

## HOOFDSTUK 15 BOUW EN FUNCTIE VAN HET BIJENLICHAAM

HANS NIEUWENHUIJSEN

Zelfs dikke bijen hebben een wespentaille. Andere kenmerkende eigenschappen van het bijenlichaam zijn de speciale vorm en beharing van de achterpoten, aangepast aan het verzamelen van stuifmeel. Bij nadere beschouwing blijkt het hele bijenlichaam vol te zitten met speciale organen, structuren en klieren, met elk een eigen functie. Dit hoofdstuk presenteert een overzicht van de onderdelen van het bijenlichaam, voorzien van een toelichting op de functie ervan. De gebruiker van de determinatietabel in hoofdstuk 16 kan op dit hoofdstuk terugvallen voor de gebruikte terminologie.

### DRIE HOOFDONDERDELEN

Het insectenlichaam bestaat uit drie delen: kop (caput), borststuk (thorax) en achterlijf (abdomen). Ook het bijenlichaam kent deze driedeling (fig. 1), zij het met enkele eigenaardigheden die bij de meeste andere insecten niet voorkomen. Bijen behoren binnen de orde van de Hymenoptera (vliesvleugeligen) samen met een aantal wesp-families tot de suborde Apocrita, die gekenmerkt wordt door de zogenaamde 'wespentaille'. Dit is in feite een sterke versmalling tussen het eerste en het tweede achterlijfssegment, maar op het eerste gezicht lijkt het net een versmalling tussen het borststuk en het achterlijf. Dat komt doordat het eerste achterlijfssegment vergroeid is met het borststuk. Dit eerste achterlijfssegment wordt middensegment of propodeum genoemd. Waarschijnlijk is de wespentaille van oorsprong een aanpassing aan de parasitoïde levenswijze van de wespen waaruit de bijen ontstaan zijn. Het vrouwtje van een parasitaire wesp moet een wendbaar achterlijf hebben om haar legboor in of op haar gastheer te krijgen. De wespentaille draagt bij aan die wendbaarheid. Michener (1944) heeft voorgesteld het borststuk en het achterlijf bij Apocrita anders te noemen. Hij duidt de thorax samen met het propodeum aan als mesosoma (letterlijk 'middenlichaam') en het abdomen minus het eerste segment als metasoma (letterlijk 'na-lichaam'). Dit voorstel heeft geen algemene navolging gekregen. In veel literatuur en veel determinatiewerken is nog steeds sprake van borststuk (thorax) en achterlijf (abdomen). Ook in dit hoofdstuk wordt, om verwarring te voorkomen, deze populaire indeling gevolgd, met dien verstande dat onder borststuk (thorax) wordt verstaan de drie borststuksegmenten inclusief het eerste achterlijfssegment (middensegment of propodeum) en onder achterlijf (abdomen) de achterlijfssegmenten minus het eerste.

Per hoofdonderdeel komen ook enkele inwendige organen ter sprake die voor het bijenleven van belang zijn. Algemene informatie over orgaanstelsels zoals ademhalings-, spijsverterings- en transportstelsel passen niet binnen het specifieke kader van dit hoofdstuk.

### HUID EN HAAR

Insecten hebben een uitwendig skelet (exoskelet), dat gevormd wordt door de cuticula. Het oppervlak van deze cuticula heeft, tenzij ze kaal en glad is, vaak een bepaalde

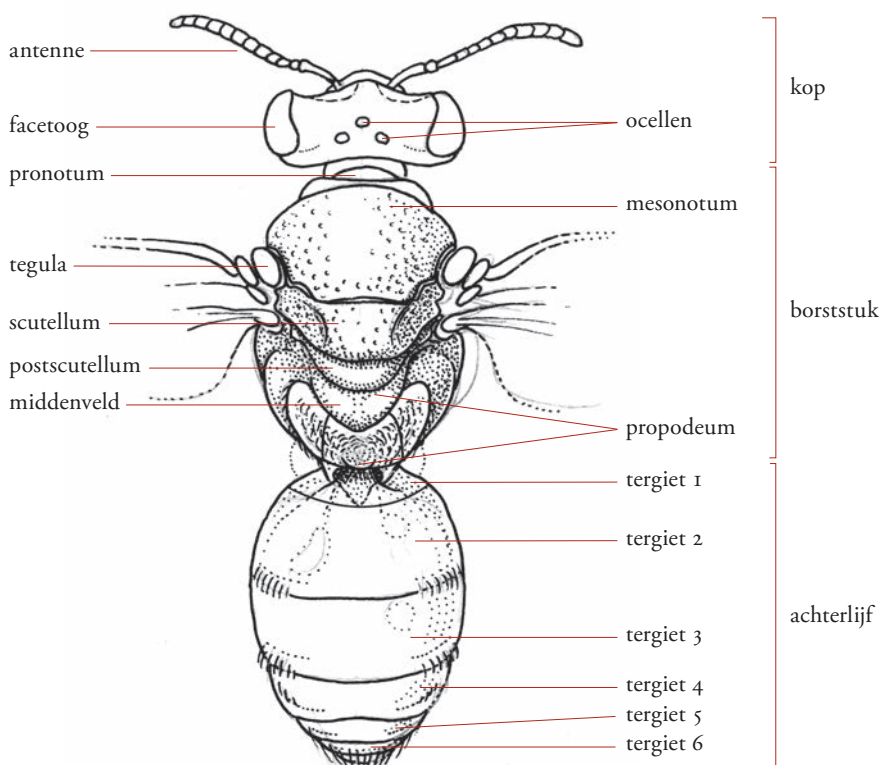
structuur of sculptuur. Harris (1979) en Pesenko et al. (2000) onderscheiden een groot aantal typen in de oppervlaktestructuur van de cuticula. Enkele daarvan komen hier ter sprake. Vaak treden combinaties op zoals bestippling en leerachtige structuur.

- Gestippeld (gepunteerd): bedekt met kleine ronde putjes, punten of stippels genaamd, alsof iemand speldenprikken heeft uitgedeeld. Deze kunnen groot of klein zijn, oppervlakkig of diep, dicht bij elkaar staan of juist ver uiteen.
- Leerachtig (gechagrineerd): ruw, als ware het oppervlak van leer.
- Korrelig (gegranuleerd): het oppervlak lijkt bedekt met kleine korreltjes.
- Gereticuleerd: bedekt met oppervlakkige netachtige structuren.
- Rugoos/ruguloos: met onregelmatig gerangschikte richels (vooral op het propodeum). Zijn die sterk ontwikkeld, dan noemt men het rugoos, zijn ze zwak ontwikkeld dan spreekt men van ruguloos.

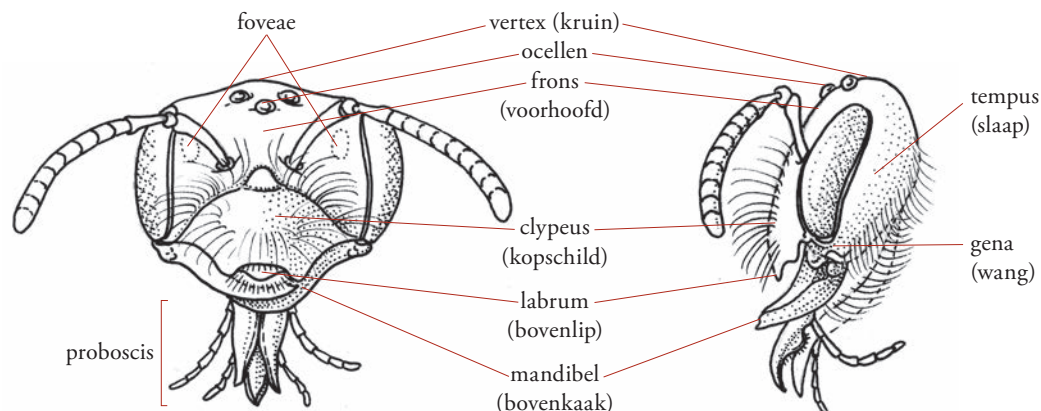
In de beharing zijn globaal drie typen te onderscheiden.

