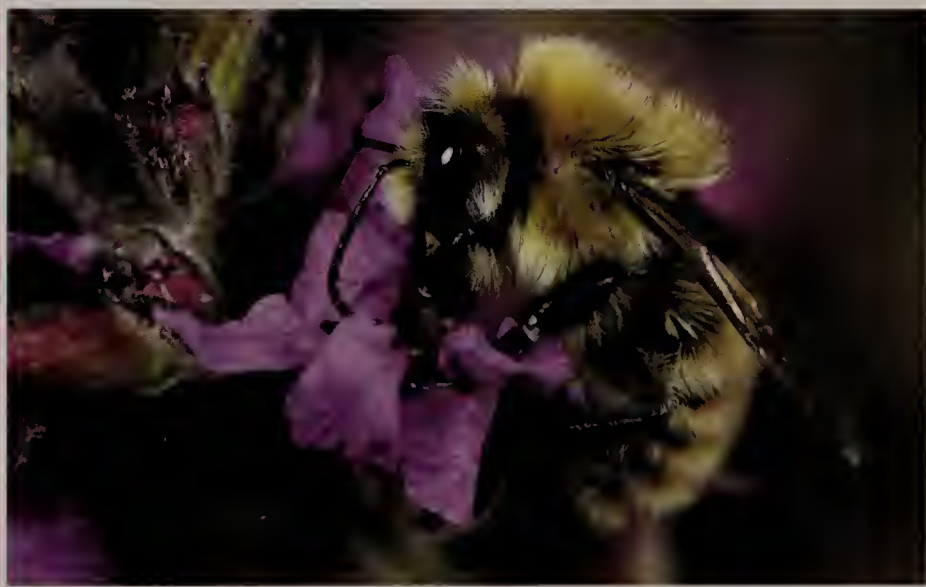
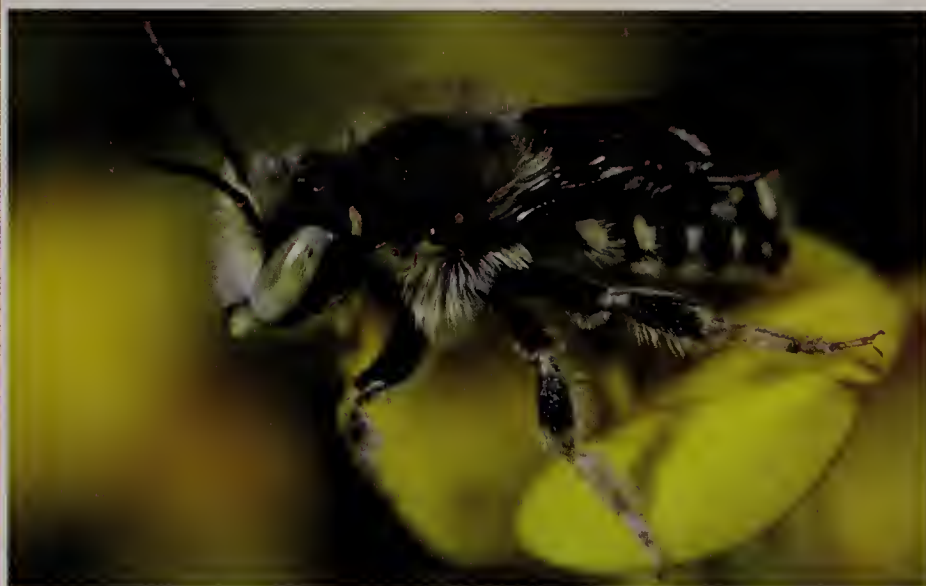


ENT
2620

entomologische berichten

MCZ
LIBRARY
APR 22 1971
HARVARD
UNIVERSITY



Themanummer

Bijen – bedreigingen, biologie en bescherming

Redactie: Jinze Noordijk & Theo M.J. Peeters



Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38, 8447 EC Heerenveen, 06-524 783 39, secretaris@nev.nl

Informatie over de vereniging en aanmeldingen: www.nev.nl; hier vindt u ook de meest actuele versie van Verenigingsnieuws.

Adreswijzigingen ten behoeve van de NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de **ledenlijst-on-line**.

Correspondentie met betrekking tot **publicaties** van de NEV: Administratie NEV, [p.a. Artis Bibliotheek], Plantage Middenlaan 45, 1018 DC Amsterdam.

NEV-agenda

maart:

- 3 Voorjaarsbijeenkomst sectie Everts in Schoonrewoerd
- 10 Bijeenkomst afdeling Oost, Rielerweg 69 in Deventer
- 10 Bijeenkomst Mierenwerkgroep, NMC Zeist
- 24 Voorjaarsbijeenkomst secties Snellen en Ter Haar, Naturalis in Leiden
- 25 Bijeenkomst afdeling Noord, De Naturij in Drachten

april:

- 19 **NEV - Lentebijeenkomst (ALV)**, Vergadercentrum Vredenburg in Utrecht
- 21 Voorjaarsexcursie sectie Hymenoptera, Elperstroomgebied in Drenthe (reservedatum 28 apr)

mei:

- 12 Voorjaarsexcursie sectie Everts, Millingerwaard in Gelderland
- 17 t/m 20 Excursieweekend sectie Diptera, Simpelveld in Zuid-Limburg
- 25 t/m 27 **NEV - Zomerbijeenkomst op Ameland**

Voor een verslag van de NEV-Herfstbijeenkomst op 12 november jl. verwijs ik u naar www.nev.nl

Dankwoord

Veel mensen hebben een bijdrage geleverd aan de totstandkoming van dit themanummer. Vanuit de redactie van Entomologische Berichten begeleidde Jan Bruin en Peter Koomen beide één artikel. De ingediende manuscripten werden van deskundig commentaar voorzien door vele referenten. Hans Nieuwenhuijsen deed dit voor maar liefst drie manuscripten. Verder fungeerde de volgende personen als referent: Ron Beenen, Dick Belgers, Koos Biesmeijer, Wijnand Heitmans, Roy Kleukers, Manja Kwak, Anne Jan Loonstra, Robert Paxton, Ivo Raemakers, Menno Reemer, Henk Siepel, Ilse Sibrandi, Jan Smit, Rinus Sommeijer en David Stratling. Schitterend beeldmateriaal dat met name door Tim Faasen, Pieter van Breugel en Albert de Wilde beschikbaar werd gesteld maakt dat dit themanummer zo fraai is geworden.

Jinze Noordijk & Theo Peeters

Extra exemplaren van dit themanummer zijn te bestellen door 15 euro per gewenst exemplaar over te maken op rekeningnummer 188130, t.n.v. de Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam. Plaats in het mededelingenveld 'themanummer bijen' en het bezorgadres.

Colofon

Entomologische Berichten is een uitgave van de Nederlandse Entomologische Vereniging en verschijnt zesmaal per jaar.

Entomologische Berichten publiceert bij voorkeur originele artikelen die betrekking hebben op de entomologie en het resultaat zijn van onderzoek of eigen waarnemingen. Bijdragen van zowel leden als niet-leden zijn welkom.

Website <http://www.nev.nl>. Hier zijn onder meer actuele informatie over de vereniging, publicaties van de secties en richtlijnen voor auteurs te vinden.

Redactieadres Redactie Entomologische Berichten, Roghorst 118, 6708 KR Wageningen. jinzenoordijk@hotmail.com

Redactie Ron Beenen, Jan Bruin, Peter Koomen, Jinze Noordijk (hoofdredacteur) & Renate Smallegange

Ontwerp en vormgeving Maria Schilder, BNO

Foto omslag Foto's omslag van linksboven met de klok mee: bonte viltbij (*Epeoloides coecutiens*), 25 juli 2010, Ossendrecht; kleine wolbij (*Anthidium punctatum*), 2 juni 2011, Valkenburg; moshommel (*Bombus muscorum*), 22 juli 2011, Hellevoetsluis; rietmaskerbij (*Hylaeus pectoralis*), 28 augustus 2011, Weerribben. Foto's: Tim Faasen, www.wildphoto.nl



Column

Peter Koomen

Einsteins bij

Als de bij verdwijnt, gaat de mensheid binnen vier jaar te gronde. Albert Einstein heeft het gezegd, dus is het waar. De zin wordt de laatste tijd veel in de pers geciteerd, want het gaat niet goed met de honingbij. Jammer dat Einstein niet meer leeft. Anders had hij kunnen verklaren of hij het echt gezegd heeft (hij heeft het in elk geval niet gepubliceerd), en als dat al zo is, waarom. Een Amerikaanse advocaat zou namelijk korte metten maken met zo'n uitspraak.

'Meneer Einstein, wat is uw beroep?' 'Medewerker van een octrooibureau.'

'U bent dus geen imker?' 'Nou, nee. In mijn vrije tijd publiceer ik artikelen over het verband tussen energie en massa. Daar komt nogal wat tijd bij kijken.'

'Bent u lid van een entomologische vereniging?' 'Wat is dat?'

'Bent u dan misschien lid van een botanische of ecologische organisatie?' 'Nee, moet dat dan?'

'Ik constateer dat het vergaren van kennis over bijen en insecten casu quo bestuiving geen hobby van u is.' 'Dat klopt.'

'Hoe komt u dan bij uw uitspraak over bijen?' 'Tja, ik had een beetje zitten rekenen, want dat doe ik graag, en toen dacht ik....'

'Meneer Einstein, bent u theoloog?' 'Nee.'

'Kunt u de volgende zin hardop voorlezen.' 'God dobbelt niet.'

'Van wie is die uitspraak?' 'Van mij.'

varkens- of runderpest. Als je dan overschakelt op veel geiten, krijgen ze Q-koorts. Dus schakelen boeren nu over op veel mozzarella-buffels en parelhoenders, want die zijn tenminste nooit ziek. Raad eens wat er binnen tien jaar gaat gebeuren. Het lag dus eigenlijk in de lijn der verwachtingen dat het met de honingbijen nog eens flink mis zou gaan. Nog een geluk voor de imkers dat het zo lang geduurd heeft, en voor ons dat de 'bijenziekte' niet besmettelijk is voor mensen.

Stel nu eens dat het echt zou gebeuren, dus dat de honingbijen zo ziek en besmettelijk werden dat ze massaal geruimd moesten worden en de rest binnen moest blijven. Ging de mensheid dan te gronde, al dan niet binnen vier jaar? Lijkt me sterk. Het menselijk stapelvoedsel bestaat uit windbestuivers (rijst, maïs, tarwe) en ongeslachtelijke voortplanters (aardappels). Komt geen bij bij kijken. Kasgroenten worden al vaak door hommels bestoven, want die doen dat veel efficiënter (de bijentelers zullen dus massaal overstappen op de hommelfok, tot dat ...). De open fruitteelt zal wel wat te lijden hebben, maar ik verwacht geen 100% terugval. Tussen de ruim 350 Nederlandse soorten wilde bijen zitten er vast wel een paar die het bestuiven van hun grote concurrent over willen nemen. Het zal een paar jaar duren voordat ze op aantal zijn en misschien moeten we ze een beetje helpen met nestgelegendheid in de vorm van gaatjesblokken en zandbakjes. Dan gebeurt dat tenminste ook eens een keer op grote schaal. Het resultaat is dan misschien een lagere opbrengst in kilo's, maar verkregen met minder gesleep met bijenkasten en met een veel lagere kans op uitval door ziekte. Klinkt eigenlijk zo gek nog niet.



... als de bij verdwijnt gaat de mensheid binnen vier jaar te gronde zou Einstein hebben gezegd ...

Foto: Peter Koomen

'Staat u nog steeds achter die uitspraak?' 'Nou nee, gezien de huidige stand van de kwantummechanica moet ik aannemen dat God wel degelijk dobbelt.'

'U doet dus vergaande uitspraken buiten uw vakgebied, die u, niet geheel onlogisch, achteraf moet intrekken?' 'Uh, ja.'

'Wanneer gaat u uw uitspraak over bijen terugtrekken?'

Arme Einstein. Als hij het gezegd heeft, bedoelde hij het waarschijnlijk goed, als hij tenminste alle bijen bedoelde. Als hij het alleen over de honingbij had, vind ik hem minder sympathiek. Honingbijen zijn gewoon landbouwhuisdieren. Ze kunnen zich in Nederland alleen maar in grote aantallen handhaven dankzij de goede zorgen van imkers. Echter, over het algemeen is het houden en rondslepen van grote aantallen van dezelfde soort landbouwhuisdier vragen om ongelukken. Als je dat doet met veel kippen, varkens of koeien, krijgen ze vogel-

Zelfs als alle bijen op zouden houden te bestaan, zou het nog niet hopeloos zijn. Er zijn in het insectenrijk nog vele andere potentiële groente- en fruitbestuivers voorhanden: vliegen, kevers, thripsen, oormormen, mijten, spinnen, etc. Op dit moment komen ze nauwelijks aan de bak, maar wie weet wat er gebeurt als de concurrentie wegvalt.

Ik vrees dat Einstein geen gelijk had met zijn uitspraak over bijen, als hij die gedaan heeft natuurlijk. Laten we hopen van niet, want anders heeft hij misschien wel meer vreemde dingen gezegd. Weten we bijvoorbeeld echt heel zeker dat E gelijk is aan mc²? Als dat niet zo is, zijn de consequenties daarvan erger dan van het verdwijnen van 'de bij'.

Peter Koomen is conservator van Natuurmuseum Fryslân,
p.koomen1970@kpnmail.nl

Het Jaar van de Bij

Roy Kleukers, Kai Waterreus, Aat Rietveld
Jaap Molenaar, Rien Cardol
Jinze Noordijk, Theo M.J. Peeters

Entomologische Berichten 72 (1-2): 2-5

Het is geen toeval dat deze aflevering van Entomologische Berichten helemaal gevuld is met artikelen over bijen: 2012 is het Jaar van de Bij! Dit bijzondere jaar wordt georganiseerd door de KNNV, de Nederlandse Bijenvereniging, de Bijenstichting, EIS-Nederland en IVN. In deze inleiding presenteren deze organisaties kort hun motieven en de activiteiten die gepland zijn voor het komende jaar. De Nederlandse Entomologische Vereniging zag de kans schoon om ook in Entomologische Berichten ruimschoots aandacht aan deze uiterst boeiende insectengroep te besteden. Het resultaat is dit volle themanummer waarin vele entomologen recente onderzoeksresultaten presenteren.

2012 is het Jaar van de Bij en daar zijn goede redenen voor. Bijen staan sterk in de belangstelling, vooral vanwege hun rol als bestuiver. Honingbijen, *Apis mellifera* Linnaeus, vervullen een belangrijke economische rol in bijvoorbeeld de fruit- en zaadteelt. Onze voedselvoorziening is dus voor een belangrijk deel afhankelijk van de bestuivende arbeid van bijen. Recentelijk is onrust ontstaan omdat bijenvolken ogenschijnlijk zonder duidelijke oorzaak verdwijnen en onze gewassen in de toekomst wellicht niet meer bestoven kunnen worden. In het buitenland worden al grote kosten gemaakt omdat er geen honingbijen voor de bestuiving beschikbaar zijn. Er loopt onderzoek naar de oorzaak van de achteruitgang van honingbijen, onder andere naar de rol van nieuwe gewasbestrijdingsmiddelen.

Naast de honingbij komen in Nederland 354 soorten wilde bijen voor. Op een veertigtal soorten na, waaronder zo'n 20 hommelse soorten, leven de meeste wilde bijen niet sociaal maar solitair. Dit betekent dat elk bijenvrouwtje apart een nestje maakt en daar haar eieren legt op een balletje stuifmeel. Omdat veel wilde bijen specifiek stuifmeel halen bij bepaalde planten, en deze daarbij bestuiven, spelen ze een belangrijke rol in de Nederlandse ecosystemen. Veel soorten stellen hoge eisen aan hun omgeving. Daarin moet zowel nestgelegenheid als voldoende geschikte bloemen aanwezig zijn. Omdat het Nederlandse landschap juist op deze gebieden in de afgelopen eeuw sterk verslechterd is, is het niet verwonderlijk dat veel soorten bijen op de rode lijst staan en bescherming behoeven.

Gelukkig krijgen wilde bijen steeds meer aandacht, bijvoorbeeld van onderzoekers en natuurfotografen. Wie op een mooie meidag eens in de tuin rondkijkt zal zich verbazen over de grote

variatie in vormen, kleuren en gedrag (figuur 1). Voorwaarde voor een rijke bijenfauna is wel dat je tuin niet te netjes is, met veel wilde bloemen, open grond en een bijenhotel.

De honingbij

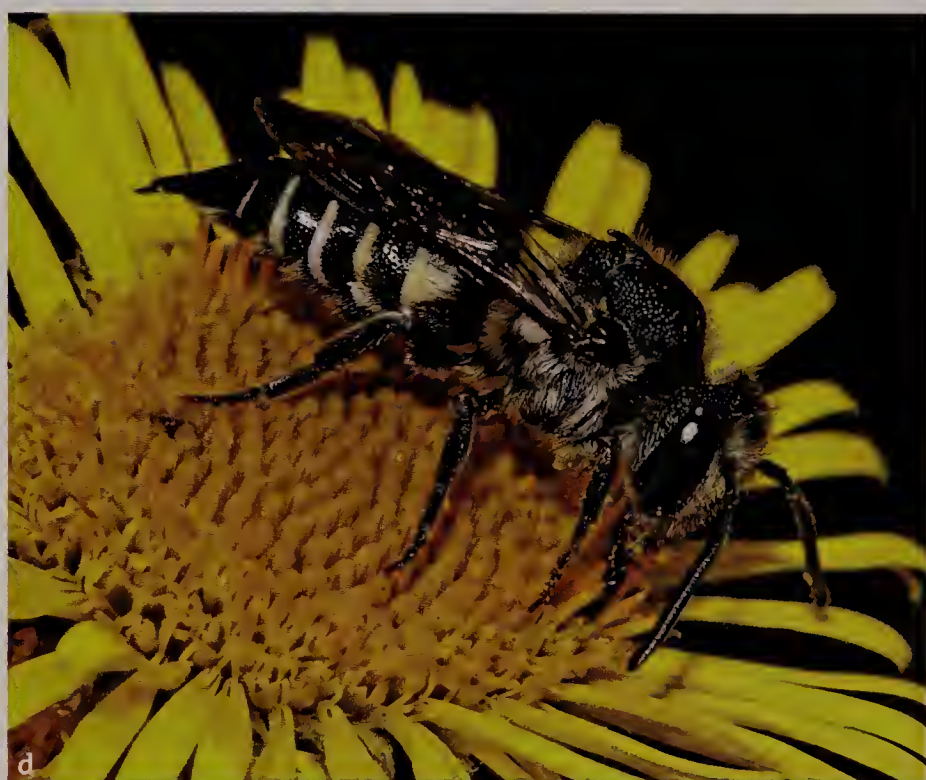
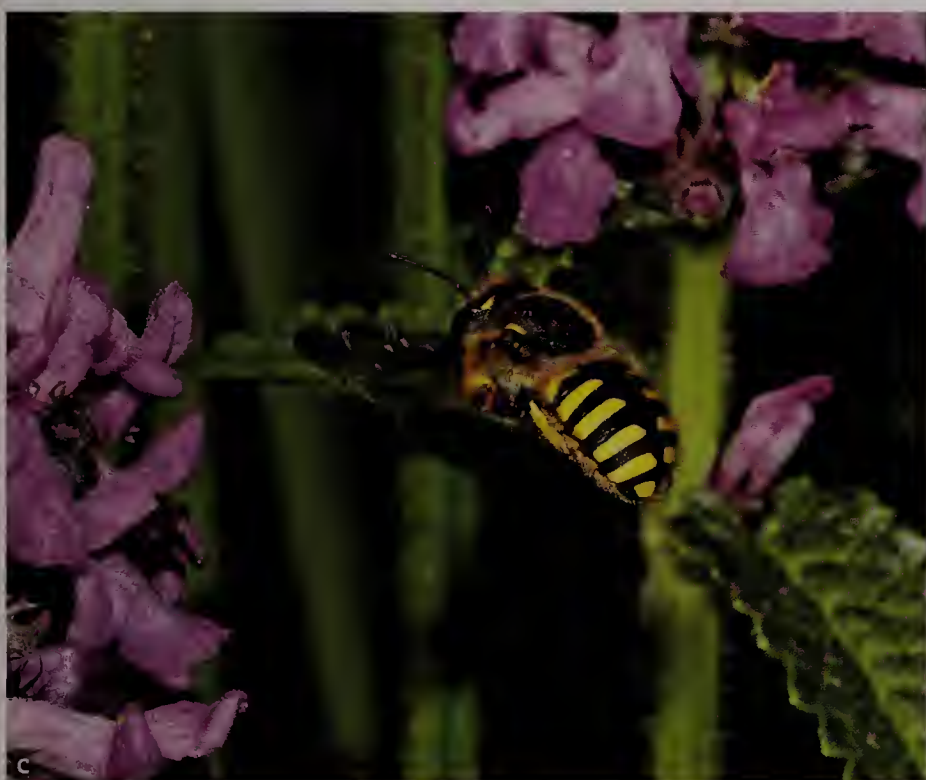
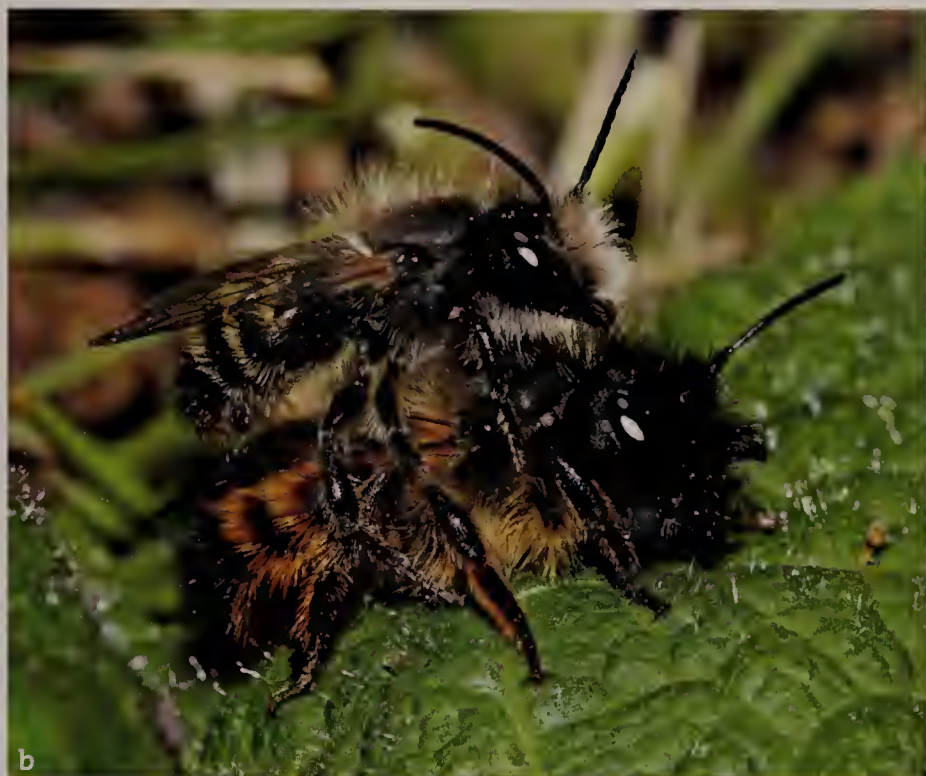
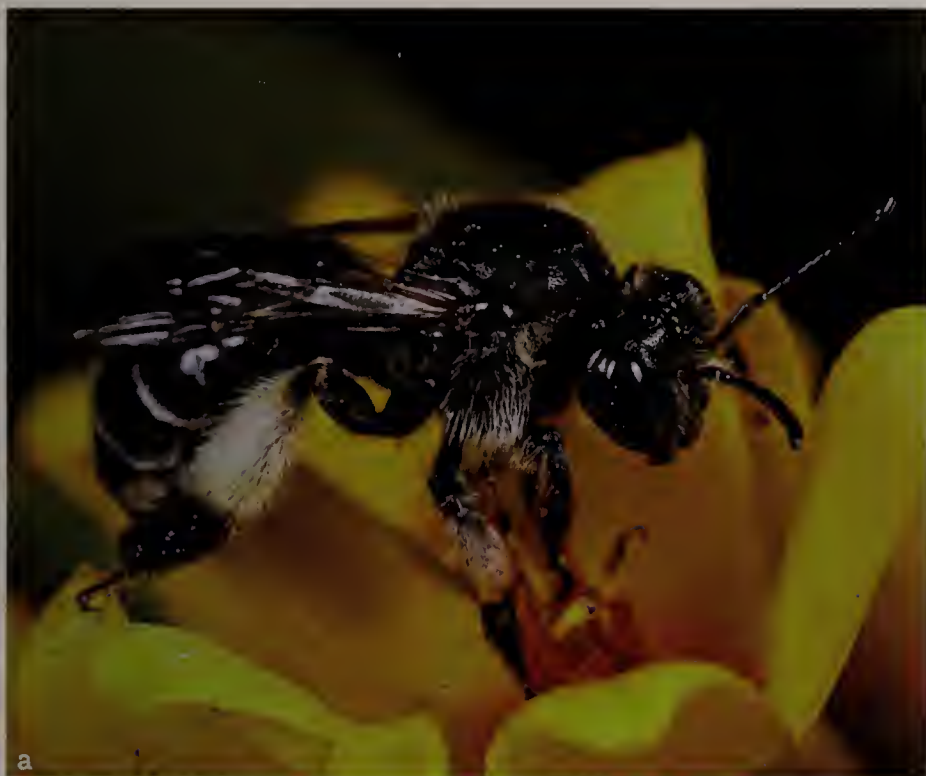
Het is onduidelijk of de honingbij ooit van nature in ons land voorkwam. Tegenwoordig kun je honingbijen overal tegenkomen, omdat bijenvolken door de mens gehouden worden. Soms ontsnapt een volk en handhaaft het zich een tijdje in de vrije natuur. De bijen produceren honing en andere producten die de mens kan gebruiken (figuur 2). Minder zichtbaar, maar daarom niet minder belangrijk, is hun rol bij de bestuiving in bijvoorbeeld de fruitteelt. De honingbij is een sociaal insect, dat leeft in grote volken, met een koningin, werksters en darren. Het meest bijzondere fenomeen is de bijendans. Deze gebruiken de werksters om te communiceren over beschikbare voedselbronnen. Het komt steeds vaker voor dat de imker na de winter alleen nog wat kwijnende werksters in de bijenkast aantreft, als gevolg van zogenaamde Colony Collapse Disorder. Diverse mogelijke oorzaken worden onderzocht: nieuwe bestrijdingsmiddelen, parasieten zoals de varroamijt, *Varroa destructor* Anderson & Trueman (figuur 3), en een minder gevarieerd bloemaanbod. Het onderzoek is nog in volle gang.

Wilde bijen

Uit Nederland zijn maar liefst 354 soorten wilde bijen bekend, maar dit aantal varieert. Het zijn warmteminnende dieren, die snel reageren op de warmere zomers. Zo werden de afgelopen jaren nog de luzernebehangersbij, *Megachile rotundata* (Fabricius), en de schubhaarkegelbij, *Coelioxys afra* Lepelletier, nieuw voor Nederland ontdekt (Schreven 2011a, b). Ondanks deze zuidelijke nieuwkomers is de balans voor de wilde bijen negatief. Op de rode lijst staan maar liefst 188 soorten, 56% van de hele bijenfauna (Peeters & Reemer 2003). Dit maakt de bijen, samen met bijvoorbeeld de dagvlinders, tot een van de meest bedreigde diergroepen in ons land.

Ongetwijfeld is het veranderde landgebruik in de afgelopen eeuw de belangrijkste factor bij de achteruitgang. Het agrarische landschap van het begin van de 20^{ste} eeuw moet een





1. De Nederlandse bijen vertonen een grote variatie in kleur, vorm en gedrag. (a) De gewone slobkousbij, *Macropis europaea* Warncke, verzamelt olie op wederik. (b) De rosse metselbij, *Osmia bicornis* (Linnaeus), nestelt vaak in bijenhôtels. (c) De grote wolbij, *Anthidium manicatum* (Linnaeus), komt veel voor in parken en woonwijken en bekleedt haar nest met pluis van donzige bladeren van tuinplanten zoals ezelsoor. (d) De slanke kegelbij, *Coelioxys elongata* Lepeletier, is een parasiet bij diverse bladsnijderbijen. Foto's: Albert de Wilde

1. The bees of The Netherlands show a wide variety of colour, body form and behaviour. (a) *Macropis europaea* Warncke collects oil on *Lysimachia* plants. (b) *Osmia bicornis* (Linnaeus) often nests in bee hotels. (c) *Anthidium manicatum* (Linnaeus) is a common species in urban areas and decorates its nest with hairy leaves of garden plants. (d) *Coelioxys elongata* Lepeletier is a parasite on a number of *Megachile* bee species.

eldorado geweest zijn voor bijen, met schrale graslanden met nestgelegenheid en een enorme bloemenrijkdom. Door de komst van de kunstmest en intensiever landgebruik verslechterden de leefomstandigheden voor bijen zienderogen. Daarbij kwam dat ook de natuurgebieden versnipperden en in kwaliteit omlaag gingen. Het beheer werd grootschaliger en uniformer, en de diversiteit aan bijen nam navenant af.

Recentelijk zijn er wel lichtpuntjes. Zo lijkt er de laatste decennia sprake van een kentering. Natuurmonumenten houdt inmiddels rekening met wilde bijen in hun terreinen. Ook in het stedelijk gebied krijgen bijen steeds meer kansen, bijvoorbeeld door een natuurlijker aanleg van tuinen en het bieden van kunstmatige nestgelegenheid (bijenhôtels). Met het Jaar van de Bij hopen we de bijen een extra steuntje in de rug te geven (kader 1 & 2).

Dit themanummer

Er is al veel informatie over bijen beschikbaar – zoals vele mooie websites (kader 3) en toegankelijke publicaties als die van Bellmann (1998) en Tautz (2009). Belangrijke Nederlandse bijenpublicaties zijn de voorlopige verspreidingsatlas (Peeters et al. 1999), de rode lijst (Peeters & Reemer 2003) en een verspreidingsatlas voor Zeeland (Calle & Jacobusse 2008). Dit jaar zal ook een prachtig boek verschijnen over onze wilde bijensoorten in de serie Nederlandse Fauna.

In dit themanummer van Entomologische Berichten is een grote variatie aan recente bijenstudies bijeengebracht, uiteenlopend van brede ecologische studies tot de ontdekking van een minuscule nieuwe bijenmijt voor Nederland. De vele artikelen in dit themanummer laten zien hoe boeiend deze insectengroep is en zullen hopelijk stimuleren om meer aandacht aan deze bedreigde dieren te besteden.



2. De honingbij levert vele producten voor de mens. Foto: Aat Rietveld
2. The honey bee provides many products for man.



3. De varroamijt leeft in bijenkasten en vormt een van de bedreigingen voor honingbijen. Foto: Albert de Wilde
3. The varroa mite lives in bee hives and is a threat to honey bees.

Kader 1

Activiteiten in het Jaar van de Bij

Op de website www.jaarvandebij.nl wordt alle informatie samengebracht. Een greep van de op stapel staande activiteiten:

- De Nederlandse Bijenhoudersvereniging (NBV) zal in 2012 informatie verstrekken over het Jaar van de Bij op allerlei markten en bijeenkomsten. Een speciale vermelding verdienen daarbij de Floriade in Venlo (5 april tot 7 oktober) en de Open Imkerijdagen op 14 en 15 juli.
- We maken een zoekkaart tuinbijen waardoor leken op laagdrempelige wijze kennis kunnen maken met bijen in de eigen tuin. Op de achterzijde staat een beknopte handleiding voor het zelf maken van een bijenhotel.
- De Bijenkrant is een schoolkrant waarin veel informatie staat over bijen en wat men kan doen om bijen te helpen, zoals het maken van een bijenhotel.
- EIS-Nederland publiceert in 2012 een boek over de Nederlandse bijen, als deel 11 in de serie Nederlandse Fauna.
- Er wordt een bijentelweekend voor leken georganiseerd op 12 en 13 mei.
- Sommige KNNV- en IVN-afdelingen organiseren op lokaal niveau lezingen, cursussen en excursies.
- Particulieren en bedrijven kunnen een convenant over bij-vriendelijk werken tekenen.

Kader 2

Wat kunt u doen voor bijen?

- Gebruik geen bestrijdingsmiddelen in de eigen tuin. Op www.jaarvandebij.nl staan bestrijdingsmogelijkheden die niet schadelijk zijn voor andere dan de beoogde insecten.
- Koop of maak zelf een bijenhotel en hang het op in de eigen tuin of op het balkon. Zie voor de instructies www.jaarvandebij.nl.
- Alleen een bijenhotel is niet genoeg, want bijen hebben ook nectar en stuifmeel nodig. Het is daarom van belang dat uw tuin niet te netjes is (zie www.tuinreservaten.nl) en veel geschikte bloemen heeft (zie www.jaarvandebij.nl).
- Breng het belang van bijen ook onder de aandacht van familie, vrienden, kennissen en bijvoorbeeld de school van uw kinderen.

Kader 3

Nuttige websites

www.jaarvandebij.nl
www.bijenstichting.nl
www.zoekkaartwildebijen.nl
www.knnv.nl
www.bijenhouders.nl
www.eis-nederland.nl/jaarvandebij
www.nederlandsesoorten.nl
www.nev.nl/hymenoptera
www.bijenhotels.nl
www.zoekkaartwildebijen.nl
www.ivn.nl
www.wildebijen.nl
www.bijenhelpdesk.nl

Literatuur

Bellmann H 1998. Gids van Bijen, wespen en mieren. Tirion.
Calle L & Jacobusse C (eds.) 2008. Bijen en wespen in Zeeland. Fauna Zeelandica 4. Stichting Het Zeeuwse Landschap.
Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse

bijen (Apidae). EIS-Nederland.
Peeters TMJ & M Reemer 2003. Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. EIS-Nederland.
Schreven SJJ 2011a. De luzernebehangsbij *Megachile rotundata* nieuw voor de Nederlandse fauna (Hymenoptera: Apoidea:

Megachilidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 35: 21-26.
Schreven SJJ 2011b. De schubhaarkegelbij *Coelioxys afra* nieuw voor Nederland (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 35: 27-32.
Tautz J 2009. Honingbijen. KNNV Uitgeverij.

Summary

Year of the Bee

It is no coincidence that this issue of Entomologische Berichten is filled with articles on bees: 2012 has been declared 'Year of the Bee' in The Netherlands, by a number of organisations that represents bee keepers and people with an interest in bees. In this introduction the organisers explain their motives for initiating this event and they present the activities that will be undertaken this year. The Netherlands Entomological Society has taken the opportunity to publish a special issue of the journal Entomologische Berichten, completely dedicated to recent studies on this fascinating and species rich group of insects.



