Hymenoptera, maar meestal geen andere graafwespen. Zij hebben niet per se bloemen nodig om hun prooien te pakken te krijgen. Ook de meeste blaaskopvliegen zijn uitsluitend bekend als parasitoïden van angeldragers, maar zijn niet aan bloemen gebonden voor het bejagen van hun gastheren. Voor roofvijanden lijken bloemen geen speciale betekenis te hebben. Anders is dat met organismen die bloemen als opstap- of transferplaats gebruiken, zoals waaivleugeligen (Strepsiptera) en een aantal oliekevers (Meloidae) (fig. 10). Eerstestadiumlarven oriënteren zich op de bloemkroon om zich vast te klampen. Strepsiptera die op wespen parasiteren maken vaak gebruik van bloemen om bij de gewenste gastheer te komen. De relatie met Strepsiptera is dus niet uniek voor bijen. Oliekevers hebben wel een unieke associatie met bijen, maar die is vooral ontstaan doordat hun larven voornamelijk van de stuifmeel-nectarmix leven.

Bij insecten heeft de relatie met het bloembezoek vrijwel geen unieke associaties opgeleverd ten opzichte van andere angeldragers.

### Stuifmeeldieet

Een van de grootste evolutionaire stappen die bijen hebben genomen is de omschakeling van het carnivore dieet van hun wespachtige voorouder naar een vegetarisch dieet, bestaande uit een mix van stuifmeel en nectar, soms aangevuld met plantaardige oliën. Deze switch in het dieet heeft ingrijpende gevolgen gehad voor de relaties met andere organismen. Voor zover er reeds relaties bestonden met (voorouderlijke) wespen moesten die organismen ook veranderen van spijs. Dat is een grote omschakeling die meestal niet heeft plaatsgevonden of niet heeft kunnen plaatsvinden door beperkingen in de fysiologische mogelijkheden van de spijsvertering. Goudwespen (Chrysididae) staan bijvoorbeeld vooral bekend als een soortenrijke groep van broedparasieten van wespen. De goudwesplarve leeft doorgaans van de gevangen prooien die als voedsel dienen voor de wespenlarve. De goudwespen die daarentegen bijen als gastheer hebben leven niet van de stuifmeel-nectarmix, maar als parasitoïd van de bijenlarve. De goudwesplarve wacht met het uitzuigen van haar prooi totdat zij is volgroeid. De overstap naar een stuifmeeldieet hebben de goudwespen waarschijnlijk niet kunnen maken. Ook bij de genera *Leucophora* en *Eustalomyia* van de bloemvliegen (Antho-

myiidae) en *Miltogramma* en *Senotainia* van de dam-bordvliegen (Sarcophagidae; Miltogramminae) bestaat het vermoeden dat de soorten die als broedparasieten van bijen zijn waargenomen mogelijk niet zo zeer van de stuifmeel-nectarmix leven, maar van de bijenlarve zelf. Bij wespen leven soorten uit de genoemde genera, net als bij de goudwespen, vaak als echte broedparasieten.

Exclusief aan bijen gebonden zijn de relaties die zich goed kunnen ontwikkelen op een stuifmeeldieet. Dit zijn de hongerwespen (Gasteruptionidae) en wereldwijd tientallen genera van oliekevers (Meloidae), die na het doden en/of consumeren van het ei of de jonge bijenlarve zich op de stuifmeel-nectarmix succesvol kunnen ontwikkelen. Zij hebben dan ook een bijna exclusieve relatie met bijen en zelden met andere Aculeata (een klein aantal genera ontwikkelt zich ondergronds op de eipakketten van kortsprietsprinkhanen (Orthoptera Caelifera)). Hetzelfde is gebeurd met soorten van het Zuid-Amerikaanse sluipwespengenus *Grotea* (Ichneumonidae; Labeninae) die, heel uitzonderlijk voor Ichneumonidae, vegetariërs zijn geworden. Naast insecten kunnen ook veel groepen mijten goed stuifmeel verteren en zijn daarom als broedparasieten geduchte concurrenten van bijenlarven, die vaak het onderspit delven bij een grote invasie. De aanpassing of omschakeling naar een vegetarisch dieet heeft dus geleid tot veel nieuwe, exclusieve relaties, die bij andere angeldragers niet voorkomen.

### Beharing

De pelsachtige beharing van bijen biedt diverse dieren een tijdelijke of structurele verblijfplaats. Foresie vindt waarschijnlijk bij bijen makkelijker plaats dan bij de doorgaans kale wespen, omdat de foreten zich makkelijker kunnen vastklampen. Bekende foreten die tijdelijk op bijen verblijven zijn de eerste larvenstadia van kevers (Meloidae, Ripiphoridae) en soms de kevers zelf, zoals de hommelkevers (*Antherophagus*) (fig. 11). Bijenluizen (Braulidae) leven als volwassen vliegen epizoïsch in de pels van honingbijen. De pelsachtige beharing heeft in een aantal gevallen bijzondere relaties opgeleverd bij taxa die niet bekend zijn van andere angeldragers. Ook veel mijten hebben baat bij het vinden van schuilplaatsen in de vacht van bijen. De beruchte, destructieve varroamijt (Varroidae; in Europa is dit voornamelijk *V. destructor*) is een voorbeeld van een mijten-taxon dat exclusief voorkomt op honingbijen.