- Onvertakte haren, zoals in de buikschuier (scopa) bij vrouwtjes van behangersbijen *Megachile*.
- Vertakte haren, die vaak in groepen bij elkaar staan, zoals in de haren op de dijringvlok (floccus) bij vrouwtjes van zandbijen *Andrena*.
- Vilt- of donsharen: korte, tegen de cuticula aan liggende haren, die een vacht, vlekken of banden kunnen vormen.

▼ **Figuur 1**  
Overzicht van de bouw van het bijenlichaam (naar SCHEUCHL 1996).



**Figuur 2**  
Bouw van een bijenkop  
(*Andrena spec.*) in voor- en  
zijaanzicht (naar SCHEUCHL 1996).



#### KOP (CAPUT)

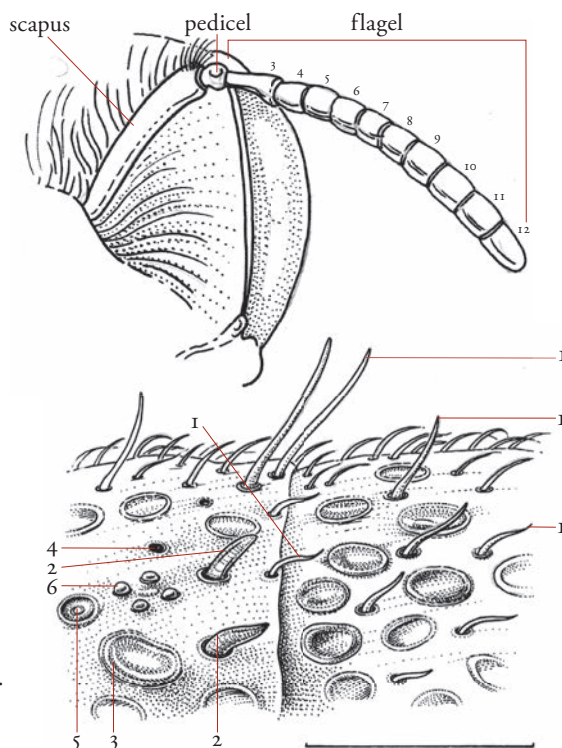
De onderdelen van de kop zijn aangeduid in figuur 2. In onderstaande paragrafen komen afzonderlijk de antennen, de monddelen, de ogen, de voorhoofds-groeven (foveae) en de kopklieren aan bod.

#### Antennen

De antennen van bijen bestaan uit 12 (vrouwtje) of 13 (mannetje) leden (fig. 3). Het eerste lid wordt scapus genoemd en het tweede pedicellus. De antennen zitten propvol zintuigen. Sommige hiervan meten vooral levenloze omgevingsfactoren als temperatuur, vochtigheid en CO<sub>2</sub>-concentratie. Andere zintuigen dienen om soortgenoten, vijanden en bloemen te ruiken. Weer andere registreren drukverschillen in het eigen lichaam en fysiek contact met omgeving en soortgenoten.

Goodman (2003) onderscheidt naar de vorm zeven soorten zintuigen (fig. 4). De coeloconische zintuigen en de ampullaceae worden hier samen genomen onder de naam coeloconische zintuigen.

**Figuur 3**  
Bouw van een bijenantenne  
(*Andrena spec.* vrouwtje).  
Lid 1 = scapus; lid 2 = pedicel;  
lid 3 t/m 12 = flagel.



**Figuur 4**  
Detail van twee antenneleden  
(flagellen) met aanduiding van  
zes typen zintuigen: 1 trichoïde  
zintuig; 2 basiconisch zintuig;  
3 placoid zintuig; 4 coeloco-  
nisch zintuig; 5 coelocapitulair  
zintuig; 6 campaniform zintuig.  
Naar Goodman (2003).

Van een aantal van deze zintuigen is nog niet duidelijk op welke prikkels ze reageren.

Grofweg kunnen de zintuigen van insecten in vijf categorieën worden verdeeld, te weten: mechano-, chemo-, hygro-, thermo- en fotoreceptoren (EVANS 1984). Op de fotoreceptoren na, die alleen in de ogen voorkomen (zie betreffende paragraaf), komen de overige vier typen zintuigen over het hele bijenlichaam voor. De dichtheden zijn echter het hoogst in de antennen, vandaar dat ze hieronder behandeld worden. Meer specifieke informatie over bouw en werking van zintuigen van de honingbij geeft Goodman (2003) in haar schitterend geïllustreerde boek *Form and function in the honey bee*. In tabel 1 is één en ander samengevat. Hieronder volgen enkele aanvullende opmerkingen bij de tabel.

#### De tastgroep van de trichoïde zintuigen

Deze zintuigen spelen een rol wanneer een bij de bloembladen onderzoekt. Bijen kunnen namelijk de oppervlaktestructuur van bloembladen herkennen. Op sommige plaatsen van de antennen treft men haarplaten aan, concentraties van deze haarvormige zintuigen. Op die plekken worden de bewegingen van de antennen zelf en van de antennen ten opzichte van het lichaam geregistreerd. Bewegingen van de antennen kunnen ook door de wind worden veroorzaakt, vandaar dat deze zintuigen de vliegende bij belangrijke informatie geven over zijn vliegsnelheid. Een bijzonder zintuig van deze groep tastzintuigen, het orgaan van Johnston, zetelt in de pedicel nabij de basis van de flagel en bestaat uit een groep gevoelszenuwen. Bij de honingbij is vastgesteld dat de bij hiermee kan horen, onder andere de geluiden die een werkster tijdens het dansen produceert. De geluiden – veroorzaakt door luchtdrukverschillen – brengen de flagellen van de antennen in trilling en het orgaan van Johnston registreert deze trillingen.

#### De smaakgroep van de trichoïde zintuigen

Een aantal feromonen is niet vluchtig en deze bevinden zich op de cuticula. Bijen kunnen deze stoffen 'proeven' door elkaar met de antennen te betasten, waarbij deze zintuigen op de feromonen van de betaste bij reageren.

#### Placoid zintuigen

De placoid zintuigen zijn geurreceptoren. Bij de darren en werksters van de honingbij nemen ze de feromonen van

de koningin waar en bij de werksters ook de geuren van planten en bloemen.

Het zal niet verbazen dat de antennen, met hun rijkdom aan zintuigen, een rol kunnen spelen bij de paring. Schindler (2005) beschrijft bij twee *Nomada*-soorten het paringsgedrag en daarbij ziet hij dat het mannetje zijn antennen langs die van het vrouwtje schuurt of ze om die van het vrouwtje slingert. Microscopisch onderzoek van de antennen wees uit dat er, in elk geval bij de kortspruwesbij *Nomada fucata*, in de antennen klierweefsel te vinden is en dat het product daarvan door poriën naar buiten komt. Schindler (2005) vermoedt dat het secreet een feromoon bevat.

Wittmann & Blochtein (1995) tonen aan dat er bij het mannetje van de grote bladsnijder *Megachile willughbiella* aan de binnenzijde van de voorpoten klieren uitmonden, die geurstoffen produceren. Tijdens de paring 'dwingt' het mannetje de antenne van het vrouwtje tegen de binnenkant van de voorpoot (zie illustraties bij genustekst van *Megachile* in hoofdstuk 18).