Organisatie Jaar van de Bij

Kai Waterreus
KNNV Vereniging voor Veldbiologie
voorzitter@knnv.nl

Jaap Molenaar
De Bijenstichting
info@bijenstichting.nl

Aat Rietveld
Nederlandse Bijenhoudersvereniging
yoga.riet@12move.nl

Roy Kleukers
EIS-Nederland / NCB Naturalis
roy.kleukers@ncbnaturalis.nl

Rien Cardol
IVN Natuur- en Milieueducatie
r.cardol@ivn.nl

Themaredactie voor dit nummer van Entomologische Berichten

Jinze Noordijk
Nederlandse Entomologische Vereniging
jinzenoordijk@hotmail.com

Theo M.J. Peeters
Stichting Bargerveen
t.peeters@science.ru.nl

Diversiteit en concurrentie bij bijen

Hayo H.W. Velthuis

TREFWOORDEN

Apidae s.l., bescherming, biodiversiteit, bloembezoek, concurrentie, evolutie

Entomologische Berichten 72 (1-2): 6-13

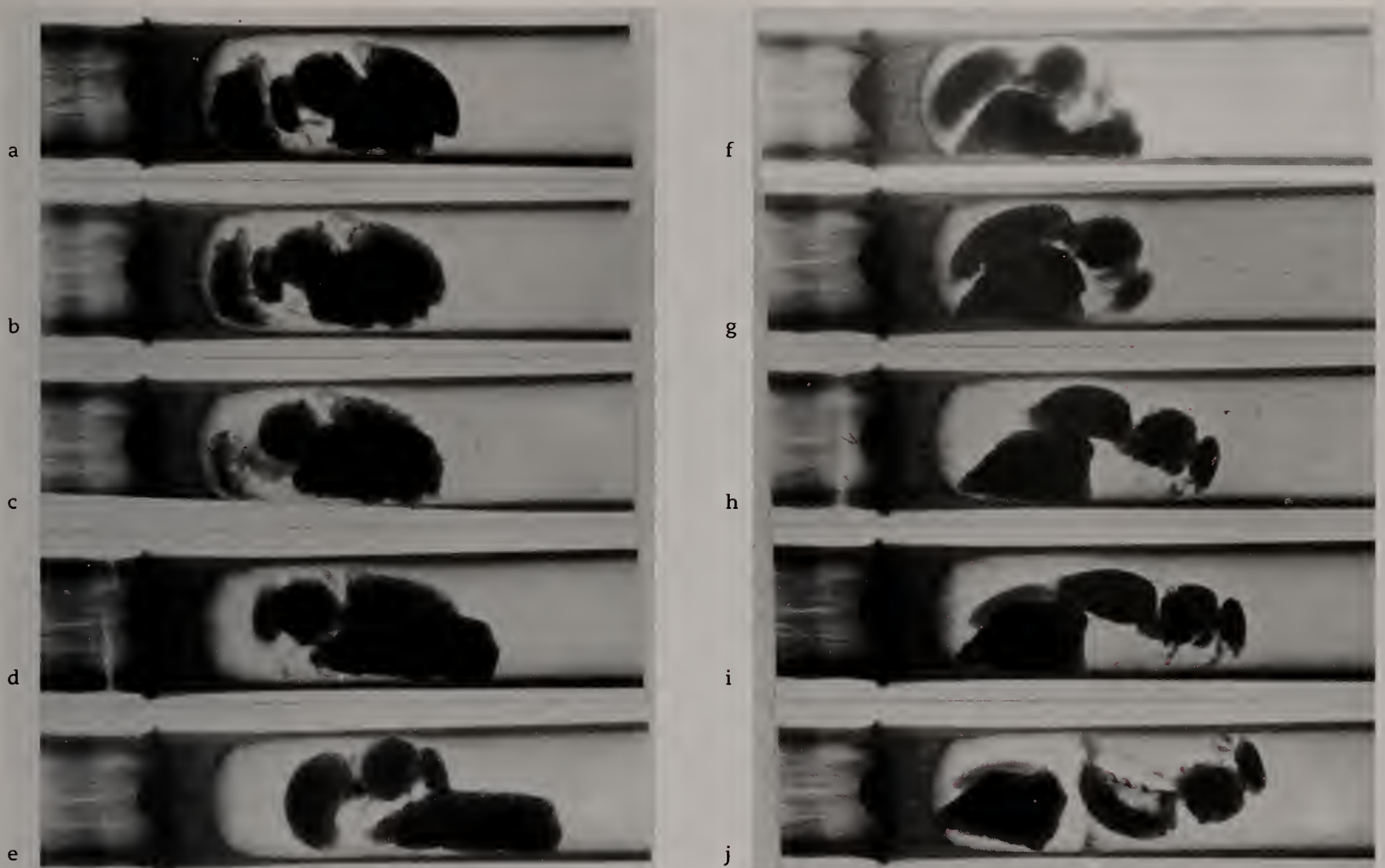
Bijen vormen een grote groep insecten, die is geëvolueerd sedert het Krijt en nu ongeveer 20.000 soorten omvat. Hun afhankelijkheid van bloemen voor het vergaren van voedsel, voor zowel zichzelf als voor hun larven, verklaart het evolutionair uiteenwaaiëren van de bloemplanten in een groot aantal soorten, in samenhang met het ontstaan van een groot aantal bijensoorten, die zich tegelijkertijd specialiseren op die verschillen in de plantenwereld. Vrijwel al die bijensoorten nestelen solitair, minder dan vijf procent leeft in een primitieve dan wel meer complexe kolonie. De diversiteit in lichaamsgrootte, in de relatieve lengte van de tong en in een aantal andere lichaamskenmerken, is gekoppeld aan de mate van efficiëntie waarmee het voedsel kan worden verzameld: het gaat om de kosten en baten van de uit te voeren gedragingen. Deze diversiteit werd verkregen door aanpassingen aan de variatie in bloemvormen, die weer voortvloeide uit de concurrentie onder de plantensoorten om het binden van de bestuiver. Het stuifmeel van de verschillende bloemplanten kent belangrijke verschillen in de aminozuursamenstelling en het gehalte aan eiwitten. Door zich te specialiseren op een bepaalde plantensoort heeft een aantal soorten bijen bereikt dat ze hun larven kunnen voorzien van voedsel met een stabiele voedingswaarde. Zulke oligolectische soorten moeten dan wel hun hele levenscyclus afstemmen op die van hun voedselplanten, een aanzienlijke inperking van hun flexibiliteit vergeleken met de polylectische soorten. De laatsten kunnen het hele zomerseizoen broed produceren. Concurrentie speelde dus een grote rol in de evolutie van de bijen. Hoe is dat op korte termijn, in het reilen en zeilen van een lokale populatie? Is concurrentie tussen soorten een belangrijke oorzaak van de verarming van onze bijenfauna? In dit artikel wordt gesteld dat bij interspecifieke concurrentie, dankzij het evolutionaire specialisatieproces, doorgaans uitwijkmogelijkheden bestaan. De hoofdoorzaak van de verarming ligt in het veranderde grondgebruik en de overgang van handarbeid naar gemechaniseerd terreinbeheer, ook in terreinen waar bescherming van de natuur een van de doelstellingen is. Naast het gebrek aan financiële middelen is het ons gebrek aan inzicht in de complexiteit van ecosystemen dat ons hier opbreekt.

Bijen en planten, een nauw verband

Bijen ontstonden in de geologische periode van het Krijt, ongeveer 120 miljoen jaar geleden, als afsplitsing van graafwespen (Grimaldi & Engel 2005). Ze specialiseerden zich op het gebruik van stuifmeel als eiwitbron voor hun larven, inplaats van het jagen op dierlijke prooien, zoals de graafwespen doen. Dat stuifmeel vonden ze in de bloemen van de Angiospermen, een plantengroep die in dezelfde periode ontstond. Dat leidde tot een onderlinge afhankelijkheid, zij het niet tot de harmonieuze relatie tussen plant en bezoeker die er zo vaak van is gemaakt. Lang niet alle bloembezoek draagt bij aan de bestuiving. De plant biedt nectar of olie aan, een energiebron waarmee bestuivers worden aangelokt, maar het stuifmeel is daar in eerste instantie niet voor bedoeld. Alleen bij een insect dat aan welomschreven specificaties van grootte en gedrag voldoet zal het stuifmeel op de juiste plek van het lichaam terecht komen, met als mogelijk gevolg dat stuifmeel wordt overgebracht naar een andere bloem en daar tot zaadvorming zal leiden. Planten hebben er dan ook alle belang bij dat een dergelijke bezoeker het stuifmeel over-

brengt naar een exemplaar van dezelfde plantensoort. Dat is de evolutionaire kracht die ertoe heeft geleid dat we nu een groot aantal plantenfamilies kennen met zeer verschillende bloemen. Deze verschillen betreffen de bouw van de bloem, de grootte, de kleur en de geur (Meeuse 1961, Barth 1985). Dankzij hun leervermogen zijn bijen in staat efficiënt op zoek te gaan naar nog een exemplaar van diezelfde plantensoort, nadat ze een bloem met een grote hoeveelheid voedsel hebben gevonden. Bestuivers zijn geen weldoeners, voor hen is het verzamelen van veel voedsel in zo kort mogelijke tijd van belang. Om een goede bestuiver te zijn moeten ze worden gemanipuleerd door de plantensoort. Het is deze concurrentie tussen de plantensoorten om de diensten van de bestuivers die veel heeft bijgedragen aan het ontstaan van de enorme verscheidenheid onder de bloemplanten. Hun bloemen moeten voor deze diensten niet alleen herkenbaar zijn, maar ook aantrekkelijk.

Verschillende diergroepen leveren goede bestuivers: we vinden ze onder de kevers, de vliegen, de vlinders, de bijen, zowel als onder sommige zoogdieren en vogels. Zij kwamen



1. *Xylocopa sulcatipes*, een houtbij uit het woestijngebied van het Midden-Oosten. Deze bij nestelt in holle stengels, zoals van de rietsoort *Arundo donax*. De röntgenfoto's tonen verschillende stadia van het maken van een broedcel. Eerst werd er gedurende enkele dagen voldoende stuifmeel en nectar verzameld, dat tegen de nodus in de plantenstengel werd gedeponeerd. (a-c) De bij meet eerst met haar poten de omvang van de voedselvoorraad en begint dan het voedsel te vermengen, door het onder zich te harken. (d) Dan wordt de wand nauwkeurig gelikt, wellicht om een bescherming tegen schimmels en bacteriën aan te brengen. (e-g) Nu keert de bij zich om, harkt het voedsel terug en maakt een compact bijenbrood van specifieke vorm. (h) Dan drukt ze met haar achterlijf een geul in de bovenzijde van het brood, (i) waarin vervolgens het ei wordt gedeponeerd. Let op de grootte van het ei. Hierna zwiept ze met het achterlijf tegen het bijenbrood, waardoor dat wordt verplaatst en de onderkant vrij komt van de celwand. (j) Dan knaagt ze vezels van de binnenzijde van het wandgedeelte gelegen voor de broedcel, die ze gebruikt om een tussenschot te maken dat de cel afsluit. Dit tussenschot dient tevens als bodem voor de volgende cel, waarvoor het wijfje de volgende dag begint te fourageren. Foto's: Yvonne Wolf

1. *Xylocopa sulcatipes*, a carpenter bee from the desert regions of the Middle East. This bee nests in hollow stems, such as from the reed *Arundo donax*. The x-ray pictures show the process of making a brood cell. Collection of a sufficient amount of pollen and nectar takes a few days. This material is provisionally deposited against the nodus of the reed stem. The preparation of the bee bread starts by measuring the quantity of food deposited by embracing it with the legs. (a-c) A thorough mixture of the food is achieved by scraping it away and depositing it underneath the abdomen. (d) Subsequently, the wall of the brood cell is meticulously licked, perhaps to apply some protection against fungi and bacteria. (e-g) Then the bee turns and rakes the food back to the end of the tunnel, making a compact bee bread of a specific shape. (h) With the abdomen a depression is made in the top side of the bee bread, (i) in which the egg is deposited. Note the large size of the egg. By a sweep of the abdomen, the position of the bee bread is changed so that it lies free from most of the cell wall. (j) Finally, the female gnaws fibres from the tunnel wall in front of the brood cell, which she uses to construct a cell partition. This partition also functions as the bottom of the second cell. The next morning the female starts foraging for this cell.

op verschillende momenten in de evolutie van de bloemplanten op het toneel. Van hen zijn de bijen bijzonder, in de zin dat ze de bloem niet alleen opzoeken om zichzelf te voeden, maar ook om de producten van de bloem te verzamelen voor de voeding van hun nageslacht. Dat betekent dat zij veel meer bloemen bezoeken dan voor hun eigen voeding nodig is, en dat maakt dat zij van een grote betekenis zijn geweest voor de evolutie van de bloemplanten (Barth 1985).

Er zijn op dit moment tenminste 16.000 en mogelijk wel 20.000 soorten bijen, al naar de taxonomische inzichten en na extrapolatie van nieuwe vondsten, want nog lang niet alle soorten lijken te zijn ontdekt en beschreven (Michener 2000). Dit grote aantal is het gevolg van specialisatie en differentiatie, waarmee onderlinge concurrentie uit de weg wordt gegaan. De soorten verschillen in allerlei opzichten. Zo is de kleinste bekende levende soort 1,8 mm lang, en de grootste 3,9 cm. Dat is een verschil even groot als dat tussen een konijn en een olifant.

Nestbouw en voortplanting

Wat betreft nestbouw en voortplanting zijn bijen erg eenvormig (zie figuur 1). Bijen zijn, op enkele uitzonderingen na, solitair nestelende dieren. Deze soorten vertonen het volgende stereotype gedrag: een wijfje graaft een gang, in de grond of in een deel van een plant, of maakt gebruik van een al bestaande gang (Michener 1974, 2000). Aan het eind van de gang ontstaat haar eerste broedcel; ze legt er een voorraad voedsel aan voor haar eerste nakomeling. Het voedsel is doorgaans een mengsel van stuifmeel en nectar. Met haar poten meet ze met zekere regelmaat hoeveel er al werd verzameld en indien dat genoeg is, wordt een compacte bal gekneed. Daarop legt ze een ei. Dan wordt een wand geconstrueerd die deze eerste cel afsluit en begint het wijfje met het verzamelen van proviand voor een aan te leggen tweede broedcel, enzovoort. Dit is in een simpele tunnel. In tegenstelling daarmee maken sommige groepen bijen een vertakt gangenstelsel. Het aantal broedcellen is doorgaans heel beperkt, niet meer dan 10-15. Gemiddeld produceert een



2. De grote zijdebij, *Colletes cunicularius* (Linnaeus), is gespecialiseerd op wilgen. Ze nestelt in zandige grond, zoals de rivierduintjes van onze grote rivieren, in zandafgravingen en in de duinen, soms in een aggregatie met heel veel nesten bij elkaar. Foto: Tim Faasen

2. *Colletes cunicularius* (Linnaeus) is specialist on willow catkins. It nests in sandy soils, such as the deposits alongside the larger rivers, in sand pits and in the coastal dunes, sometimes in large and dense aggregations.

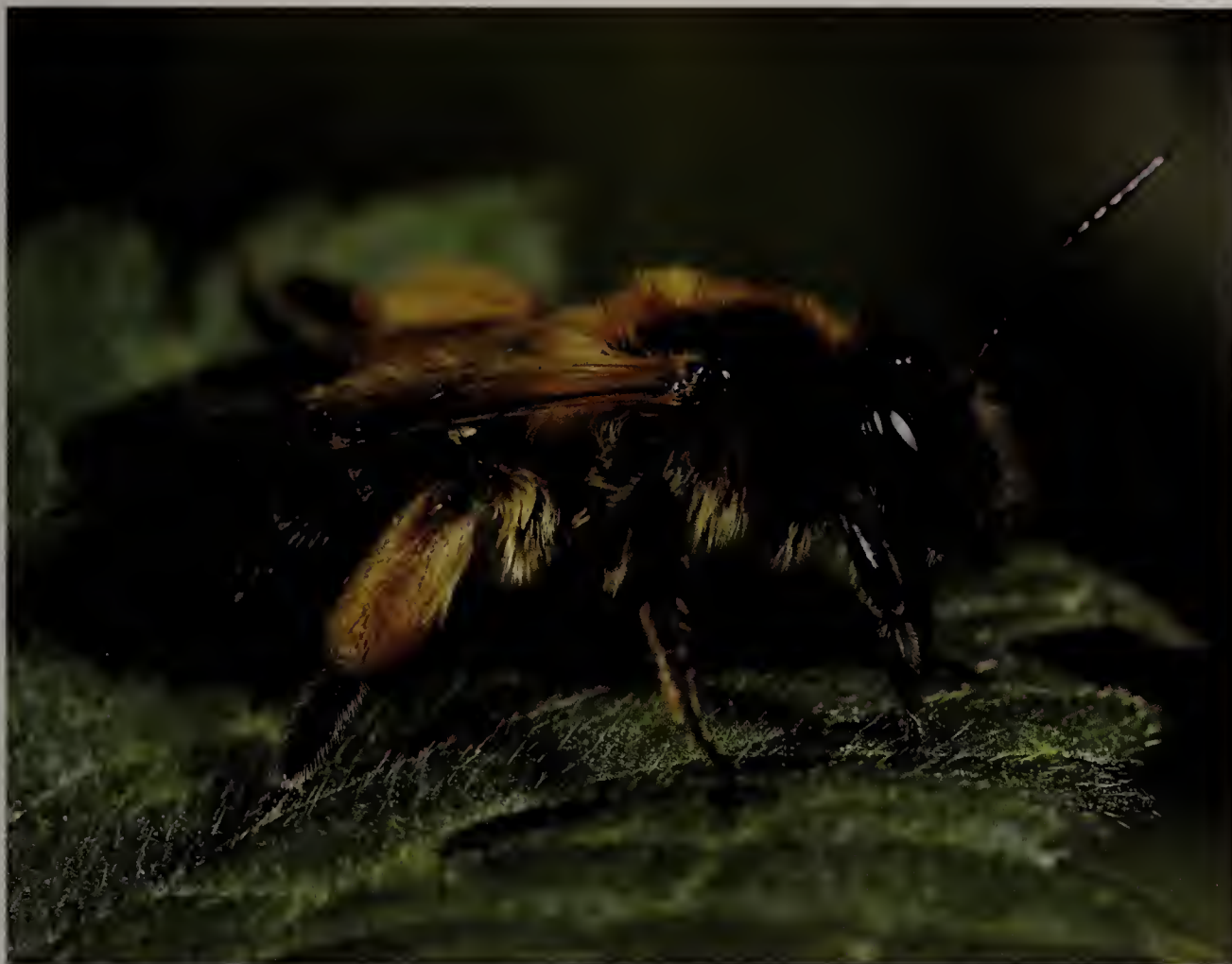
vrouwtje evenveel zonen als dochters en meestal is er maar één generatie per jaar. Uit een gemiddeld nest komen dus in een volgende ronde ten hoogste 5-8 nieuwe nesten voort. Het gevolg is, dat een populatie bijen maar heel langzaam toeneemt. Bij veel andere insecten worden per vrouwtje tientallen, zo niet honderden eieren geproduceerd. Bijen daarentegen investeren in broedzorg: zij bouwen een nest dat de nakomelingen veel bescherming biedt en ze voorzien de cellen van prima voedsel. Bovendien leggen ze een extreem groot ei (Iwata & Sakagami 1966), waaruit een uit de kluiten gewassen larf tevoorschijn komt. In vergelijking met andere insecten is de overlevingskans van de jeugdstadia daardoor erg hoog.

Daarnaast zijn er, in allerlei overgangen vanuit de solitaire leefwijze, sociale bijen. Daarmee worden niet die soorten bedoeld waarbij een aantal nesten vlak bij elkaar te vinden zijn. Dat noemen we aggregaties (zie figuur 2). Onder sociaal verstaan we hier dat er meerdere vrouwelijke individuen in het nest zijn en waarbij ééntje, de koningin, de eieren legt en de anderen haar behulpzaam zijn bij de verzorging van het broed, bij het (groter) maken en het verdedigen van het nest. Samen vormen die sociale soorten minder dan vijf procent van alle bijensoorten. Het zijn vooral de hommels, de tropische angeloze bijen en de honingbijen die dan in het oog springen, maar er zijn ook veel overgangen van solitair naar sociaal bij de Halictidae (groefbijen) en de Xylocopinae (erts- en houtbijen). Het zijn deze laatste groepen bijen die voor het begrijpen van de ecologische aanleidingen van die overgang en de mechanismen die daarbij een rol spelen van bijzondere interesse zijn (figuur 3).

Diversiteit

Tussen al die soorten bijen, zowel bij de solitaire als de sociale, bestaan op diverse terreinen verschillen. Genoemd werd al het verschil in lichaamsgrootte. Dat verschil brengt met zich mee dat kleine bijtjes zich kunnen voldrinken aan bloemen met een kleine hoeveelheid nectar, terwijl grote bijen die bloemen juist links laten liggen. Het vliegen kost een grote bij veel meer energie en het is de economie van kosten en baten die hier doorslaggevend is (Heinrich 1979). Maar groot zijn heeft ook z'n voordelen: grote bijen vliegen vaak over grotere afstanden vanaf het nest naar voedselbronnen dan kleine bijen, mits het zeer rijkdragende bronnen zijn. Er zijn ook belangrijke verschillen in de lengte van de tong ten opzichte van het lichaam: met een relatief lange tong kan een bij dieper in de bloem reiken, een aanpassing dus aan trechtervormige, nauwe bloemen. Maar op vlakke bloemen zit de lange tong eerder in de weg. Tonglengteverschillen bij bijen van dezelfde afmeting leiden dus al gauw tot verschillen in voorkeuren voor plantensoorten in een biotoop (Ranta & Lundberg 1980).

Ook in het gedrag zijn er verschillen. Zo zijn er onder de bijen belangrijke verschillen in de manier waarop stuifmeel wordt geoogst en getransporteerd (Zie Westrich, 1989). Vrijwel alle bijen hebben een sterk behaard borststuk en deze haren hebben de merkwaardigheid dat ze vertakt zijn. Die haardos vangt de loskomende stuifmeelkorrels op wanneer de bij ze van de meeldraden haalt. Onbehaarde bijen, zoals de soorten van het geslacht *Hylaeus*, transporteren het stuifmeel in hun maag. Behaarde bijen hebben een speciaal verzamelapparaat, zoals korfjes aan de poten of borstels aan de buikzijde, waarin het stuifmeel naar het nest wordt getransporteerd. Bij de meeste



3. Uit iedere nestopening van de eikenzandbij, *Andrena ferox* Smith, kunnen tientallen wijfjes naar buiten komen om te fourageren. De soort heeft in de grond een samengesteld nest met een sterk vertakt gangenstelsel, waaraan de broedcellen zich bevinden. De aard van de samenlevingsvorm is onbekend: heeft ieder vrouwtje daarbinnen een eigen territorium waar ze haar voortplanting kan realiseren, of zijn er dominante vrouwtjes die parasiteren op de activiteiten van andere vrouwtjes? Foto: Tim Faasen

3. From each nest opening of *Andrena ferox* Smith tens of females may emerge to forage. The bee has in the soil a complex nest consisting of branching tunnels with neighbouring brood cells. So far the nature of this living together remains unknown: does each female have her own territory where she will be able to realise her own reproduction, or are there dominant females among them that parasitize on the activities of the other females?

soorten planten splijten de helmhokken in de lengte open wanneer het stuifmeel rijp is. Bij andere planten komt er aan het uiteinde van de helmhok een ronde opening en het stuifmeel komt pas vrij wanneer de helmhok wordt geschud. Sommige soorten bijen verstaan de kunst van het schudden: door het borststuk met behulp van de vliegspieren te laten trillen schudden ze het stuifmeel uit het kokertje. Het is de reden waarom aardhommels in de tomatenkassen zulke goede bestuivers zijn in vergelijking met de honingbijen, die de kunst van dit vibreren niet beheersen.

Stuifmeel dient als eiwitbron voor de larve en de kwaliteit van stuifmeel is dan ook van groot belang. Nu verschillen plantensoorten onderling sterk in het gehalte aan eiwit van een stuifmeelkorrel en ook in de samenstelling van dat eiwit, dat wil zeggen uit welke aminozuren het is opgebouwd (Stanley & Linskens 1974). Bij het maken van het bijenbrood in een broedcel kan een wijfje waarschijnlijk alleen meten hoeveel ze heeft verzameld, de voedingswaarde zal haar onbekend blijven. Mogelijk is het eiwitgehalte en de aminozuursamenstelling een reden waarom er zoveel solitaire bijen zijn die zich specialiseerd hebben op een enkele of enige zeer verwante plantensoorten. Ze worden oligolectisch genoemd, ter onderscheiding van de polylectische soorten waarbij een veel grotere lijst planten op het menu voor de larven staat. Oligolectie brengt stabiliteit met zich mee. Maar het betekent ook, dat zulke soorten slechts kunnen voorkomen daar waar hun voedselplant is te vinden. Bovendien moeten ze hun hele levenscyclus afstemmen op de periode waarin de voedselplant bloeit (figuur 4-5). Je kunt ze dan ook maar gedurende enkele weken per jaar zien vliegen, de rest van het jaar zitten ze, als prepop of jonge adult, in het nest verscholen. Polylectische soorten, omdat ze generalist zijn en veel minder afhankelijk van de bloeiperiode en de mate van aanwezigheid van één soort voedselplant, kunnen over een langere periode fourageren. Dat geeft ze de mogelijkheid om verschillende generaties per seizoen te hebben. Bij sociale soorten kan het wijfje het lange seizoen gebruiken om meerdere broedsels achter elkaar te produceren, waarbij het eerste broedsel, van louter wijfjes, haar helpt bij het grotere tweede broedsel.

De vrouwtjes uit dat eerste broedsel leggen doorgaans geen eieren. Maar bij sommige soorten doen ze dat wel en produceren zij de mannetjes van het tweede broedsel. Vrouwtjes uit het tweede broedsel paren met deze mannetjes, overwinteren en stichten het volgende jaar de nieuwe nesten.

Al een aantal jaren geleden deed ik mee aan een project van de botanische tuin in Utrecht, waar de hoogste klassen van lagere scholen op werkbezoek kwamen. Eén van de projecten was kinderen in een hoekje van de tuin te laten registreren welke insecten de bloemen van de verschillende plantensoorten bezochten. We lieten ze eerst kennismaken met de verschillende hommelsorten, die door de kleurtekening goed waren te onderscheiden, en vervolgens met de honingbijen en een groefbijsoort. Daarna lieten we de kinderen per bloemsoort noteren door welke bijensoorten ze bezocht werden. In enkele uren namen deze kinderen de grote verschillen waar tussen deze bijen in hun bloemvoorkeuren, ja ze zagen dat van bepaalde hommelsorten de kleine exemplaren een bepaalde plant wel bezochten, terwijl de grotere exemplaren er niet op voorkwamen.

Concurrentie binnen een soort

Al die veelvormigheid en soortdifferentiatie heeft te maken met de rol van onderlinge concurrentie in hun evolutie, bij zowel de planten als bij hun bestuivers. De grootste concurrentie ondervinden ze van soortgenoten, die hebben immers exact dezelfde eisen voor wat betreft de omstandigheden om te groeien en zich voort te planten. Is de concurrentie onder de exemplaren van een bijensoort in een bepaald gebiedje groot, dan resulteert dit in een vermindering van het gemiddelde aantal nakomelingen dat zij zullen produceren. Het is in dat licht interessant dat er zoveel genera zijn van koekoeksbijen: dit zijn soorten die gebruik maken van het nest en de broedcellen van een andere bijensoort. De larve van de koekoeksbij gebruikt het voedsel dat bestemd was voor de gastheerlarve. Van de in ons land gevonden soorten bijen is rondweg zo'n 30% parasiet (Peeters et al. 1999)! Doorgaans parasiteren zij op nauw verwante bijensoorten. Dit kan een aanwijzing zijn dat de concurrentie



4. De vroege zandbij, *Andrena praecox* (Scopoli) nestelt in zandige grond. Het is een oligolectische soort die is gespecialiseerd in het verzamelen van nectar en stuifmeel van de verschillende soorten wilgen. Je kunt deze bijen dan ook alleen in het vroege voorjaar aantreffen. Foto: Tim Faasen

4. *Andrena praecox* (Scopoli) nests in the soil. It is an oligolectic species specialized in the collection of nectar and pollen from willow species. Consequently, the bee can only be seen during early Spring.

tussen soortgenoten heeft geleid tot het ontstaan van een gastheersoort en een parasiet.

Naast concurrentie om het larvevoedsel speelt ook de overname van het nest een rol. Het graven van een lange tunnel om onderin broedcellen te maken is een zware klus. Als gevolg van die werkzaamheden kunnen we bij veel bijen duidelijke slijtage aan de kaken waarnemen, in een mate die doet veronderstellen dat ze niet een tweede nest zouden kunnen maken. Een nest is voor zulke soorten een heel waardevol bezit. Van de vele te noemen voorbeelden van de waarde van het nest kies ik het volgende: Bij in de natuur aangetroffen hommelnesten, die worden begonnen door een solitaire koningin, kunnen we nogal eens de lijken vinden van andere koninginnen van dezelfde soort. Dit hoeft niet te duiden op een groot gebrek aan geschikte plekken om een nest te beginnen, het kan zeer wel gaan om de meerwaarde van een nest waarin al flink wat energie werd geïnvesteerd. In het hommelnest ontstaan als eerste jonge werksters, die de koningin helpen het nest te laten uitgroeien, waarna later in de broedcyclus van de kolonie uit de vrouwelijke eitjes koninginnen gaan ontstaan en dan is het ook de tijd dat de eitjes voor de mannetjes worden gelegd. Het kan dus heel lucratief zijn om van een soortgenoot, in de beginfase van de ontwikkeling van het nest, te proberen dit over te nemen. In het verlengde daarvan lijkt het ontstaan van een koekoekshommelsoort, op een evolutionaire tijdschaal, dan om de hoek te liggen.

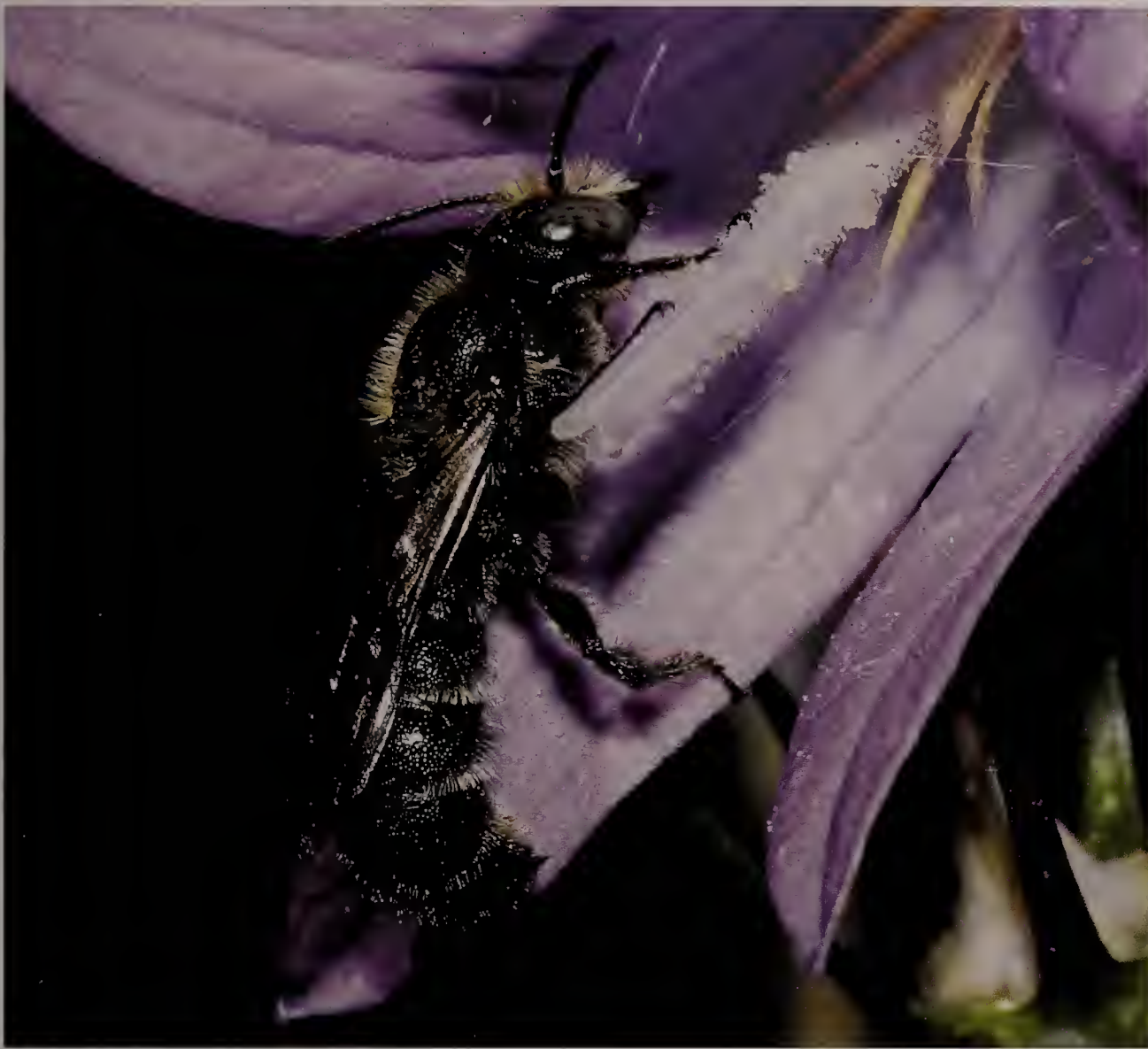
Achteruitgang van soorten en aantallen

De urgentie onze in de natuur voorkomende bijensoorten te beschermen, staat sterk in de aandacht. Inderdaad gaan veel van

onze wilde bijen sterk in aantal achteruit en sommige soorten werden al decennia lang niet meer gezien. Dat heeft in de eerste plaats te maken met de versobering van onze flora, zowel in soortenrijkdom als in arealen van voorkomen. Met name oligolectische soorten zijn uitermate kwetsbaar. Van de ooit rijke, natuurlijke flora van wegbermen, dijken en uiterwaarden is weinig overgebleven. Wanneer een waterschap of een gemeente de voedselplanten wegmaait voordat de bijbehorende bijensoort het broedseizoen heeft voltooid, zal die bijensoort daar sterk nadelige effecten van ondervinden en mogelijk lokaal uitsterven. En dat geldt vaak ook wanneer via uitgestrooide zaadmengsels in bloemrijke bermen en akkers wordt voorzien, want de drachtplanten voor de meest kwetsbare soorten zitten daar over het algemeen niet in. De meer algemene, meest polylectische soorten daarentegen, kunnen wel profiteren van dit artificiële bloemenaanbod.

Daarnaast speelt hier de overgang van kleinschalig, handmatig onderhoud naar grootschalig mechanisch onderhoud een belangrijke rol. Vroeger ontstond door dat menselijk ingrijpen een zeer fijnmazig mozaïek in de vegetatie, waarbij bloembezoekers een klein eindje verderop hun voedselplanten konden aantreffen. Tegenwoordig worden grote oppervlaktes tegelijkertijd onder handen genomen. Dieren die in dat gebied nestgebonden zijn, kunnen daardoor afgesneden zijn geraakt van hun voedsel. De nog niet aan het nest gebonden individuen zullen moeten migreren, met mogelijk een kans in een nog wel adequaat milieu te arriveren.

Ook in beschermde gebieden eist grootschaligheid zijn tol: grote oppervlaktes griendcultuur worden in hetzelfde jaar teruggezet, waardoor er een jaar zonder wilgenbloei volgt.



5. De grote klokjesbij, *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier), nestelt in al bestaande holtes in stengels, zoals in het riet van daken. Deze bij is oligolectisch en vliegt uitsluitend op de verschillende soorten van het geslacht *Campanula*, oftewel klokjes. Omdat *Campanula*-soorten vaak in tuinen zijn te vinden, werd de grote klokjesbij een bij van de bebouwde kom. De foto toont een mannetje. Foto: Pieter van Breugel

5. *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier) makes its nest in pre-existing cavities in stems, such as in the reeds of thatched roofs. This bee is oligolectic and forages exclusively on the several *Campanula* species. Because *Campanula* species can frequently be found in gardens, this bee became a species of human habitations. A male is shown here.

Dit is funest voor menige insectensoort, die wellicht lokaal uitsterft. Met rupsbandvoertuigen worden bomen verwijderd, ze worden met zware vrachtwagens getransporteerd. Soortgelijke machines worden ingezet om grond te verplaatsen. Wat gebeurt er met nesten van grondnestelende insecten wanneer er met zulk materieel overheen wordt gereden? Vanzelfsprekend zullen de gangen van het nest zo stevig worden aangedrukt dat de onderin aanwezige insecten het oppervlak nooit meer zullen bereiken.

Concurrentie tussen soorten

Als evolutionaire oorzaak van de grote diversiteit onder planten zowel als onder de bijen wordt de rol van de concurrentie gezien. Op die manier ontstonden de afzonderlijke niches en de specifieke relaties. Daarmee werd op de evolutionaire tijdschaal die concurrentie uit de weg gegaan. Kunnen we op de tijdschaal van alledag nog iets van die concurrentie terug zien?

Natuurlijk is er een overlap in het bloembezoek van de verschillende bijensoorten. Verschillen in bouw en lichaamsgrootte onder de bijen maken dat bepaalde bloemen voor bepaalde bijen niet toegankelijk zijn en andere juist wel. Maar afgezien van dit soort specialisaties zullen alle soorten bijen een plantensoort met grote hoeveelheden nectar verkiezen boven soorten met geringe hoeveelheden. Zij moeten dat totaalaanbod in het terrein eerst inventariseren om zo'n keuze te kunnen maken voor een bepaalde plantensoort. Dat vereist, naast aangeboren voorkeuren, een goed leervermogen: welke plantensoort levert het meeste op? Maar door het bloembezoek daalt het nectaraanbod van de uitverkoren plantensoort gedurende de dag. Wanneer de grote hoeveelheid nectar die 's nachts werd uitgescheiden al van een groot percentage bloemen is geoogst, is deze vermindering in de gemiddelde opbrengst per bloem voor een grote bijensoort aanleiding om uit te wijken naar een andere plantensoort. Voor een kleinere bijensoort daarentegen,

met een kleiner maagje, is de productie van nectar sedert het moment dat de nachtvoorraad werd weggehaald nog voldoende belonend om op deze plantensoort te blijven vliegen. Zo ontstaan er voor het bezoeken van één plantensoort toch verschillen in de niches van twee soorten bijen. Voor gegevens over overlap in het bloembezoek kan met te rade gaan bij Westrich (1989), voor een meer theoretische onderbouwing bij Heinrich (1979) en bij De Jong & Klinkhamer (2005).

Welke criteria moeten we aanleggen om te kunnen besluiten dat de aanwezigheid van de ene soort nadelig is voor de ander? Het samen voorkomen op één bepaalde plantensoort is daarvoor lang niet genoeg. Ook wanneer daar op een bepaald moment geen stuifmeel of nectar meer van kan worden verzameld, omdat alles al is geoogst, wil dit niet zeggen dat de soorten schade ondervinden van elkaars aanwezigheid. Wanneer het twee polylectische soorten betreft, is er waarschijnlijk maar een gedeeltelijke overlap in de door deze soorten bezochte plantensoorten. Komen ze in zo'n situatie tekort? Al die bijen maken gebruik van de enorme hoeveelheid zuurstof die in de lucht aanwezig is, van concurrentie om zuurstof zullen we dan ook niet kunnen spreken. Bij een overlap in het bloembezoek kunnen we wel spreken van enige concurrentie, maar is dat schadelijk voor de ene of de andere soort? Mogelijk heeft zo'n soort dan wat meer tijd nodig om het broedsel te voltooien, maar is de tijd een beperkende factor voor hun broedsucces? Er is pas echt sprake van schade door concurrentie, wanneer de aanwezigheid van de ene soort nadelig uitwerkt op de voortplanting van de ander. De onderlinge concurrentie om voedsel van soorten waarvoor een uitwijkmogelijkheid aanwezig is, leidt dus niet noodzakelijkerwijs tot achteruitgang van onze bijenfauna. Het probleem bij deze discussies is dat de invloed van een soort op de voortplanting van een andere zo moeilijk is vast te stellen. Om concurrentie als (mede)oorzaak van die achteruitgang te kunnen vaststellen moet je over een aantal jaren en voor een groot aantal nesten van de te bestuderen soort het

Kader 1

De honingbij, *Apis mellifera* Linnaeus, als concurrerende soort

De aanwezigheid van bijenkasten met honingbijen in een beschermd gebied, al dan niet tijdelijk daar geplaatst door imkers om er honing te winnen, wordt vaak gezien als bedreiging van onze natuurlijke bijenfauna (zie ook Van der Spek dit nummer). Het veel zien van honingbijen op bepaalde bloemen (figuur 6) kan tot de voorbarige conclusie leiden dat honingbijen het voedsel wegkopen voor de bijzondere bijen die we zo graag zouden tegenkomen.