### Complexe sociale levensvormen

Veel organismen zijn exclusief gebonden aan bijen met een complexe, sociale levenswijze. Zij komen vaak uitsluitend voor bij hommels, honingbijen en buiten Europa bij angelloze bijen. Het dicht op elkaar leven bij een hoge, constante nesttemperatuur heeft veel organismen aangetrokken, die vaak permanent in de bijennesten leven. Bij de insecten komen opmerkelijk genoeg weinig taxa voor die tot die exclusieve groepen behoren, maar bij andere geleedpotigen en andere fyta die genoemd zijn in de inleiding des te meer. Hieronder bevinden zich opmerkelijk veel mijten, nematoden, fungi, eencellige ziekteverwekkers en pathogene bacteriën en virussen. Naast de bijenluizen zijn het vooral sommige genera uit zeer verschillende insecten-

groepen, zoals de bijenkastkevers, hommelskevers, Euphorine brakwespen, sommige dambordvliegen (Sarcophagidae) en bochelvliegen (Phoridae) die exclusief gebonden zijn aan eusociale bijen of zich uitsluitend voortplanten in hun nesten.

Het is duidelijk dat er voor een eusociale levenswijze een hoge prijs moet worden betaald. Een kolonie kan alleen succesvol overleven doordat er een reeks aan effectieve verdedigingsmechanismen is geëvolueerd. De belangrijkste daarvan is de nesthygiëne. Een andere is de vertrekregel. Veel wilde of weinig gecultiveerde honingbijrassen verlaten op tijd hun nestplaats bij een fatale infectie door een natuurlijke vijand, bijvoorbeeld de bijenkastkever. De koningin en de gezonde werkers bouwen dan op een andere plaats een nieuw nest. Verkassing of verdwijning is dus een natuurlijk verschijnsel, maar is alleen effectief als de resterende bijen niet zijn aangetast door de ziekteverwekker of de sporen daarvan met zich meedragen. Hommels hebben eveneens een natuurlijke vertrekgedrag als de jonge koninginnen het nest verlaten om een tijd lang solitair te leven en te overwinteren om daarna opnieuw te beginnen in het voorjaar.

#### Nestbouw materiaal en afval

Veel met bijen geassocieerde organismen ontwikkelen zich binnen de beschermde omgeving van het nest en leven van bouw materiaal of afval. Hommels en honingbijen bouwen hun broedcellen met behulp van bijenwas en dat is het voedsel voor gespecialiseerde groepen saprofagen. De rupsen van diverse soorten wasmotten (Pyralidae; Galleriinae) en de larven van bijenkastkevers (Nitidulidae, *Aethina*) en bijenluizen (Braulidae) leven bij voorkeur of zijn zelfs geheel afhankelijk van bijenwas voor hun ontwikkeling. Deze groepen vormen unieke associaties.

Bijenlarven produceren als vegetariërs veel meer organisch afval dan wespenlarven in de vorm van sliertvormige excrementen. In deze uitwerpselen bevinden zich chemische (geur)stoffen (kairomonen) waardoor niet alleen saprofagen en detrituseters worden aangetrokken, maar ook parasitoïden (zie onder). Zowel bij solitaire bijen als bij sociaal levende bijen worden tal van afvalruimers aangetroffen die zich als commensalen of inquilinen tijdelijk of permanent in de nesten ophouden. Vaak zijn deze opruimers keverlarven van de families Dermestidae, Ptinidae en Cryptophagidae. Zij leven van organisch detritus, inclusief de stuifmeelresten, zonder daarbij noemenswaardige schade aan te richten aan het bijenbroed. De relatie met spektorren (Dermestidae) is niet uniek, want zij worden ook gevonden in wespennesten. Spektorren en diefkevers (Ptinidae) worden aangetrokken door geurstoffen uit het nest en laten daar hun voorkeur door bepalen. Hommelkevers (Cryptophagidae; *Antherophagus*) laten zich foretisch met de hommel naar het nest transporteren en hebben wel een unieke relatie.

Ook andere commensale saprofagen kunnen een unieke relatie met bijen hebben, zoals sommige zweefvliegen van het genus *Volucella*, maar bochelvliegen (Phoridae) van de genera *Gymnoptera*, *Megaselia* en *Phalacrotophora* worden ook in de nesten van andere angeldragers gevonden en zelfs buiten de nesten op keukenafval. Stofluizen van het

genus *Liposcelis* worden als afvalruimers eveneens in allerlei (verlaten) nesten gevonden van de in droog hout nestelende angeldragers.