Naam zintuigen	Prikkel	Categorie receptor
trichoïde		
– tastgroep	mechanisch	mechano-
– smaakgroep	opgeloste stoffen	chemo-
– geurgroep (?)	vluchtige stoffen	chemo-
basiconische	vluchtige en/of opgeloste stoffen	chemo-
placoïde	vluchtige stoffen	chemo-
coelocoonische	koolstofdioxide concentratie	chemo-
coelocapitulaire	temperatuur en vochtigheidsgraad	thermo- en hygro-
campaniforme	rek en druk in de cuticula	mechano-

**Monddelen**

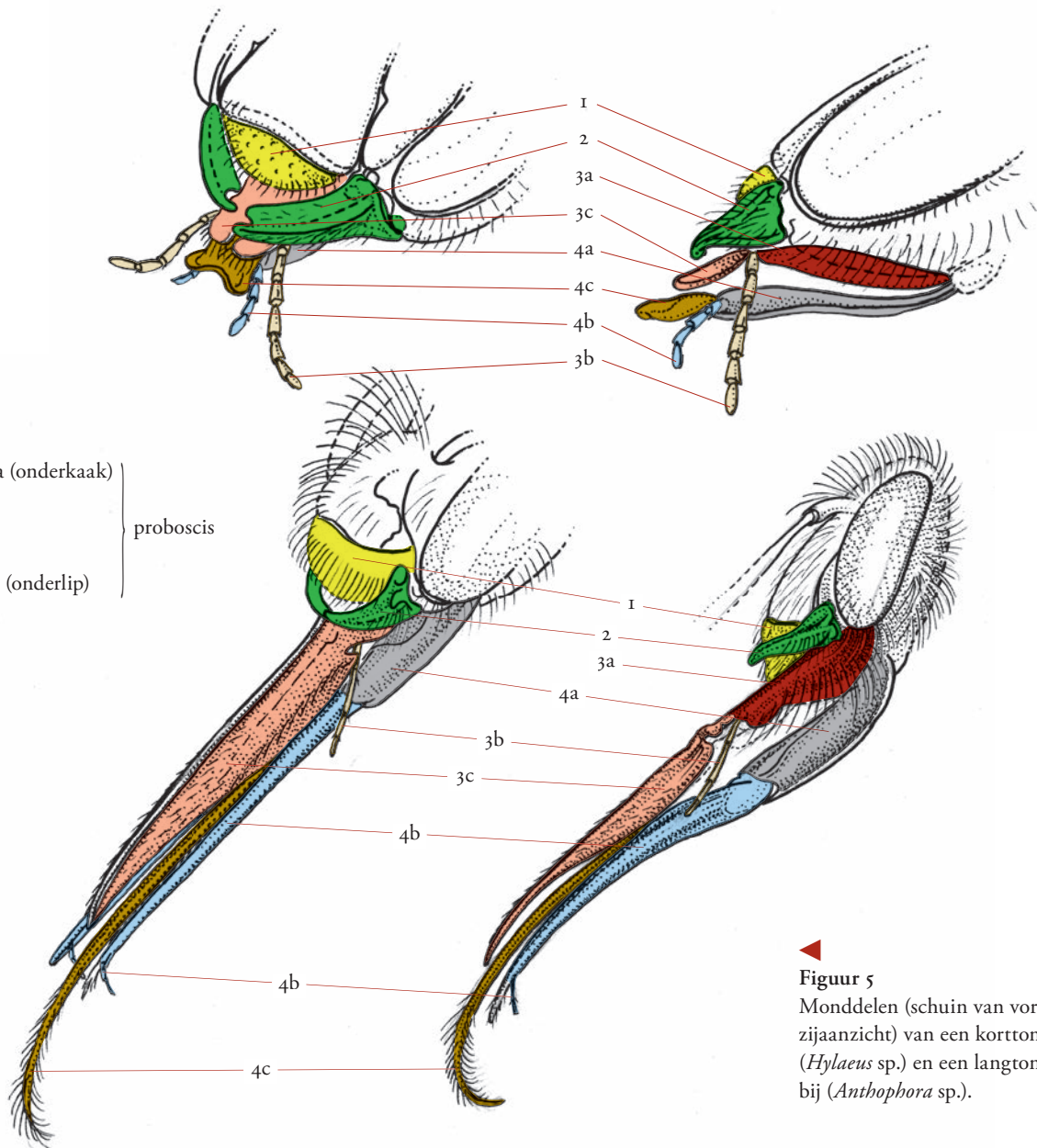
De monddelen van de bij bestaan van boven naar beneden uit de volgende onderdelen: het labrum (bovenlip), aan de bovenzijde bevestigd aan de clypeus; twee mandibels (bovenkaken); de proboscis of het labio-maxillaire complex, bestaand uit de twee maxillae (onderkaken) en het labium (onderlip). Zowel de maxillae als het labium bestaan weer



**Tabel 1**  
Zintuig, prikkel en zintuigcategorie.

1 = labrum (bovenlip)  
2 = mandibel (bovenkaak)

3a = stipes (stam)  
3b = maxillaire palp } maxilla (onderkaak)  
3c = galea (kaaklob) }  
4a = mentum (kin) } labium (onderlip)  
4b = labiale palp }  
4c = glossa (tong) }



**Figuur 5**  
Monddelen (schuin van voren en zijaanzicht) van een korttongige (*Hylaeus* sp.) en een langtongige bij (*Anthophora* sp.).



uit een aantal onderdelen. De mandibels hebben een bijtende en manipulerende functie, de proboscis heeft een opzuigende functie.

De bijen met een korte proboscis noemt men korttongig (fig. 5). Een langtongige bij vouwt zijn proboscis in rust op onder de kop; bij gebruik wordt deze uitgeklast. De tong (glossa) ligt in een buis, die gevormd wordt door de galaea en de labiale palpen. Als een langtongige bij nectar gaat zuigen, pompt hij eerst lichaamsvloeistof in de tong, die daardoor naar buiten stulpt. De haren op de tong trekken door de capillaire werking de nectar aan. Door spieren wordt de tong opgetrokken in de buis en door een zuigende werking van de pharynx (slokdarm) komt de nectar in de mond (fig. 6).

### Ogen

Een bij gebruikt zijn ogen voor vele zaken: zoeken naar voedsel, zoeken naar een voortplantingspartner, oriëntatie op de ligging van het nest, etc. Over de werking van de ogen is het meeste onderzoek gedaan bij de honingbij.

Bij (honing)bijen komen twee typen fotoreceptoren voor: de grote, opvallende samengestelde ogen of facetogen en de drie enkelvoudige ogen (ocellen) boven op de kruin (vertex). Facetogen zorgen voor een redelijke ruimtelijke resolutie; dat wil zeggen dat contrasten redelijk worden waargenomen, de bloemen tegen hun achtergrond bijvoor-

beeld. Soms, zoals bij darren die een koningin moeten benaderen om te paren, is een deel van het facetooog aangepast om de ruimtelijke resolutie te verhogen. Facetogen van snel vliegende insecten zoals bijen hebben een hoge tijdresolutie. Dat wil zeggen dat als beelden in een hoge snelheid passeren ze nog als aparte beelden worden waargenomen. Als wij mensen met dezelfde snelheid door onze omgeving zouden vliegen, dan vloeien de afzonderlijke beelden samen. Vergelijk het met het maken van een foto met een lage sluitertijd: bewegende voorwerpen worden vegen op de foto.

Voor een bij is het van groot belang om kleuren waar te nemen en het zal dan ook niet verbazen dat de facetogen hiertoe in staat zijn. Een belangrijk verschil met onze kleurwaarneming is dat de kleurwaarneming bij bijen in vergelijking met ons oog verschoven is naar kortere golflengten. Terwijl de mens een kleurenspectrum waarneemt van blauw (korte golflengte) tot en met rood (lange golflengte), ziet de bij een spectrum van ultraviolet (zeer korte golflengte) tot geeloranje. Bepaalde patronen op bloemen die veroorzaakt worden door weerkaatsing van ultraviolet licht kunnen bijen wel zien, maar de mens niet. Lange golflengten neemt het bijenoog niet waar: een rode klaproos ziet een bij als zwart.

Het bijenoog is ook in staat om gepolariseerd licht waar te nemen. Hierdoor is een honingbij zelfs op een bewolkte dag in staat om zich op de zon te oriënteren.

Ocellen nemen waarschijnlijk geen beelden waar, maar wel veranderingen in lichtintensiteit. Ze zijn sterk ontwikkeld bij snelvliegende insecten, zoals bijen. Ze blijken onmisbaar te zijn voor een stabiele vlucht.