Honingbijen leven in grote kolonies. In tegenstelling tot bijvoorbeeld hommels hebben zij een communicatiesysteem, de bekende bijendansen, waarmee voedselbronnen aan nestgenoten kenbaar worden gemaakt (Lindauer 1961). Maar een heel klein deel van de fourageerbijen is, in de wijde omgeving van de bijenkast, inventariserend op zoek naar de mogelijkheden het voedsel te verzamelen. Dat is economisch; deden de bijen van een kolonie het allemaal op eigen houtje, dan zouden ze in hoge mate elkaars concurrenten zijn. Die weinige speurbijen van een kolonie zijn op zoek naar drachtbronnen waar een groot aantal fourageerbijen van kan oogsten. De danscommunicatie in het volk leidt er dan ook toe dat relatief onbetekenende drachtbronnen snel uit beeld raken. De kolonie honingbijen moet het hebben van massadracht: bloeiende bomen, grotere gebieden waar een dominante plantensoort in bloei is. Denk aan koolzaadakkers, fruitboomgaarden, lindenlanen, klaverweiden, heidevelden, etc. Dat zijn zulke enorme aantallen bloemen, dat de kleine aantallen wilde bijen die er ook op fourageren er altijd hun voedsel zullen kunnen vinden.

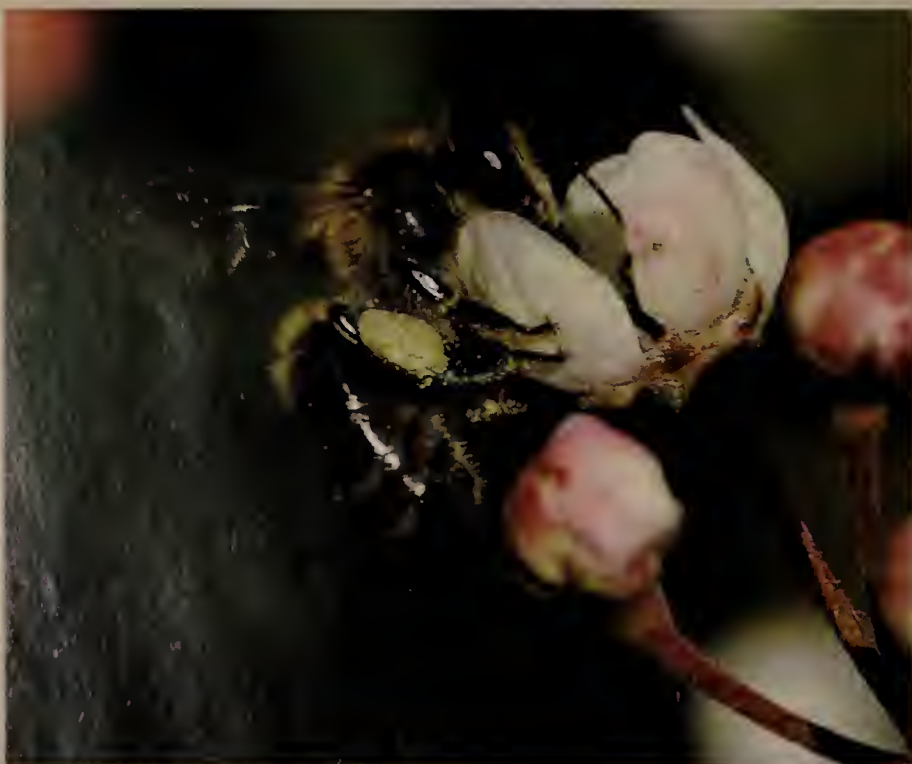
Een kolonie honingbijen verzamelt het voedsel uit een groot gebied. Zonodig vliegen ze afstanden van vijf of zes km heen en weer, wat betekent dat in potentie een gebied van 75-100 km² kan worden bestreken. Bij het oogsten van nectar moet er dan zoveel aan suikers worden meegenomen dat maar een deel ervan wordt verbruikt tijdens de terugvlucht. Voor het verzamelen van stuifmeel wordt een veel kleiner gebied bezocht, omdat de honingmaag dan bij vertrek uit de kast de energie moet bevatten voor zowel de heen- als de terugvlucht.

In onze streken nestelde de honingbij van oorsprong in holle bomen. Al rond de jaartelling werd door de mens de honing

gewonnen. Bij Bremerhaven werd bij het afgraven van een terp een van wilgentenen gevlochten bijenkorf gevonden. Daardoor weten we dat bijenteelt in dit deel van Europa tenminste 2000 jaar oud is. Tegenwoordig leven hier geen bijen meer in het wild. Zonder de hulp van de imkers zou deze soort hier allang uitgestorven zijn!

In Latijns-Amerika is er een grootschalig en ongewild experiment geweest. Na de introductie in zuidelijk Brazilië in 1956 en de daarop volgende ontsnapping van zwermen van afrikaanse honingbijen, *Apis mellifera scutellata* (Lepelletier), was er de vrees dat deze lokaal nieuwe bijensoort, die zich in rap tempo heeft verspreid over grote delen van Zuid- en Midden-Amerika en in 1990 ook de zuidelijke staten van de V.S. heeft bereikt, andere bijensoorten zou uitroeien. Om dat te documenteren werden in bepaalde regio's gegevens over de bijenfauna's, inclusief het bloembezoek, van voor en na de aankomst van de geafrikaniseerde honingbij vergeleken. Het bleek dat er van verdwijnen van soorten geen sprake was, wel werd een verandering in de frequentie waarmee bepaalde drachtplanten door sommige bijen werden bezocht waargenomen. De polylectische natuur van deze soorten maakte zulk een verschuiving mogelijk. Concurrentie om nestplaatsen tussen geafrikaniseerde honingbijen en in boomholten levende kolonies van angelloze bijen kreeg bijzondere aandacht, maar ook hier bleek geen verdringing plaats te vinden. Honingbijen en angelloze bijen stellen geheel andere eisen en beschikken over sterk verschillende mechanismen voor de klimaatregeling in het nest, waardoor een holte, al bewoond door een kolonie van een angelloze bijensoort, voor honingbijen ongeschikt is geworden. Een ander belangrijk verschil is dat een kolonie honingbijen, wanneer een nestholte overvol is geworden, gaat zwermen en pas daarna gaat de zwerm op zoek naar een geschikte nieuwe nestgelegenheid, terwijl de angelloze bijen eerst een nieuwe nestplaats zoeken en pas nadat deze is gevonden, de oude kolonie geleidelijk aan splitsen. Is er geen geschikte nestplaats, dan verkommert de zwerm van de honingbij, terwijl de angelloze bijen een periode inlassen met massale productie van mannetjes inplaats van werksters. Wanneer deze mannetjes dan het nest hebben verlaten, op zoek naar een zeldzame, nog te bevruchten koningin, is er weer voldoende ruimte in het nest.

Kortom: we weten over het algemeen veel te weinig van de details van de biologie om de uitkomst van een ecologische confrontatie tussen twee soorten te kunnen voorspellen. Dat geldt natuurlijk des te meer voor soorten waarvan we veel minder weten dan van honingbijen en angelloze bijen.



6. Een werkster van de honingbij, *Apis mellifera*. Foto: Bram Cornelissen

6. A worker of the honey bee, *Apis mellifera*.

uiteindelijke aantal geconstrueerde broedcellen nagaan, in omstandigheden met en zonder die concurrent. Het hier noodzakelijke wetenschappelijke onderzoek is, op een enkele uitzondering na, nooit ondernomen.

Maar in mijn begrip van de oorzaken van de verarming van onze bijenfauna speelt deze concurrentie om het voedsel onder de verschillende bijensoorten slechts een zeer ondergeschikte rol. Dat geldt ook voor concurrentie die wordt veroorzaakt door de aanwezigheid van bijenkasten met honingbijen. De honing-

bij wordt vaak genoemd als factor in die verarming, maar er ontbreekt een specificatie van de soorten die daardoor worden bedreigd (zie kader 1). De hoofdoorzaak van de achteruitgang van onze inheemse bijen zie ik in de enorme verarming van de wilde flora en daarnaast in de verstoring van de nesten en nestplaatsen. Economische motieven, bij boeren, wegbeheerders en terreinbeheerders, tot in onze natuurreservaten, lijken de realisatie van alle goede voornemens ten aanzien van het behouden van onze ooit rijke natuur in de weg te staan.

Literatuur

Barth FG 1985. Insects and flowers, the biology of a partnership. Princeton University Press.

De Jong T & Klinkhamer T 2005. Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge University Press.

Grimaldi D & Engel MS 2005. Evolution of the insects. Cambridge University Press.

Heinrich B 1979. Bumblebee economics. Harvard University Press.

Iwata K & Sakagami SF 1966. Gigantism and dwarfism in bee eggs in relation to the

mode of life, with notes on the number of ovarioles. Japanese Journal of Ecology 16: 4-16.

Lindauer M 1961. Communication among social bees. Harvard University Press.

Meeuse BJD 1961. The story of pollination. Ronald Press Company.

Michener CD 1974. The social behavior of the bees. Belknap Press, Harvard University Press.

Michener CD 2000. The bees of the world. John Hopkins University Press.

Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voor-

lopige atlas van de Nederlandse bijen.

European Invertebrate Survey - Nederland.

Ranta E & Lundberg H 1980. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. Oikos 35: 298-302.

Stanley RG & Linskens HF 1974. Pollen. Springer Verlag.

Westrich P 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Eugen Ulmer Verlag.

Summary

Diversity and competition among bees

The bees make up a large group of insects that have evolved since the Cretaceous. At present there are perhaps 20.000 species. Their dependency on flowers to obtain food for themselves as well as for their offspring is the evolutionary background for the species diversification in bees. Each species has evolved its own specialty in relation to the similarly large diversification among the Angiosperms. The majority of these bee species build a solitary nest, while less than five percent of the species live in a primitive or a more complex type of colony. The diversity in body size, in the relative tongue length and a number of other morphological characters of bees relates to the degree of foraging efficiency. The differences amongst bees bear upon the costs and profits of adaptations to the diversity of flower shapes and sizes, which themselves are the results of competition amongst flowering plants for binding the pollinator. The pollen of the many flowering plant species differ considerably in protein content as well as in amino acid composition of those proteins. By specializing on a certain plant species a number of bee species have stabilized the nutritional value of the provisioning of their larvae. As a consequence, such oligolectic species had to synchronize their life cycle with that of their food plant, which constitutes a firm reduction in their flexibility. This is in contrast to the polylectic species, which can potentially breed the entire summer season. Competition has played a major role in the evolution of the bees. But, how important is competition on a short term, for existing local populations? Is interspecific competition a major factor in the current decline of our bee fauna? In this paper it is argued that due to the diversification of species most often a local population is able to escape from being damaged. The main cause of the impoverishment is in altered soil use and the changes in the management of fields and nature reserves such as from manual to mechanical maintenance, using heavy equipment. Apart from a lack of finance it is our poor understanding of the complexity of ecosystems that is at the base of the ignorant but inadequate management. It is human activity rather than competition among species that endangers our bees.



Hayo H.W. Velthuis

Klemit 1

5325 KG Wellseind

hhwv@xs4all.nl

Oorzaken van de achteruitgang van wilde bijen in Noordwest-Europa

J.C. (Koos) Biesmeijer

TREFWOORDEN

Bestuiving, insecticiden, klimaatverandering, landgebruik, plant-bestuiver interacties

Entomologische Berichten 72 (1-2): 14-20

Wilde bijen lijken op veel plekken in Europa achteruit te gaan. Wat de oorzaak hiervan is, is slechts gedeeltelijk bekend. In deze bijdrage wordt een overzicht gegeven van de status van de wilde bijen in West-Europa en worden recente resultaten met betrekking tot de mogelijke oorzaken van verandering in de wilde bijen fauna (zowel in talrijkheid als in diversiteit) behandeld. Er zijn vele mogelijke oorzaken maar belangrijk lijken met name: (1) een intensivering van het landgebruik, hetgeen ook leidt tot fragmentatie en degradatie van de meer natuurlijke gebieden, (2) het gebruik van bestrijdingsmiddelen, en (3) klimaatverandering. Al deze factoren kunnen een negatief effect hebben op de bijendiversiteit, en ze versterken elkaar mogelijk ook. Hierna worden kort enkele onderzoeksprojecten geïntroduceerd, waarvan de resultaten de komende jaren onze kennis van wilde bijen in Europa sterk zal vergroten.

Inleiding

Als we de media moeten geloven kunnen we niet leven zonder bijen, zal ons voedsel veel duurder worden zonder bestuivers, en gaan alle bijen dood aan de bijenverdwijnsiekte. Of was het de varroamijt (*Varroa destructor* Anderson & Trueman)? Of zijn het de systemische pesticiden met de mooie naam neonicotinoïden? En dan als 'slagroom op de cake' wordt de, ik meen in Duitsland of Frankrijk, verzonnen quote van Albert Einstein erbij gehaald: 'Als de bijen sterven, heeft de mens nog slechts vier jaar te gaan' (zie ook Koomen dit nummer).

In veel van de berichtgeving is het niet duidelijk of het gaat over de honingbij (*Apis mellifera* Linnaeus), de wilde bijen of beiden. In de discussies over de oorzaken van de achteruitgang lijken meningen de belangrijkste bron van informatie en wordt hooguit incidenteel wetenschappelijk onderzoek aangehaald. In dit artikel zal ik proberen samen te vatten wat we weten van de status van de wilde bijen in Noordwest Europa en van de mogelijke oorzaken van de recente veranderingen.

Gaan de wilde bijen achteruit?

Als met deze vraag bedoeld wordt dat alle wilde bijensoorten achteruit gaan, dan is het antwoord duidelijk: nee! Hetzelfde antwoord zou gegeven worden op de vraag verliezen alle imkers hun honingbijenvolken: nee! Andere bijdragen in dit speciale nummer laten zien dat er ook in Nederland niet alleen maar achteruitgang is (bijv. Smit, Kleijn & Raemakers dit nummer). Er komen zelfs nieuwe soorten bij (zie Schreven et al. 2011a,b) en niet alle hommelseorten gaan achteruit (Kleijn & Raemakers dit nummer).

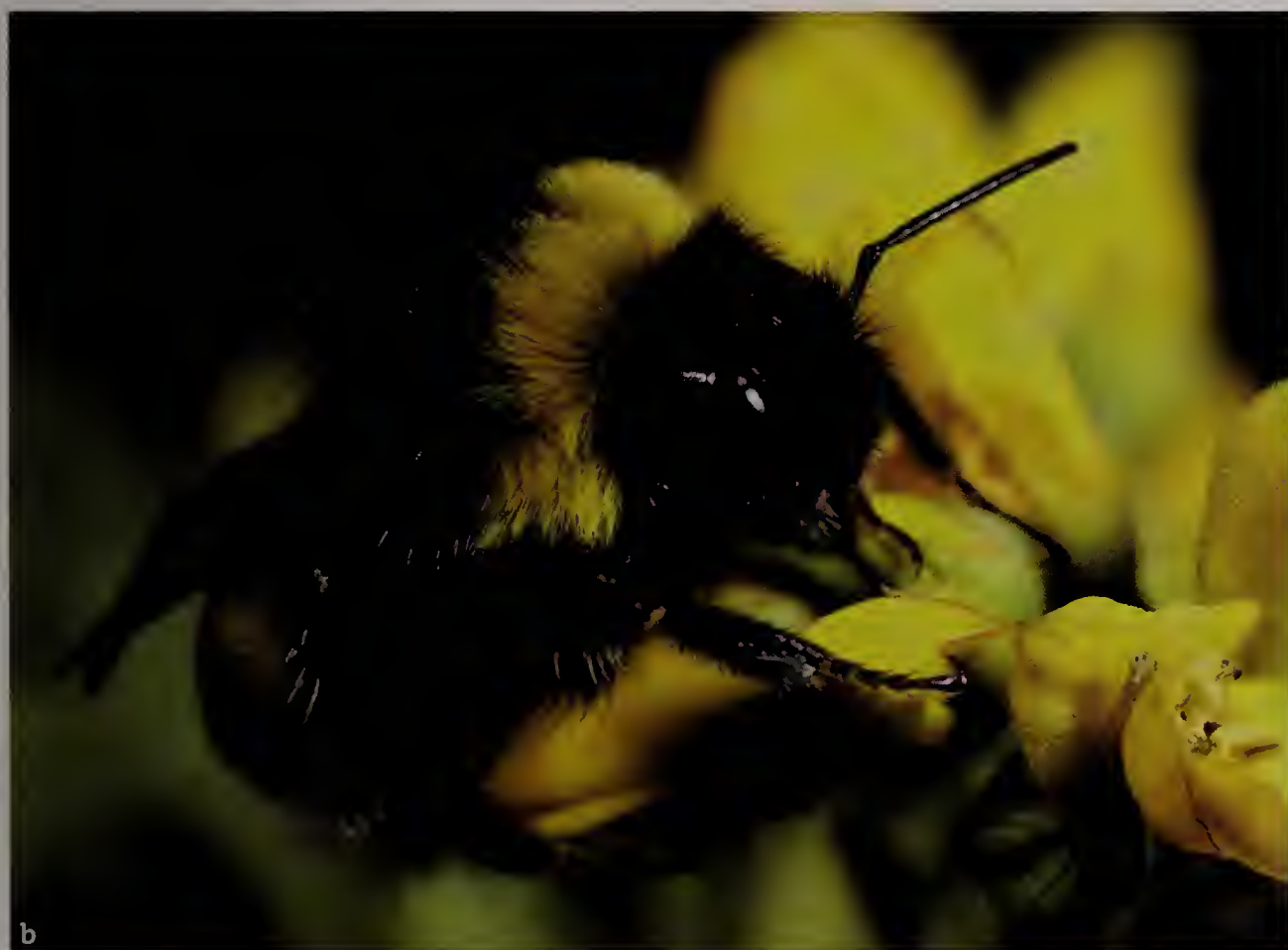
Wat weten we dan wel over veranderingen in de wilde bijenfauna van Noordwest-Europa? Eigenlijk nog steeds niet heel veel (behalve dan via nationale rode lijsten, zie verderop). De reden daarvan is dat voor een goed oordeel over achteruitgang

van de populatie van een soort we tellingen nodig hebben van zowel vroeger als nu, en die zijn er nauwelijks. We weten van vrijwel geen gebied of het aantal rondvliegende bijen van een soort tegenwoordig lager (of hoger) is dan, zeg, 50 jaar geleden. Behalve dan als een soort helemaal uitgestorven is, zoals bijvoorbeeld het geval is voor enkele hommelseorten in verschillende Europese landen. De waddenhommel *Bombus cullumanus* (Kirby), de donkere tuinhommel *B. subterraneus* (Linnaeus) en de Limburgse hommel, *Bombus pomorum* (Panzer) zijn uitgestorven zowel in het Verenigd Koninkrijk als in Nederland. Als een soort nieuw is in een gebied valt dat ook op. Het kan komen door gebiedsuitbreiding, zoals de boomhommel, *Bombus hypnorum* (Linnaeus) (figuur 1), in Groot-Brittannië, ofwel door invoering door mensen, zoals de aardhommel, *Bombus terrestris* Linnaeus (figuur 1), in Japan en Tasmanië.

Het enige voorbeeld tot nu toe waar we de talrijkheid van soorten kunnen vergelijken tussen vroeger en nu vormt een studie aan hommels in rode klavervelden in Denemarken (zie kader 1, Dupont et al. 2011). Voor alle andere soorten en gebieden hebben we geen goede gegevens over de talrijkheid en zijn we afhankelijk van minder complete data (bijv. incidentele records of gepubliceerde soortenlijsten) waarmee indirecte vergelijkingen gemaakt kunnen worden van veranderingen in soortenrijkdom of relatieve frequentie van voorkomen (Biesmeijer et al. 2006, Rasmont et al. 2005). Die studies laten zien dat de bijengemeenschappen steeds meer gedomineerd worden door een kleine groep algemene soorten en dat het aantal soorten bijen dat te vinden is in onze landschappen (in België, Engeland en Nederland tenminste) minder is dan voorheen. Momenteel zijn we bezig deze eerdere studies te verbeteren om een duidelijker beeld te krijgen van de ruimtelijke en temporele aspecten van verandering. De uitkomsten van analyses worden bepaald door de schaal waarop de data beschikbaar zijn en berekend worden. Zo vonden we recent (Keil et al. 2010), met gebruik van



a



b

1. (a) Boomhommel, *Bombus hypnorum* (Linnaeus), en (b) aardhommel, *Bombus terrestris* Linnaeus: twee niet achteruitgaande soorten. Foto's: Tim Faasen
1. (a) *Bombus hypnorum* and (b) *Bombus terrestris*: two species that show no negative trend.

nieuwe methoden, dat de soortenrijkdom aan zweefvliegen in Nederland een wisselend beeld vertoont op landschapschaal met soms toenames en afnames in naburige landschappen en dat op grotere (tot nationale) schaal er een trend is die weinig verschil laat zien. Dit zou kunnen komen doordat de processen van kolonisatie en verdwijnen een mate van asymmetrie vertonen in relatie tot schaal. Het is gemakkelijker voor een nieuwe soort om een land binnen te komen dan om een specifiek landschap binnen dat land te koloniseren. Anderzijds is het moeilijker voor een soort om helemaal uit een land te verdwijnen dan uit een landschap binnen dat land. Verlies van soorten vind je eerder op kleine schaal en kolonisatie van nieuwe soorten vind je eerder terug in de data op nationaal niveau.

Voor andere Europese landen hebben we geen mogelijkheid tot vergelijken met historische gegevens. Wat verschillende landen wel hebben is een (al dan niet officiële) rode lijst van bijen.

Deze nationale lijsten geven aan dat tussen de 30 en 60 procent van de bijensoorten op de lijst thuis horen. Reden om op de lijst te komen is echter niet alleen achteruitgang van populaties of leefgebied. Een groot deel van de soorten staat op de rode lijst omdat ze slechts in een klein gebied in dat land kan worden gevonden. Deze soorten kunnen stabiele populaties hebben, maar om andere redenen niet algemeen zijn, bijvoorbeeld door klimaat, bodemtype en daardoor een beperkte verspreiding van geschikte nestgelegenheden en voedselplanten. In Nederland zijn bijvoorbeeld enkele rode lijstsoorten beperkt tot Zuid-Limburg omdat dit nu eenmaal een unieke combinatie van bodem- en klimaatomstandigheden heeft (figuur 3). Ze zijn logischerwijs beperkt in areaal in Nederland, maar komen soms in groten getale voor in Centraal-Europa en zelfs vlak over de grens (bijv. in de Ardennen of de Eifel). Het aantal soorten op de nationale rode lijsten geeft derhalve niet een inzicht in de achteruitgang van soorten in hun hele verspreidingsgebied.

Ondanks de gaten in onze kennis is het duidelijk dat in sommige Europese landen en in vele landschappen er nu minder bijen en/of minder bijensoorten rondvliegen dan een jaar of 50 geleden. Ook zal de huidige golf aan bijenonderzoek nieuwe methoden en nieuwe historische data opleveren en zullen we een steeds beter beeld krijgen van recente verschuivingen in de wilde bijen in Europa.

Oorzaken van achteruitgang

Er zijn vele mogelijke oorzaken van verschuivingen in de soortenrijkdom of talrijkheid van bijen (Natural Research Council 2007) en over het algemeen zullen meerdere factoren samenspelen (Tylianakis *et al.* 2008). Het onderzoeken van meerdere factoren tegelijk is echter zeer gecompliceerd, vooral omdat er niet genoeg ruimte is voor experimenteel werk op landschapsschaal en omdat sommige factoren, zoals klimaatverandering, op te grote ruimtelijke schalen en over te lange tijd plaatsvinden. Er is wel steeds meer inzicht in de invloed van individuele factoren op bijenpopulaties en gemeenschappen en dat wordt hieronder samengevat.

Landgebruik: fragmentatie, degradatie, intensivering

Het verlies van habitat voor nestelen of foerageren wordt over het algemeen gezien als een van de belangrijkste oorzaken voor verschuivingen en achteruitgang van wilde bijen (Brown & Paxton 2009). Een meta-analyse van 54 studies over de hele wereld gaf aan dat fragmentatie en verlies van habitat de enige factor is die consequent een negatief effect heeft op bijen aantallen en soorten (Winfrey *et al.* 2009). Dit gold echter slechts voor landschappen waar weinig natuurlijke vegetatie over was. In landschappen onderhevig aan weinig verandering lijkt er een gelijke tendens, maar waren deze effecten niet significant. Vergelijkbare resultaten vinden we als we kijken naar de bijendiversiteit in relatie tot natuurlijk habitat. Er is een negatieve trend waar te nemen, met andere woorden de rijkdom aan bijen(soorten) neemt af naarmate je verder van natuurlijk habitat verwijderd bent (Garibaldi *et al.* 2011). Tevens neemt de variatie in tijd en ruimte sterk toe met toenemende afstand. Kortom je weet wat je hebt vlak bij natuurlijke vegetatie (redelijk rijke stabiele bijenpopulaties), maar verder af neemt de onvoorspelbaarheid toe en weet je niet welke soorten je nog kunt verwachten. Dit heeft grote gevolgen voor de productie van gewassen die bijenbestuiving nodig hebben. Verder van natuurlijke vegetatie af zijn er minder bijen(soorten), is er daardoor ook minder bloembezoek op gewassen en is de kans op een lagere opbrengst groter (Garibaldi *et al.* 2011).

Verandering in landgebruik is niet altijd negatief. Sommige bijensoorten hebben baat bij urbanisatie of open landbouwgebied en zouden achteruitgaan als er meer bos, de primaire vegetatie in grote delen van Europa, zou zijn. Zo lijkt het logisch dat de 'langtonghommels' die over grote delen van Europa achteruit zijn gegaan mede door het verlies van klavervelden (zie kader 1), ook zeldzaam waren voordat we klaver gebruikten als veevoer en er grote bosgebieden waren. Ook verstedelijking lijkt voor sommige bijensoorten goed uit te werken (zie Cornelissen dit nummer). In stadstuinen bloeien voedselplanten voor een groot deel van het jaar (inclusief vroeg in het voorjaar en laat in de herfst), terwijl nestplaatsen gevonden worden in oude gebouwen (bijv. door metselbijen, *Osmia*) en composthopen (sommige hommelse soorten). Ook is het gebruik van bestrijdingsmiddelen in de stad over het algemeen minder dan in het agrarisch gebied.

Niet alle soorten worden op gelijke wijze beïnvloed door verlies van habitat. Een vergelijking van wilde bijen op semi-natuurlijke graslanden en in kalksteengroeven in Duitsland,

Zweden en Finland (Bommarco *et al.* 2010) laat zien dat grotere habitatelementen meer bijensoorten herbergen, maar dat dit afhangt van lichaamsgrootte en niveau van voedselspecialisatie (generalist: verzamelt stuifmeel van vele plantensoorten; specialist: verzamelt stuifmeel van slechts één of enkele plantensoorten). Kleine generalisten hadden meer last van habitatverlies dan grote generalisten, waarschijnlijk door hun beperktere vliegbereik. Voor specialisten maakte het voor hun respons niet echt uit hoe groot ze waren, misschien doordat ze al niet veel voorkomen (en verschillen daardoor moeilijker detecteerbaar zijn) of omdat hun specifieke dieetkeuze de meest beperkende factor is en niet de grootte van het habitat op zich.

Landgebruik: gebruik van bestrijdingsmiddelen

Bestrijdingsmiddelen worden vaak genoemd als oorzaak van de achteruitgang van insecten in het algemeen en bijen in het bijzonder. Dit is niet zo verwonderlijk want ze zijn deels, de insecticiden, gemaakt om insecten te doden, terwijl anderen, de herbiciden, gemaakt zijn om planten, inclusief bijenplanten, te bestrijden. Onze kennis van het verband tussen het gebruik van deze middelen en bijen is grotendeels afkomstig van de verplichte tests van agrochemische middelen op honingbijen. Er wordt momenteel hard gewerkt (o.a. aan de WUR) aan een beter inzicht in hoe dit vertaald kan worden naar wilde bijen die lang niet altijd sociaal leven (dus toxische stoffen niet transporteren tussen nestgenoten) en vaak veel kleiner zijn dan de honingbij (dus een andere oppervlakte-inhoud verhouding hebben) (Thomson & Hunt 1999). Er zijn slechts enkele studies in Europa die specifiek het effect van insecticiden op wilde bijen onderzoeken. Brittain en collega's (2009) onderzochten in Italië de invloed van fenitrothion, een insecticide dat in wijngaarden gebruikt wordt. Het bleek 150 keer zo toxisch als andere bestrijdingsmiddelen die in deze wijngaarden gebruikt worden en het geeft dus een goed beeld van het effect van de wijnbouwmethoden op de wilde bijen. De resultaten laten duidelijk zien dat er minder bijen zijn in wijngaarden die meer gespreid worden met fenitrothion, vooral bij twee of drie applicaties per seizoen. Tevens zijn er minder bijen in wijngaarden dan in maïsvelden en semi-natuurlijke vegetatie en hebben regio's met meer wijnbouw minder bijensoorten.

Veel aandacht, vooral ook van de media, is er voor een nieuwe generatie insecticiden, de systemische neonicotinoïden. Deze stoffen, waaronder imidacloprid (ook wel gaucho genoemd) en clothianidin vallen, zijn in erg lage dosering al dodelijk voor bijen bij direct contact. Grote slachtingen onder honingbijen in Duitsland en Frankrijk zijn, door bijenhouders, toegeschreven aan dit insecticide. Afgezien van gevallen waar een verkeerde (te hoge) dosis werd toegepast, is het aantonen hiervan echter niet eenvoudig. Een recente meta-analyse van alle gepubliceerde resultaten door Cresswell (2010) laat zien dat een dosis vergelijkbaar met wat een foeragerende bij in het veld tegen komt weliswaar niet of zelden dodelijk is, maar dat het de foerageercapaciteit of de levensduur van de bijen aanzienlijk kan verkorten. Meer onderzoek is nodig om duidelijkheid te krijgen over het indirecte effect.

Klimaatverandering

Als we proberen te voorspellen hoe de soortenrijkdom aan bijen in Europa of delen daarvan zal veranderen, komt al snel naar voren dat voor Noord- en Centraal-Europa een warmer klimaat het in principe mogelijk zou moeten maken voor allerlei zuidelijke soorten om zich naar het noorden uit te breiden. We zien dit al gebeuren, bijvoorbeeld bij de boomhommel in Groot-Brittannië. Na eerder enkele malen incidenteel gezien

Hommels in rode klavervelden

Tot aan het midden van de 20e eeuw was rode klaver (*Trifolium pratense*, figuur 2) een belangrijk gewas in Noord- en West-Europa. Klaver was een belangrijk voedingsgewas voor paarden en koeien, tegelijk verbeterde de klaver, door de stikstofbindende functie, de bodemkwaliteit. Dupont en collega's (2011) kwamen op het spoor van zeer gedetailleerde gegevens over het voorkomen van hommels in klavervelden in Denemarken. Rode klaver is afhankelijk van kruisbestuiving door bijen en om de productie van klaverzaad te verbeteren gaf de Koninklijke Academie van Wetenschappen van Denemarken in 1930 een subsidie aan O.S. Skovgaard om het belang van hommels in klaverbestuiving te onderzoeken. Hij schreef zijn methoden, resultaten en ruwe data nauwkeurig op zodat Dupont het recent vrij precies kon herhalen op dezelfde locaties en dus een idee kon krijgen van de veranderingen in soortenrijkdom en talrijkheid van hommels in Deense klavervelden.

De resultaten beschrijven voor de eerste keer dat 'langtonghommels' sterk zijn achteruitgang in aantallen terwijl vijf van deze soorten zelfs helemaal verdwenen zijn uit de klavervelden in de 80 jaar sinds Skovgaard's studie. Dit geldt zelfs voor de eerder vrij algemene grote gele hommelmel, *Bombus distinguendus* Morawitz, die tegenwoordig niet meer voorkomt in klavervelden. Hommels met kortere tongen (die minder goede bestuivers zijn van rode klaver en vaak nectar roven zonder te bestuiven) komen nog steeds in vergelijkbare aantallen voor. De akkerhommel, *Bombus pascuorum* Scopoli, is zelfs toegenomen in deze tijd.

De auteurs vermoeden dat de achteruitgang in klavervelden representatief is voor regionale patronen in hommeldiversiteit en talrijkheid omdat rode klaver voor vrijwel alle hommelsoorten een (redelijk) attractieve voedselbron is. Deze hypothese werd eerder door Rasmont et al. (zie referenties in 2005) genoemd, maar kon toen niet met harde gegevens gestaafd worden. Als we nu verschillende mogelijke oorzaken voor deze achteruitgang vergelijken dan is het patroon (sommige soorten verdwijnen anderen handhaven zich) niet te verklaren uit de algehele verslechtering van de leefomgeving (bijv. door insecticiden, invasieve planten of ziektes), maar lijkt de hypothese te ondersteunen dat de sterke vermindering van het voedselaanbod (in dit geval vooral voor langtonghommels) een belangrijke oorzaak kan zijn. Een recente studie uit Zweden vertoont een vergelijkbare trend in klavervelden (Bommarco et al. 2011).

te zijn op de Britse eilanden, is de soort sinds 2001 aan een werkelijke opmars begonnen. Vanuit het zuiden is de boomhommel nu in het grootste deel van Engeland en in grote delen van Wales reeds te vinden en zal binnen enkele jaren ook Schotland deels bevolkt worden (voor een vindplaatsenkaart zie: www.bwars.com). Ook in Nederland zullen we steeds meer zuidelijke soorten kunnen waarnemen, zoals ook al bij andere insectengroepen het geval is (bijv. kevers, wespen en libellen).

Als we naar individuele soorten kijken is het beeld anders. Vele soorten die in Europa een beperkt areaal hebben, bijvoorbeeld beperkt zijn tot het Iberisch Schiereiland, zullen aan de zuidkant van hun areaal achteruitgaan, maar zullen waarschijnlijk niet kunnen profiteren van het betere klimaat in het noorden, door geografische barrières, zoals gebergten of water



2. Rode klaver was vroeger een belangrijk gewas en bevorderde de aanwezigheid van hommels. Foto: Jinze Noordijk
2. Red clover used to be an important crop in The Netherlands and provided nectar for many bumblebees.

Deze studies geven ook het belang van historische gegevens en studies aan voor een goede inschatting van recente veranderingen in soortenrijkdom of talrijkheid van bijen. De collecties van NCB Naturalis zijn bijvoorbeeld ook aangewend voor vergelijkbaar onderzoek en zijn zelfs al gebruikt om het dieet van hommels te achterhalen door stuifmeelkorrels van hommellijven op naam te brengen (Kleijn & Raemakers 2008 en dit nummer).

(bijv. in Ierland of Schotland). Er zijn ook nog soorten die een groot deel van hun areaal aan zee hebben liggen en wellicht bedreigd worden door het stijgen van de zeespiegel. Een voorbeeld zijn de schorzijdebij, *Colletes halophilus* Verhoeff, en zijn nog zeldzamere broedparasiet de schorviltbij, *Epeolus tarsalis* Morawitz, die voornamelijk op zeeaster (*Aster tripolium*) foerageren en afhankelijk zijn van schorren in Nederland, België, Noord-Frankrijk en Engeland.

Het grootste effect van klimaatverandering is waarschijnlijk verschil in response tussen bijen en hun voedselplanten (Hegland et al. 2009). Dit kan leiden tot minder overlap in ruimtelijke verspreiding ofwel in fenologie, de timing van activiteit in het seizoen. Dit is vooral een probleem voor specialisten, bijvoorbeeld bijen die zich beperken tot één of enkele planten voor het



a



b

3. Twee soorten van de Nederlandse rode lijst die voornamelijk in Zuid-Limburg voorkomen: (a) de donkere klokjeszandbij, *Andrena pandellei* Pérez, en (b) de stipmaskerbij, *Hylaeus styriacus* Förster. Foto's Tim Faasen

3. Two species of the Dutch red list that mainly occur in Zuid-Limburg: (a) *Andrena pandellei* Pérez and (b) *Hylaeus styriacus* Förster.

verzamelen van stuifmeel of olie. Een 'mismatch' in ruimte of tijd kan snel leiden tot voedseltekort. Voor de meeste soorten zal dit minder een probleem zijn. Echter, in het voorjaar kan een één of twee weken vervroegde start van de activiteit, bijvoorbeeld voor hommelsoninginnen waarvoor bodemtemperatuur waarschijnlijk bepalend is voor het uit de grond komen, betekenen dat er geen of weinig planten in bloei staan, vooral als die planten hun activiteit laten bepalen door daglengte en niet temperatuur.