Nestafval in de vorm van excrementen, stuifmeelresten en materiaal voor de celbouw trekt organismen aan met minder goede bedoelingen, bijvoorbeeld sluipwespen van het genus *Monodontomerus* bij metselbijen (fig. 5). Wasnoten worden aangetrokken door de geur van honing en bijenwas en kunnen bij een massaal optreden grote schade aanrichten bij hommels en honingbijen (fig. 13).

#### Bijen met en zonder relaties, de verschillen tussen de bijenfamilies in evolutionair perspectief

Uit bovenstaande valt duidelijk af te leiden dat niet alleen het residentiële leven van bijen verantwoordelijk is voor de vele relaties met andere insecten, maar dat het vooral de typerende, aanvullende eigenschappen van bijen zijn die verantwoordelijk zijn (geweest) voor de ontwikkeling van heel unieke associaties. De meeste relaties worden op familiëniveau gevonden bij de langtongige bijen, met name bij de Apidae. De Apidae vormen de soortenrijkste en meest diverse bijenfamilie. Een rekensom levert wereldwijd ca. 52 associaties met andere insecten op, ruim 2,7 keer zoveel als bij de (langtongige) Megachilidae (19 associaties). Het verschil met korttongige bijen is nog groter: 3,25 keer zoveel associaties als bij de Halictidae (16), 3,7 keer zoveel als bij de Colletidae (14), 4,3 keer zoveel als bij de Andrenidae (12) en maar liefst 17,3 keer zoveel als bij de Melittidae (3).

Voor de Melittidae vallen op door het ontbreken van relaties met andere organismen. Zelfs de enige vermelding van een Afrikaanse vertegenwoordiger van het oliekevergeslacht *Nemognatha*, vooral parasiterend op Megachilidae en Anthophoridae en soms op Halictidae, Melittidae en Andrenidae, berust waarschijnlijk op een misverstand (BOLOGNA & PINTO 2002). Ook buiten de insecten zijn er geen organismen geassocieerd met Melittidae. Wel zijn er bij een klein aantal soorten gespecialiseerde, broedparasitaire bijen bekend (zie hoofdstuk 7). Uit fylogenetisch onderzoek waar ook moleculair-biologische kenmerken zijn geanalyseerd komen de Melittidae als een van de meest basale clades tevoorschijn inzake de vroege soortvorming, historische biogeografie, evolutie met de voedselplant en de fossiele geschiedenis van bijen (DANFORTH ET AL. 2006A, 2006B, MICHEZ ET AL. 2009A). Michener (2007) beschouwt de Melittidae als een basale groep van korttongige bijen met zekere eigenschappen van sommige langtongige bijen. Samen met een paar andere taxa (Fideliinae, Lithurgini (Megachilidae)), Rophitinae (Halictidae)) vormen de subfamilies van de Melittidae (Melittinae, Meganomiinae en Dasypodiinae) groepen met primitieve kenmerken zonder dat een van de recente soorten als voorouder kan worden beschouwd van alle bijen. Alle soorten uit de genoemde groepen hebben de minst gespecialiseerde monddelen ten opzichte van andere bijen, zijn vaak strict oligolectisch, nestelen in de grond en bouwen relatief simpele nesten, terwijl de nestwanden niet of matig bewerkt en verstevigd worden met wasachtige producten uit de Dufourklier. Alle soorten nestelen solitair, vaak verborgen tussen de planten, soms in kleine, zelden in grote aggregaties. De larven spinnen meestal een stevig cocon direct nadat ze de voedselvoorraad

hebben geconsumeerd. Al dit soort eigenschappen worden geassocieerd met de oorsprong van bijen in de periode dat de bloemplanten verschenen in het midden van het Krijt, circa 110-120 miljoen jaar geleden (ENGEL 2010, ENGEL & GRIMALDI 2005, MICHENER & GRIMALDI 1988A).

Het is de moeite waard om verder te onderzoeken of het ontbreken van relaties met andere organismen indicatief is voor de fylogenetische en ecologische positie van deze primitieve taxa. Een dergelijk onderzoek zou tevens moeten ophelderen in hoeverre de ecologische relaties met andere organismen berusten op een overeenkomstige ecologie met andere angeldragers en/of dat andere specifieke relaties het

product zijn van een intrinsieke co-evolutie. Een aantrekkelijke hypothese is dat bijen eens zijn begonnen als 'tabula rasa'; een nieuw, revolutionair concept van fytofage Apoidea. Een snel verlopend co-evolutionair proces tussen de bijen en hun voedselplanten, aanvankelijk niet of nauwelijks gehinderd door nadelige relaties met andere organismen, zou hebben geresulteerd in een aantal basale lijnen waaruit later de geavanceerde bijen tevoorschijn zijn gekomen. Daarna heeft het co-evolutionair proces een expansie doorgemaakt en een ander karakter gekregen doordat veel meer organismen invloed kregen op het verloop van de evolutie van de bijen.