### De voorhoofds-groeven (foveae facialis)

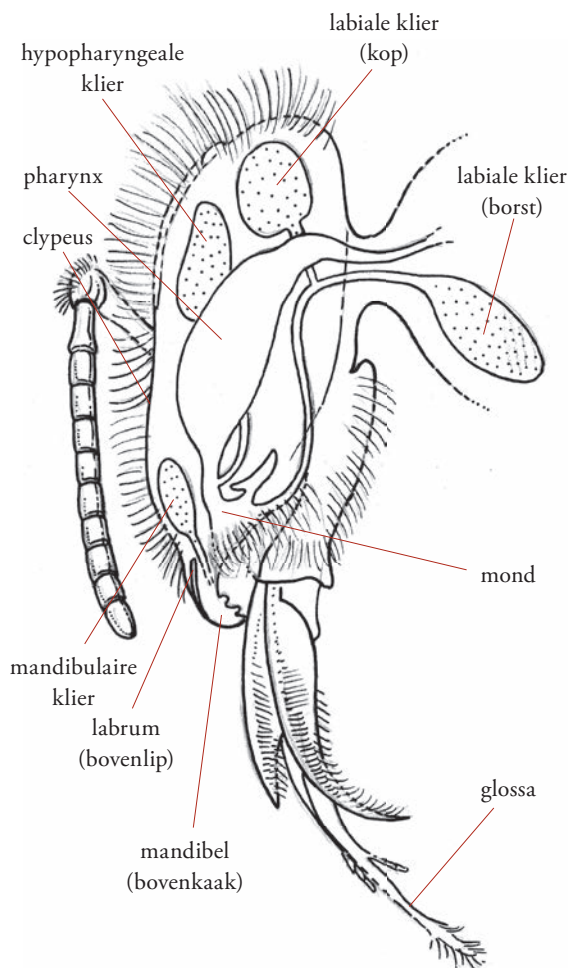
De foveae facialis, te zien als kuiltjes in het voorhoofd, zijn vaak zwart en contrasteren vaak met de kleur van de rest van het voorhoofd. Ze zijn bij het vrouwtje sterker ontwikkeld dan bij het mannetje en kunnen vele vormen aannemen. Ze zijn bijvoorbeeld goed ontwikkeld bij *Andrena*-soorten en daar bedekt met een 'viltachtig' laagje. Bij veel genera is waargenomen dat onder de cuticula van deze kuiltjes kliercellen aanwezig zijn. De functie blijft echter onduidelijk (MICHENER 2007).

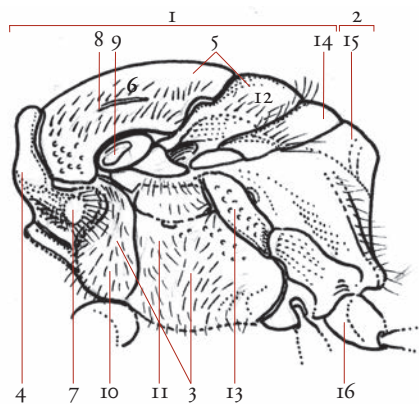
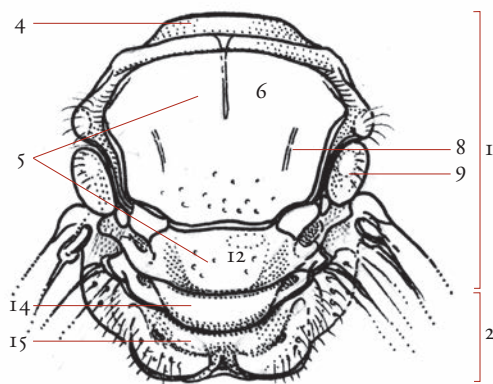
### De kopklieren en hun producten

Er monden drie typen klieren uit in de monddelen, elk met een eigen functie. Twee van deze klieren liggen geheel in de kop, één ervan ligt gedeeltelijk in het borststuk (fig. 6).

- Labiale klier. Deze klier bestaat uit een kop- en een borstdeel. Bij de werkster van de honingbij produceert deze klier speeksel dat wordt gebruikt voor vertering en voor reinigingsstaken (WILSON 1971). Bij vrouwtjes van maskerbijen *Hylaeus* is het borstdeel van deze klier sterk ontwikkeld en dit produceert waarschijnlijk de cellofaanachtige bekleding van de broedcel (WESTRICH 1989A). Vrouwtjes van *Osmia*-soorten gebruiken dit speeksel voor het kauwen van plantenmateriaal ten behoeve van de nestbouw.
- Hypopharyngeale klier. Deze klier is sterk ontwikkeld bij de sociale Apidae: de werksters van de honingbij produceren daarmee hun koninginnengelei. Bij andere bijensoorten is het een speekselklier.

**Figuur 6**  
Kop (zijaanzicht) van een honingbijwerkster met aanduiding van de ligging van de kopklieren (naar WILSON 1971).





**Figuur 7**  
Bouw van het borststuk (mesosoma) in boven- en zijaanzicht (naar KOSTER 1986). 1 thorax (borststuk); 2 propodeum (middensegment); 3 mesopleuron; 4 pronotum; 5 mesonotum; 6 scutum; 7 achterlob pronotum (callus); 8 parapsidale lijn; 9 tegula; 10 preepisternum; 11 episternum; 12 scutellum; 13 metapleuron; 14 metanotum (postscutellum); 15 middenveld; 16 coxa (heup).

• Mandibulaire klier (kaakklier). De koningin van de honingbij maakt hiermee een niet-vluchtig feromoon met een beperkt bereik, dat uit 24 componenten bestaat. Zij verspreidt het over haar lichaam en vervolgens zorgt haar hofhouding voor verdere verspreiding in het nest. Het remt de ontwikkeling van nieuwe koninginnen. Ook zorgt het ervoor dat bij zwermvorming de werksters in haar buurt blijven (GOODMAN 2003). De werksters maken in deze klier een zwak alarmferomoon. De werksters van (tropische) angelloze bijen laten voordat ze terugkeren naar het nest een geurspoor achter op rijk bloeiende planten; ook dit geurspoor is afkomstig uit de mandibulaire klier (WILSON 1971).

Hommelmanneltjes maken in deze klier een feromoon dat ze tijdens hun patrouillevluchten op bepaalde plaatsen afzetten (ALFORD 1975). Ook mannetjes van zandbijen *Andrena* markeren hun territorium met een feromoon uit deze klier. Het mannetje van de Amerikaanse soort *Centris adanti* doet dat ook, maar brengt dit feromoon bovendien na de paring aan op het vrouwtje, waar het als antiafrodisiacum werkt (THORNHILL & ALCOCK 1983).

Vrouwtjes van zijdebijen *Colletes* maken in deze klier een schimmeldodende stof, die ze op de wand van de broedcel aanbrengen. Vrouwtjes van ertsbijen *Ceratina* gebruiken het secret van deze klier voor eigen verdediging, omdat het waarschijnlijk vijanden afschrikt (OTOOLE & RAW 1991).

#### BORSTSTUK (THORAX)

Het borststuk bij bijen bestaat uit de drie borststuksegmenten én het middensegment (propodeum, het eerste achterlijfssegment dat vergroeid is met het borststuk). De drie borststuksegmenten zijn: de prothorax, die het eerste paar poten draagt; de mesothorax met het tweede paar poten en de voorvleugels; en de metathorax met het derde paar poten en de achtervleugels.

Elk van de drie thoraxsegmenten bestaat uit vier chitineplaten: tergum of notum (rugplaat), de twee pleurae (enkelvoud pleuron, de zijplaten) en het sternum (buikplaat). De verschillende onderdelen van de thorax zijn in een ingewikkeld mozaïekpatroon aan elkaar vergroeid, waarin moeilijk te herleiden is welk puzzelstukje bij welk deel van de thorax hoort (fig. 7).

De prothorax bestaat uit het pronotum, twee propleurae en het prosternum. Het pronotum kan van opzij een naar

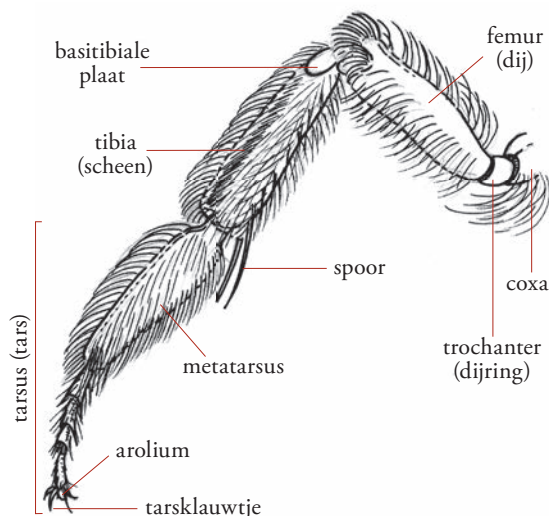
achteren gerichte lob dragen, de pronotale lob of callus. De mesothorax bestaat uit mesonotum, mesopleurae en mesosternum. Het mesonotum bestaat uit twee delen namelijk het (meso)scutum (schild) en het scutellum (schildje). Het scutum draagt de tegula, die de vleugelbasis bedekt, en soms parapsidale lijnen (fig. 7, een determinatiekenmerk). De metathorax bestaat aan de bovenkant uit het metanotum of postscutellum.