En dan is er nog....

Een groot aantal andere factoren wordt incidenteel genoemd als mogelijke oorzaak en zou in enkele gevallen en op kleine schaal inderdaad een rol kunnen spelen. De meeste bijenonderzoekers worden de laatste jaren, net als ik, regelmatig gebeld

door mensen die de oorzaak weten voor het verdwijnen van de bijen. Mobiele telefoons en hoogspanningslijnen lijken favoriet, maar space invaders, genetisch gemanipuleerde planten en goddelijke toorn prikken ook op deze lijst. Andere factoren zijn wel wetenschappelijk onderzocht en zijn potentieel van invloed op bijen, bestuivers of bestuiving. Zo zorgen invasieve plantensoorten regelmatig voor een verandering in bestuivers (doordat ze slechts voor enkele soorten stuifmeel of nectar toegankelijk maken) en in bestuiving. De response is echter complex en schaalafhankelijk. De aanwezigheid van reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*, figuur 4), een grootproducent van nectar en stuifmeel, kan bijvoorbeeld voor grotere populaties hommels zorgen op landschapsschaal (dat is dan weer positief voor bestuiving van andere flora), maar planten die naast de reuzenbalsemien staan zullen minder bestoven worden doordat de bestuivers weggevoerd worden. Dit geldt voor hommels die



4. De exoot reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*) is een grootproducent van nectar en stuifmeel. Foto: Jinze Noordijk
4. The exotic plant *Impatiens glandulifera* produces an enormous amount of nectar and pollen.

de balsemien bezoeken, terwijl andere bijen vooral nadeel zullen hebben omdat er minder plek is voor lokale flora. Men is er nog niet over uit wat de regelmatigheden zijn in de effecten van deze invasie van plant-bestuiver netwerken.

Interacties tussen factoren

Zoals ik al eerder aangaf is het onwaarschijnlijk dat een enkele factor verantwoordelijk is voor alle veranderingen. Zelfs de achteruitgang van de honingbij in de Verenigde Staten, vaak aangeduid als 'colony collapse disorder' of de bijenverdwijnsiekte, heeft niet een enkele oorzaak (Potts *et al.* 2010). Het aantonen van een direct verband tussen meerdere factoren en veranderingen in de wilde bijen is echter vrijwel onmogelijk, behalve voor factoren die op kleine schaal gemanipuleerd kunnen worden zoals insecticidegebruik en voedselplantenrijkdom. Er zijn enkele onderzoekers die hebben geprobeerd een idee te vormen van de effecten van meerdere factoren op bijen. Schweiger heeft bijvoorbeeld met een lange lijst collega's (Schweiger *et al.* 2010) geprobeerd een overzicht te geven van hoe klimaatverandering en invasieve soorten samen de interactie tussen bestuivers en planten zouden kunnen veranderen. Ze concluderen dat die interacties zeer complex zijn en vaak moeilijk te voorspellen. Klimaatverandering kan bijvoorbeeld verspreiding van invasieve plantensoorten bevorderen. Indien die planten extra nectar en stuifmeel leveren voor bijen kunnen ze andere negatieve effecten van klimaatverandering, zoals vermindering van synchronisatie met voedselplanten, compenseren. Indien echter grassen of andere voor bijen minder goede voedselplanten profiteren van klimaatverandering zal dat eerder negatieve effecten hebben op bijen en bestuiving van lokale flora. In de meeste gevallen zullen alleen generalisten, bijen met een breed dieet of planten met een algemeen bestuivingsyndroom, profiteren en zullen specialistische bijensoorten en planten er de dupe van worden.

Over vier jaar weten we meer!

Sinds Ghazoul (2005) zich terecht kritisch uitliet over het gebrek aan bewijs voor de achteruitgang van bijen en van bestuiving

van wilde planten en gewassen is er veel gebeurd. We hebben nu een beter idee van de toestand waarin wilde bijen verkeren in sommige landen (Biesmeijer *et al.* 2006, Rasmont *et al.* 2005) en wat het belang is van de honingbij en wilde bijen voor gewasbestuiving (Klein *et al.* 2007, Gallai *et al.* 2009). Nog belangrijker voor de nabije toekomst is dat nieuwe initiatieven op gang zijn gekomen, die in de komende jaren een aantal dringende vragen zullen gaan oplossen. In Nederland is er het Bij-1 project (<http://www.bij1.info>) dat onderzoekers van verschillende pluimage (Wageningen Universiteit, Alterra, EIS-Nederland, Nederlands Centrum voor Bijenonderzoek) bijeenbrengt onder andere om onderzoek te doen aan wilde bijen en hun bijdrage aan bestuiving. In Groot-Brittannië is er tien miljoen pond verdeeld over negen projecten onder andere aan gewasbestuiving (onder leiding van J.C. Biesmeijer), invloed van landgebruik op wilde bijen en andere bestuivers (onder leiding van W.E. Kunin in Leeds), en het verbeteren van de stadsomgeving voor bestuivers (onder leiding van J. Memmott in Bristol). Op Europees niveau heeft het ALARM-project (www.alarm-project.net) veel nieuwe resultaten opgeleverd, en is er nu het STEP project (Status and Trends of European Pollinators, www.step-project.net) dat ongeveer twintig Europese onderzoeksgroepen bijeenbrengt om de status van bijen in Europa te onderzoeken (o.a. door analyse van historische data en het maken van de eerste Europese rode lijst voor bijen) en de oorzaken van achteruitgang en verandering te achterhalen (inclusief relatie met voedselplanten, landgebruik, klimaatverandering, insecticiden en interacties daar tussen). Daarna wordt er dieper ingegaan op de mogelijke negatieve gevolgen van verlies van bijen en bijensoorten voor zowel bestuiving van wilde planten als gewassen. Tenslotte wordt er gepuzzeld om de beste beheersmethoden te vinden om bestuivers en bestuiving in Europese landschappen te behouden en verbeteren.

Kortom de media-aandacht voor de toestand van de bijen, honingbijen zowel als wilde bijen, en de mogelijke gevolgen voor onze voedselzekerheid heeft ertoe geleid dat er wetenschappelijk verhoogde activiteit ontwikkeld is en er nationaal en internationaal samengewerkt wordt om deze belangrijke vraagstukken op te lossen.

Dankwoord

Dit werk is mede mogelijk gemaakt door subsidie van het zeventende kaderprogramma van de Europese Gemeenschap voor STEP (Status and Trends of European Pollinators; nummer 244090-STEP-CP-FP) en de Britse overheid middels het Insect

Pollinator Initiative (<http://www.bbsrc.ac.uk/pollinators/>). Dank ook aan Roy Kleukers en Theo Peeters voor verbeteringen en suggesties.

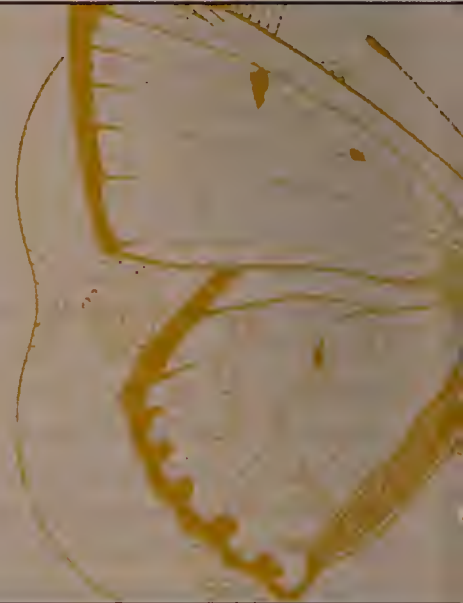
Literatuur

- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- Bommarco R, Biesmeijer JC, Meyer B, Potts SG, Pöyry J, Roberts SPM, Steffan-Dewenter I & Öckinger E 2010. Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 2075-2082.
- Bommarco R, Lundin O, Smith HG, Rundlöf M 2011. Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* doi:10.1098/rspb.2011.0647.
- Brittain CA, Vighi M, Bommarco R, Settele J & Potts SG 2010. Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology* 11: 106-115.
- Brown MJF & Paxton RJ 2009. The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie* 40: 410-416.
- Cresswell JE 2010. A meta-analysis of experiments testing the effects of a neonicotinoid insecticide (imidacloprid) on honey bees. *Ecotoxicology* 20: 149-157.
- Dupont YL, Damgaard C & Simonsen V 2011. Quantitative Historical Change in Bumblebee (*Bombus* spp.) Assemblages of Red Clover Fields. *PLoS ONE* 6(9): e25172. doi:10.1371/journal.pone.0025172.
- Gallai N, Salles JM, Settele J & Vaissière BE 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68: 810-821.
- Garibaldi L A, Steffan-Dewenter I, Kremen C, Morales JM, Bommarco R, Cunningham SA, Carvalheiro LG, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Greenleaf SS, Holzschuh A, Isaacs R, Krewenka K, Mandelik Y, Mayfield MM, Morandin LA, Potts SG, Ricketts TH, Szentgyörgyi H, Viana BF, Westphal C, Winfree R & Klein AM 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters* 14: 1062-1072.
- Ghazoul J 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 367-373.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lazaro A, Bjerknes A-L & Totland O 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters* 12: 184-195.
- Keil P, Biesmeijer JC, Barendregt A, Reemer M & Kunin WE 2010. Biodiversity change is scale-dependent: an example from Dutch and UK hoverflies (Diptera, Syrphidae) *Ecography* 33: 1-10.
- Kleijn D & Raemakers I 2008. A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumblebee species. *Ecology* 89: 1811-1823.
- Klein AM, Vaissière BE, Cane J, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C & Tscharntke T 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303-313.
- Natural Research Council 2007. Status of Pollinators in North America. National Academic Press.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O & Kunin WE 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 345-353.
- Rasmont P, Pauly A, Terzo M, Patiny S, Michez D, Iserbyt S, Barbier Y & Haubruge E 2005. The Survey of Wild Bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. *FAO*.
- Schreven SSJ 2011a. De luzernebehangsbij *Megachile rotundata* nieuw voor de Nederlandse fauna. *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 35: 21-26.
- Schreven SSJ 2011b. De schubhaarkegelbij *Coelioxys afra* nieuw voor de Nederlandse fauna. *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 35: 27-32.
- Schweiger O, Biesmeijer JC, Bommarco R, Hickler T, Hulme PE, Klotz S, Kühn I, Moora M, Nielsen A, Ohlemüller R, Petanidou T, Potts SG, Pyšek P, Stout JC, Sykes MT, Tscheulin T, Vilà M, Walther GR, Westphal C, Winter M, Zobel M & Settele J 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination *Biological Reviews* 85: 777-795.
- Thompson HM & Hunt LV 1999. Extrapolating from honeybees to bumblebees in pesticide risk assessment. *Ecotoxicology* 8: 147-166.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J & Wardle DA 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Winfree R, Aguilar R, Vázquez DP, LeBuhn G & Aizen MA 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068-2076.

Summary

Causes of the decline of wild bees in North-West Europe

Wild bees seem to be declining in at least some parts of Western Europe. The causes of these declines and shifts in wild bee communities in general are not well known. In this paper I summarize what is known about the status of wild bees in Europe and provide an overview of our insight concerning the causes of declines and shifts in abundance and species richness. The causes of decline are mainly: (1) an intensification of land-use, also resulting in fragmentation and degradation of more natural areas, (2) the use of pesticides, and (3) climate changes. All may have a negative effect on bee diversity, and these effects might also be additive to each other. Finally I introduce some of the research initiatives that within the next few years will render many important results on wild bees in Europe.



Waardplantvoorkeur van hommels: terugkijken in de tijd

David Kleijn
Ivo P. Raemakers

TREFWOORDEN

Bestuiving, foeragegedrag, natuurhistorische collecties, veranderend landgebruik, zeldzame soorten

Entomologische Berichten 72 (1-2): 21-35

Het verklaren van populatietrends is een belangrijk doel geweest van een breed scala aan ecologische studies. Dergelijke studies worden bemoeilijkt doordat bij zeldzame soorten een bepaalde eigenschap of gedrag zowel oorzaak als gevolg kan zijn van de achteruitgang van een soort. Wij omzeilden dit probleem door eigenschappen van soorten te vergelijken aan de hand van exemplaren in natuurhistorische musea die waren verzameld toen de soorten nog algemeen voorkwamen. Over de rol van voedselvoorkeur en -specialisatie als veroorzaker van de achteruitgang van hommelse soorten wordt al lange tijd gediscussieerd. Wij vergeleken de samenstelling van stuifmeelladingen van vijf hommelse soorten met stabiele populaties en vijf soorten met afnemende populaties met behulp van exemplaren in musea die voor 1950 waren verzameld in België, Engeland en Nederland. Voor 1950 was het aantal plantentaxa in de stuifmeelladingen van achteruitgaande hommelse soorten bijna een derde lager dan dat van stabiele soorten die in dezelfde gebieden verzameld waren. De samenstelling van de stuifmeelladingen verschilden niet systematisch tussen stabiele en afnemende hommelse soorten. De plantentaxa die geprefereerd werden door afnemende hommelse soorten waren zelf echter ook sterker achteruitgegaan dan de door stabiele soorten geprefereerde taxa. In 2004 en 2005 herbemonsterden we 1 locaties waar hommels in het verleden waren verzameld en vergeleken we de samenstelling van stuifmeelladingen vroeger en nu voor de stabiele soorten, maar niet voor de inmiddels lokaal uitgestorven achteruitgaande soorten. Het aantal verzamelde taxa was vergelijkbaar maar de samenstelling van de stuifmeelladingen verschilde aanzienlijk tussen de twee periodes. Verschillen in samenstelling weerspiegelden de belangrijkste veranderingen in landgebruik in Noordwest-Europa, maar bijvoorbeeld ook de invasie van de uitheemse reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*). Deze studie benadrukt het belang van collecties in natuurhistorische musea voor het achterhalen van de ecologische processen die populatietrends sturen.

Inleiding

Waarom gaan veel soorten achteruit? Waarom verdwijnen populaties of worden ze kleiner? Daar is veel ecologisch onderzoek naar gedaan (bijv. Hitchcock & Gratto-Trevor 1997, Duncan & Young 2000, Rachowitz et al. 2006). Vaak probeert men de achteruitgang te verklaren aan de hand van soortspecifieke eigenschappen (Isaac & Cowlshaw 2004, Goulson et al. 2005, Both et al. 2006). Echter, als soorten eenmaal zeldzaam zijn, is het moeilijk oorzaak en gevolg van die zeldzaamheid van elkaar te onderscheiden. Zeldzame soorten komen vaak voor in kleine en geïsoleerde populaties. De individuen daarvan hebben bepaalde eigenschappen. Die eigenschappen hoeven niet de oorzaak te zijn van de zeldzaamheid, maar kunnen ook een gevolg zijn (Williams 2005, Harper et al. 2006, Pertoldi et al. 2006). Een (ogenschijnlijk) sterke voedselvoorkeur van een hommelse soort kan bijvoorbeeld de achteruitgang van restpopulaties verklaren (de favoriete voedselplanten van de soort zijn niet meer te vinden en de soort heeft geen mogelijkheid

om over te stappen op andere soorten), maar kan ook het gevolg zijn van de beperkte beschikbaarheid van soorten waardplanten in de laatste paar verblijfplaatsen van deze soorten (de hommelse soort heeft geen favoriete voedselplanten, maar er zijn maar een paar soorten planten beschikbaar; Williams 2005). Om te bepalen of de (ogenschijnlijke) voedselvoorkeur oorzaak of gevolg is, zouden we moeten achterhalen wat de voedselvoorkeur van de hommels geweest is in het verleden, vóórdat populatieafname plaatsvond. Over het algemeen is dit niet mogelijk, maar soms kan het wel door gebruik te maken van oude exemplaren in collecties van natuurhistorische musea.

Hommels vormen een opvallende en goed onderzochte groep soorten (zie bijv. Sladen 1912, Inouye 1978, Heinrich 1979, 2003, Williams 1982, Rasmont 1988, Fussell & Corbet 1992, Riley et al. 1996, Goulson 2003). De laatste decennia zijn zowel bijen in het algemeen als planten die door insecten worden bestoven in Engeland en Nederland achteruit gegaan in soortenrijkdom



1. Stuifmeel op de achterpoten van hommels in een museumcollectie. Foto: David Kleijn

1. Pollen on the hind leg of bumblebees in a museum collection.

en diversiteit (Biesmeijer *et al.* 2006). Bij de hommels zijn er echter grote verschillen tussen de soorten (Goulson 2003). Soorten als de akkerhommel, *Bombus pascuorum* (Scopoli), en de aardhommel, *B. terrestris* (Linnaeus), hebben in Nederland een stabiele populatieomvang. Ze behoren momenteel tot de meest algemene bloembezoekende insecten, zelfs in de meest soortenarme gebieden (Kleijn *et al.* 2001, Kleijn & Van Langevelde 2006). Ze zijn belangrijk voor het voortbestaan van eco-systemen want ze zijn de belangrijkste bestuivers van veel wilde plantensoorten (Goulson 2003). Andere soorten zoals de grote tuinhommel, *B. ruderatus* (Fabricius), en de boshommel, *B. sylvarum* (Linnaeus), waren ooit ook algemeen (Sladen 1912). Deze soorten zijn echter dramatisch achteruit gegaan gedurende de 20^e eeuw en zijn nu zeldzaam in Noordwest-Europa (Goulson 2003).

Momenteel is er geen goede verklaring voor de opmerkelijke verschillen in de populatietrends. Volgens de meest populaire hypothese gebruiken de zeldzame hommelsorten andere en/of minder soorten waardplanten dan de hommelsorten die nu nog algemeen zijn (Rasmont 1988, Goulson & Darvill 2004, Goulson *et al.* 2005). Deze verschillen kunnen deels te maken hebben met verschillen in soorteigenschappen. Soorten die pas later in het seizoen verschijnen of een langere tong hebben, kunnen bijvoorbeeld gebruik maken van minder waardplanten dan soorten die eerder verschijnen of een kortere tong hebben. Echter, de gevonden relaties tussen zeldzaamheid en gebruik van weinig soorten waardplanten kunnen ook het gevolg zijn van een te kleine steekproef. Het is nu eenmaal moeilijk om bij een zeldzame soort veel gegevens over waardplanten te verzamelen (Williams 2005). Hierdoor is het aantal plantensoorten dat gebruikt wordt door zo'n zeldzame soort mogelijk onderschat. Een andere manier van onderzoek is het vergelijken van waardplantvoorkeuren in een beperkt gebied waar zowel stabiele als achteruitgaande soorten nog steeds samen voorkomen (bijv. Williams 2005), maar ook dit heeft zijn beperkingen. Het be-

perkte aantal aanwezige plantensoorten kan de voedselkeuze van alle soorten beperken, zodat verschillen tussen soorten genivelleerd worden. Tenslotte kunnen belangrijke waardplanten achteruitgegaan of uitgestorven zijn, zodat de huidige waardplantvoorkeur van zeldzame soorten hommels noodgedwongen anders is dan vroeger.

Gelukkig zijn hommels goed vertegenwoordigd in entomologische collecties in West-Europa. Veel exemplaren zijn gevangen tussen 1910 en 1930. Veel soorten die nu zeldzaam zijn, waren toen nog algemeen. Vijf tot tien procent van de werksters en koninginnen in collecties heeft zelfs nog stuifmeel in de korfjes (persoonlijke waarneming D. Kleijn, zie figuur 1). We mogen aannemen dat dit stuifmeel doelbewust door de hommels was verzameld om naar het nest te transporteren. Collectie-exemplaren bevatten over het algemeen een label met vindplaats en -datum, soms ook met de plantensoort waarop het dier is gevangen. Stuifmeel kan over het algemeen gedetermineerd worden tot op het geslacht, soms zelfs tot op de soort. Daardoor kunnen de stuifmeelpakketjes gebruikt worden om de waardplantkeuze te reconstrueren van zeldzame hommelsorten in een tijd toen hommels én waardplanten nog algemeen voorkwamen.

We hebben stuifmeel onderzocht dat vóór 1950 in België, Engeland en Nederland verzameld was door 10 soorten hommels. Vijf van deze soorten zijn gedurende de 20^e eeuw sterk achteruitgegaan en zijn nu (zeer) zeldzaam in alle drie de landen, terwijl de andere vijf algemeen zijn gebleven. Van deze stabiele soorten zijn in 2004 en 2005 hommels verzameld op plaatsen waar ze ook in het verleden voorkwamen. Ook hun stuifmeel is onderzocht. Hiermee kon worden bepaald of floristische veranderingen in de 20^e eeuw (zie bijv. Rich & Woodruff 1996) hebben geresulteerd in een verandering van waardplantkeuze. Dit was onmogelijk voor de zeldzame soorten omdat deze niet meer voorkwamen op de plekken waar ze in het verleden waren verzameld.

Tabel 1. Soortkenmerken en bemonsteringdetails van de onderzochte hommels. Steekproefgrootte: het aantal individuen met stuifmeel-ladingen dat per soort onderzocht is vóór 1950 (1950) en in 2004-2005 (2004-5). Monsterdatum: dag en maand waarop individuen gevangen waren. Locatie: de gemiddelde X- en Y-coördinaten van de monsterplek van alle individuen. Tonglengte (in mm) naar Goulson et al. (2005), Spanwijdte vleugels: gemiddelde (in mm) van de range gevonden voor werksters door Alford (1975). Gem.: gemiddelde.

Table 1. Characteristics and sampling details of the examined bumblebee species. Sample size: the number of specimens with pollen loads examined per species before 1950 (1950) and in 2004-2005 (2004-5). Sample date: seasonal sampling date. Location: the mean X and Y coordinate of the sampling sites of all specimens. Tongue length (in mm) from Goulson et al. (2005), Wing span: mean (in mm) of range indicated for workers by Alford (1975).

	Tong- lengte	Spanwijdte vleugels	Steekproefgrootte		Monsterjaar (gem.)	datum (gem.)	Locatie (gem.)	
			1950	2004-5			X	Y
Stabiele soorten								
<i>B. hortorum</i> (Linnaeus) tuinhommel	12.5	30	61	33	1922	5/7	4°25E	51°37N
<i>B. lapidarius</i> (Linnaeus) steenhommel	7.7	27	77	52	1923	20/7	3°64E	51°36N
<i>B. pascuorum</i> (Scopoli) akkerhommel	8.5	24	80	61	1925	15/7	3°92E	51°18N
<i>B. pratorum</i> (Linnaeus) weidehommel	7.3	22	67	22	1920	1/6	3°75E	51°33N
<i>B. terrestris</i> (Linnaeus) aardhommel	7.6	28	71	51	1925	17/7	3°58E	51°37N
Achteruitgaande soorten								
<i>B. humilis</i> Illiger heidehommel	8.1	24	70	–	1924	22/7	3°60E	51°09N
<i>B. jonellus</i> (Kirby) veenhommel	6.4	21.5	83	–	1923	24/6	3°50E	51°43N
<i>B. ruderatus</i> (Fabricius) grote tuinhommel	11.6	28	81	–	1917	28/7	3°33E	51°11N
<i>B. soroensis</i> (Fabricius) late hommel	6.5	23	44	–	1913	14/7	3°11E	51°24N
<i>B. sylvarum</i> (Linnaeus) boshommel	8.8	24	56	–	1915	18/7	3°39E	51°06N

Eerdere studies naar de voedselvoorkeur van hommels gebruikten vaak bloembezoek als indicator voor voedselvoorkeur, zonder onderscheid te maken tussen dieren die nectar of stuifmeel verzamelden (bijv. Heinrich 1976, Inouye 1978, Rasmont 1988, Williams 2005). Andere studies gebruikten poetsgedrag als indicatie voor het verzamelen van stuifmeel (Goulson & Darvill 2004, Goulson et al. 2005, maar zie Brian 1951). Wij hebben zelf uitsluitend gekeken naar waardplanten die daadwerkelijk stuifmeel leverden. Stuifmeel is namelijk de exclusieve eiwitbron van hommels. Het is cruciaal voor de ontwikkeling van larven en de productie van koninginnen en darren (Génissel et al. 2002). Daardoor zijn hommels vaak kieskeuriger bij het verzamelen van stuifmeel dan bij het zoeken naar nectar (Goulson & Darvill 2004).

Aan de hand van stuifmeel in museumcollecties probeerden we te achterhalen:

- (1) of hommelse soorten die achteruit zijn gegaan, vroeger al minder soorten waardplanten gebruikten dan stabiele hommelse soorten;
- (2) of er verschil is tussen stabiele en achteruitgaande hommelse soorten in de samenstelling van verzameld stuifmeel;
- (3) of er bij de stabiele hommelse soorten verschillen zijn tussen waardplantkeuze van nu en vroeger.

Methoden

Hommels zijn over het algemeen generalisten. Voor het verzamelen van stuifmeel gebruiken ze bloemen van een breed scala aan planten. Individuele hommels specialiseren zich echter in zekere mate (Heinrich 1983). Hommelnesten kunnen

daarom stuifmeel bevatten van veel verschillende plantensoorten (Brian 1951), maar individuen verzamelen meestal slechts stuifmeel van één of twee plantensoorten (Heinrich 1976, 1979). Daarnaast zijn individuele hommels beperkt in hun voedselkeuze door de afstand die ze maximaal kunnen afleggen en de bloeiperiode van de planten in hun foerageergebied. Een waardplantsoort kan nog zo favoriet zijn, als de plant op het moment van vangen van de hommels niet in het foerageergebied aanwezig was of niet bloeide, zal er geen stuifmeel van gevonden worden bij de hommels. Een studie naar voedselvoorkeur van verschillende soorten hommels moet daarom

- (1) voldoende individuen bemonsteren om een representatief beeld te krijgen van de plantensoorten die door elke hommelse soort gebruikt worden;
- (2) stuifmeel onderzoeken dat gedurende de gehele levensduur van een hommelse kolonie verzameld is, en
- (3) er voor zorgen dat de soorten die met elkaar vergeleken worden, zijn verzameld in dezelfde gebieden, zodat ze de beschikking hadden over hetzelfde spectrum aan waardplanten.

Stuifmeel van hommels in collecties

We selecteerden vijf stabiele en vijf achteruitgaande soorten hommels waarvan voldoende exemplaren aanwezig waren in entomologische collecties (tabel 1, figuur 2). Soorten werden als stabiel geclassificeerd als ze algemeen voorkwamen in het studiegebied in de gehele 20^e eeuw, en als achteruitgaand als hun populaties achteruit waren gegaan in verspreiding en omvang



a



b

2. Drie onderzochte hommelseorten:
(a) akkerhommel, *Bombus pascuorum*,
(b) weidehommel, *B. pratorum*, (c) heide-
hommel, *B. humilis*. Foto's: Tim Faasen
2. Three of the studied bumblebee spe-
cies: (a) *Bombus pascuorum*, (b) *B. pratorum*
and (c) *B. humilis*.

en ze tegenwoordig nog slechts in enkele geïsoleerde gebieden voorkomen. We bemonsterden de volgende entomologische collecties:

- Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen in Brussel,
- Natural History Museum te Londen,
- Naturalis - Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden,
- Zoölogisch Museum Amsterdam,
- Entomologie Museum van het Laboratorium voor Entomologie van de Wageningen Universiteit.

De laatste drie instituten zijn inmiddels opgegaan in NCB Naturalis te Leiden.

We zochten in de collecties naar exemplaren met stuifmeel in hun korfjes afkomstig uit België, Nederland en Engeland (figuur 1). Stuifmeel werd voorzichtig uit de korfjes verwijderd met behulp van een pincet en een prepareernaald,

en overgebracht naar een kleine plastic container. Tussen bemonstering van verschillende individuen werden pincet en prepareernaald schoongemaakt om vervuiling van monsters te voorkomen.

Exemplaren in entomologische collecties vormen over het algemeen geen willekeurige steekproef van een nationale populatie. Voor het doen van vergelijkend onderzoek kunnen ze echter toch gebruikt worden op voorwaarde dat de exemplaren grofweg uit hetzelfde gebied afkomstig zijn en dat hun verdeling over jaren en seizoenen vergelijkbaar is. We verzamelden 227 stuifmeelmonsters uit België, 190 uit Engeland en 318 uit Nederland. De monsters waren afkomstig van 128 afzonderlijke locaties tussen 4°33' WL en 7°01' OL en 49°3' en 54°1' NB (figuur 3), en waren verzameld tussen 1878 en 1949. Monsters van achteruitgaande en stabiele hommelseorten waren afkomstig van een vergelijkbaar aantal locaties (gemiddeld



respectievelijk 26,4 en 26,6 vindplaatsen), met een vergelijkbare ruimtelijke verdeling van monsterlocaties (tabel 1, figuur 3). Ook de gemiddelde dag waarop binnen een seizoen bemonsterd was, was met respectievelijk 16 en 6 juli vergelijkbaar, net als het gemiddeld jaar van bemonstering (1918 resp. 1923). Het is daarmee weinig aannemelijk dat waargenomen verschillen tussen achteruitgaande en stabiele soorten het gevolg zijn van verschillen in bemonstering.

Stuifmeel van hommels in 2004-2005

In 2004 en 2005 bezochten we 34 locaties waar voor 1950 één of meer van de vijf stabiele soorten waren gevangen. Daar verzamelden we hommels met stuifmeel in de korfjes. Meestal betrof het locaties waar vroeger zowel achteruitgaande als stabiele soorten waren gevangen, maar waar de achteruitgaande soorten sindsdien waren verdwenen. Uit praktische overwegingen werd alleen verzameld op plekken waar voor 1950 meer dan één exemplaar was gevangen. De labels bij de hommels in collecties gaven meestal slechts een algemene indicatie van de vindplaats (bijvoorbeeld plaatsnaam of namen van heuvels of vennen). We namen aan dat de meeste exemplaren in het agrarisch landschap waren gevangen. Ter vergelijking werden daarom in 2004 en 2005 ook uitsluitend hommels gevangen in het buitengebied. Dit onderzoek geeft daardoor een beperkt beeld van de door de hommels gebruikte waardplanten, omdat algemene hommelsoorten veelvuldig foerageren op sierplanten in tuinen en plantsoenen (Fussel & Corbet 1992).

Om rekening te houden met verschillen tussen de voorjaar- en zomerflora werd onderscheid gemaakt tussen monsters van voor en na 1 juni. Historische monsters werden uitsluitend met monsters uit 2004-2005 gepaard als deze in dezelfde periode waren gevangen. Hommels werden gevangen en gedood in kleine plastic containers met behulp

van een beetje ethylacetaat. In deze containers werden de dieren ook bewaard totdat de identiteit bevestigd was en het stuifmeel in de korfjes geanalyseerd kon worden. We verzamelden 51, 66 en 127 monsters uit respectievelijk België, Engeland en Nederland.

Stuifmeeldeterminatie

Stuifmeelmonsters werden op objectglaasjes uitgespreid in glycerinegelatine met een beetje basische fuchsine om de stuifmeelkorrels te kleuren. Deze werden gedetermineerd onder een lichtmicroscop (400 X vergroting) met behulp van referentiewerken (Van der Ham 1999, Halbritter *et al.* 2006) en een referentiecollectie van stuifmeel van ongeveer 130 door hommels bezochte plantensoorten. Het stuifmeel werd gedetermineerd tot het laagst mogelijke niveau. In totaal konden 103 verschillende 'stuifmeeltaxa' (soort of genus) onderscheiden worden (tabel 2). Bij elk monster werd geschat wat de procentuele bijdrage van elk stuifmeeltaxon was. Taxa met een bijdrage van minder dan 5% werden buiten beschouwing gelaten om het effect van eventuele vervuiling van monsters uit te sluiten. Monsters met te weinig stuifmeel (< 50 korrels), onvolledig ontwikkeld stuifmeel of stuifmeel dat te zwaar bedekt was met pollenkit (plakkerige substantie die stuifmeelkorrels aan elkaar doet plakken), werden buiten beschouwing gelaten. Uiteindelijk bleek het stuifmeel bruikbaar van 690 hommels van voor 1950, en van 219 hommels van 2004 en 2005 (tabel 1).

Stuifmeelvoorkeur

Voor elke hommelsoort werd berekend in hoeverre elk stuifmeeltaxon gemiddeld bijdroeg aan de 'stuifmeellading' (de totaal bijeengebrachte hoeveelheid stuifmeel) van die soort (procentuele bijdrage; zie Kleijn & Raemakers 2008 voor details).

Vervolgens is aangenomen dat hommels een voorkeur hebben voor stuifmeeltaxa met de grootste gemiddelde bijdragen aan de stuifmeellading (de grootste segmenten in figuur 5). Om ook nog rekening te houden met veranderingen in de beschikbaarheid van de plantensoorten waar de hommels hun stuifmeel bij voorkeur van betrekken, werd een zogenoemde 'Gemiddelde Gewogen Trend Index' (GGTI) van hun stuifmeelladingen berekend. Hierbij werd gebruik gemaakt van een 'Trend Index' (TI) voor iedere plantensoort waarvan stuifmeel is aangetroffen. De TI wordt berekend met behulp van gegevens uit verspreidingsatlassen en geeft een indicatie van de voor- of achteruitgang van een plantensoort gedurende een bepaalde periode ten opzichte van het gemiddelde van alle plantensoorten. Een positieve TI betekent dat de soort het beter doet dan het gemiddelde, een negatieve TI dat de soort achteruit gaat ten opzichte van het gemiddelde, en een TI van 0 dat de soort gelijk opgaat met het gemiddelde. Het relateren aan een gemiddelde trend corrigeert voor de onvermijdelijke onregelmatigheden in waarnemingsintensiteit en ruimtelijke dekking van atlasgegevens (Telfer et al. 2002). Door de eerder berekende procentuele bijdrage te gebruiken als weegfactor bij het berekenen van een gemiddelde TI van alle stuifmeeltaxa per hommelssoort, ontstaat een getal (de GGTI) dat aangeeft in hoeverre de betreffende hommelssoort gebruik maakt van stuifmeel van achteruitgaande plantensoorten (negatieve GGTI) of van plantensoorten die het juist goed doen (positieve GGTI).

De berekeningen werden afzonderlijk voor elk van de drie landen uitgevoerd. Voor Engeland werd gebruik gemaakt van TI's gegeven door Preston et al. (2002), voor Nederland werden TI's berekend op basis van gegevens in Biobase 2003 (CBS 2003). Er waren geen TI's beschikbaar voor een aantal van de belangrijkste stuifmeeltaxa in België (bijv. rode klaver (*Trifolium pratense*), of witte klaver (*T. repens*); Van Landuyt et al. 2006), zodat de GGTI's niet uitgerekend konden worden voor de Belgische monsters. Voor stuifmeeltaxa die slechts tot op genusniveau konden worden gedetermineerd, berekenden we TI's door het gemiddelde te nemen van de TI's van de in het studiegebied meest algemene vertegenwoordigers van het genus.

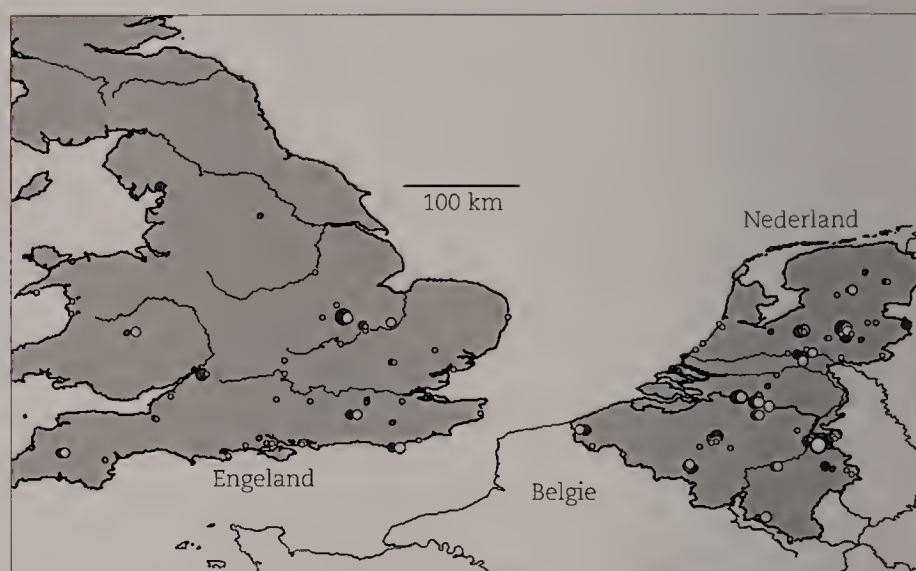
Voor een statistisch correcte verwerking van de gegevens waren nog diverse correcties en analyses nodig, die beschreven worden in Kleijn & Raemakers (2008).

Resultaten

Stuifmeelvoorkeur voor 1950

Zowel achteruitgaande als stabiele hommelssoorten maakten gebruik van een breed scala aan plantengenera en families (figuur 4, 5, tabel 2). Echter, de achteruitgaande hommelssoorten maakten van significant minder stuifmeeltaxa gebruik dan de stabiele hommelssoorten (figuur 4; 20,3 respectievelijk 29,6). Figuur 4 laat zien dat het aantal stuifmeeltaxa dat verzameld werd door hommels gestaag steeg bij toename van het aantal monsters dat onderzocht werd, maar dat dit sneller gebeurde bij stabiele dan bij achteruitgaande soorten. Individuele hommels van beide groepen verzamelden actief stuifmeel van gemiddeld 1,5 stuifmeeltaxon per foerageervlucht. De tonglengte (tabel 1) van stabiele en achteruitgaande soorten verschilde niet significant (respectievelijk 8,7 en 8,3 mm) en bleek niet gerelateerd aan het totaal aantal stuifmeeltaxa dat per soort werd verzameld. Ook de spanwijdte van de vleugels verschilde niet significant (respectievelijk 26,2 vs. 24,1 mm) en was eveneens niet gerelateerd aan het totaal aantal stuifmeeltaxa per soort.

De stuifmeelladingen van stabiele en achteruitgaande soorten verschilden niet systematisch in soorten- of familiesamenstelling. Ook was de bijdrage van geen enkel stuifmeel-



3. Locaties waar voor 1950 museumexemplaren van de achteruitgaande (lichtgrijs) en stabiele (donkergrijs) hommelssoorten zijn verzameld die voor deze studie zijn gebruikt. Elke stip geeft een afzonderlijke locatie aan, de grootte van de stip neemt toe met het aantal individuen dat er verzameld is. Voor de duidelijkheid zijn volledig overlappende stippen iets verplaatst.

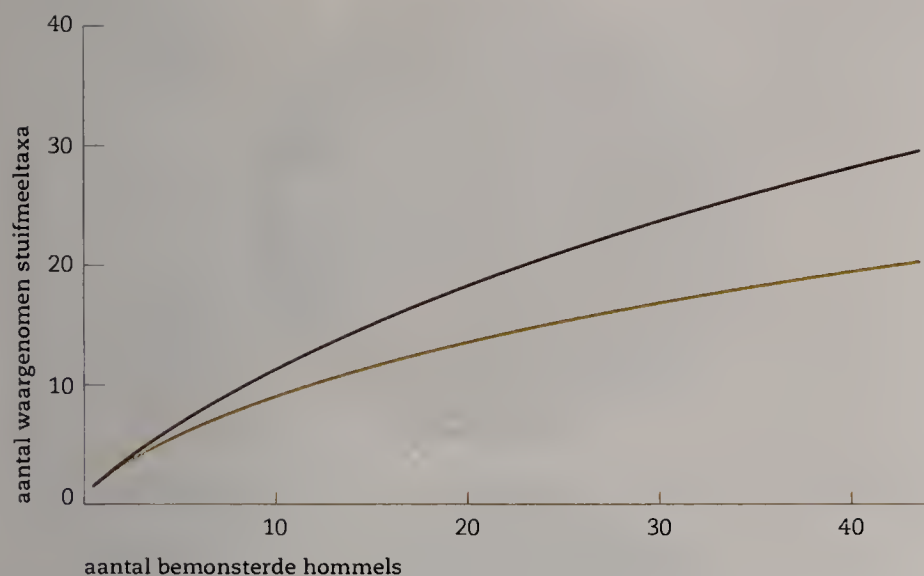
3. Sites where museum specimens of the rare (grey) and common (dark) bumblebee species used in this study had been sampled before 1950. Each circle indicates a single site with size of the circles indicating the number of specimens. For clarity, fully overlapping circles have been partially separated.

taxon aan de stuifmeellading significant verschillend tussen stabiele en achteruitgaande soorten (tabel 3a). Individuele soorten vertoonden echter grote verschillen in voorkeur voor specifieke stuifmeeltaxa. Rode klaver was het meest verzamelde stuifmeeltaxon voor de helft van de soorten, maar was nauwelijks aanwezig bij de stabiele steenhommel en de achteruitgaande soorten veenhommel en late hommels. Andere opmerkelijke voorkeuren waren soorten uit de klokjesfamilie (Campanulaceae) bij de late hommels, rolklaversoorten (*Lotus*) bij de steenhommel, bosbessoorten (*Vaccinium*) bij de veenhommel en dopheidssoorten (*Erica*) bij de heidehommel. Voorkeur voor stuifmeel van bepaalde plantentaxa was eerder kwantitatief dan kwalitatief aangezien alle eerdergenoemde stuifmeeltaxa ook door minstens drie andere soorten hommels verzameld werden, maar dan in veel kleinere hoeveelheden.

Achteruitgaande soorten leken een meer uitgesproken voorkeur te hebben voor hun meest favoriete stuifmeeltaxon dan stabiele soorten (37,0 tegen 22,7%). Daarnaast bleek dat in Engeland en Nederland de achteruitgaande hommels een voorkeur hadden voor stuifmeeltaxa die sterker achteruit waren gegaan in de 20^e eeuw dan de taxa die door stabiele hommelssoorten geprefereerd werden (figuur 6a).

Stuifmeelvoorkeuren van stabiele soorten vroeger en nu

Het aantal taxa in de stuifmeelladingen van hommels van stabiele soorten die in dezelfde gebieden verzameld waren, was iets hoger in de periode voor 1950 dan in 2004-2005, maar dit verschil was niet statistisch significant (29,4 tegen 24,0). Het gemiddeld aantal stuifmeeltaxa dat door hommels per foerageer- tocht werd verzameld, was voor beide perioden vergelijkbaar (1,57 en 1,44). De samenstelling van de door de hommels verzamelde stuifmeelladingen verschilde aanzienlijk in de twee bemonsteringsperiodes (figuur 5b). Witte klaver en vooral braam (*Rubus*-soorten, vooral *Rubus fruticosus*) waren veel algemener



4. De gemiddelde accumulatiecurves van stuifmeeltaxa verzameld voor 1950 door hommels waarvan de populaties daarna stabiel bleven (bruine lijn) of afnamen (gele lijn) in België, Engeland en Nederland. Voor elke soort werden accumulatiecurves berekend met behulp van 'sample based rarefaction' (Colwell 2005). De grafiek toont de gemiddelde curves van vijf stabiele en vijf afnemende hommelssoorten. Stuifmeeltaxa worden gegeven in tabel 2.

4. The mean accumulation curves of pollen taxa collected before 1950 by bumblebees of species whose populations remained stable (brown line) or declined (yellow line) in the 20th century in Belgium, England and The Netherlands. For each species, accumulation curves were produced using sample based rarefaction (Colwell 2005). Mean curves represent the mean of five stable and five declining bumblebee species. Pollen taxa are given in table 2.

in de stuifmeelladingen van 2004 en 2005 dan in die van voor 1950, terwijl stuifmeel van rolklaver en rode klaver juist minder vaak werd aangetroffen (figuur 5b, tabel 3b). Reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*), een invasieve soort in Noordwest-Europa die voor 1950 nooit in stuifmeelladingen van hommels werd aangetroffen, maakte een significant deel uit van de stuifmeelladingen van vier van de vijf algemene soorten in 2004-2005 (figuur 5b, tabel 3b). De uitzondering was de tuinhommel, waarbij de samenstelling van de stuifmeelladingen redelijk gelijk bleef en rode klaver de belangrijkste bron van stuifmeel bleef.

In Engeland en Nederland was bij de stabiele hommelssoorten de GGTI van de stuifmeeltaxa in 2004-2005 licht positief. Deze verschilde niet significant van die van voor 1950 (figuur 6b), ondanks grote verschillen in de soortensamenstelling.

Discussie

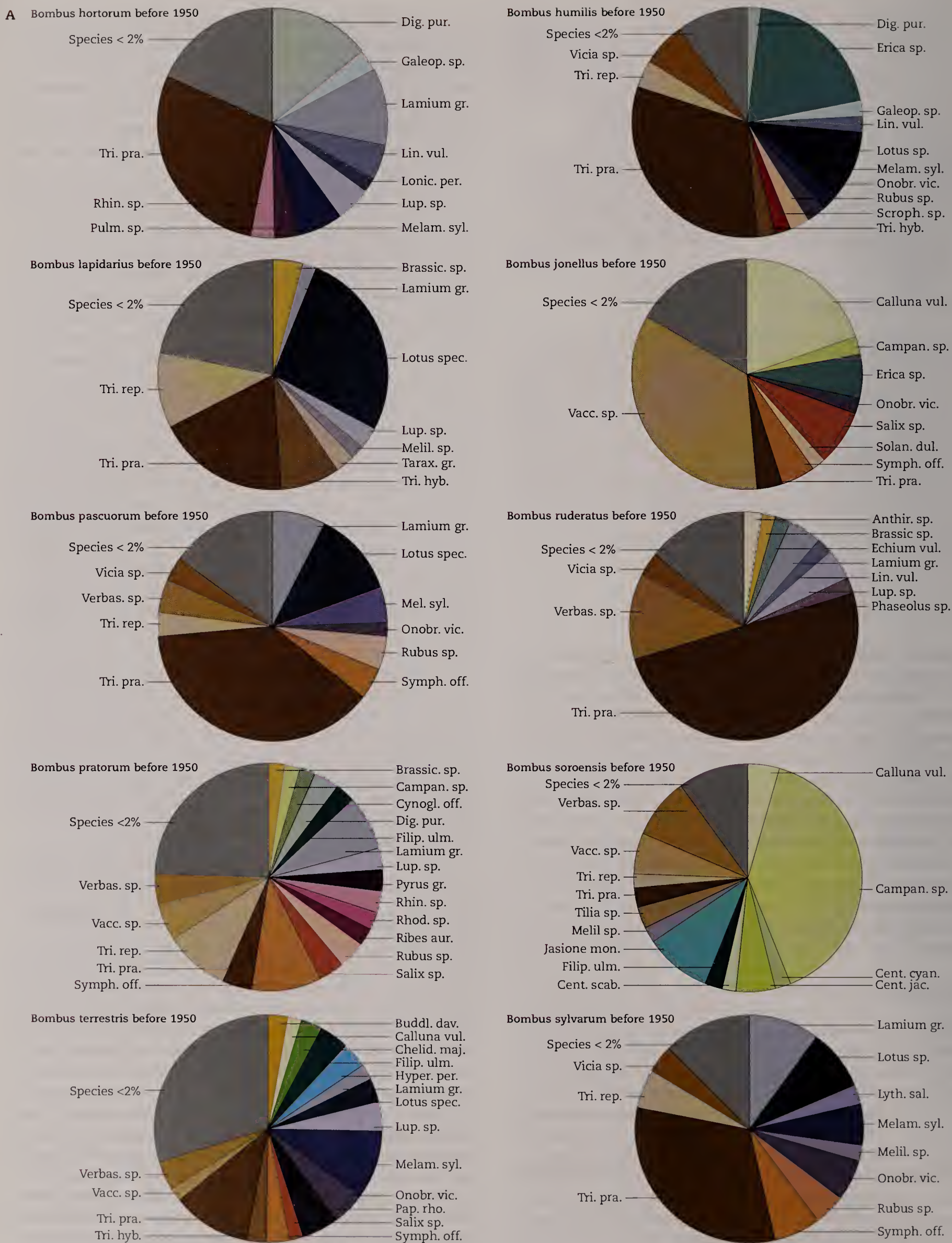
Voor zover wij weten is dit de eerste kwantitatieve studie die de historische achteruitgang van bijenpopulaties in verband brengt met hun voedselvoorkeur. Hommels zijn populair als modelorganismen in onderzoek naar foerageergedrag. Interacties tussen hommels en hun voedselplanten zijn onderwerp geweest van vele studies (bijv. Heinrich 1976, 1983, Inouye 1978, Sowig 1989, Osborne et al. 1999, Peat & Goulson 2005, Westphal et al. 2006). Hommels kunnen zowel op nectar als stuifmeel foerageren, maar lijken kieskeuriger als ze stuifmeel verzamelen (Goulson & Darvill 2004). Zo verzamelen hommels als het net geregend heeft over het algemeen geen stuifmeel, terwijl het verzamelen van nectar al snel wordt hervat (D. Kleijn, persoonlijke waarnemingen). Stuifmeel is dus mogelijk belangrijker voor de ontwikkeling van de kolonie dan nectar. Desondanks is er verbazingwekkend weinig bekend over de samenstelling van het stuifmeel dat hommels verzamelen en over de verschillen tussen hommelssoorten met uiteenlopende populatietrends en eigenschappen (maar zie Brian 1951, Goulson et al. 2005).

De resultaten geven een uniek beeld van de waardplanten die gebruikt werden door hommels in de late 19^e en vroege 20^e eeuw. Waarschijnlijk was het grootste deel van het platteland van Noordwest-Europa toen nog geschikt voor een breed scala aan hommelssoorten en waren hun voorkeurswaardplanten nog volop aanwezig. Het aantal stuifmeeltaxa dat gebruikt werd door soorten die op het punt stonden achteruit te gaan lag bijna een derde lager dan bij de soorten die later stabiel bleven.

Dit verschil was niet gerelateerd aan eigenschappen die het foerageergedrag van hommels kunnen beïnvloeden. Het vliegbereik neemt toe met lichaamsgrootte en spanwijdte: grotere hommels hebben daarom in potentie de beschikking over een grotere variëteit aan plantensoorten dan kleinere hommels (Westphal et al. 2006). In deze studie bleek de spanwijdte echter niet gerelateerd aan het aantal stuifmeeltaxa dat verzameld werd. Diverse studies hebben uitgewezen dat tonglengte de waardplantkeuze kan beïnvloeden (bijv. Sowig 1989, Carvell et al. 2006), maar ook tonglengte bleek in deze studie niet gerelateerd aan de soortenrijkdom van de stuifmeelladingen. Dit laatste is overigens in overeenstemming met de hypothese van Pekkarinen (1984) dat het verzamelen van stuifmeel grotendeels onafhankelijk van de tonglengte gebeurt, bijvoorbeeld omdat bijen foerageren op plantensoorten die uitsluitend stuifmeel produceren (bijv. *Verbascum*-soorten) of omdat soorten met een korte tong weliswaar geen nectar kunnen verzamelen bij bloemen met een diepe kroon, maar wel stuifmeel. De beschikbaarheid van nestplaatsen is belangrijk voor de plaatselijke dichtheid van hommels (Westrich 1996), maar deze factor werd nu niet onderzocht: er is te weinig bekend over de eisen die hommels aan hun nestplaatsen stellen, met name voor de afnemende soorten.

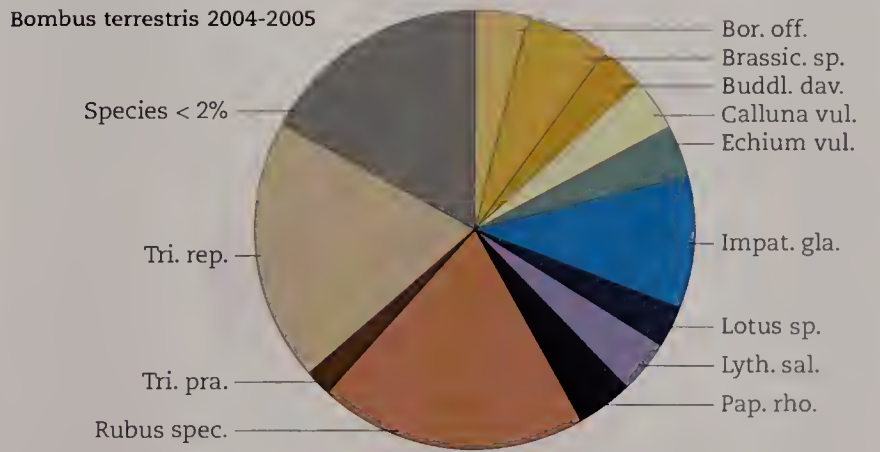
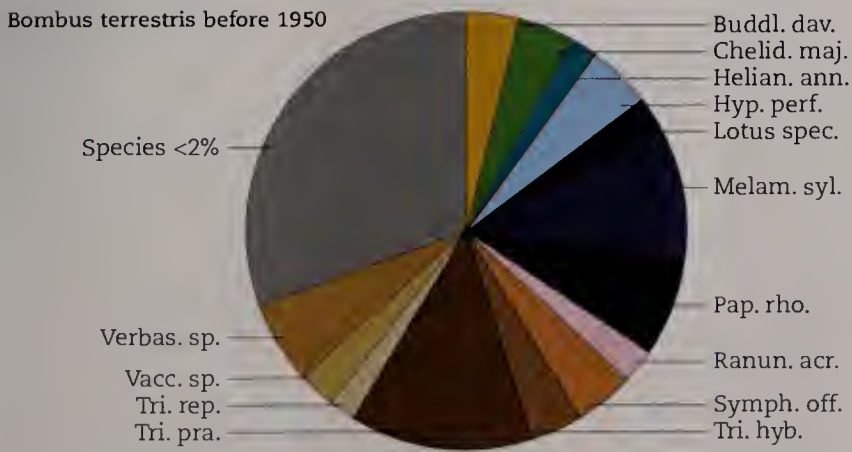
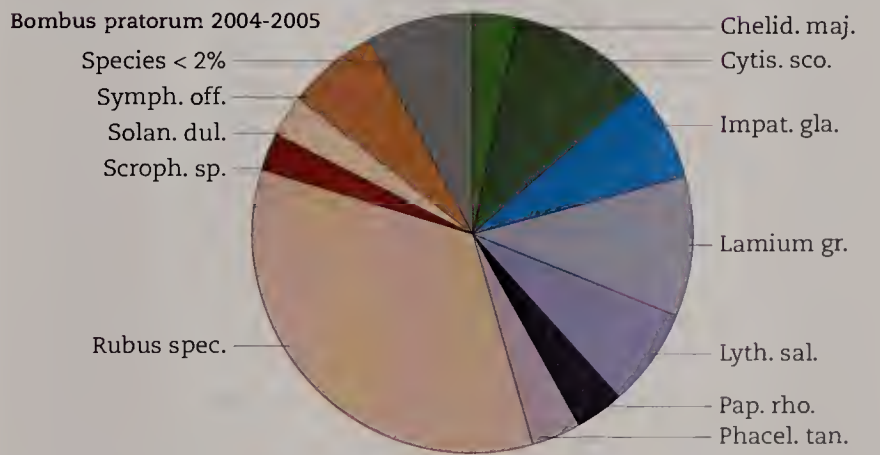
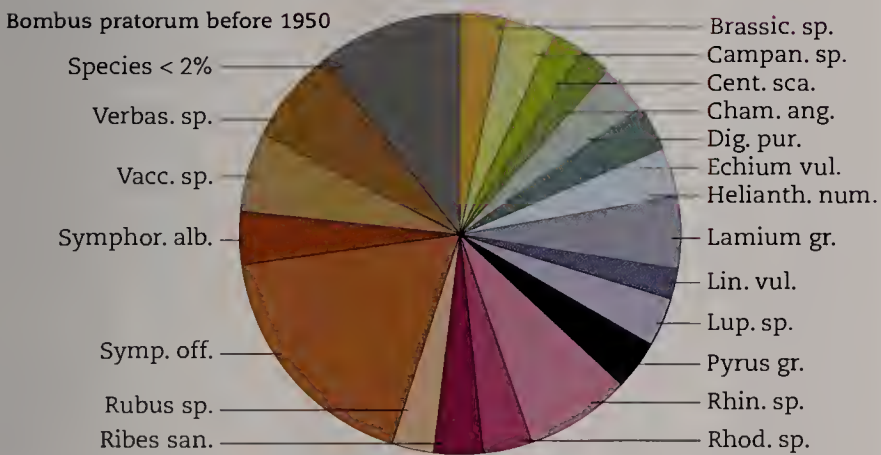
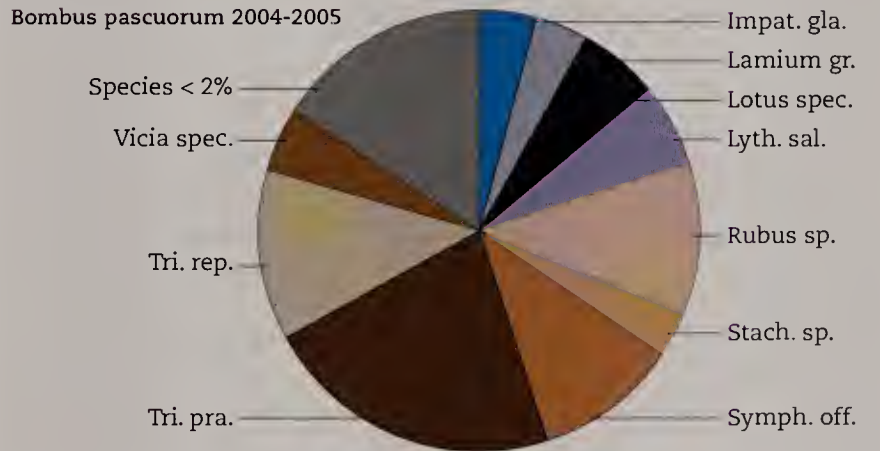
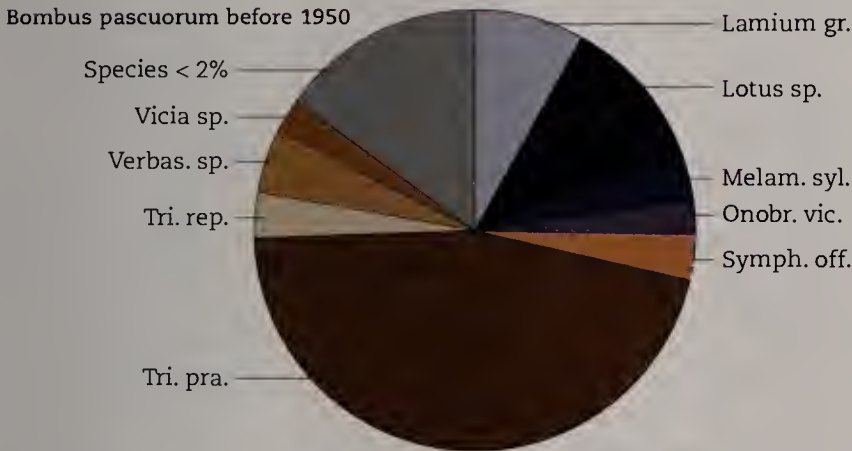
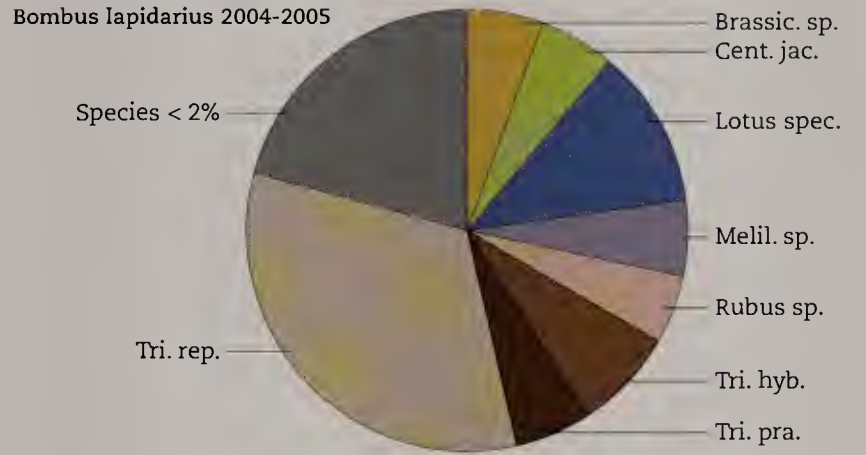
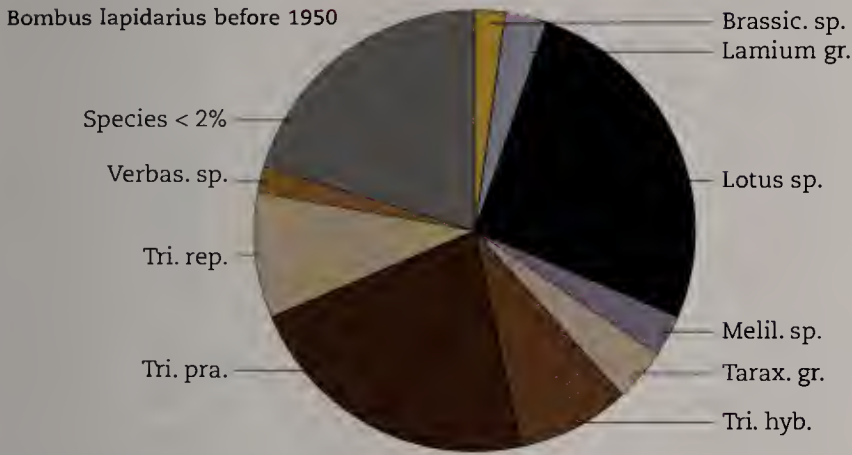
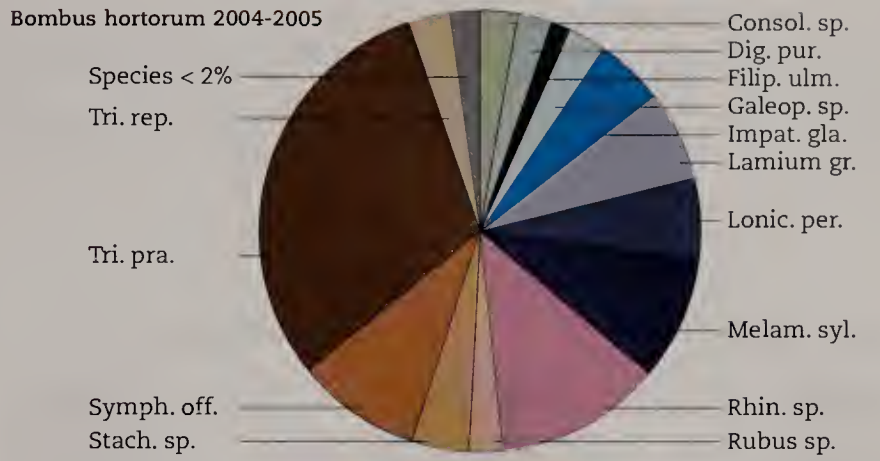
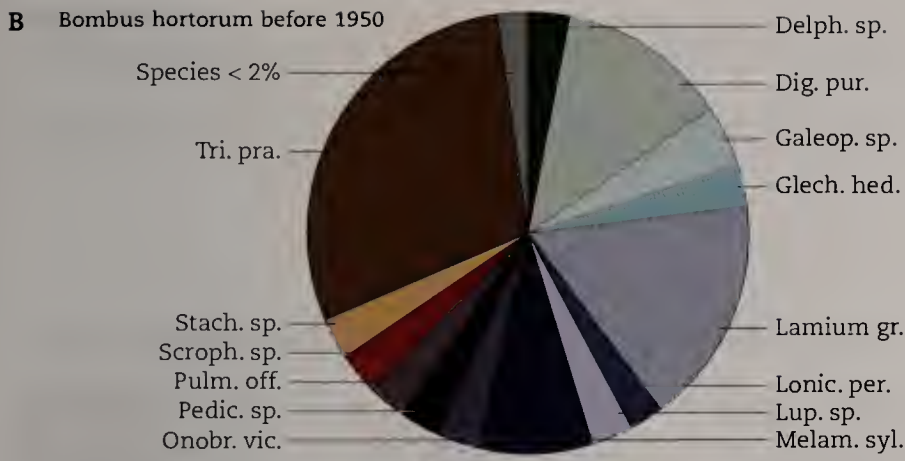
Er is dus in dit onderzoek geen enkele relatie gevonden tussen de verzamelde stuifmeeltaxa en eigenschappen van hommelssoorten. Dit leidt tot de conclusie dat het kleinere aantal stuifmeeltaxa dat gebruikt wordt door achteruitgaande soorten, daadwerkelijk veroorzaakt wordt door verschillen in voedselvoorkeur tussen stabiele en achteruitgaande soorten. Dit bevestigt vervolgens de hypothese van Rasmont (1988) en Goulson et al. (2005) dat afnemende soorten hun voedsel van een kleiner aantal plantentaxa betrekken dan stabiele soorten.

Verschillen tussen beide groepen hommels in de aantallen gebruikte stuifmeeltaxa waren niet geassocieerd met verschillen in de soortensamenstelling van de stuifmeelladingen. Rode klaver was de belangrijkste stuifmeelbron van drie achteruitgaande en twee stabiele soorten. De overige twee achteruitgaande hommelssoorten gebruikten voornamelijk stuifmeeltaxa die niet in grote hoeveelheden werden verzameld door de andere soorten (Campanulaceae en *Vaccinium*-soorten). Bij soorten die een breed scala aan waardplanten benutten, zoals de hier onderzochte hommels, hangt waardplantkeuze vooral af van het aanbod en de aanwezigheid van voedselconcurrenten (Inouye 1978). Het is bekend dat hommels zich concentreren op plekken met uitbundig bloeiende plantensoorten, maar dat ze snel overschakelen op plantensoorten die meer opleveren zodra die beschikbaar komen (Heinrich 1976). De stuifmeelladingen in deze studie zullen daarom deels de relatieve beschikbaarheid van voedsel weerspiegelen. Tot het eind van de 19^e eeuw waren boeren in het studiegebied voor het verhogen van de productiviteit vooral afhankelijk van heide en vlinderbloemige veevoedergewassen, zoals rode klaver (bijv. Webb 1998). In 1920 (grotfweg de gemiddelde monsterdatum van de stuifmeelladingen van individuen verzameld voor 1950) werd rode klaver verbouwd op ongeveer 80.000 en 41.000 ha in respectievelijk België en Nederland (Kleijn & Raemakers 2008). Ook veevoedergewassen zoals esparcette (*Onobrychis viciifolia*) en inkarnaatklaver (*Trifolium incarnatum*) werden op aanzienlijke oppervlakten verbouwd.



5. De procentuele bijdragen van plantentaxa aan de stuifmeelladingen van stabiele en afnemende hommelseorten in België, Engeland en Nederland. (A) Een vergelijking van stabiele (taart-diagrammen links) en achteruitgaande hommelseorten (taart-diagrammen rechts) voor 1950. (B) Een vergelijking van stabiele hommelseorten voor 1950 (links) en in 2004 en 2005 (rechts). Voor volledige namen van de afkortingen, zie tabel 2. Species < 2%: soorten die minder dan twee procent bijdroegen aan de totale stuifmeellading.

5. The proportional contribution of plant taxa to the pollen loads of stable and declining bumblebee species in Belgium, England and The Netherlands. (A) A comparison of stable (left-hand pie charts) and declining bumblebee species (right-hand pie charts) before 1950. (B) A comparison of stable bumblebee species before 1950 (left-hand pie charts) and in 2004 and 2005 (right-hand pie charts). For full names of the abbreviations see table 2. Species < 2%: species contributing less than two percent to the composition of the accumulated pollen loads.



Tabel 2. De Trend Indices (TI) van de verschillende stuifmeeltaxa die in deze studie zijn waargenomen in België (B), Engeland (UK) of Nederland (NL). Een streepje geeft aan dat geen TI beschikbaar was of dat de soort niet algemeen genoeg was om bij te dragen aan de berekening van de TI van een stuifmeeltaxon

Table 2. The Trend Indices (TI) of the different pollen taxa that were observed during the study in Belgium (B), Engeland (UK) or The Netherlands (NL). A dash indicates that the TI was not listed or that the species was not common enough to contribute to the calculation of the TI of the pollen taxa.

Stuifmeeltaxon	Trend Index			Stuifmeeltaxon	Trend Index		
	Plantensoort	UK	B		NL	Plantensoort	UK
Fabaceae				Scrophulariaceae			
<i>Trifolium pratense/incarnatum</i>	-0,18	-	0,10	<i>Melampyrum pratense</i>	-0,88	-1,14	-1,35
<i>T. pratense</i>	-0,18	-	0,10	<i>Verbascum spec.</i>	0,27	1,05	-0,27
<i>Trifolium repens</i>	1,31	-	0,32	<i>V. densiflorum</i>	-	-	-0,27
<i>Lotus spec.</i>	0,52	-0,17	-0,07	<i>V. thapsus</i>	0,27	1,05	-
<i>L. corniculatus</i>	1,09	-0,08	0,18	<i>Digitalis purpurea</i>	0,72	1,81	1,57
<i>L. pedunculatus</i>	-0,06	-0,25	-0,32	<i>Rhinanthus spec.</i>	-0,49	-1,01	-1,40
<i>Vicia spec.</i>	-0,20	0,15	0,32	<i>R. angustifolius</i>	-0,10	-0,88	-1,40
<i>V. cracca</i>	-0,37	-0,10	0,17	<i>R. minor</i>	-0,49	-1,13	-
<i>V. sepium</i>	-0,43	-0,27	0,66	<i>Linaria vulgaris</i>	-0,80	-0,24	0,65
<i>V. sativa ssp nigra</i>	0,19	0,81	0,14	<i>Scrophularia spec.</i>	-0,29	0,03	0,10
<i>Trifolium hybridum</i>	-0,48	-0,18	-0,47	<i>S. auriculata</i>	-0,21	0,06	-
<i>Onobrychis viciifolia</i>	-0,76	-0,41	-1,45	<i>S. nodosa</i>	-0,37	0,00	0,10
<i>Lupinus spec.</i>	1,84	1,13	-	<i>Antirrhinum majus</i>	2,84	1,62	-
<i>L. arboreus</i>	1,84	-	-	<i>Pedicularis spec.</i>	-1,08	-1,16	-2,23
<i>L. polyphyllus</i>	-	1,13	-	<i>P. palustris</i>	-0,88	-0,97	-2,04
<i>Melilotus spec.</i>	0,18	0,77	0,68	<i>P. sylvatica</i>	-1,28	-1,34	-2,42
<i>M. albus</i>	-0,20	1,12	1,43	Asteraceae			
<i>M. altissimus</i>	0,73	1,35	0,00	<i>Centaurea jacea</i>	-0,25	-	-0,70
<i>M. officinalis</i>	0,02	-0,17	0,63	<i>Centaurea cyanus</i>	-0,39	-2,09	-0,96
<i>Cytisus scoparius</i>	0,00	-0,34	-0,48	<i>Centaurea scabiosa</i>	-0,49	0,37	-1,23
<i>Medicago sativa</i>	-0,56	0,37	0,50	<i>Cirsium spec.</i>	0,47	0,20	1,43
<i>Phaseolus spec.</i>	-	-	-	<i>C. vulgare</i>	0,80	1,35	-
<i>Ononis repens</i>	-0,45	0,00	-1,33	<i>C. palustre</i>	0,15	-0,69	-
<i>Lathyrus tuberosus</i>	-0,99	0,41	-0,75	<i>C. arvense</i>	0,47	-	1,43
Lamiaceae				<i>C. oleraceum</i>	-	-0,07	-
<i>Lamium groep</i>	-0,25	0,30	-0,50	<i>Taraxacum/Crepis groep</i>	0,13	0,14	0,55
<i>L. album</i>	-0,65	-	-	<i>Taraxacum officinale aggr.</i>	0,43	-	-
<i>L. purpureum</i>	-1,09	0,94	0,55	<i>C. biennis</i>	-0,02	-0,93	-
<i>L. hybridum</i>	1,57	0,35	-	<i>C. capillaris</i>	-0,17	1,21	0,55
<i>L. amplexicaule</i>	-0,22	0,39	-	<i>Solidago spec.</i>	-0,89	6,00	3,53
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	1,07	0,33	-	<i>S. virgaurea</i>	-0,89	-	-
<i>Ballota nigra</i>	-0,37	-0,53	-1,55	<i>S. canadensis</i>	-	5,94	-
<i>Stachys spec.</i>	-0,37	0,04	0,22	<i>S. gigantea</i>	-	6,06	3,53
<i>S. officinalis</i>	-0,62	-	-	<i>Carlina vulgaris</i>	-0,85	-	-1,64
<i>S. sylvatica</i>	-0,49	-0,07	-0,24	<i>Helianthus spec.</i>	-	1,34	-
<i>S. palustris</i>	0,01	0,15	0,68	<i>H. tuberosus</i>	-	1,34	-
<i>Galeopsis spec.</i>	-0,61	0,22	0,38	<i>Hypochaeris groep</i>	0,39	-0,56	0,25
<i>G. tetrahit</i>	-0,61	-0,14	0,38	<i>H. radicata</i>	0,61	-0,55	0,49
<i>G. bifida</i>	-	0,57	-	<i>Leontodon autumnalis</i>	1,33	-0,46	0,66
<i>Glechoma hederacea</i>	-0,56	-0,28	0,87	<i>L. hispidus</i>	-0,59	-1,08	-
<i>Thymus/Origanum spec.</i>	-0,37	-1,03	-1,34	<i>L. saxatilis</i>	0,21	-0,66	-0,40
<i>Origanum vulgare</i>	-0,10	-0,57	-1,34	<i>Jacobaea vulgaris</i>	0,11	0,37	-0,26
<i>Thymus pulegioides</i>	-0,38	-1,48	-	<i>Eupatorium cannabinum</i>	-0,15	0,36	0,53
<i>Thymus polytrichus</i>	-0,64	-	-	Rosaceae			
<i>Prunella vulgaris</i>	0,60	-0,52	-0,50	<i>Rubus spec.</i>	-0,24	-0,23	0,18
Ericaceae				<i>R. idaeus</i>	-0,09	-0,23	0,39
<i>Vaccinium spec.</i>	-0,61	-0,76	-0,57	<i>R. fruticosus agg.</i>	-0,29	-	-
<i>V. myrtillus</i>	-0,61	-0,76	-0,57	<i>R. caesius</i>	-0,34	-	-0,03
<i>Calluna vulgaris</i>	-0,64	-0,90	-0,85	<i>Filipendula ulmaria</i>	-0,10	-0,71	-0,30
<i>Erica spec.</i>	-0,93	-0,88	-1,04	<i>Pyrus/Prunus/Malus groep</i>	1,12	1,09	1,16
<i>E. tetralix</i>	-0,91	-0,88	-1,04	<i>Malus sylvestris</i>	0,57	-	1,96
<i>E. cinerea</i>	-0,94	-	-	<i>Pyrus communis</i>	1,49	-	0,78
<i>Rhododendron spec.</i>	1,83	-	1,86	<i>Prunus avium</i>	1,29	1,09	0,74
<i>R. ponticum</i>	1,83	-	1,86	<i>Prunus serotina</i>	-	0,52	-
<i>Onbekende Ericaceae spec.</i>	-	-	-	<i>Fragaria vesca</i>	-1,09	-0,71	-1,18
				<i>Crataegus monogyna</i>	-0,76	0,50	-