#### Poten

De poot bestaat beginnend vanaf het lichaam uit de volgende delen (fig. 8): coxa (heup), trochanter (dijring), femur (dij), tibia (scheen) en de vijfledige tarsus (tars). Het eerste tarslid heet basitarsus, dat van de achterpoot soms metatarsus. Het laatste tarslid draagt twee tarsklauwtjes, waartussen zich soms het arolium (een soort kussentje) bevindt.

De poten van een bij hebben behalve lopen nog meer functies. Bij de vrouwtjes van veel soorten dienen bepaalde structuren voor het verzamelen van stuifmeel, bijvoorbeeld de floccus (dijringvlok, soms flocculus genoemd) op de trochanter of de scopa op de tibia (fig. 9).

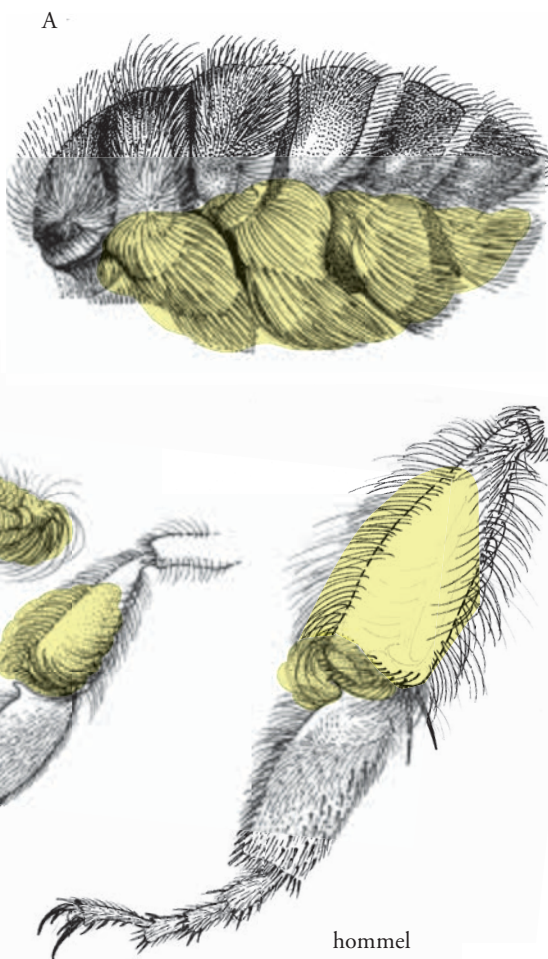
Bij sociale soorten als honingbij en hommels heeft zich aan de buitenzijde van de tibia van de achterpoot een speciale structuur ontwikkeld: de corbicula (korfje). Deze is te herkennen als een gladde uitholling in de scheen, met alleen haren langs de randen. De corbicula dient voor de



**Figuur 8**  
Bouw van de achterpoot (naar MICHENER 2007).



**Figuur 9**  
Pollenverzamelapparaat:  
A op het achterlijf van een behangersbij *Megachile* (buikschuier of scopa); B op de poten van een zandbij *Andrena*, de honingbij *Apis mellifera* en een hommelmel *Bombus*. Het verzamelde stuifmeel is in geel aangegeven.



opslag van stuifmeel (zie kader 'Hoe een hommelmelvrouwje stuifmeel opslaat').

In de scheen net onder de 'knie' tussen dij en scheen bevindt zich het subgenale orgaan, een mechanoreceptor, dat trillingen van de ondergrond waarneemt (WILSON 1971).

De poten spelen ook een belangrijke rol bij de nestbouw. Bij de vrouwjes van soorten die nesten met gangen bewonen bevindt zich aan het uiteinde van de achtertibia de 'basitibiale plaat' (fig. 8), waarmee ze zich schrap kunnen zetten in de gangen.

De poten van bijen kunnen ook een rol spelen bij de communicatie tussen soortgenoten. Een bekend voorbeeld is de tarsale klier van de honingbij, die zich bevindt in elk vijfde tarsomeer (disti- of telotarsus) van elke poot van dar, koningin en werkster. Deze klieren produceren een 'chemische voetafdruk' of spoorferomoon, dat op allerlei oppervlakken (raat, bloembladen) wordt achtergelaten. Het werkt samen met het feromoon uit de Nasonovklier (zie paragraaf 'Achterlijf').

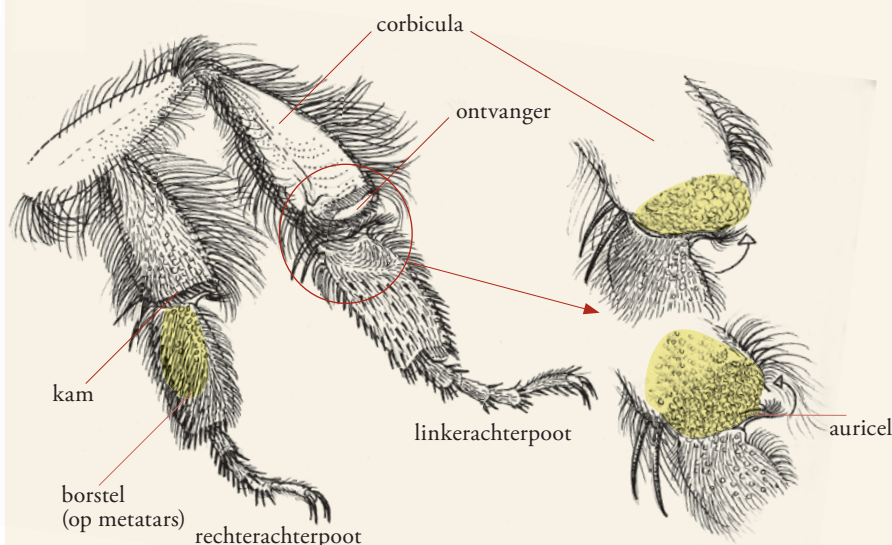
Een ander voorbeeld van communicatie door klieren in de poten zijn de klieren in de voorpoten van mannetjes van behangersbijen *Megachile*, die een rol spelen bij de paring. De mannetjes van sommige soorten, zoals de gewone sachembij *Anthophora plumipes*, hebben middenpoten met een bijzondere beharing, die waarschijnlijk een rol spelen bij de balts (fig. 11).

#### Vleugels

Bijen hebben twee voorvleugels en twee achtervleugels. De voorvleugels zijn groter dan de achtervleugels. Deze vleugelparen hechten aan elkaar door middel van de 'hamuli': een rijtje kleine haakjes aan de voorrand van de

#### HOE EEN HOMMELVROUWTJE STUIFMEEL OPSLAAT

Als een hommelmelvrouwje (werkster of koningin) stuifmeel verzamelt op een bloem, maakt zij daarbij diverse bewegingen met de poten. In figuur 12 is omschreven welke bewegingen in welke volgorde voorkomen, en wat hiervan de functie is (gebaseerd op SLADEN 1912).