Tabel 2. Vervolg

Stuifmeeltaxon	Trend Index			Stuifmeeltaxon	Trend Index			
	Plantensoort	UK	B		NL	Plantensoort	UK	B
Campanulaceae				Single taxa Families				
<i>Campanula</i> spec.	-0,92	-0,70	-0,73	<i>Impatiens glandulifera</i>	1,85	2,27	2,47	
<i>C. rapuncululus</i>	-	-0,53	-	Brassicaceae spec.	0,09	0,69	0,27	
<i>C. rotundifolia</i>	-0,92	-0,86	-0,73	<i>Raphanus raphanistrum</i>	-1,39	0,18	-0,14	
<i>Jasione montana</i>	-1,08	-0,75	-0,94	<i>Sinapis arvensis</i>	-1,76	0,60	0,00	
Boraginaceae				<i>Brassica rapa</i>	0,74	-	-	
<i>Symphytum officinale</i>	0,34	0,31	0,58	<i>Brassica nigra</i>	-0,02	1,28	0,95	
<i>Echium vulgare</i>	-0,24	0,11	-0,23	<i>Brassica napus</i>	2,88	-	-	
<i>Borago officinalis</i>	-	-	-1,57	<i>Lythrum salicaria</i>	-0,08	-0,10	-0,06	
<i>Pulmonaria officinalis</i>	1,77	0,52	-0,78	<i>Salix</i> spec.	0,20	0,18	-0,42	
<i>Cynoglossum officinale</i>	-1,09	-0,34	-1,32	<i>S. repens</i>	-0,42	-0,85	-0,42	
Solanaceae				<i>S. aurita</i>	-0,01	-	-	
<i>Solanum dulcamara</i>	-0,11	1,20	0,93	<i>S. cinerea</i>	0,84	-0,10	-	
<i>Solanum tuberosum</i>	-	-	-	<i>S. caprea</i>	0,34	0,65	-	
<i>Nicotiana</i> spec.	-	-	-	<i>S. viminalis</i>	0,61	0,07	-	
Ranunculaceae				<i>S. purpurea</i>	-0,01	-	-	
<i>Ranunculus acris</i>	0,30	-	0,54	<i>S. alba</i>	0,02	0,64	-	
<i>Thalictrum flavum</i>	-0,53	0,04	0,05	<i>S. fragilis</i>	0,26	0,64	-	
<i>Consolida</i> spec.	-	-0,05	-	<i>Helianthemum nummularium</i>	-0,70	-0,55	-	
<i>C. regalis</i>	-	-0,05	-	<i>Buddleja davidii</i>	3,73	3,43	-	
<i>Delphinium</i> spec.	-	-	-	<i>Hypericum</i> spec.	-0,03	-0,29	-0,13	
Caprifoliaceae				<i>H. androsaemum</i>	0,78	-	-	
<i>Lonicera</i> spec.	-0,11	-0,37	-0,20	<i>H. perforatum</i>	-	-	0,32	
<i>L. periclymenum</i>	-0,11	-0,37	-0,20	<i>H. tetrapterum</i>	-0,41	-0,29	-0,15	
<i>Symphoricarpos albus</i>	1,74	0,36	0,91	<i>H. pulchrum</i>	-0,32	-	-	
<i>Viburnum</i> spec.	-0,15	-0,05	-	<i>H. hirsutum</i>	-0,18	-	-	
<i>V. opulus</i>	-0,15	-0,05	-	<i>H. dubium</i>	-	-	-0,55	
Saxifragaceae				<i>Phacelia tanacetifolia</i>	-	-	-	
<i>Ribes odoratum</i>	-	-	-	<i>Tilia</i> spec.	0,99	1,37	-	
<i>Ribes sanguineum</i>	-	3,07	-	<i>T. cordata</i>	1,64	1,50	-	
<i>Hydrangea</i> spec.	-	-	-	<i>T. cord. x T. platyphyllos</i>	0,33	1,23	-	
Papaveraceae				<i>Frangula alnus</i>	-0,16	-0,27	-	
<i>Chelidonium majus</i>	-0,72	0,29	0,10	<i>Chamerion angustifolium</i>	-0,01	-	1,58	
<i>Papaver rhoeas</i>	-0,41	-0,01	0,13	<i>Escallonia bifida</i>	-	-	-	
Caryophyllaceae				<i>Ligustrum ovalifolium</i>	-	-	-	
<i>Silene</i> spec.	-0,86	0,40	0,81	<i>Weigela</i> spec.	-	-	-	
<i>S. dioica</i>	-0,44	0,17	0,51	<i>Iris pseudacorus</i>	0,16	0,28	0,57	
<i>S. latifolia</i>	-0,88	0,63	1,10	Apiaceae spec.	-	-	-	
<i>S. vulgaris</i>	-1,26	-	-	<i>Aesculus hippocastanum</i>	1,08	-	-	
<i>Lychnis</i> spec.	-0,79	-0,42	-0,43	<i>Cornus sanguinea</i>	-0,06	1,01	-	
<i>L. flos-cuculi</i>	-0,79	-0,42	-0,43	Onbekende spec. 1	-	-	-	
Unknown Caryophyllaceae spec.	-	-	-	Onbekende spec. 2	-	-	-	
Aceraceae				Onbekende spec. 3	-	-	-	
<i>Acer</i> spec.	-0,03	1,11	-	Onbekende spec. 4	-	-	-	
<i>A. platanoides</i>	-	0,97	-	Onbekende spec. 5	-	-	-	
<i>A. campestre</i>	0,35	0,88	-					
<i>A. pseudoplatanus</i>	-0,40	1,11	-					
<i>Acer japonicum</i>	-	-	-					
Plantaginaceae								
<i>Plantago lanceolata</i>	1,35	-	0,60					
<i>Plantago media</i>	-0,79	-0,47	-1,23					
Liliaceae								
Liliaceae spec. < 40 µm pollen	-	-	-					
Liliaceae spec. > 40 µm pollen	-	-	-					

Tabel 3. De relatieve bijdrage van de tien belangrijkste plantentaxa aan de stuifmeelladingen van (a) 5 achteruitgaande en 5 stabiele hommelseorten voor 1950 en (b) 5 stabiele hommelseorten voor 1950 en in 2004-2005 in België, Engeland en Nederland.

Table 3. The relative contribution of the ten most important plant taxa to the pollen loads of (a) rare and common bumblebee species caught before 1950 and (b) common bumblebee species caught before 1950 and in 2004-2005 in Belgium, England and The Netherlands. n = 5

		Voor 1950	
		Stabiele soorten (%)	Achteruitgaande soorten (%)
<i>Trifolium pratense</i>	rode klaver	19,9	23,6
<i>Lotus</i> sp.	rolklaver sp.	8,3	3,7
<i>Vaccinium</i> sp.	bosbes sp.	1,6	8,7
<i>Lamium/Ballota</i> sp.	dovenetel/ballote sp.	6,0	3,2
<i>Campanula</i> sp.	klokje sp.	0,7	8,2
<i>Verbascum</i> sp.	toorts sp.	3,3	4,9
<i>Trifolium repens</i>	witte klaver	4,9	2,5
<i>Melampyrum pratense</i>	hengel	4,5	2,0
<i>Erica</i> sp.	dopheide sp.	0,6	5,5
<i>Symphytum officinale</i>	gewone smeewortel	3,5	2,3

		Stabiele soorten	
		Voor 1950 (%)	2004-2005 (%)
<i>Trifolium pratense</i>	rode klaver	22,0	12,0
<i>Trifolium repens</i>	witte klaver	3,1	13,5
<i>Rubus</i> sp.	braam sp.	0,7	14,5
<i>Lotus</i> sp.	rolklaver sp.	8,0	4,5
<i>Lamium/Ballota</i> sp.	dovenetel/ballote sp.	7,0	4,6
<i>Symphytum officinale</i>	gewone smeewortel	5,0	5,6
<i>Melampyrum pratense</i>	hengel	4,2	1,8
<i>Impatiens glandulifera</i>	reuzenbalsemien	0,0	5,2
<i>Rhinanthus</i> sp.	ratelaar sp.	1,8	2,9
<i>Brassicaceae</i> sp.	kruisbloemen sp.	1,4	2,6

Heidegebieden (met struikheide - *Calluna vulgaris*, dopheide-soorten - *Erica* en in mindere mate bosbes - *Vaccinium*), bedekten oppervlakken van 90.000 (Engeland) en 300.000 ha (Nederland; Kleijn & Raemakers 2008). Deze biotopen waren ruim voorhanden toen de hommels uit de entomologische collecties werden verzameld. Dit kan verklaren waarom stuifmeel van EB 72 (1-2) 001-097 de bijbehorende plantensoorten zoveel werd aangetroffen in de stuifmeelladingen van voor 1950. Recent vonden Westphal et al. (2003, 2006) dat de dichtheid van hommelpopulaties hoger was in gebieden met grote hoeveelheden bloeiend koolzaad (*Brassica napus*). Dit suggereert dat de hommelsstand aanzienlijk wordt beïnvloed door voedsel uit bloemen van gewassen.

Er werden echter ook duidelijke voorkeuren voor bepaalde plantensoorten waargenomen. Zo vonden we, in lijn met de resultaten van Brian (1951), dat de stabiele tuinhommel geen stuifmeel verzamelde van rolklaversoorten (*Lotus*), terwijl deze algemeen zijn en veel samen voorkomen met rode klaver, de belangrijkste waardplant van tuinhommels.

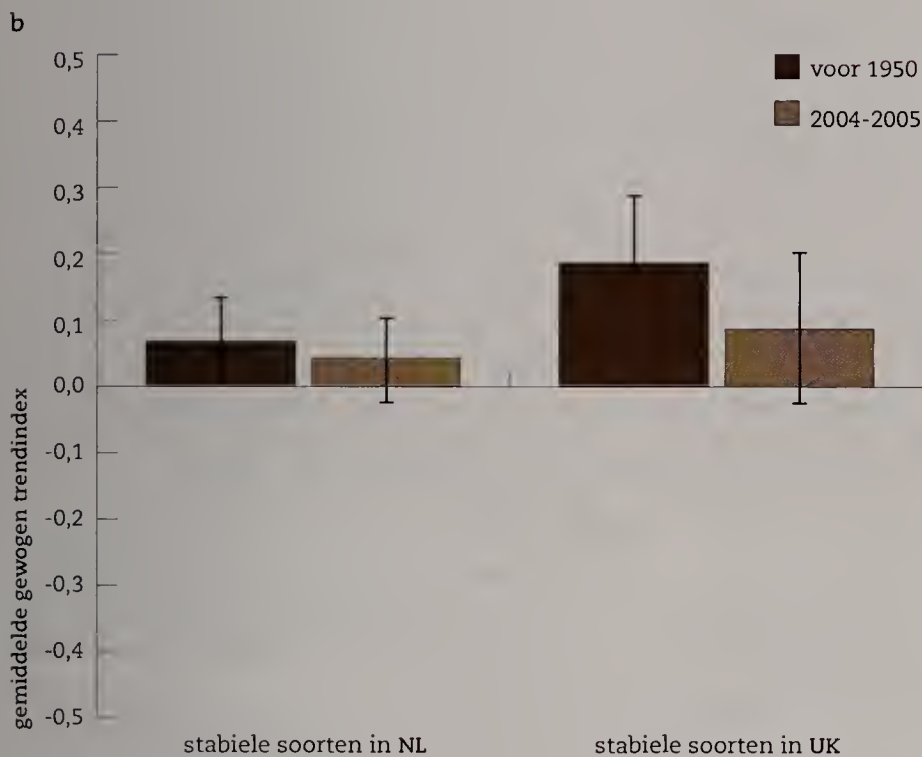
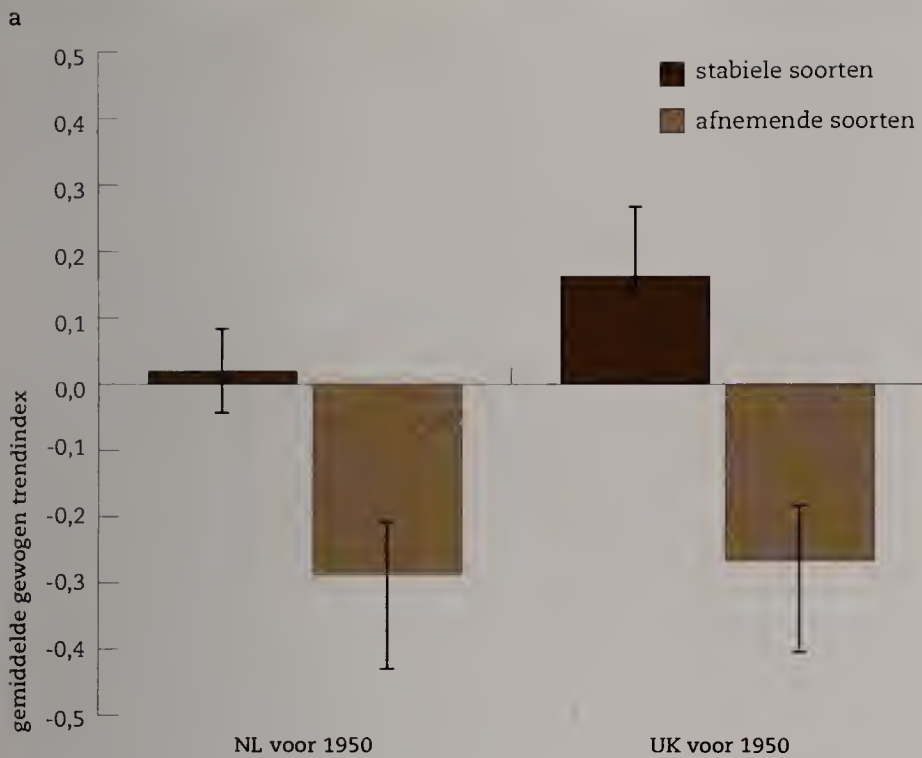
Samenvattend kan dus worden geconcludeerd dat de achteruitgaande soorten zich niet in sterkere mate hebben

gespecialiseerd op één specifiek plantentaxon dan de stabiele soorten. Elke soort had specifieke voorkeuren, soms kwantitatief soms kwalitatief, die tot uitdrukking kwamen op soort- of genusniveau van de waardplantsoorten, maar niet op familieniveau.

De achteruitgaande hommelseorten bleken voor 1950 relatief veel stuifmeel verzameld te hebben van plantentaxa die op het punt stonden achteruit te gaan. Stabiele hommelseorten daarentegen gebruikten stuifmeel van plantentaxa met een gemiddelde of bovengemiddelde populatietrend (figuur 6a). Dit contrasteert met resultaten van Carvell et al. (2006), die vonden dat waardplanten van hommels de afgelopen eeuw in het algemeen achteruit zijn gegaan. Carvell en collega's gebruikten echter de bezoekfrequentie als maat voor voedselvoorkeur en maakten geen onderscheid tussen achteruitgaande en stabiele soorten.

Vandaag de dag, is het aantal stuifmeeltaxa dat gebruikt wordt door stabiele hommelseorten niet significant lager dan voor 1950, ondanks sterke veranderingen in de samenstelling van hun stuifmeelladingen. Ze gebruiken ook nog steeds plantensoorten die het bovengemiddelde goed doen (figuur 6b). De veranderingen in de stuifmeelladingen komen grotendeels overeen met veranderingen in het landgebruik. Gedurende de 20^e eeuw is het aanzien van het Noordwest-Europese platteland drastisch veranderd. De opkomst van kunstmest maakte vlinderbloemige voedergewassen en heidegebieden (voor begrazing en bemesting met heideplaggen) overbodig. Deze biotopen namen dan ook drastisch in oppervlakte af of ze verdwenen geheel (bijv. klavers als voedergewassen in Nederland). Dit kan het afgenomen belang van rode klaver als stuifmeelbron verklaren. De afgenomen bijdrage van rolklaver is mogelijk het gevolg van de achteruitgang van schrale graslanden (bijv. WallisDeVries et al. 2002). Het toegenomen belang van braam (*Rubus*) is moeilijker te verklaren, aangezien dit plantentaxon algemeen was in beide onderzoeksperiodes. Kerkvliet (1984) vergeleek de samenstelling van stuifmeel in Nederlandse honing uit 1930 met die uit 1971 en 1980, en nam een vergelijkbare toename van braamstuifmeel waar. De toename van witte klaver is waarschijnlijk gerelateerd aan het toenemend gebruik van gras-klaver mengsels in de intensieve (melk)veehouderij. In veel agrarische gebieden is witte klaver tegenwoordig een van de weinige soorten die nog uitbundig bloeiend kan worden aangetroffen (Kohler et al. 2007). Het belang in 2004 en 2005 van reuzenbalsemien, een uitheemse soort die pas vanaf 1950 serieus in verspreiding toenam (Preston et al. 2002), illustreert het vermogen van stabiele hommelseorten om nieuwe stuifmeelbronnen te benutten zodra deze beschikbaar komen. Het is opmerkelijk dat stuifmeel van landbouwgewassen (uitgezonderd vlinderbloemige voedergewassen) slecht vertegenwoordigd is bij de onderzochte soorten, aangezien hommels veelvuldig worden waargenomen op landbouwgewassen (Scheper et al. 2011). Mogelijk betekent dit dat landbouwgewassen wel gebruikt worden als nectarbron maar dat ze voor hommels niet alle noodzakelijke voedingsstoffen verschaffen. Behoud en bevordering van hommels als belangrijke bestuivers in landbouwgebieden vereist dus dat voldoende alternatieve stuifmeelbronnen aanwezig zijn.

Alle tien hommelseorten benutten stuifmeel van tenminste 15 stuifmeeltaxa, die lang niet allemaal achteruit zijn gegaan in de afgelopen eeuw. Desondanks houden de afgenomen hommelseorten tegenwoordig nog slechts stand in een paar overgebleven gebieden waar het historische landschap nog relatief intact is (bijv. Goulson et al. 2006). Waarom zijn deze soorten klaarblijkelijk niet in staat geweest om over te stappen op stuifmeel dat weliswaar minder de voorkeur heeft, maar



6. De Gemiddelde Gewogen Trend Index (telkens gemiddelde en standaardfout van 5 soorten) van plantentaxa in de stuifmeelladingen van (a) stabiele en achteruitgaande hommelseorten voor 1950 en (b) stabiele hommelseorten voor 1950 en in 2004 en 2005. Indices zijn afzonderlijk voor Engeland (UK) en Nederland (NL) weergegeven; Voor België waren onvoldoende data beschikbaar. Voor een uitgebreidere beschrijving: zie tekst.

6. The Average Weighed Change Index (mean and standard error of 5 species) of plant taxa in the pollen loads of (a) stable and declining bumblebee species before 1950 and (b) stable bumblebee species before 1950 and in 2004 and 2005. Figures are given separately for England (UK) and The Netherlands (NL); insufficient data were available for Belgium. For further explanation see Kleijn & Raemakers (2008).

veelvuldiger in het landschap voorkomt? Hommels produceren pas vrouwtjes en mannetjes als de kolonie een minimum aantal werksters heeft geproduceerd. Een groot deel van de kolonies slaagt er in het geheel niet in dergelijk nageslacht te produceren (Cumber 1953). De groeisnelheid van kolonies is gerelateerd aan de beschikbaarheid van voedsel (D. Kleijn, ongepubliceerde resultaten). Groei van de larven is afhankelijk van het soort stuifmeel dat ze voorgeschoteld krijgen (Génissel et al. 2002).

Larven van achteruitgaande hommelseorten zijn mogelijk meer gespecialiseerd op stuifmeel van hun voorkeurswaardplanten dan larven van stabiele soorten. Stuifmeel van minder favoriete taxa zou dan bij achteruitgaande soorten kunnen leiden tot een langzamere groei van de larven, een tragere groei van de kolonie en een langere tijd voordat het eerste nageslacht geproduceerd wordt. Hierdoor hebben kolonies een grotere kans om verloren te gaan door willekeurige factoren zoals periodes met slecht weer, zodat populaties lokaal kunnen uitsterven. Deze hypothese moet nader onderzocht worden, bijvoorbeeld door het vergelijken van de groeisnelheid en het reproductief succes van kolonies van algemene en zeldzame soorten.

Onze studie laat zien dat, in een periode dat alle onderzochte hommelseorten nog wijdverspreid voorkwamen, soorten die op het punt stonden om achteruit te gaan gebruik maakten van een kleiner spectrum aan plantentaxa dan soorten die niet achteruit zouden gaan. Daarnaast zouden die plantentaxa ook nog eens sterker achteruit gaan dan de plantentaxa die door stabiele hommelseorten gebruikt werden. De veranderingen in het voorkomen van plantentaxa zijn gerelateerd aan veranderingen in landgebruik, zoals het in onbruik raken van vlinderbloemige voedergewassen en heide bij de Noordwest-Europese landbouw, en het intensievere gebruik van soortenrijke graslanden. Het lot van de vijf afnemende hommelseorten lijkt dus vooral te zijn bezegeld door de indirecte gevolgen van veranderend landgebruik. Dit had een groter effect op hen dan op de vijf stabiele soorten omdat de achteruitgaande soorten sterker afhankelijk waren van de verdwijnende vormen van landgebruik, ze meer uitgesproken waardplantvoorkeuren hadden en ze minder alternatieve waardplanten hadden waarop ze over konden stappen.

Door onderzoek aan museumexemplaren die 58-132 jaar geleden zijn verzameld, waren we in staat om populatietrends te koppelen aan verschillen in voedselvoorkeur. Deze methode biedt perspectief voor het verkrijgen van inzicht in biotoop- en voedselvoorkeur van andere bloembezoekende insecten (vooral van soorten die zeldzaam geworden zijn) en in de toekomst wellicht ook voor allerlei andere herbivoren en carnivoren, als DNA-fingerprinting-technieken worden ontwikkeld waarmee voedselsoorten in het spijsverteringskanaal geïdentificeerd kunnen worden. De resultaten benadrukken het belang van de uitgebreide collecties in natuurhistorische musea voor het vergroten van onze kennis over ecologie en behoud van wilde soorten.

Dankwoord

Onze dank gaat uit naar G. Else, P. Grootaert, P. Rasmont, C. van Achterberg, W. Hogenes, Y. Jongema en M. Reemer voor hun hulp bij het bemonsteren van hommels in collecties, en naar J. Kerkvliet voor het controleren van stuifmeelmonsters. Inhoudelijke commentaren van D. Goulson, M. Kwak en P. Williams en redactioneel commentaar van Peter Koomen hielpen ons het manuscript te verbeteren. Deze studie is uitgevoerd in het kader van het EU project QLK5-CT-2002-1495 'Evaluating current European Agri-environment Schemes to Quantify and Improve Nature Conservation Efforts in Agricultural Landscapes' (EASY). Dit artikel is een Nederlandse vertaling en bewerking van een Engelstalig artikel verschenen in *Ecology* (Kleijn & Raemakers 2008) welke werd gefaciliteerd door het Wilde Bestuivers project (BO-11-011.03-011) binnen het BIJ-1 onderzoeksprogramma, uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van EL& I.

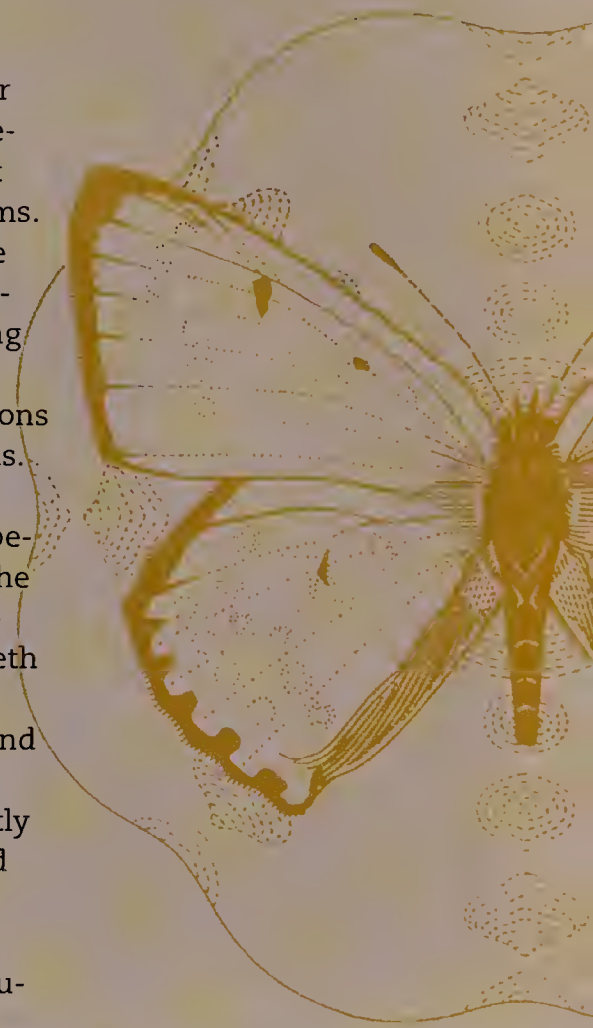
Literatuur

- Alford DV 1975. Bumblebees. David-Poynter Limited.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- Both C, Bouwhuis S, Lessells CM & Visser ME 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81-83.
- Brian AD 1951. The pollen collected by bumblebees. *Journal of Animal Ecology* 20: 191-194.
- Carvell C, Roy DB, Smart SM, Pywell RF, Preston CD & Goulson D 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation* 132: 481-489.
- CBS 2003. Biobase 2003. Centraal Bureau voor de Statistiek.
- Colwell RK 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Crawley MJ 2005. Statistics: an introduction using R. John Wiley & Sons.
- Cumber RA 1953. Some aspects of the biology and ecology of humble-bees bearing up[on] yield of red-clover seed in New Zealand. *New Zealand Journal of Science and Technology, Section B* 34: 227-240.
- Duncan RP & Young JR 2000. Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. *Ecology* 81: 3048-3061.
- Fussell M & Corbet SA 1992. Flower usage by bumble-bees: a basis for forage plant management. *Journal of Applied Ecology* 29: 451-465.
- Génissel A, Aupinel P, Bressac C, Tasei J-N & Chevri er C 2002. Influence of pollen origin on performance of *Bombus terrestris* microcolonies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104: 329-336.
- Goulson D 2003. Bumblebees. Behaviour and ecology. Oxford University Press.
- Goulson D. & Darvill B 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie* 35: 55-63.
- Goulson D, Hanley ME, Darvill B & Ellis JS 2006. Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.). *Journal of Insect Conservation* 10:95-103.
- Goulson D, Hanley ME, Darvill B, Ellis JS & Knight ME 2005. Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation* 122: 1-8.
- Halbritter H, Weber M, Zetter R, Frosch-Radivo A, Buchner R & Hesse M 2006. PalDat – Illustrated handbook on pollen terminology. Society for the promotion of Palynological Research in Austria.
- Harper GL, Maclean N & Goulson D 2006. Analysis of museum specimens suggests extreme genetic drift in the adonis blue butterfly (*Polyommatus bellargus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 447-452.
- Heinrich B 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs* 46: 105-128.
- Heinrich B 1979. Bumblebee economics. Harvard University Press.
- Heinrich B 1983. Insect foraging energetics. In: Handbook of experimental pollination biology (CE. Jones & RJ Little eds): 187-214. Scientific and American Editions.
- Heinrich B 2003. New buzz on the Humble-Bee. *Science* 302: 395-396.
- Hitchcock CL & Gratto-Trevor C 1997. Diagnosing a shorebird local population decline with a stage-structured population model. *Ecology* 78: 522-534.
- Inouye D 1978. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behaviour. *Ecology* 59: 672-678.
- Isaac NJB & Cowlshaw G 2004. How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society London Series B - Biological Sciences* 271: =1135-1141.
- Kerkvliet JD 1984. Stuifmeelanalyse van Nederlands Honing: vroeger en nu. *Bijenteelt VBBN* 3: 76-78.
- Kleijn D, Berendse F, Smit R & Gilissen N 2001. Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413: 723-725.
- Kleijn D & Van Langevelde F 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology* 7: 201-214.
- Kleijn D & Raemakers I 2008. A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumblebee species. *Ecology* 89: 1811-1823.
- Kohler F, Verhulst J, Knop E, Herzog F & Kleijn D 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biological Conservation* 135: 302-307.
- Osborne JL, Clark SJ, Morris RJ, Williams I H, Riley JR, Smith AD, Reynold DR & Edwards AS 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology* 36: 519-533.
- Peat J & Goulson D 2005. Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 152-156.
- Pekkarinen A 1984. Resource partitioning and coexistence in bumblebees (Hymenoptera, Bombinae). *Annales Entomologici Fennici* 50: 97-107.
- Pertoldi C, Garc ia-Perea R, Godoy JA, Delibes M & Loeschcke V 2006. Morphological consequences of range fragmentation and population decline on the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Zoology* 268: 73-86.
- Preston, CD, Pearman DA & Dines TD 2002. New Atlas of the British and Irish Flora: an atlas of the vascular plants of Britain, Ireland, the Isle of Man and the Channel Islands. Oxford University Press.
- Rachowicz LJ, Knapp RA, Morgan JAT, Stice MJ, Vredenburg VT, Parker JM & Briggs CJ 2006. Emerging infectious disease as a proximate cause of amphibian mass mortality. *Ecology* 87: 1671-1683.
- Rasmont P 1988. Monographie  cologique et zoog ographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). Dissertation Facult  des Sciences agronomiques de l'Etat.
- Rich TCG & Woodruff ER 1996. Changes in vascular plant floras of England and Scotland between 1930-1960 and 1987-1988: the BSBI monitoring scheme. *Biological Conservation* 75: 217-229.
- Riley JR, Smith AD, Reynolds DR, Edwards AS, Osborne JL, Williams IH, Carreck NL & Poppy GM 1996. Tracking bees with harmonic radar. *Nature* 379: 29-30.
- Scheper J, Kleijn D & Reemer M 2011. De relevantie van wilde bijen voor de bestuiving van landbouwgewassen. *De Levende Natuur* 112: 124-125.
- Sladen FWL 1912. The humble-bee: its life-history and how to domesticate it. MacMillan and Co.
- Sowig P 1989. Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78: 550-558.
- Telfer MG, Preston CD & Rothery P 2002. A general method for measuring relative change in range size from biological atlas data. *Biological Conservation* 107: 99-109.
- Van der Ham RWJM, Kaas JP, Kerkvliet JD & Neve A 1999. Pollenanalyse – stuifmeelonderzoek van honing voor imkers, scholen en laboratoria. Stichting Landelijk Proefbedrijf voor Insektenbestuiving en Bijenhouderij Ambrosiushoeve.
- Van Landuyt W, Hoste I, VanHecke L, Van den Bremt P, Vercruysse W & De Beer D 2006. Atlas van de Flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Nationale Plantentuin van België & Floristische Werkgroepen..
- WallisDeVries MF, Poschlod P & Willems JH 2002. Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation* 104: 265-273.
- Webb NR 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology* 35: 987-990.
- Westphal C, Steffan-Dewenter I & Tscharntke T 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* 6: 961-965.
- Westphal C, Steffan-Dewenter I & Tscharntke T 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* 149: 289-300.
- Westrich P 1996. Habitat requirements of the central European bees and the problems of partial habitats. In: The conservation of bees (A Matheson, SL Buchmann, C. O'Toole, P Westrich & IH Williams, eds): 1-16., Academic Press.-
- Williams P 2005. Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson et al. *Biological Conservation* 122: 33-43.
- Williams PH 1982. The distribution and decline of British bumble bees (*Bombus* Latr). *Journal of Apicultural Research* 21: 236-245.

Summary

A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumblebee species

Understanding population declines has been the objective of a wide range of ecological studies. When species have become rare such studies are complicated because particular behaviour or life history traits may be the cause but also the result of the decline of a species. We approached this problem by studying species' characteristics on specimens that were collected before the onset of their decline and preserved in Natural History Museums. In north-western Europe some bumblebee species have declined dramatically during the twentieth century whereas other, ecologically similar species have maintained stable national populations. A long-standing debate focuses on whether this is caused by declining species having stricter host plant preferences. We compared the composition of pollen loads of five bumblebee species with stable populations and five with declining populations using museum specimens collected before 1950 in Belgium, England and the Netherlands. Prior to 1950, the number of plant taxa in pollen loads of declining species was almost a third lower than that in stable species even though individuals of stable and declining species generally originated from the same areas. There were no systematic differences in the composition of pollen loads between stable and declining species but the plant taxa preferred by declining species before 1950 had experienced a stronger decline in the twentieth century than those preferred by stable species. In 2004 and 2005, we surveyed the areas where bumblebees had been caught in the past and compared the composition of past and present pollen loads of the stable, but not of the by now locally extinct declining species. The number of collected pollen taxa was similar but the composition differed significantly between the two periods. Differences in composition reflected the major changes in land use in north-western Europe but also the spread of the invasive plant species *Impatiens glandulifera*. The main question now is why declining species were apparently not able to switch to less preferred food plants when stable species were. This study shows that natural history collections can play an important role in improving our understanding of the ecological mechanisms driving species population change.



David Kleijn

Alterra, Centrum Ecosystemen

Droevendaalsesteeg 3

Postbus 47

6700 AA Wageningen

David.Kleijn@wur.nl

Ivo P. Raemakers

Van Caldenborghstraat 26

6247 CG Gronsveld

Verwacht en uiteindelijk gevonden in de Gelderse Poort: de broedparasieten *Nomada armata* en *Nomada sexfasciata* (Hymenoptera: Apidae)

Jan Smit

TREFWOORDEN

Broedparasitisme, faunistiek, klimaatverandering, knautiabij, langhoornbij, wespbijen

Entomologische Berichten 72 (1-2): 36-40

In 2011 werden de beide wespbijensoorten *Nomada armata* en *Nomada sexfasciata* aangetroffen in gebieden van de Gelderse Poort. Van beide zuidelijke soorten reikte het recente verspreidingsgebied tot dusver niet verder ons land in dan Midden-Limburg. *Nomada sexfasciata* kwam vroeger ook in de Gelderse Poort voor, maar wordt recent in ons land nauwelijks meer waargenomen. *Nomada armata* kwam in dit gebied niet eerder voor. Waarschijnlijk zijn de respectievelijke herkolonisatie en kolonisatie van deze regio door deze beide soorten een gevolg van de klimaatverandering.

Inleiding

Er zijn van die bijen die je in een bepaald gebied ooit verwacht, in ieder geval hoopt, een keer aan te treffen omdat het biotoop uitermate geschikt is, door de daar voorkomende bloemen, of vanwege de aanwezigheid van goede nestgelegenheid. Of, in het geval van broedparasieten, omdat de gastheer er met een goede populatie vertegenwoordigd is. In veel gevallen komen deze verwachtingen nooit uit. Maar soms gebeurt het dat zo'n soort toch zomaar ineens in dat gebied verschijnt. Dat maakte ik in 2011 tot mijn genoegen in de Gelderse Poort mee.

Broedparasieten

Verreweg de meeste soorten wilde bijen in ons land zijn solitair. Dat wil zeggen dat één vrouwtje een nest maakt, vaak uitgegraven in de grond, en alleen voor de nakomelingen zorgt. Een aantal soorten maakt het nest in vraatgangen in hout of in een holle stengel. In de grond nestelende soorten graven zelf meestal een hoofdgang met zijgangetjes die eindigen in een broedcel. Die broedcel wordt voorzien van een voorraad stuifmeel en nectar. Daarop wordt een ei gelegd en de cel wordt gesloten. Daarna wordt de volgende broedcel aangelegd. De larve, die uit het ei komt, eet de stuifmeelvoorraad op en gaat daarna verpoppen. In de meeste gevallen komt de nieuwe bij in het volgende jaar tevoorschijn.

Er is echter een vrij groot aantal soorten bijen dat niet zelf een nest maakt, maar het ei legt in het nest van andere bijensoorten. We noemen dit broedparasieten of koekoeksbijen, hun gedrag is vergelijkbaar met dat van een koekoek. De larve die uit het ei komt doodt eerst de larve van de rechtmatige eigenaar, of vernielt het ei. Bij sommige soorten broedparasieten, de bloedbijen (*Sphecodes*), doen de vrouwtjes dat al bij de eileg. Daarna eet de larve de voedselvoorraad op en gaat verpoppen.

De bijen van het genus *Nomada* (wespbijen) zijn allemaal broedparasieten. In Nederland komen van dit genus 46 soorten voor (Smit 2004, Smit & Megens 2006, Raemakers 2009). De meeste soorten parasiteren bij zandbijen (*Andrena*), enkele soorten bij groefbijen (*Lasioglossum*), dikpootbijen (*Melitta*) of langhoornbijen (*Eucera*). Enkele soorten koekoeksbijen hebben één vaste gastheer, andere hebben meer soorten als gastheer. Vaak is daarbij wel de belangrijkste gastheer aan te wijzen.

Knautiawespbij, *Nomada armata*

In de literatuur staat de knautiawespbij, *Nomada armata* Herrich-Schäffer (figuur 1), bekend als broedparasiet van de knautiabij, *Andrena hattorfiana* (Fabricius) (Westrich 1989, Smit 2004). Tot nu toe is een eenduidig bewijs hiervoor, uitkweken uit de nesten of opgraven uit gesloten nesten, echter nog niet geleverd. De gastheer-parasiet relatie tussen deze beide bijensoorten is echter wel zeer waarschijnlijk. *Nomada armata* wordt alleen waargenomen in gebieden waar zich een populatie van de knautiabij bevindt.

De gastheer, de knautiabij, komt voor in het zuidoostelijke deel van ons land, met name in Limburg (zie ook Reemer *et al.* dit nummer). Daarbuiten zijn er enkele vindplaatsen in het rivierengebied. In het natuurgebied het Tolkamerdijkje (Ac. 203-430) bij Tolkamer bevindt zich een tamelijk grote populatie van deze zandbij (Kok & Smit 2010). Mede door het beheer dat hier gevoerd wordt, is er in het terrein een flink bestand van beemd-kroon (*Knautia arvensis*). Jaarlijks worden het terrein één keer gemaaid met een kleine maaier. Het maaitijdstip varieert per jaar, van begin juli tot augustus. Om de ontwikkeling van de stroomdalflora te optimaliseren, zijn in 2006 enkele wilgen en populieren op het dijkje en in de vallei verwijderd. De vrouwtjes van de knautiabij halen uitsluitend op de bloemen van deze



1. *Nomada armata*, vrouwtje. Foto: Nico Vereecken
1. *Nomada armata*, female.

plant het stuifmeel waarmee ze de broedcellen bevoorraden. Ook de mannetjes fourageren gewoonlijk op deze bloemen.

Enkele jaren geleden waren er van de knautiawesp bij in ons land alleen nog recente waarnemingen bekend uit Zuid-Limburg. Op 31 mei 2003 werden er echter in Midden-Limburg, op de Isabellegreend bij Merum, twee mannetjes van deze wesp bij gevangen (Anonymus 2004). Hoewel bijna geen enkele soort van het genus *Nomada* voorkeur heeft voor bepaalde bloemen, is bekend dat de knautiawesp bij, evenals haar gastheer, graag nectar zuigt op beemd-kroon. Lefeber (1984) heeft deze wesp bij ook aangetroffen op hoge, gele composieten.

Op 2 juni 2011 bracht ik een kort bezoek aan het Tolkamerdijkje, met de bedoeling eens op de beemd-kroon te kijken of de knautiawesp bij hier intussen zou zijn gearriveerd. Gezien de grootte van de populatie van de knautiawesp bij was te verwachten dat dit eens zou gebeuren. Ik ben alle knautiabloemen gaan afzoeken en binnen vrij korte tijd had ik een vrouwtje van de grote en fraaie wesp bij gevonden. Daarmee is het verspreidingsgebied in ons land meteen een flink stuk naar het noorden uitgebreid (figuur 2).

Herkenning

De knautiawesp bij is een relatief grote wesp bij: 10-12 mm. De kleur is overwegend rood en zwart, met op het achterlijf gele zijvlekken. Beide geslachten hebben aan de basis van de bovenlip een vrij brede, glanzende, onbestippelde rand (figuur 3). Het vrouwtje heeft op het gezicht, de mesopleuren, heupen van de achterpoten en de zijkanten van het propodeum dichte, aanliggende, zilverwitte beharing. Het mannetje heeft een opvallend sterk verbrede dij van de voorpoot, met aan de voorkant een uitholling die sterk glanst (figuur 4).

Grote wesp bij, *Nomada sexfasciata*

De grote wesp bij, *Nomada sexfasciata* Panzer (figuur 5), is zeer waarschijnlijk een broedparasiet van de twee soorten langhoornbijen van het genus *Eucera* die in ons land voorkomen: de gewone langhoornbij, *Eucera longicornis* (Linnaeus) en de zuidelijke langhoornbij, *Eucera nigrescens* Pérez (Westrich 1989, Smit 2004). Mogelijk ook van *E. interrupta* Bär, een soort die niet in ons land voorkomt (Westrich 1989).

De recente verspreiding van de beide soorten langhoornbijen bevindt zich in ons land vooral in het zuid-oosten, met name in Zuid-Limburg. Van de gewone langhoornbij is echter al jaren lang een populatie aanwezig bij Nijmegen en op Texel is vrij recent een populatie herontdekt, of deze soort heeft zich hier opnieuw gevestigd. Sinds kort is bekend dat er zich in de Klompenwaard bij Doornenburg een kolonie bevindt van de zuidelijke langhoornbij (Anonymus 2011). Waarschijnlijk bevinden de nesten zich op en om het voormalige fort Pannerden.

Er waren zeven recente vangsten, van na 1980, van de grote wesp bij uit ons land bekend, daarvan waren vier vondsten op de Sint-Pietersberg (1997, 1998, 1999, 2006) en drie van Koningssteen bij Thorn in Midden-Limburg (1995, 2004, 2010). Er is echter nog een vindplaats in Zuid-Limburg bekend (2011), maar de gegevens daarvan zijn nog niet beschikbaar, wegens onderzoek dat nog niet is afgerond (mondelinge mededeling I.P. Raemakers). Uit het verleden, vooral van voor 1950, zijn er vangsten uit het midden en de hele zuid-oostelijke helft van ons land bekend (Peeters *et al.* 1999).

Op 21 mei 2011 ving ik een vrouwtje van de grote wesp bij in de Klompenwaard (Ac. 199/200-432). Zij vloog boven de wal rond het fort. Met deze waarneming is de recente verspreiding van ook deze soort in ons land een flink stuk naar het noorden is opgeschoven (figuur 6)



2. Verspreiding van *Nomada armata* in Nederland. De open vierkantjes zijn gegevens van voor 1980, de zwarte stippen zijn waarnemingen die dateren van 1980 en daarna. Bron: databank EIS-Nederland
2. Records of *Nomada armata* in The Netherlands. The squares are data from before 1980, the black dots are data from 1980 and later. Source: database EIS-Nederland

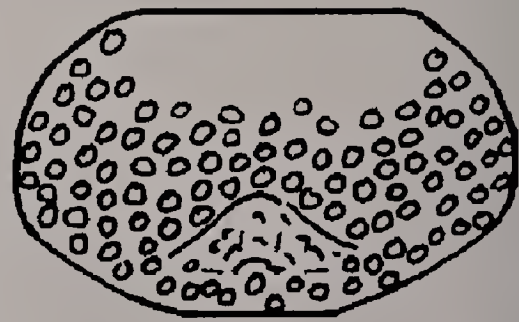
Herkenning

Zoals de Nederlandse naam al aangeeft, is de grote wespbij een grote soort: 12-14 mm. De kleur is zwart met uitbundige gele tekening. Op het achterlijf hebben de eerste drie tergieten een grote, gele zijvlek, de volgende tergieten hebben een gele band. Beide geslachten hebben een tamelijk brede wang, met een lengte van ongeveer een derde tot de helft van de breedte van de kaakbasis (figuur 7). Alle andere *Nomada*-soorten die in ons land voorkomen, hebben nagenoeg geen wang. Aan het uiteinde van de scheen van de achterpoot zijn geen dorentjes te vinden, alleen een dichte beharing. De andere grote soorten wespbijen in ons land hebben hier wel dorentjes.

Discussie

Het lijkt voor de hand te liggen dat klimaatveranderingen ervoor hebben gezorgd dat beide zuidelijke soorten nu in het midden van Nederland zijn opgedoken. In de laatste jaren zijn er verschillende zuidelijke bijen- en wespsoorten naar het noorden aan het oprukken. Enkele voorbeelden hiervan uit ons land zijn: de klimopbij, *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, *Eumenes coronatus* (Panzer), de driedoornige metselbij, *Hoplitis tridentata* (Dufour & Perris), de boemerangmaskerbij, *Hylaeus difformis* (Eversmann) en de franse veldwesp *Polistes dominula* (Christ).

Buiten Zuid-Limburg komt de knautiabi in ons land uitsluitend voor op rivierdijken, vanwege de beemdskroon. Het is goed mogelijk dat deze bij langs de Maas en in Duitsland langs de



3. Labrum van *Nomada armata* met glanzende strook aan de basis. Tekening: Jan Smit
3. Labrum of *Nomada armata* with basic a smooth, shiny area.



4. Femur 1 van mannetje *Nomada armata*, van voren van onderen gezien. Tekening: Jan Smit
4. Femur 1 of *Nomada armata* male, in frontal sight, from below.

Rijn oprukt naar het noorden. Daarbij gevolgd door de broedparasiet, de knautiawespbij. Uit het stroomdal van de Rijn zijn enkele recente vangsten bekend van de knautiawespbij (www.aculeata.eu, geraadpleegd: 6.vii.2011).

In het verleden, voor 1980, kwamen de langhoornbijen en de grote wespbij ook in het midden en oosten van ons land voor. Bijna alle oude waarnemingen uit deze regio dateren zelfs van voor 1950. Blijkbaar hebben deze bijensoorten zich in de periode daarna terug getrokken naar het zuiden. Welke factoren daarvoor verantwoordelijk zijn is niet duidelijk. In de afgelopen drie decennia is behoorlijk intensief naar bijen gekeken in ons land en deze bijensoorten zijn zeer opvallend, waardoor het onwaarschijnlijk lijkt dat ze over het hoofd gezien zijn.

Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar EIS-Nederland voor het vervaardigen van de verspreidingskaartjes en het beschikbaar stellen van de gegevens. Dank aan Ivo Raemakers voor de informatie over zijn recente vangsten in Zuid-Limburg. Dank aan Nico Vereecken (België) voor het beschikbaar stellen van de foto. Harry Woesthuis van Staatbosbeheer wordt bedankt voor het verlenen van een vergunning tot inventariseren in de gebieden van de Gelderse Poort.



5. *Nomada sexfasciata*. Foto: Tim Faasen
5. *Nomada sexfasciata*.



6. Verspreiding van *Nomada sexfasciata* in Nederland. Bron: databank EIS-Nederland. De open vierkantjes zijn gegevens van voor 1980, de zwarte stippen zijn waarnemingen die dateren van 1980 en daarna. Bron: databank EIS-Nederland

6. Records of *Nomada sexfasciata* in The Netherlands. Source: database EIS-Nederland. The squares are data from before 1980, the black dots are data from 1980 and later. Source: database EIS-Nederland



7. Kop met wang (pijlte) van *Nomada sexfasciata* man. Tekening: Jan Smit

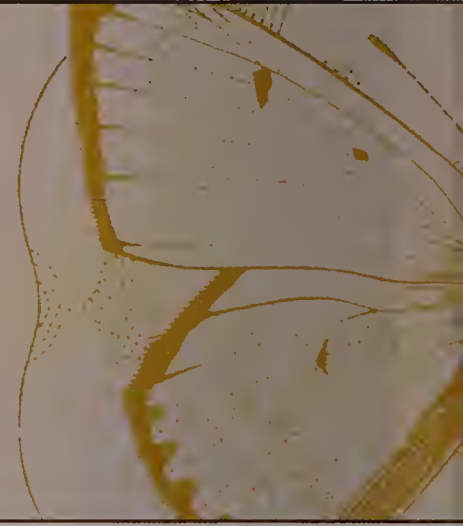
7. Head with cheek (arrow) of *Nomada sexfasciata* male.

Literatuur

- Anonymus 2004. Leuke waarnemingen 2003. Nieuwsbrief sectie Hymenoptera, Bzzz 19: 19-23.
- Anonymus 2011. Leuke waarnemingen 2010. HymenoVaria 2: 7-9.
- Kok F & Smit J 2010. Het bijenrijk van het Tolkamerdijkje. Nieuwsbrief sectie Hymenoptera, Bzzz 31: 24-31.
- Lefebvre V 1984. De invertebratenfauna van de Zuidlimburgse kalkgraslanden. Bijen (Hymenoptera Apoidea). Natuurhistorisch Maandblad 73: 231-237.
- Peeters T, Raemakers I & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). EIS-Nederland.
- Raemakers IP 2009. Korte mededelingen. De wespbij *Nomada melathoracica* aangetroffen in Nederland (Hymenoptera: Apidae). Entomologische Berichten 69: 18-19.
- Smit J 2004. De wespbijen (*Nomada*) van Nederland (Hymenoptera: Apidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 20: 33-125.
- Smit J & Megens P 2006. *Nomada moeschleri* (Hymenoptera: Apidae) nieuw voor de Nederlandse fauna. Entomologische Berichten 66: 24-25.
- Westrich P 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Spezieller Teil. Eugen Ulmer Verlag.

Summary**Expected and found in the Gelderse Poort: the brood parasites *Nomada armata* and *Nomada sexfasciata* (Hymenoptera: Apidae s.l.)**

The rare species *Nomada armata* and *Nomada sexfasciata* were both found in 2011 in the riverine area the Gelderse Poort (Gelderland). *Nomada sexfasciata* has been known to occur in the Gelderse Poort, but these records mainly stem from before 1950, after which it was reported only from the most southern part of the province of Limburg. *Nomada armata* has never before been seen in the Gelderse Poort and was mainly known from Limburg. Climate warming seems a likely cause for the recent northward expansion of both species.



Jan Smit

Voermanstraat 14
6921 NP Duiven
smit.jan@hetnet.nl

Het ondergrondse leven van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae)

Anne Jan Loonstra

TREFWOORDEN

Graafbij, larvale ontwikkeling, nestbouw, *Melecta albifrons*, *Sitaris muralis*

Entomologische Berichten 72 (1-2): 41-51

Adulten van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes*, verschijnen vroeg in het voorjaar en leggen de nesten meestal in aggregatieverband aan in de bodem, bij voorkeur in steile plekken zoals in löss- of leemwanden. Deze bij weet de menselijke bebouwing opmerkelijk goed te benutten als nestgelegenheid, in de stedelijke omgeving worden bijvoorbeeld plantenbakken, oude muren of beschutte plekjes langs randen van gebouwen gebruikt als nestplaats. De broedcellen liggen ondiep en worden van binnen afgewerkt met een wasachtig laagje, hierin ligt de vloeibare voedselvoorraad waar de larve van eet tot hij volgroeid is. De larve die uit het ei komt ontwikkelt zich in de lente en zomer en overwintert als imago in de broedcel. De bruine rouwbij, *Melecta albifrons*, en de sachembijenoliekever, *Sitaris muralis*, zijn broedparasieten van de gewone sachembij en kunnen de grootte van een populatie reguleren en deze in sommige gevallen volledig uitroeien. Beide kennen verschillende tactieken om de nesten van de gastheer binnen te komen. De bruine rouwbij breekt een gecompleteerde cel open met de punt van het achterlijf en kleeft een ei aan de binnenkant van de broedcel. *Sitaris muralis* gaat veel subtieler te werk en lift als larve mee op de gastheer en laat zich tijdens de bevoorrading in de broedcel vallen.

Inleiding

Naar aanleiding van de ontdekking van een nestaggregatie van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Pallas) (figuur 1, 2), in Groningen in 2008, is daar door de schrijver een aantal nesten opgegraven om de neststructuur en de ontwikkeling van de gewone sachembij te bestuderen. Aanvullend zijn er broedcellen overgeplaatst naar een kweekbak om meer van de ontwikkeling en nestbouw van deze bij en haar broedparasieten te kunnen observeren. Eerdere waarnemingen (Loonstra 2009) en nieuwe bevindingen zijn in het onderstaande artikel verwerkt.

Nestplaats

De gewone sachembij graaft haar nestgangen bij voorkeur in steile plekken zoals in löss- of leemwanden, oude voegen in muren, groeves, rivieroevers en dijkellingen (Westrich 1989b). De nesten worden ook in horizontale bodems aangelegd, meestal op beschutte en warme plaatsen zoals tussen rotsen. In stedelijke gebieden bevinden de nesten zich vaak langs de randen van gebouwen of op andere beschutte plaatsen. De nestgangen bevinden zich dan tegen een stevig en beschut gedeelte zoals een steen of een muur.

In de stad Groningen werd een nestaggregatie van de gewone sachembij aangetroffen in een beschut gelegen gemetselde plantenbak bij een schoolgebouw. Ook hier werden de meeste nesten gegraven met de hoofdingang direct tegen de rand. Deze soort wordt vaker in plantenbakken aangetroffen (Heitmans 2007 en A.J. Loonstra persoonlijke observaties) en ook

elders in de stad Groningen is de gewone sachembij op soortgelijke plaatsen aangetroffen.

De aarde in de gemetselde plantenbak bestaat uit (zeer) lichte zavel en resten van compostaarde. Dit vormt een gemakkelijk bewerkbare bodem die tevens enige stevigheid biedt. Op plaatsen waar de aarde rul is, bevochtigen de vrouwtjes de plaats van een nieuw aan te leggen hoofdgang met speeksel. Hiermee wordt voorkomen dat er losse aarde in de nestgang valt. Tijdens het bevochtigen draait het vrouwtje rondjes om de plek waar de nieuwe nestingang gemaakt wordt. De kop blijft daarbij steeds in het middelpunt en het achterlijf draait daar buiten omheen.

Neststructuur

Het nest bestaat uit een hoofdgang met daaraan korte zijgangen met één of meer eindstandige broedcellen (nesttype: enkelvoudig vertakt met eindstandige broedcellen). De ingangen van de zijgangen liggen dicht bij elkaar. Soms worden broedcellen in elkaars verlengde aangelegd. Hierbij wordt de nestgang verwijd tot een ovaalvormige broedcel. Het afsluitgedeelte van de ene cel vormt dan de achterwand van de volgende cel. Dit geheel kan getypeerd worden als enkelvoudig vertakt nest met gedeeltelijk lineair georiënteerde broedcellen. De gangen zijn ongeveer 9-10 mm breed. Het uitgegraven materiaal wordt breeduit, tot ongeveer 10 cm, rondom de nestingang verspreid. Een kraterrandje ('tumulus') zoals bij andere graafbijen soms voorkomt, is klein (figuur 3a & 3b) of vrijwel afwezig (figuur 3c & 3d). Het bestaat uit een door speeksel verhard



1. Mannetje gewone sachembij, *Anthophora plumipes*, pas uitgekomen uit kweekbak, Groningen 2011. Foto: Anne Jan Loonstra

1. Freshly emerged *Anthophora plumipes* male from a flower box to which a brood cell was translocated, Groningen 2011.



2. Vrouwtje gewone sachembij op de originele nestplaats, Groningen 2008. Foto: Anne Jan Loonstra

2. Female *A. plumipes* from an original nesting site in Groningen.

richeltje dat een soort korte verlenging van de hoofdgang vormt. De wanden van de nestgangen worden glad en stevig afgewerkt. De hoofdgang van het nest vertoont op verschillende plaatsen bochten en leidt niet in een rechte lijn naar een zijgang met een broedcel, zoals in Loonstra (2009) geïllustreerd is. Deze bochten zijn waarschijnlijk noodzakelijk om stof en vuil buiten te houden tijdens de bevoorrading. De broedcel wordt namelijk niet afgesloten wanneer het vrouwtje weg is om te foerageren.

Per nest worden drie tot vier broedcellen aangelegd (O'Toole & Raw 1991). De nestgang wordt na het afsluiten van de laatste broedcel weer opgevuld met aarde. In de kweekbak zijn vrouwtjes waargenomen die na het completeren van één nest een tweede nest aanlegden. De broedcellen liggen ongeveer 5-10 cm onder de grond in clusters tegen elkaar aan. In vaste bodems is dit soms

minder diep. De broedcellen zijn schuin naar beneden georiënteerd, waarbij het afsluitgedeelte aan de bovenzijde ligt. Dit is noodzakelijk omdat de voedselvoorraad erg vloeibaar is.

Nestplaatsen kunnen meerdere jaren achtereen in gebruik zijn. Oude hoofdgangen of delen daarvan kunnen opnieuw benut worden. Een nieuwe generatie legt de broedcellen vaak tegen oude cellen aan of tegen een gedeeltelijk weggeknaagde cel. Een deel van de oude celwand ligt dan tegen de nieuwe aan. Hierdoor ontstaan grote aaneengesloten clusters van tientallen broedcellen. De vrouwtjes leggen hier individueel nieuwe broedcellen aan tussen en naast de oude. Hierdoor zijn er aan alle zijden van het steeds groeiende nestcluster ingangen aanwezig. Bij nesten in broze voegen van oude muren kunnen vanzelfsprekend de broedcellen alleen achter elkaar worden gebouwd en kunnen er geen grote clusters voorkomen.



3. Nestingang van gewone sachembij, a en b vertonen een kleine tumulus die bij c en d vrijwel geheel ontbreekt. Foto's: Anne Jan Loonstra
3. Nest entrance of *A. plumipes*, a and b show a small tumulus which is almost completely absent in c and d.

Figuur 4 toont het beginstadium van een geheel nieuw aangelegd nest. Er zijn nog geen zijgangen en er is nog maar één bevoorrade broedcel aanwezig. Aan de hand van de opgravingen van nieuwe en oude nesten is er een reconstructie gemaakt van een kleine nestcluster (figuur 5).

Broedcellen

De broedcellen zijn ovaal, de lengte en breedte zijn 15-16 mm × 9-10 mm (figuur 6). De celwanden worden aan de binnenkant glad afgewerkt met speeksel en aarde en daarna ingesmeerd met een waterafstotende wasachtige afscheiding uit de Dufours klier (Malyshev 1936, Norden *et al.* 1980). Deze klier bevindt zich in het achterlijf en mondt uit aan de punt van het achterlijf (O'Toole & Raw 1991). De afscheiding wordt waarschijnlijk met behulp van de tong en het pygidium verspreid over de celwand en droogt op als een dun wit laagje. De voedselvoorraad is erg vloeibaar en zou zonder dit wasachtige laagje door de broedcelwand geabsorbeerd worden. Het heeft niet alleen een beschermende functie maar dient eveneens als voedsel (Van Lith 1947, Norden *et al.* 1980, zie ook verderop). De cirkelvormige ingang van de broedcel staat onder een lichte hoek ten opzichte van de lengteas van de cel en vertoont een dun richeltje. Hierlangs zal de cel later afgesloten worden.

Afsluiting broedcel

Om de broedcel te dichten gebruikt het vrouwtje aarde vermengd met speeksel. Dit mengsel wordt spiraalsgewijs aangebracht en vormt zo een dekseltje. De binnenkant hiervan wordt

net als de celwanden afgewerkt met de wasachtige afscheiding uit de Dufours klier. Het vrouwtje smeert waarschijnlijk tijdens het bouwen van het dekseltje het grootste deel van de binnenkant al in. Om de laatste afdichting aan de binnenkant te behandelen houdt het vrouwtje een klein schuin ingestoken gaatje in het midden van het dekseltje open. Doordat het gaatje schuin ingestoken is kan zij met haar tong door dit gaatje de binnenkant van het dekseltje bereiken en afwerken (O'Toole & Raw 1991). Hierna wordt het gaatje gesloten. Op deze wijze blijft slechts een zeer klein plekje aan de binnenzijde onbehandeld (figuur 6). De plaats van het gaatje blijft zichtbaar als een donker en schuin ingestoken kuiltje aan de binnenzijde (figuur 7). De buitenkant van het dekseltje wordt eveneens glad afgewerkt, maar niet voorzien van een wasachtig laagje. Aan de rand is het dekseltje ongeveer 2 mm dik en in het midden 1-1,5 mm.

Voedselvoorraad, eileg en eetgedrag van de larve

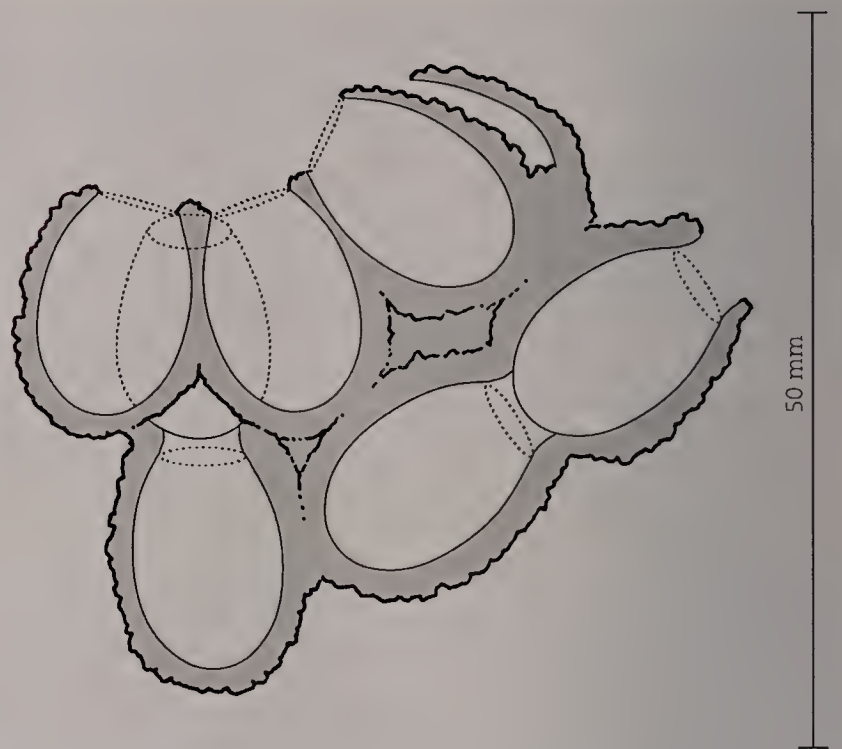
De voedselvoorraad voor de larve bestaat uit stuifmeel en nectar. Het vrouwtje verzamelt eerst stuifmeel dat ze als een bultje op de bodem van de broedcel neerlegt. Daarna brengt ze hier nectar bij totdat de cel voor de helft gevuld is. Van de twee componenten wordt geen homogeen mengsel gemaakt. De bovenste helft van het voedsel is daardoor erg vloeibaar (figuur 8). Het is niet bekend of de bij er zelf nog een afscheiding aan toevoegt. De voedselvoorraad heeft een sterke geur die aan blauwe kaas doet denken.

Het ei wordt bovenop het vloeibare voedsel gelegd, zodanig dat het slechts op twee punten in contact komt met het voedsel (figuur 6). Vervolgens wordt de broedcel afgesloten. De larve die



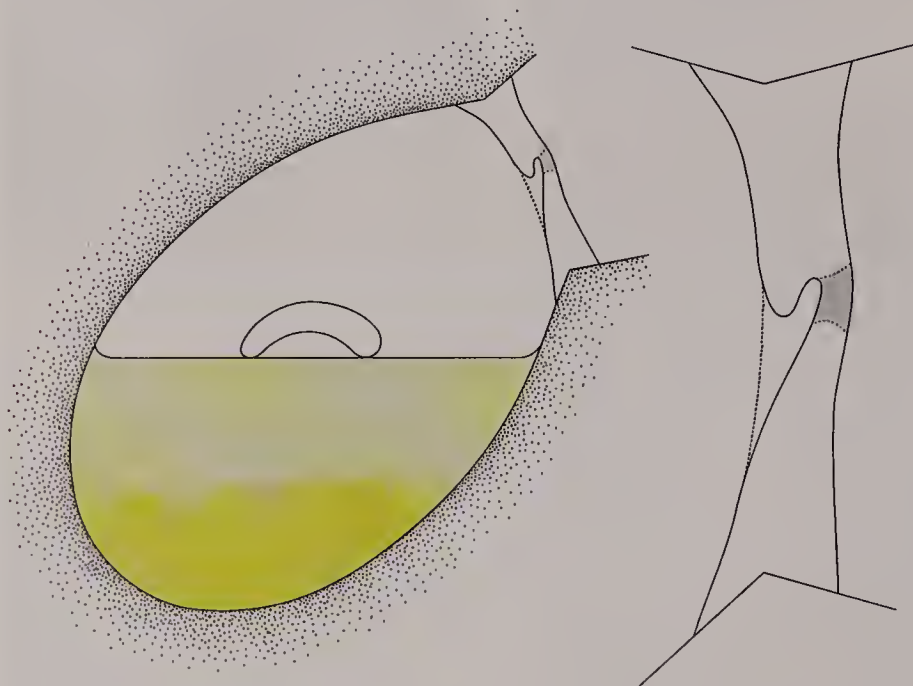
4. Structuur van een nest in het beginstadium in de kweekbak. Foto: Anne Jan Loonstra

4. Early nest structure in the flower box.



5. Reconstructie van een nestcluster van de gewone sachembij. Tekening: Anne Jan Loonstra

5. Schematic representation of a nest cluster of *A. plumipes*.



6. Doorsnede van een afgesloten broedcel met voedselvoorraad en ei. Rechts een detail van het afsluitgedeelte (dekseltje). Het grijze gedeelte geeft de plaats aan die het laatste wordt gedicht. Tekening: Anne Jan Loonstra

6. Cross section of a closed cell with stored food and egg. On the right a detail of the cell cover. Greyish part indicates final closure.



7. Binnenkant van het afsluitgedeelte (dekseltje) met het schuin ingestoken gaatje en een gedeelte van de celwand. Foto: Anne Jan Loonstra

7. Inner side of cell cover with small slanting hole and part of cell wall.

uit het ei komt, begint eerst de vloeibare nectar te eten, daarna ook het vaste gedeelte (stuifmeel). Met de kaken brengt de larve het voedsel naar de mondopening, met de onderste en bovenste (niet-gesklerotiseerde) monddelen wordt het voedsel verder naar binnen gewerkt. Het laatste restje van de voedselvoorraad wordt door de larve zorgvuldig op de buik bij elkaar gehouden (figuur 9). Op deze manier wordt niets ervan verspild. Op de wanden van de cel bevinden zich geen voedselresten meer. Het wasachtige laagje op de broedcelwand wordt eveneens opgegeten (Van Lith 1947, Norden *et al.* 1980). De larve kan hiermee al beginnen wanneer de voedselvoorraad nog niet geheel is geconsumeerd (figuur 10). De larve knaagt de was met de monddelen van de wand af door er in baantjes langs heen en weer te bewegen waarbij de kaken ritmisch open en dicht gaan. Hierbij worden steeds kleine deeltjes was afgeschraapt en naar binnen

gewerkt. Om alle was van de wand af te krijgen, zet de larve extra kracht door tijdens het knagen een gekromde houding aan te nemen. Hierdoor ontstaan duidelijke lijnvormige knaagsporen (figuur 11 en een filmfragment van dit knaaggedrag is beschikbaar op internet: www.youtube.com/watch?v=TKl6zqD0UZ0). Nadat alle was is weggeknaagd, wordt de aardstructuur van de broedcelwand weer zichtbaar. De waslaag op het afsluitgedeelte blijft veel meer intact dan in de rest van de broedcel. Het binnenoppervlak van het dekseltje is meestal wat ruwer omdat de moeder bij de binnenkant hier niet glad kon af werken. De larve is daardoor minder goed in staat alle was uit de kleine oneffenheden weg te knagen. Een volledig volgroeide larve is ongeveer 17-18 mm lang en 6-7 mm breed. De larve heeft geen lichaamsbehaaring.



8. Geopende broedcellen met voedselvoorraad. Foto: Anne Jan Loonstra
8. Opened brood cells with food storage.



9. Twee geopende broedcellen met ei van enkele dagen oud en larve met de laatste resten van de voedselvoorraad op de buik. Foto: Anne Jan Loonstra
9. Two opened brood cells with egg and fully grown larva with the remains of larval food on ventral side.



10. Larve van de gewone sachembij bezig met het afknagen van de nog intacte waslaag. Foto: Anne Jan Loonstra
10. *A. plumipes* larva gnawing the wax layer from inside cell wall.



11. Knaagsporen op de celwand. De structuur van de celwand wordt weer zichtbaar wanneer de waslaag wordt weggeknaagd. Foto: Anne Jan Loonstra
11. Biting marks on the cell wall. The structure of the cell wall becomes visible again when the wax layer is removed by the biting.

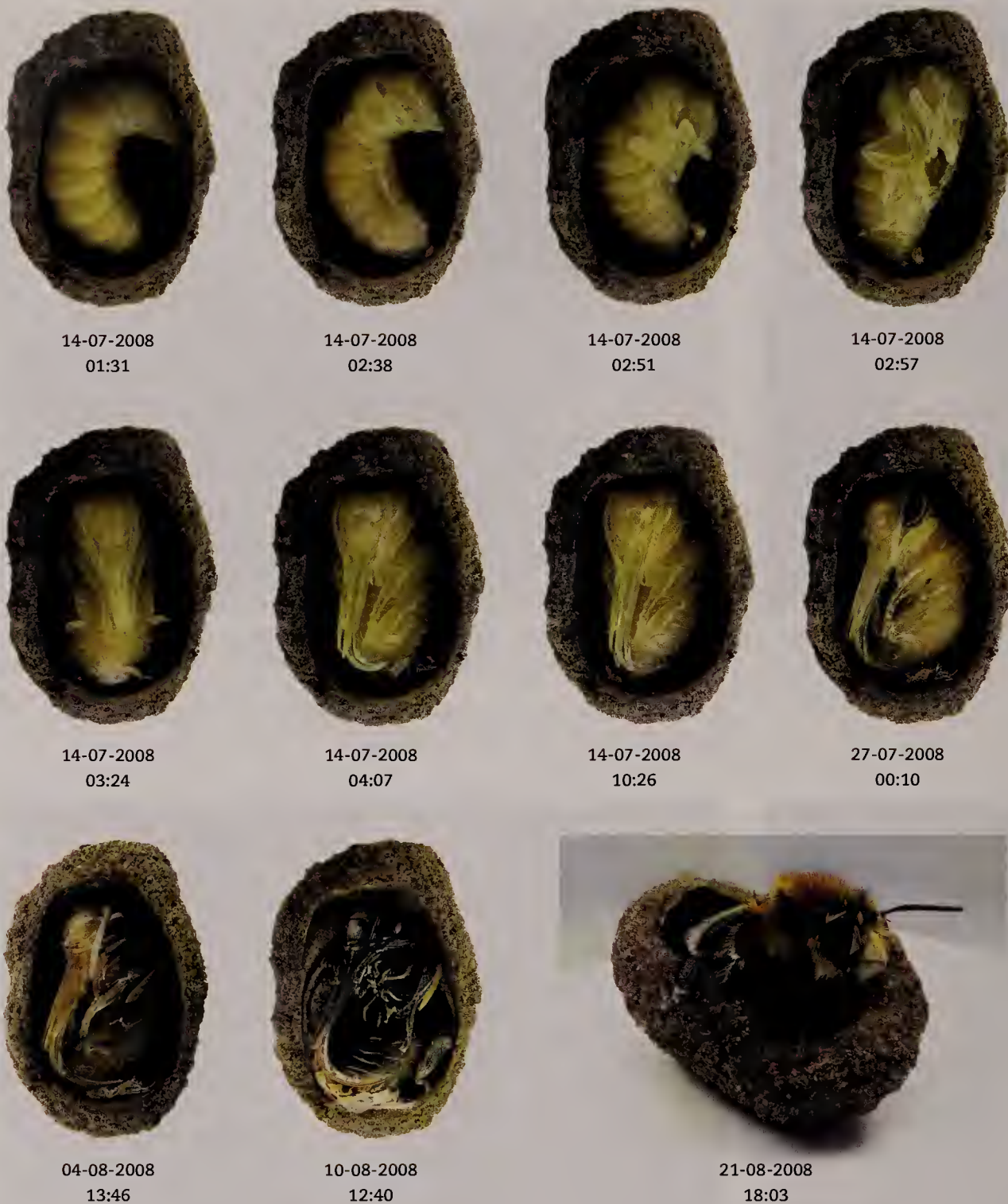
Ontwikkeling van larve naar imago

Om een beeld te krijgen van de ontwikkeling van larve naar imago, zijn ongeveer vijftig cellen geopend. Een deel van de broedcellen was leeg of verdroogd. Wanneer een cel geopend wordt waar nog vloeibaar voedsel in zit droogt dit uit of wordt het geabsorbeerd in de opengebroken celwand. De larve of het ei sterft dan. Het is daarom niet mogelijk de ontwikkeling van één individuele larve van begin tot eind te volgen. Voor de ontwikkeling van ei tot volgroeide larve kan dus niet met zekerheid een tijdsduur worden gegeven. Op basis van wat er op verschillende tijdstippen in de broedcellen is gevonden kan slechts een interpretatie worden gegeven voor de ontwikkeling van één individu en geen gemiddelde tijdsduur van alle groeistadia. Het moment van eileg en het aantal dagen dat de larve nodig heeft om de volledige voedselvoorraad te consumeren, blijven een schatting.

Larve, prepop, pop en imago

Wanneer de larven de voedselvoorraad volledig hebben opgegeten zijn ze groot en dik en hebben een glanzend, strakgespannen lichaamsoppervlak. Dan beginnen zij met het verpoppingsproces. Eerst scheidt de larve de ontlasting uit. Om infecties te voorkomen mag er tijdens het verpoppen geen excrement meer in het lichaam aanwezig zijn. Het uitscheiden geschiedt met korte tussenposen. De ontlasting mag niet in de weg liggen tijdens het verpoppen, wordt daarom steeds tegen de achterwand plat gedrukt en vormt een gelige, dikke laag. Oppedroogde (harde) ontlasting zou de huid van de larve kunnen beschadigen tijdens het bewegen.