**Figuur 10**  
Bouw en werking van het pollenverzamelapparaat van een koningin van de aardhommel *Bombus terrestris*.

Links: linker- en rechterachterpoot (in zijaanzicht van links). Rechts: uitvergroete details van het gewricht tussen linkerscheen en -metatars. Bij bloembezoek komt stuifmeel door pootbewegingen van de hommelmel terecht in de borstel van de rechterachterpoot (binnenkant van metatars). De hommelmel beweegt de borstel met stuifmeel vervolgens langs de kam op het uiteinde van de scheen van de linkerachterpoot, waardoor het stuifmeel uit de borstel gekamd wordt en aan het uiteinde van de linkerscheen ophoopt. Dan strekt zij haar linkerachterpoot, waardoor de auricel van de metatars het stuifmeel van onderen in de ontvanger van de linkerscheen perst (aangeduid met pijlen in figuren rechts). Zo wordt het stuifmeel verder de corbicula ingedrukt, aan de buitenkant van de linkerscheen. Tot slot stampt de hommelmel het stuifmeel in de corbicula nog wat aan met haar linker-middenpoot. Deze opeenvolging van bewegingen heeft dus tot gevolg dat stuifmeel uit de borstel van de ene achterpoot uiteindelijk opgeslagen wordt in de corbicula van de andere achterpoot. Vanzelfsprekend kan dit zowel van links naar rechts als van rechts naar links gaan.

achtervleugel. De adering in beide vleugelparen verschaft de vleugels stevigheid. Het aderptraan en de daardoor gevormde cellen verschillen sterk tussen voor- en achtervleugel en zijn ook van belang bij het determineren van bijen (fig. 12).

#### ACHTERLIJF (ABDOMEN)

Zoals eerder in dit hoofdstuk vermeld is bij de Apocrita het eerste achterlijfssegment opgenomen in het borststuk. Michener (1944, 2007) noemt dit deel van het lichaam dan ook liever metasoma. Omdat in veel literatuur en determinatiewerken gesproken wordt van achterlijf of abdomen kan dat tot verwarring leiden. Om dit te voorkomen wordt in dit boek gekozen voor de term achterlijf.

Elk achterlijfssegment bestaat uit twee platen: dorsaal een tergum of tergiet, ventraal een sternum of sterniet (fig. 13). Bij de 'buikverzamelaars' (bijen die stuifmeel op de onderzijde van het lichaam verzamelen) dragen de sternieten een 'buikschuier', die bestaat uit stijve onvertakte haren (fig. 9). Hierin wordt stuifmeel verzameld. Veel vrouwtjes van soorten die zelf een nest graven, hebben op tergiet 6 een 'pygidium' (of pygidiale plaat): dit afgeplatte, vaak duidelijk begrensde deel van het tergiet helpt bij het aanstampen van grond.

#### Klieren

In het achterlijf van vrouwelijke honingbijen komen vier typen klieren voor (fig. 14):

- De Nasonovklier, die voor zover bekend alleen bij de werksters van de honingbij voorkomt, produceert een feromoon, dat verschillende functies heeft. Het wordt bijvoorbeeld afgegeven om de zwerm naar een geschikte nestplaats te lokken en daar te houden, of wanneer een werkster een bijna geurloze suikerbron ontdekt of een niet-geurende plek waar water te halen is (GOODMAN 2003).
- De Dufourklier of alkalische klier komt bij de vrouwtjes van alle bijen voor. Hij kan zeer sterk of juist nauwelijks ontwikkeld zijn. Bij solitaire bijen worden de afscheidingen uit de klier gebruikt bij het bekleden van nestgangen en vooral in de wand van broedcellen (WESTRICH 1989A). Met afgescheiden feromoonsecreties kunnen de bijen (delen van) het eigen nest specifiek merken. Bij sommige soorten, zoals de zwartbronzen zandbij *Andrena nigroaenea*, werkt het secret na de paring als een antiafrodisiacum (zie betreffende soorttekst).
- De wasklieren. Bij de honingbij werkster bevinden deze zich in het derde tot en met het zesde achterlijfssegment. Ze zijn vooral actief als de werkster 10-20 dagen oud is. Ook bij het *Ceratina*-vrouwtje komen wasklieren voor maar hier in het tweede en derde segment. Zij smeert broedcelwanden in met een wasachtige substantie (O'TOOLE & RAW 1991).
- De gifklier komt ook alleen bij vrouwtjes voor en wordt hieronder besproken in de paragraaf 'Angel en gifklier'. Ook mannelijke bijen hebben klieren in het achterlijf, zoals de gewone sachembij *Anthophora plumipes* (SCHINDLER 2005) en sommige *Osmia*-soorten (Daniël Rolke pers. med.). Het product van deze klieren wordt na de paring op het vrouwtje gebracht en werkt als een antiafrodisiacum.



#### De vrouwelijke geslachtsorganen

In het achterlijf van de vrouwelijke bij bevinden zich de geslachtsorganen. Het zijn de ovaria (eierstokken), de oviducten (eileiders), de spermatheca (zaadblaas) en de vagina (schede). Omdat de angel bij bijen geen voortplantingsfunctie meer heeft wordt deze, samen met de gifklier, in de volgende paragraaf apart behandeld.

De eieren worden geproduceerd in de ovaria. De meeste solitaire bijen hebben per ovarium drie ovariolen, waarin de eicellen gevormd worden. Solitaire soorten dragen meestal niet meer dan twee legrijpe eieren bij zich, zodat er per dag niet meer dan twee broedcellen van een ei kunnen worden voorzien. Na iedere ovipositie (eileg) vindt er eirijping plaats. Solitaire bijen produceren, ook onder gunstige omstandigheden, meestal niet meer dan 30 nakomelingen in het leven. Parasitaire bijen, die weinig of geen energie steken in broedzorg, hebben vaak meer ovariolen met meer eieren en kunnen aanzienlijk meer eieren leggen dan hun gastheren. De eieren zijn dikwijls aanzienlijk kleiner en hebben een kortere incubatietijd dan die van niet-parasieten.

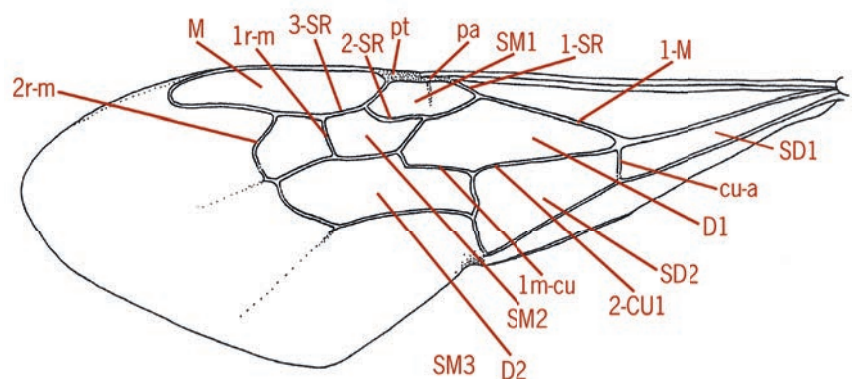
Eusociale bijen hebben een veelvoud aan ovariolen. Bij eusociale soorten legt het dominante vrouwtje of de koningin (bijna) alle eieren. Zij produceert honderd tot enige tienduizenden eieren meer dan solitaire bijen.

▲ **Figuur 11**

Mannetje van de gewone sachembij *Anthophora plumipes*. De middenpoten hebben een bijzondere, lange beharing, die vermoedelijk een rol speelt bij de balts.

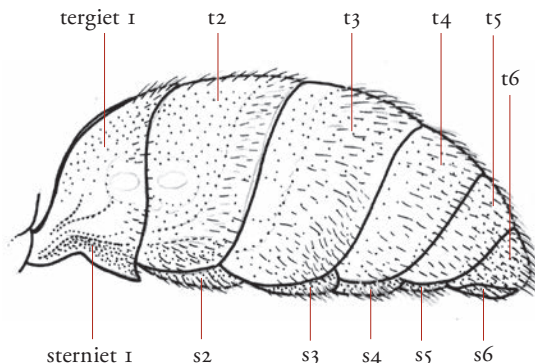
▼ **Figuur 12**

Adering en cellen in de voorvleugel: pa = parastigmale ader; pt = pterostigma. De volgende cellen zijn aangegeven: M = marginale cel; SM1, SM2, SM3 = eerste, tweede en derde submarginale cel; D1, D2 = eerste en tweede discal cel; SD1, SD2 = eerste en tweede subdiscal cel.

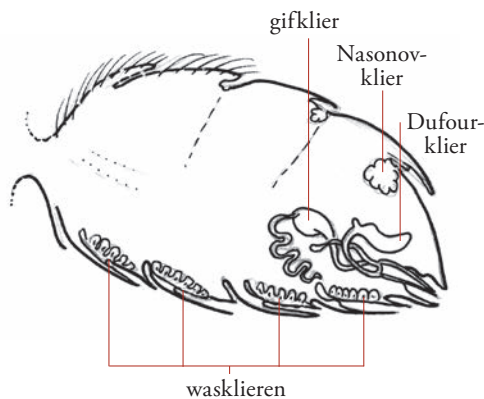




► **Figuur 13**  
Achterlijf (zijaanzicht) van het vrouwtje van de maskerbij *Hylaenus* (naar KOSTER 1986).



►► **Figuur 14**  
De klieren in het achterlijf van de honingbijwerkster.



De eieren verlaten het lichaam via de eileider, passeren de spermatheca of het oviduct via de ventraal gelegen vagina, aan de basis van de angel. Dit is tevens de opening waar tijdens de paring het mannetje zijn penis inbrengt. Aan de basis van het oviduct bevindt zich de spermatheca waarin het sperma wordt opgeslagen. Telkens als een ei de spermatheca passeert neemt het vrouwtje de beslissing of zij een paar spermatozoiden loslaat op het ei of niet. Bij Hymenoptera ontwikkelt zich een dochter uit een bevrucht ei en een zoon uit een onbevrucht ei (zie hoofdstuk 3).

#### Angel en gifklier

De angel en bijbehorende spieren zijn oorspronkelijk ontstaan uit de legboor van de voorouders van bijen, zoals deze nog steeds voorkomt bij blad- en sluipwespen. Dient ze bij die wespen nog voor het leggen van de eieren en, soms, voor het tijdelijk verlammen van de prooi, bij bijen en angeldragende wespen dient de angel alleen nog voor de prooivangst en voor de verdediging. Bij bijen heeft de angel alleen nog een verdedigingsfunctie. Dat komt wel heel dramatisch tot uiting bij de werksters van de honingbij. Als die hun vijand steken wordt de angel, die weerhaak heeft, samen met de gifblaas uit haar lichaam gescheurd. De gifblaas blijft los van het lichaam zijn gif in de vijand pompen. De bij sterft aan de gevolgen hiervan.

Figuur 15 laat de gecompliceerde bouw van de angel zien. De eigenlijke angel bestaat uit de lancet en de stylus, die samen een buis vormen waarin zich een klep bevindt. In rust bevindt de angel zich in de gonostylus of angelschede. De bijenangel is van het 'klep-pomptype'. Als de angel tevoorschijn komt wordt er lucht uit een blaasje aan de angelbasis naar buiten geperst, de angel wordt teruggetrokken en het blaasje vult zich daarbij met gif, dat vervolgens, als de angel weer uitgestulpt wordt en in de vijand geprikt wordt, in het lichaam daarvan terecht komt (VAN MARLE & PIEK 1986).

#### De mannelijke geslachtsorganen

In het achterlijf liggen de gepaarde testes, die via de zaadleiters uitmonden in de penis. Bij veel bijensoorten bevat de penis een endophallus, die tijdens de copulatie kan worden uitgestulpt. Dat gebeurt wel heel dramatisch bij de honingbij, waarbij het uitstulpen van de endophallus een plofje veroorzaakt, dat binnen een paar meter afstand te horen is. Bij de paring blijft het hele geslachtsorgaan achter in de koningin en de dar sterft.

De bouw van de uitwendige mannelijke geslachtsorganen is te zien in figuur 16. Hier wordt erop gewezen dat er tussen verschillende bijensoorten een grote variatie is in de bouw van dit orgaan en dat er bovendien vele namen in omloop zijn voor hetzelfde onderdeel (NIEUWENHUIJSEN 1999). Roig-Alsina (1993) heeft de paring bij verschillende bijen onderzocht, met name het uitstulpen van de endophallus daarbij. Figuur 17 is hier opgenomen om de functies van de verschillende onderdelen van de endophallus tijdens de copulatie te tonen.

Om succesvol te paren moet het vrouwtje haar angel uitsteken, immers aan de basis daarvan ligt haar vagina. Het mannetje moet proberen tijdens de paring de angel te mijden. Dit gebeurt doordat de toppen van de penisvalven tegen de basis van de angel drukken. De gonoforceps, ontstaan door vergroeiing van gonocoxiet en gonostylus, fixeert het achterlijf van het vrouwtje, dat ook geklemd zit in het achterpotenpaar van het mannetje. Nu stulpt het mannetje zijn endophallus uit in de vagina en ejaculeert.

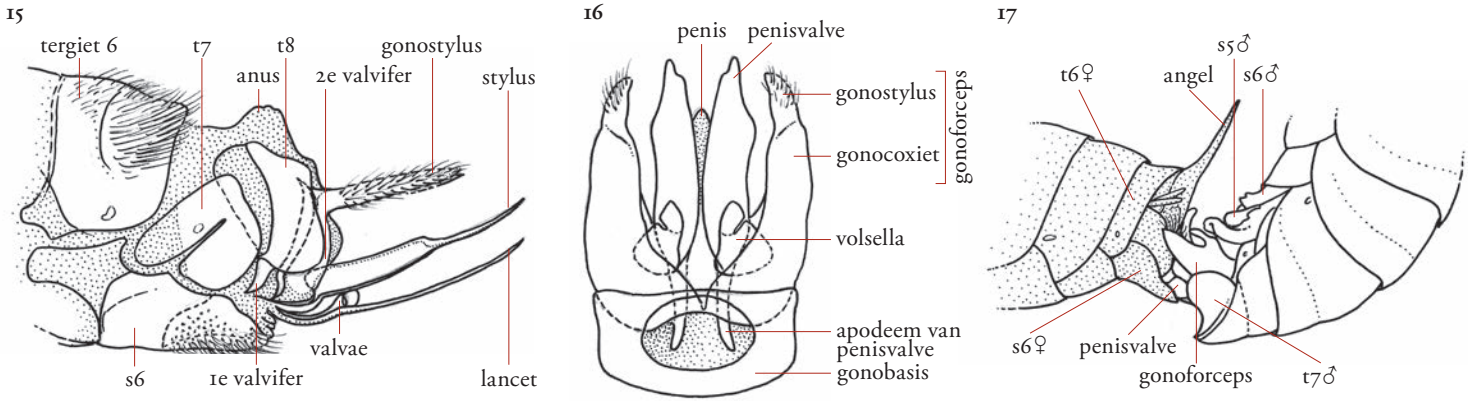
#### Geslachtsbepaling

Voor de seksuele of geslachtelijke voortplanting zijn twee seksen nodig. Bij de mens zijn de lichaamscellen diploïd (2n). Dit wil zeggen dat elk van de 23 soorten chromosomen in de celkern (n=23) twee keer voorkomt: 2n=46. In de cellen van de mensenvrouw is er één paar dat afwijkt: een lang X- en een kort Y-chromosoom, in de cellen van de mensenvrouw ontbreekt dat Y-chromosoom, zij heeft twee X-chromosomen. Om die reden heeft men X en Y de geslachtschromosomen genoemd. Gebleken is dat zich in beide chromosomen een gen bevindt dat de ontwikkeling in een mannelijke of vrouwelijke richting stuurt. Het gen in het Y-chromosoom is dominant (A) over dat in het X-chromosoom (a). Als de vrouw eicellen vormt door middel van een reductie- of halveringsdeling ontstaan er haploïde cellen (n); n=23 of, gelet op het geslachtschromosoom, n=22+X. De man maakt twee soorten zaadcellen: 22+X en 22+Y.

Het kenmerk van de geslachtelijke voortplanting is de bevruchting van een eicel door een zaadcel. Tijdens deze bevruchting vindt de geslachtsbepaling van de nakomeling plaats: 44 XX(aa) wordt bij mensen een vrouw, 44 XY(aA) een man (fig. 18).

Ook bij bijen zijn er twee seksen. Bij bijen zijn de lichaamscellen van het mannetje echter haploïd en die van het





vrouwte diploïd, terwijl X- en Y-chromosomen ontbreken. Dit verschijnsel staat bekend als haplodiploidie. Het vrouwtje maakt door middel van reductiedelingen haploïde eicellen en het mannetje door gewone delingen – er valt hier niets te reduceren (halveren) – zaadcellen.

Bij bijen (en alle andere Hymenoptera) treedt een afwijkende vorm van geslachtelijke voortplanting op, arrhenotokie (BEUKEBOOM & ZWAAN 2005). Het is eigenlijk een geslachtelijke (bevruchting) en een ongeslachtelijke (geen bevruchting) voortplanting samen binnen dezelfde diersoort. Bij bevruchting van de eicel door de zaadcel ontstaat een diploïd individu (2n), dat een vrouwtje wordt. Treedt er geen bevruchting van de eicel op dan kan deze zich toch ontwikkelen en ontstaat een haploïd mannetje (n). Hier vindt de geslachtsbepaling dus niet plaats door middel van geslachtschromosomen maar speelt het aantal chromosomen in de al of niet bevruchte eicel een rol (fig. 19).

Bijen blijken wel degelijk geslachtschromosomen te hebben, alleen zien deze er niet uit als een X en een Y, zoals bij mensen. Het zijn de chromosomen die het *CSD*-gen ('complementary sex determiner') dragen. Dit gen heeft twee vormen, *A1* en *A2*, en alleen als die samen in een bevruchte eicel voorkomen ontwikkelt die zich tot een vrouwtje. Gewone haploïde mannetjes zijn óf *A1* óf *A2*; soms ontstaan er diploïde mannetjes, maar die zijn dan *A1A1* of *A2A2*. In tabel:

gen	<i>A1</i>	<i>A2</i>	<i>A1A1</i> of <i>A2A2</i>	<i>A1A2</i>
sekse	man	man	man	vrouw

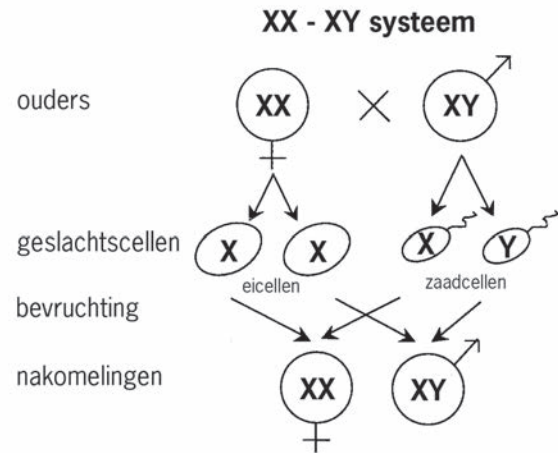
Haplodiploidie is onmisbaar voor het verklaren van het ontstaan van de eusocialiteit bij de bijen door middel van kin selectie (zie Velthuis (2004) in zijn hoofdstuk 'Van solitair naar sociaal' in het boek *De wespen en mieren van Nederland*).

**Gynandromorfen: man en vrouw**

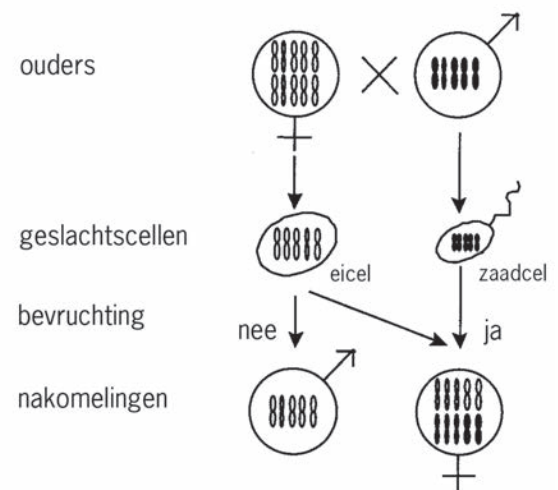
De geslachtsbepaling door middel van haplodiploidie en de wijze waarop de volledige metamorfose verloopt heeft als consequentie dat er soms individuen gevonden worden die zowel mannelijke als vrouwelijke kenmerken hebben, de gynandromorfen. Enkele Nederlandse gynandromorfen werden beschreven door Barendrecht (1943), Benno (1948b) en Nieuwenhuijsen (1995, 2000).

Michez et al. (2009c) onderscheiden een drietal typen gynandromorfen (zie fig.22). Zij bespreken een viertal hypothesen die kunnen verklaren dat in de eerste ontwikkelingsstadia van een mannelijk haploïd embryo vrouwelijke, diploïde cellen kunnen ontstaan en omgekeerd. Voordat de hypothesen ter sprake komen is het van belang iets te weten over de ontwikkeling van het ei. De kern van een ei (cel), al of niet bevrucht, dat net gelegd is gaat zich delen. De kernen gaan tegen de eiwand aanliggen, rond de kernen vormen zich celmembranen en zo ontstaat een blaas (blastoderm) met tegen de wand een aantal cellen. Een aantal cellen wordt nu voorbestemd straks de organen

**Figuur 15-17**  
 15. Bouw van de angel (naar MICHENER 2007).  
 16. Mannelijke voortplantingsorganen, ventraal (naar MICHENER 2007).  
 17. Copulatie bij *Nomia triangularifera* (niet in Nederland) (naar ROIG-ALSINA 1993).



**Figuur 18**  
 Geslachtsbepaling volgens het XX-XY systeem (naar BEUKEBOOM & ZWAAN 2005). Vrouwtjes hebben twee X-chromosomen en mannetjes één X- en één Y-chromosoom. Op het Y-chromosoom ligt meestal een dominant gen dat voor de ontwikkeling van mannelijke kenmerken zorgt.



**Figuur 19**  
 Geslachtsbepaling bij bijen volgens het haplodiploïde systeem (naar BEUKEBOOM & ZWAAN 2005). Mannetjes zijn haploïd en ontstaan uit onbevruchte eieren, vrouwtjes zijn diploïd en ontstaan uit bevruchte eieren. Genetisch gezien hebben mannetjes dus alleen een moeder terwijl dochters zowel een moeder als een vader hebben.

van het volwassen insect te vormen. Afhankelijk van de plaats aan de eiwand ontwikkelen zich uit deze cellen de kop met de antennen, het borststuk en zijn organen en het achterlijf. De andere cellen in de blastoderm gaan zich verder delen en vormen de larve. In het popstadium sterven de larvale cellen en gaan de 'voorbestede' cellen zich delen om het volwassen insect te vormen (OUWENEEL 1975).

De hypothesen die hier volgen hebben betrekking op deze 'voorbestede' cellen. Gaat er iets mis in de cellen die de

kop gaan vormen, dan kan bijvoorbeeld een mannelijke kop op een vrouwelijk lichaam ontstaan (zie fig. 20).

Terug naar de vier hypothesen voor het ontstaan van gynandromorfen. De eerste noemt men 'embryo bevruchting'. Bij een zich ontwikkelend haploïd embryo kan het gebeuren dat er alsnog een zaadcel de blastoderm binnendringt en een cel bevrucht. Het volwassen dier wordt een mannetje, maar krijgt, als de bevruchte cel de kop gaat vormen, een vrouwelijke kop.

De andere drie hypothesen speculeren over wat er mis kan gaan als de eicel bevrucht wordt en er dus een vrouwtje gaat ontstaan. De dispremiehypothese veronderstelt dat er niet één maar twee zaadcellen de eicel binnendringen. De ene zaadcel versmelt met de eikern en deze diploïde kern gaat de vrouwelijke weefsels vormen, de kern van de andere zaadcel gaat zich ook delen en vormt het haploïde mannelijke weefsel. Tot slot zijn er twee zogenaamde eliminatiehypothesen. Als in het embryo een 'voorbestede' diploïde cel het chromosoom waarin het *CSD*-gen zit verliest, gaat deze cel in een vrouwelijk embryo mannelijke weefsels vormen. Het is ook mogelijk dat niet het hele chromosoom verdwijnt maar dat het *CSD*-gen onklaar raakt. Dat heeft hetzelfde gevolg.

Deze hypothesen verklaren alleen op celniveau hoe in een individu mannelijke en vrouwelijke weefsels kunnen ontstaan. Ze verklaren niet de drie typen gynandromorfen want daarvoor is kennis nodig omtrent de ruimtelijke verdeling van deze weefsels over een embryo.



**Figuur 20**

Drie categorieën gynandromorfen: transversaal, bilateraal en mozaïek (naar MICHEZ ET AL. 2009C).