Na het ontlasten oogt de larve kreukelig en gerimpeld. Nu begint het prepop-stadium, waarin de onderdelen van een pop in de larve worden opgebouwd. Na iets meer dan anderhalve



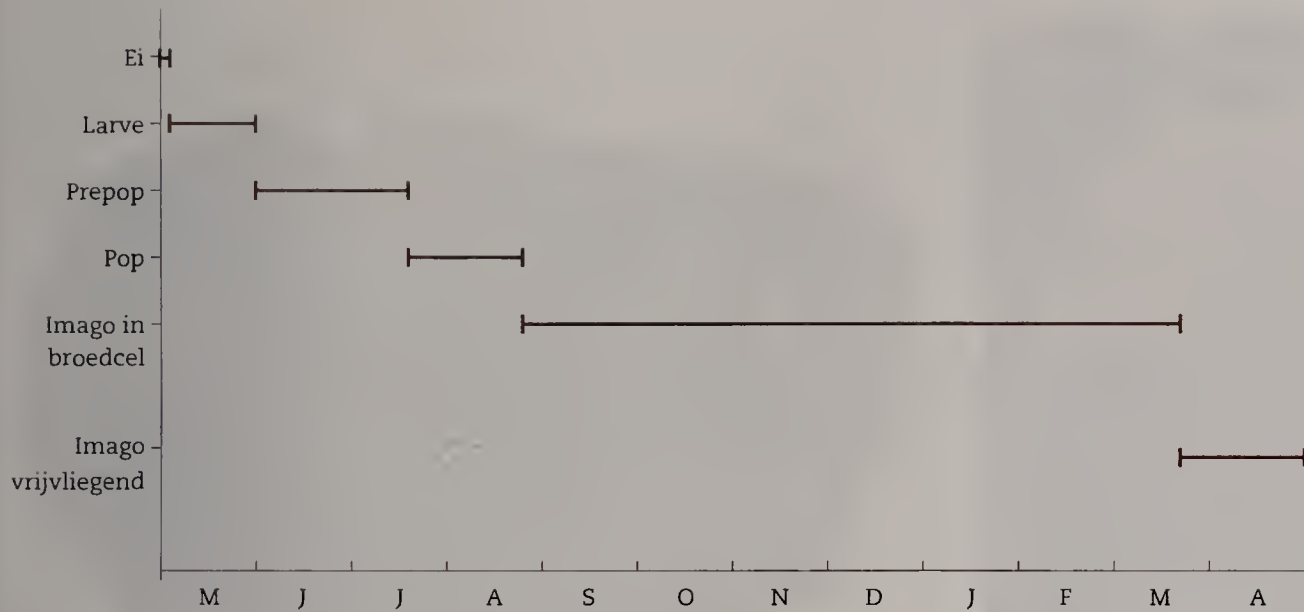
12. Ontwikkeling van prepop via pop tot imago bij de gewone sachembij. Foto's: Anne Jan Loonstra
12. Development from *A. plumipes* prepupa, through pupa to imago.

maand zijn de lichaamsonderdelen van het imago binnenin het lichaam in het klein in aanleg aanwezig. Aanzetten voor kop, poten en vleugels zijn onder de huid zichtbaar. De prepop vervelt nu tot pop. De prepop werkt de oude huid van zich af door met het lichaam roterende, strekkende en samentrekkende bewegingen te maken. De huid laat los en wordt langzaam van voor naar achter afgestroopt. Tijdens dit proces worden de lichaamsonderdelen opgepompt en krijgt de pop haar vorm. De benodigde vloeistof wordt waarschijnlijk uit het 'achterlijf' van de prepop getrokken. Er vindt dus een vloeistoftransport plaats van dit 'achterlijf' naar de kop, het borststuk en de poten. Deze transformatie is in enkele uren voltooid (zie figuur 12).

Een verse pop is van binnen nog geheel vloeibaar en enigszins transparant. Alle spieren, haren, het pantser en andere organen zullen zich binnenin de pop voltooien. De pop ligt hierbij altijd op de rug. Om ervoor te zorgen dat het lichaam bij beweging geen kneuzingen oploopt, is het borststuk voorzien van vier lobben: twee stompe vooraan en twee naar voren gebogen lobben achteraan (figuur 22). De eindranden van de tergieten zijn voorzien van stevige randen met zeer fijne doorntjes. Als eerste worden de ogen donker. Daarna beginnen delen van de kaken donker te worden en worden de eerste haren zichtbaar. Al spoedig wordt het hele dier donker en volledig behaard, en kan de pophuid worden afgeworpen. Na deze laatste vervelling zijn de vleugels nog klein en wit. Ze worden opgepompt en zijn na een dag volledig transparant.

De larven die net de gehele voedselvoorraad hebben opgegeten, zijn van half mei tot eind mei gevonden. De meeste prepoppen vervelden tot pop van half juli tot eind juli. De meeste poppen vervelden tot imago van half augustus tot eind augustus. De ontwikkelingsduur van een volgroeide, uitgegeten en ontlaste larve tot volkomen prepop (klaar voor de verpopping) duurde bij een geobserveerd individu 49 dagen. De tijdsduur van verse pop tot imago (in de broedcel) duurde 38 dagen. De larve was volledig uitgegeten op 27 mei 2008, de verpopping vond plaats op 14 juli 2008 en het imago sloopt uit op 21 augustus 2008. In een diagram van de jaarcyclus (figuur 13) zijn op grond van waarnemingen aan meerdere broedcellen op verschillende momenten, de ontwikkelingsduur en de vliegperiode weergegeven voor een individu dat de ontwikkeling binnen één jaar voltooit. Het verblijf als imago in de broedcel duurt ongeveer 215 dagen, dat is bijna 60% van het totale leven van de bij (als de bij niet een jaar overslaat in de vorm van prepop).

De larven van de gewone sachembij spinnen geen cocon, omdat de behandelde broedcelwand voldoende bescherming biedt. Sommige larven stellen het verpoppen een jaar uit. Dit kan beschouwd worden als risicospreiding. Tijdens het kweken werd dit éénmaal vastgesteld. Een exemplaar dat in 2009 als larve was volgroeid, verpopte niet in augustus van hetzelfde jaar maar wachtte hiermee als prepop tot juli 2010 en kon in het voorjaar van 2011 vrijgelaten worden.



13. Diagram met ontwikkelingsduur: de overwinterings- en vliegperiode van de gewone sachembij gebaseerd op waarnemingen aan meerdere broedcellen in de loop van het jaar. Het diagram geeft de periode mei-april weer.

13. Diagram of the development period: shown is the overwintering and adult flight period of *A. plumipes* based on observations from several brood cells over the year. The diagram represents the period May-April.



14. Bruine rouwbij, *Melecta albifrons*, vrouwtje op de kweekbak. Foto: Anne Jan Loonstra

14. *Melecta albifrons* female in the flower box.



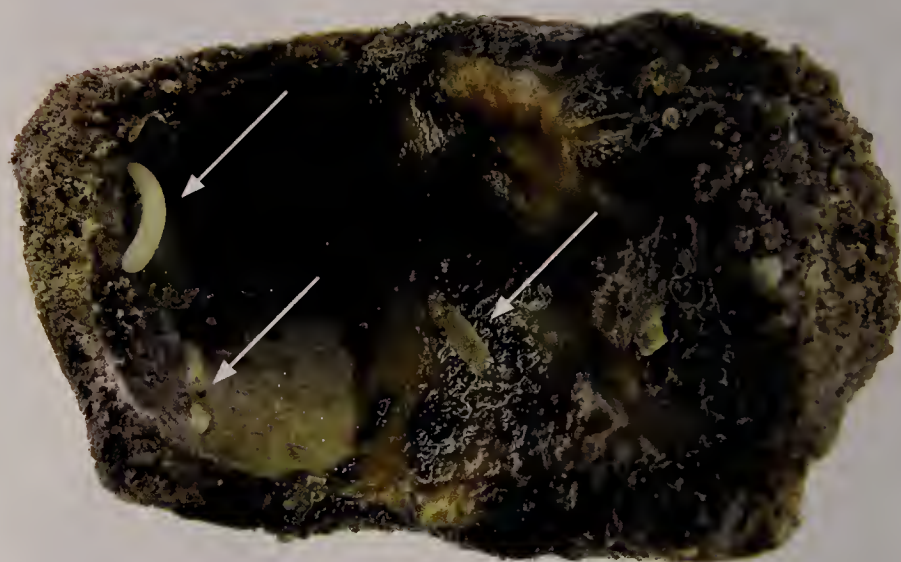
15. Sachembijenoliekever, *Sitaris muralis*, vrouwtje op de kweekbak bij haar pas gelegde eieren. Foto: Anne Jan Loonstra

15. *Sitaris muralis* female in the flower box beside her recently laid eggs.



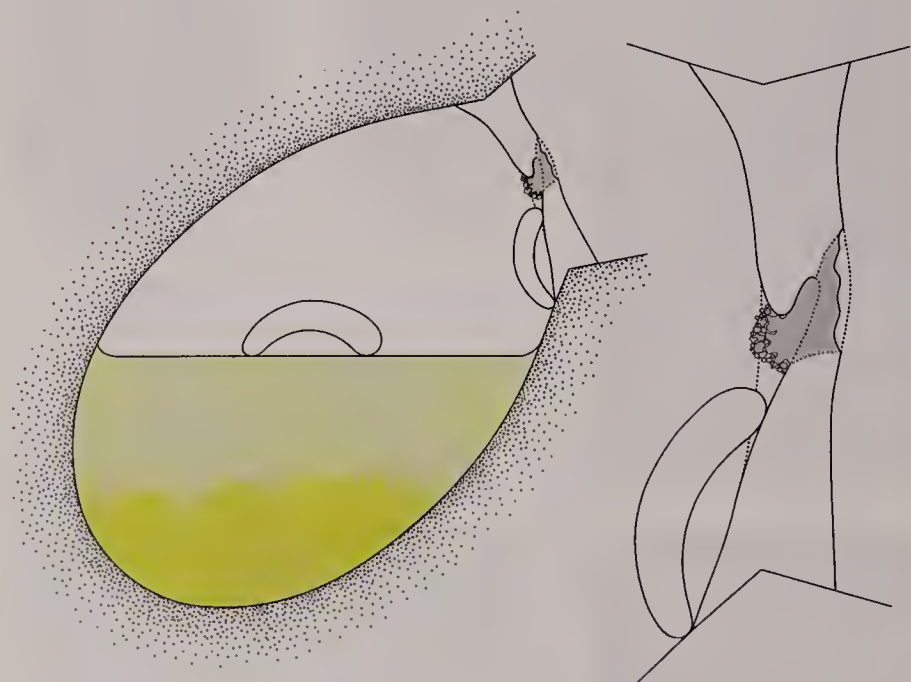
16. Twee broedcellen met (links) en zonder (rechts) oneffenheid in het afsluitgedeelte als gevolg van parasitering door de bruine rouwbij. Foto: Anne Jan Loonstra

16. Brood cells of *A. plumipes*. Left: with slight unevenness in cell cover, resulting from parasitization by *M. albifrons*. Right: no unevenness in cell cover.



17. Geopende broedcel, in horizontale positie, met een intact ei aan de onderkant van het celdeksel en de rest van een ander ei van de bruine rouwbij in de binnenrand van het deksel. Op de voedselvoorraad een lege eihuls van de gewone sachembij. Foto: Anne Jan Loonstra

17. Opened brood cell, in horizontal position, with an egg of *M. albifrons* on inside of cell cover. Remains of other egg of *M. albifrons* can be seen as well. An empty egg shell of *A. plumipes* is present on the larval food mass.



18. Doorsnede van een afgesloten broedcel met ei van de gewone sachembij (midden) en de bruine rouwbij (rechts). Het grijze gedeelte geeft de plaats van en de afdichting na de inbraak weer. Tekening: Anne Jan Loonstra

18. Cross section of a closed cell with an egg of *A. plumipes* (in the middle) and *M. albifrons* (on the right). Greyish part indicates the place where *M. albifrons* has penetrated the brood cell and closed it afterwards.



19. Detail van een ei van de bruine rouwbij. Rechts van het ei is een klein brokje verkleefte zand zichtbaar. Foto: Anne Jan Loonstra

19. Detail of a *M. albifrons* egg. On the right side of the egg, a bit of stuck together sand is visible

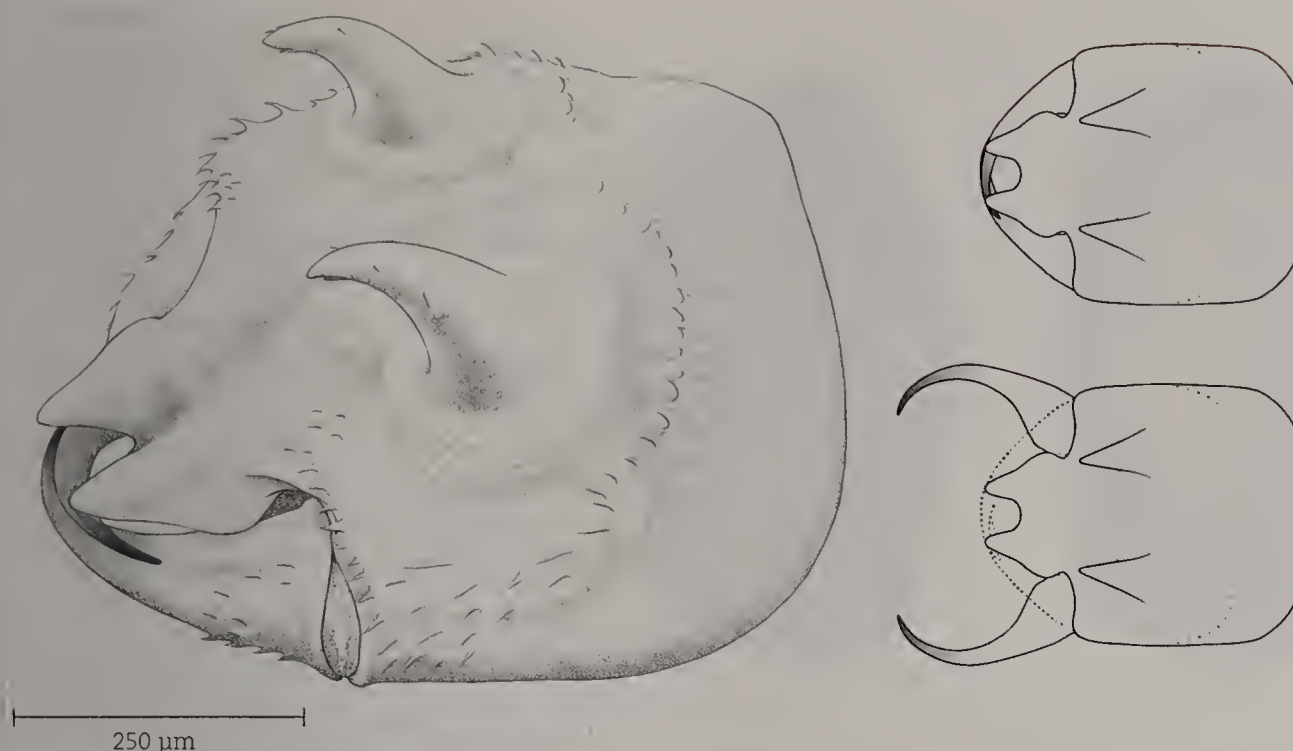
Broedparasieten en medebewoners

De gewone sachembij wordt geparasiteerd door verschillende insecten zoals de bruine rouwbij, *Melecta albifrons* (Foster) (figuur 14) en de sachembijenoliekever, *Sitaris muralis* (Forster) (figuur 15). Dit zijn beide broedparasieten, hetgeen inhoudt dat de larve groeit van de voedselvoorraad van de gastheer. Op de locatie in Groningen zijn beide parasieten aangetroffen. Met het overplaatsen naar de kunstmatige nestgelegenheid zijn beide eveneens meeverhuisd.

De bruine rouwbij, *Melecta albifrons*

De vrouwtjes van de bruine rouwbij verblijven het grootste deel van hun vrijvliegende adulte leven op de nestplaats van de gastheer en slapen ook in de nabijheid. Ze verlaten de nestplaatsen alleen om te foerageren. De mannetjes zijn na het uitvliegen soms nog korte tijd op de nestplaats te vinden, maar zijn meestal snel verdwenen.

De vrouwtjes zijn het grootste deel van de dag bezig met het inspecteren van broedcellen van de gastheernesten. Ze lopen hierbij onafgebroken alle nestingen in en uit, vaak



20. Impressie van kopje van pas uitgekomen larve van de bruine rouwbij. Rechts is schematisch te zien hoe de kaken bewegen. Tekening: Anne Jan Loonstra
20. Impression of head of freshly hatched larva of *Melecta albifrons*. A schematical impression of the movement of the mandibles is depicted on the right.

op een erg onrustige manier. Het vrouwtje legt haar eieren in broedcellen die reeds zijn afgesloten maar waarbij de nestgang nog niet is opgevuld met aarde. Zij doet dit wanneer de gastheer weg is om te foerageren.

De geparasiteerde broedcellen zijn vanaf de buitenkant te herkennen aan een kleine oneffenheid in het afsluitgedeelte (figuur 16). Deze oneffenheden zijn veroorzaakt doordat een vrouwtje van de bruine rouwbij de afsluiting heeft doorboord met (waarschijnlijk) de angel en het gat verder vergroot heeft met de punt van haar achterlijf. De plaats van inbraak is meestal op of vlakbij het midden van het afsluitgedeelte. Het vrouwtje maakt het gaatje groot genoeg om er met een klein gedeelte van haar achterlijfspunt doorheen te kunnen. Het ei wordt aan de binnenkant van het dekseltje gekleefd (figuren 17, 18 & 19). Vervolgens wordt het nest weer afgedicht met aarde en speeksel, echter niet zo strak als de gastheer dat doet. Waarschijnlijk gebeurt dit wanneer het wandje nog enigszins vers en bewerkbaar is. Hiermee kan voorkomen worden dat de voedselvoorraad tijdens het boren vervuild wordt. Een andere mogelijkheid is dat het vrouwtje het afsluitgedeelte eerst bevochtigt met speeksel waardoor het bewerkbaar wordt. Dat het wandje tijdens de inbraak vochtig is, blijkt uit een klein brokje aarde dat aan de binnenkant van de cel kleeft en dat duidelijk van buiten afkomstig is (figuur 19). Het ei is steeds met de breedste kant naar de inbraakopening gericht. Het ei komt dus met de dunste kant het eerste uit het achterlijf.

In één broedcel kunnen resten van andere bruine rouwbijeiëren aanwezig zijn (figuur 17). Het kan zijn dat meer vrouwtjes dezelfde broedcel proberen te parasiteren en al aanwezige eieren van soortgenoten vernietigen, of dat er tijdens de eileg een verstoring plaats vindt waardoor het ei sneuvelt en er opnieuw gelegd wordt.

Wanneer de larve van de bruine rouwbij uit het ei komt, doodt deze de gastheerlarve en zuigt hem mogelijk ook leeg. Verschillende malen werden echter lege eihulsjes van de gewone sachembij aangetroffen terwijl het ei van de bruine rouwbij nog niet was uitgekomen. Of de moederbij in staat is met de angel of op andere wijze het ei van de gastheer te bereiken en te vernietigen, is niet met zekerheid te bepalen.

De pas uitgekomen larve heeft lange scherpe kaken, deze zijn nodig om de gastheerlarve te doden en hem daarna leeg te zuigen. De kop draagt bovenop een tweetal doornachtige, naar voren gebogen uitsteeksels en is voorzien van een groot aantal kleinere naar voren gerichte doorntjes (figuur 20). Na verschillende vervellingen zijn deze kopdoorns gereduceerd en zijn de kaken in verhouding veel korter. Ze zijn na het doden van de gastheer niet meer nodig.

De de bruine rouwbijlarve reageert instinctief agressief wanneer hij zachtjes beroerd wordt. Hierbij zwenkt hij krachtig heen en weer met het hele lijf en bijt voortdurend van zich af. Dit kon geconstateerd worden door hem te beroeren met een zeer fijn kwastje (een filmfragment hiervan is beschikbaar op internet: www.youtube.com/watch?v=DPBx5jx8bpU). Een pas uitgekomen sachembijlarve heeft dergelijke aanvalswapens niet en dergelijk aanvalsgedrag kon niet geconstateerd worden. Het is dus niet verwonderlijk dat deze de strijd al snel verliest. Het tijdsbestek waarin de larve het voedsel tot zich neemt, kon niet met zekerheid vastgesteld worden, maar is vermoedelijk vergelijkbaar met dat van de gewone sachembij.

De larven van de bruine rouwbij zijn slanker dan die van de gewone sachembij. De kaken zijn bij een volgroeide larve kort en lopen naar de top enigszins taps toe. De larven zijn 16 mm lang en 6 mm breed. Larven en de poppen van de broedparasiet zijn veel onrustiger en beweeglijker dan die van de gastheer. De larve heeft geen lichaamsbehaarung.

De larve van de bruine rouwbij spint voor het verpoppen een dunne, lichtbruine cocon tegen de wand van de broedcel en bedekt de gehele celwand, een enkele keer blijven er onbedekte delen over. Het gaat hierbij dus niet om een cocon die nauw om het lichaam sluit. De larve kan er nog vrij in bewegen. De pop van de bruine rouwbij heeft bovenop het borststuk twee kleine schuin afstaande uitstulpingen (figuur 22) waarop een aantal minuscule doorntjes zitten. Deze uitstulpingen bieden de pop ondersteuning tijdens het liggen (de pop ligt altijd op de rug) (figuur 21). Wanneer het dier tot imago vervelt, werpt het ook deze uitstulpingen af. De ontwikkelingsduur van pop naar imago is vergelijkbaar met die van de gewone sachembij.

De sachembijenoliekever, *Sitaris muralis*

Ook *S. muralis* is een broedparasiet van de gewone sachembij (zie ook Belgers & Teunissen dit nummer voor beschrijvingen, een verspreidingskaartje en foto's). De imago's van deze kever verschijnen vanaf half augustus tot begin september. Op dit tijdstip vindt de paring plaats en worden de eieren dichtbij de oude nestingen van de gastheer afgezet. In september en begin oktober komen uit de eieren larven (triungulinen), die overwinteren onder de resten van de eiclusters en in andere beschutte delen van de nestplaats. Wanneer de eerste mannelijke imago's van de gastheer in de lente verschijnen, klampen de larven zich hieraan vast. Tijdens de paring stappen ze over op de vrouwelijke bij en worden zo naar een nest getransporteerd.



21. Verschillende stadia van de bruine rouwbij: een verse prepop (links), een verse pop (midden) en een pop vlak voor het vervellen naar imago (rechts). Foto's: Anne Jan Loonstra

21. Different stadia of *Melecta albifrons*: a fresh prepup (left), a fresh pupa (middle) and a pupa just before moulting (right).



22. Links een pop van de gewone sachembij, rechts een pop van de bruine rouwbij. In de inzet een detail van de bedoornde uitstulpingen op de rug van een pop van de bruine rouwbij.

22. On the left a pupa from *Anthophora plumipes*, on the right a pupa from *Melecta albifrons*. In the inset photo a detail is shown of the thorned protuberances on the back of a pupa of *M. albifrons*.

Vastklampen aan mannetjes vergroot de kans dat ze op andere nestplaatsen terecht komen aanzienlijk, omdat mannetjes over een groot gebied op zoek gaan naar vrouwtjes. Het mannetje vliegt in vaste banen door bijvoorbeeld een groot aantal aaneengesloten tuinen, waarbij hij elke potentiële voedselbron voor vrouwtjes inspecteert en bladranden van de voedselplanten markeert met een speekselafscheiding waar vrouwtjes en ook andere mannetjes door aangetrokken worden (AJ Loonstra persoonlijke observaties). Uitwisseling met andere *S. muralis* populaties of vestiging binnen andere populaties van de gastheer zijn dan mogelijk.

Zodra het bijenvrouwtje een ei legt laat de larve zich in de broedcel vallen. Hier klampt hij zich met de kaken aan het ei van de gastheer vast en zal dit doden en leegzuigen, daarna begint hij aan de voedselvoorraad. In juni het jaar erop zijn de dieren volledig ontwikkeld tot adulte kever (Westrich 1989a).

Op de locatie van de nestaggregatie van de gewone sachembij in Groningen zijn in augustus 2009 enkele individuen van *S. muralis* waargenomen, in 2008 is er niet naar gezocht. In de lente van 2010 vlogen er nog slechts enkele tientallen gastheren rond. Om de nestaggregatie in stand te houden zijn er om die reden

in 2010 geen opgravingen meer gedaan. In augustus 2010 werd er een grote hoeveelheid dode exemplaren van *S. muralis* gevonden. In de lente van 2011 is er geen enkele gastheer meer gevonden, in augustus 2011 was *S. muralis* wederom erg talrijk en werden er veel eiafzettende vrouwtjes waargenomen. De eieren werden dikwijls op of naast bestaande eiclusters afgezet, na het eerste legsel volgde er soms een tweede of derde kleiner legsel. Naast de imago's is er een larve (triunguline) van deze kever in een broedcel geconstateerd (deze hield zich met de kaken aan het ei van de gastheer vast) en werden er in de broedcellen lege pophuidjes gevonden. *Sitaris muralis* lijkt hier de grootste oorzaak van het verdwijnen van de nestaggregatie.

Medebewoners

In verlaten broedcellen en een nestgang van de gewone sachembij zijn twee broedcellen met larven van de rosse metselbij, *Osmia bicornis* (Linnaeus), gevonden en een kleine cluster broedcellen van de metselspinnendoder, *Auplopus carbonarius* (Scopoli). Beide soorten zullen hun weg hebben gevonden in nestsystemen die niet geheel afgesloten waren.

Nawoord

Tijdens dit onderzoek aan de gewone sachembij konden opmerkelijk makkelijk gegevens verzameld worden. Het opkweken van de bijen was relatief eenvoudig. De dieren werden in gesloten kunststof potjes met enkele laagjes tissue op de bodem in een koele kelder bewaard. De luchtvochtigheid in de potjes was voldoende om de hele winter door te komen. Er is geen extra vocht toegevoegd. Slechts enkele van alle gekweekte exemplaren in 2008 en 2009 hebben de nieuwe lente niet gehaald. Onderzoek naar bijennesten wordt binnen de sectie Hymenoptera van de NEV en ook daarbuiten steeds meer gedaan. Ik hoop dat dit artikel een stimulans is voor lezers om ook voor andere bijensoorten de fascinerende biologie eens van dichtbij gade te slaan, te onderzoeken en vooral ook vast te leggen.

Dankwoord

Ik wil Ilse Sibrandi bedanken voor haar goede observaties, zonder haar ontdekking had het hele artikel hier waarschijnlijk niet gestaan. Ik wil Hans Nieuwenhuijsen en Theo Peeters bedanken voor het grondig lezen en bekritisieren van dit artikel, voor de literatuurtips en voor het meedenken over verschillende biologische eigenschappen van deze bij en haar broedparasieten. Ten slotte wil ik René van Wezel bedanken voor het maken van droogpreparaten van de pas uitgekomen larven ten behoeve van het maken van illustraties.

Literatuur

Heitmans WRB 2007. Sachembijenoliekevers tussen de geraniums. Bzzz, Nieuwsbrief van de sectie Hymenoptera van de NEV 29: 71-72.

Loonstra AJ 2009. Observaties en onderzoek aan de nesten en ontwikkeling van *Anthophora plumipes*. Bzzz, Nieuwsbrief van de sectie Hymenoptera van de NEV 29: 18-23.

Malyshev SI 1936. The nesting habits of soli-

tary bees. A comparative study. EOS Revista Española de Entomología 11: 201-309.

Norden BS, Batra WT, Fales HM, Hefetz A & Shaw GJ 1980. *Anthophora* bees: unusual glycerides from maternal Dufour's glands serve as larval food and cell lining. Science 207: 1095-1097.

O'Toole C & Raw A 1991. Bees of the world. Blandford Publishing.

Van Lith JP 1947. A note on the biology of

Anthophora acervorum L. (Hym. Apid.). Entomologische Berichten 12: 197-200.

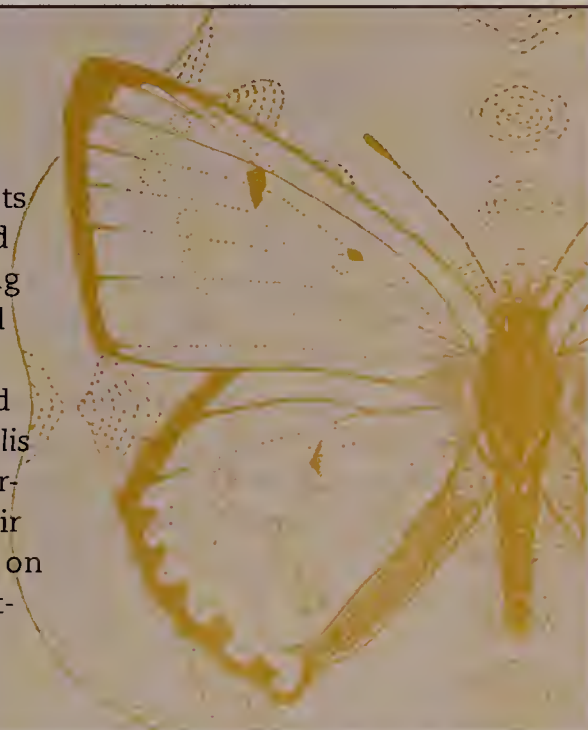
Westrich P 1989a. Die Wildbienen Baden-Württembergs, Allgemeiner Teil. Eugen Ulmer Verlag.

Westrich P 1989b. Die Wildbienen Baden-Württembergs, Spezieller Teil. Eugen Ulmer Verlag.

Summary

The underground life of *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae)

Adults of *Anthophora plumipes* appear in early spring and make nests in aggregations. Nests are preferably made in vertical löss or loamy soil. The bee species is also frequently found in urban areas, where it nests in plant pots, old walls or soils that lay sheltered by building walls. The brood cells are situated in the upper layer of the soil and are internally covered with a waxy layer. The larva in the brood cell eats from a liquid food supply of nectar and pollen until it is fully grown. After hatching, the larva develops in spring and summer and overwinters as adult in the brood cell. The bee *Melecta albifrons* and the beetle *Sitaris muralis* are brood parasites of *A. plumipes*; they might regulate population size and may even extirpate a local population. Both parasites have distinct tactics to enter the brood cells of their host. *Melecta albifrons* opens a brood cell with the tip of her abdomen and attaches an egg on the inside of the cell wall. *Sitaris muralis* has a more ingenious strategy and their larvae attach to adults of *A. plumipes* and are thus being transported to the brood cell of the host.



Anne Jan Loonstra

Koeman en Bijkerk bv

Oosterweg 127

9751 PE Haren

a.j.loonstra@koemanenbijkerk.nl

The typical development cycle of the solitary bee *Colletes halophilus*

Marinus J. Sommeijer
Jos Neve
Chiel Jacobusse

KEY WORDS

Juvenile stages, larval development, life cycle, nest building, Saeftinghe, The Netherlands

Entomologische Berichten 72 (1-2): 52-58

Nest building and larval development of the solitary bee *Colletes halophilus* were studied in a large nesting aggregation in 'Het verdronken land van Saeftinghe' ('sunken land of Saeftinghe', a tidal marsh in the province of Zeeland), The Netherlands. We collected brood cells at monthly intervals for a period of one year to analyze seasonal development of the juvenile stages. *Colletes halophilus* was found to overwinter in young and more advanced larval stages. Larval development was resumed in April. A quantitative analysis over the months shows the short duration of prepupal and pupal stages. Nest building and larval development of *C. halophilus* were compared with those of another closely observed *Colletes* species, *C. daviesanus*. The comparison reveals remarkable interspecific differences whose possible function are discussed. We present photographic documentation of nest building, stages of cell provisioning, larval and pupal development, adult emergence and mating of *C. halophilus*.

Introduction

The solitary bee *Colletes halophilus* Verhoeff (Apidae, Colletinae) occurs along the coasts of England, Germany, The Netherlands, Belgium, and Atlantic France (figure 1). Salt marshes and dunes are its habitat. *Colletes halophilus* builds nests, sometimes in large aggregations in the soil. Such aggregations occur in areas where sea aster (*Aster tripolium*) is abundant. Applying a palynological method for analysis of larval food from different aggregations, we earlier confirmed that *A. tripolium* is the major pollen source for the larval food in the aggregations in the province of Zeeland, The Netherlands. However, adult females and males were also found visiting other flowers (Sommeijer et al. 2009).

Colletes females spread glandular secretions on the wall of the excavated brood cells. After polymerization this forms a cellophane-like cell wall, typical for this group of bees (Michener 2000). The brittle and translucent cell can be readily separated from the soil. The provisions of most species of *Colletes* are a suspension of pollen in floral nectar and glandular secretion (O'Tool & Raw 1999, Michener 2000, Sommeijer et al. 2009).

The prepupa or the teneral adult is the overwintering stage for most solitary bees and the pupal stage is generally of short duration. Yocum et al. (2006) reported how the thermal history of prepupae of *Megachile rotundata* (Fabricius) influences post-diapause development into the pupal stage.

During the early spring of both 2004 and 2005, we first observed overwintering young larvae. Since this had not been previously reported as a general feature for species of this genus (Westrich 1990, Esser 2004), we undertook a series of observations on juvenile development to cover the period from oviposition to adult emergence. In this paper we present the results of these observations and in addition describe nest building, provisioning, emergence and mating.

Sites and sampling method

The observations were carried out in the nature reserve 'Het Verdronken Land van Saeftinghe' ('sunken land of Saeftinghe', a tidal marsh in the province Zeeland), where there is one of the largest aggregations of *C. halophilus* in The Netherlands (figure 2). General observations on *C. halophilus* behaviour were made from 2004 to 2009 and temporal larval development was quantitatively recorded during one season. From the commencement of adult activity in August 2005 regular samples of brood cells were collected on: 2 October and 7 November 2005, and 9 January, 3 March, 10 April, 7 May, 17 June and 14 July 2006. In September 2005, we marked plots of about 1 m² in zones of the aggregation with a high density of nests. This allowed for the effective sampling of cells during winter, spring and summer with minimal disturbance to the aggregation. Additional observations on larval development were made in intervening months and the previous and ensuing years.

Larval development

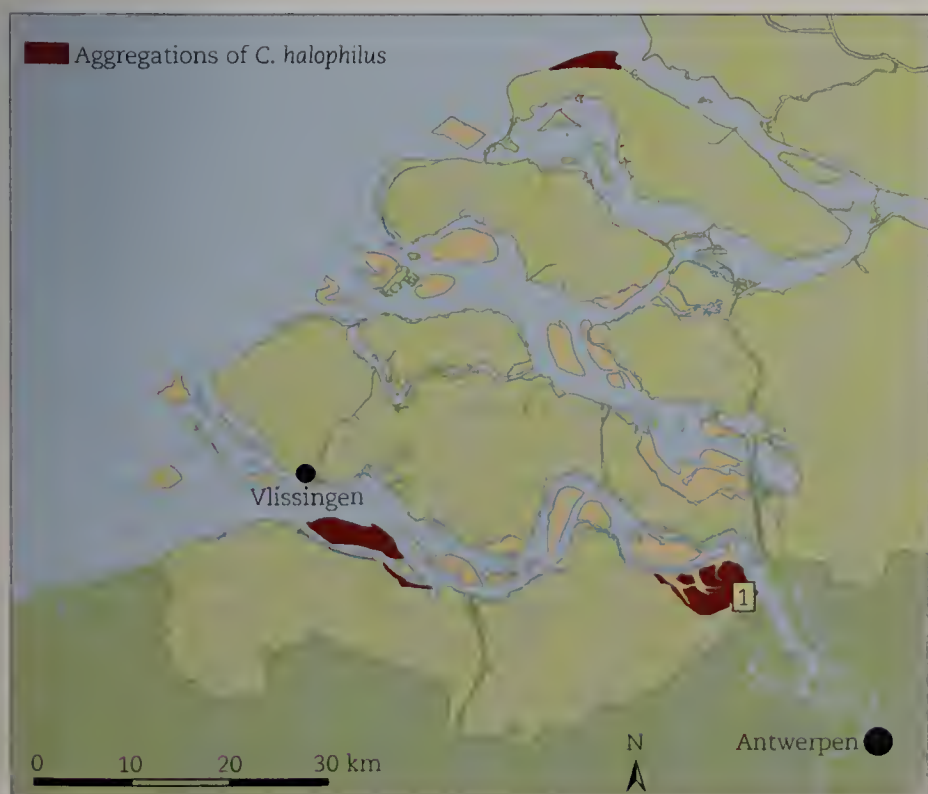
Larval development was recorded by taking pictures of all the cells from each monthly sample. The brood cells of a sample were arranged in small, vertical, proximal batches close to each other, with the tops removed, to obtain a clear view on the inside of the cell. For the recording of juvenile development we distinguished between the following 'stages': (1) 'egg' (including first stage larva, as long as still attached to the cell wall), (2) 'young larva' (floating on larval food, reaching less than 50% of cell diameter), (3) 'advanced larva' (reaching more than 50% of cell diameter), (4) 'prepupa' (or defecated larva), and (5) 'pupa'.



1. Female *Colletes halophilus* at the nest entrance, carrying pollen on the hair-brushes (scopae) of the hind femora and coxae. Photo: M.J. Sommeijer

1. *Colletes halophilus* vrouwtje beladen met stuifmeel bij de nestingang. Het stuifmeel wordt getransporteerd in specifieke haarborstels ('scopae') die bij deze soort voorkomen onder de thorax en op de basale delen van de achterpoten

Our use of these 'stages' of larval development was based on the fact that the precise larval stages (instars) could not be determined. Shed larval skins are difficult to observe, particularly in cells that are kept intact. After observation, most cells could be returned to their natural habitat for further development. The results of the development stages in each of the samples are presented in figure 3 where the number of cells for each sample is given. Other behaviours of larvae, e.g. silk spinning and defecation, were analyzed through microscopic observation of live larvae in opened cells.



2. Southwest Netherlands, province of Zeeland, showing the important aggregations of *Colletes halophilus* (in red). 'Het Verdrongen Land van Saeftinghe' is labelled 1.

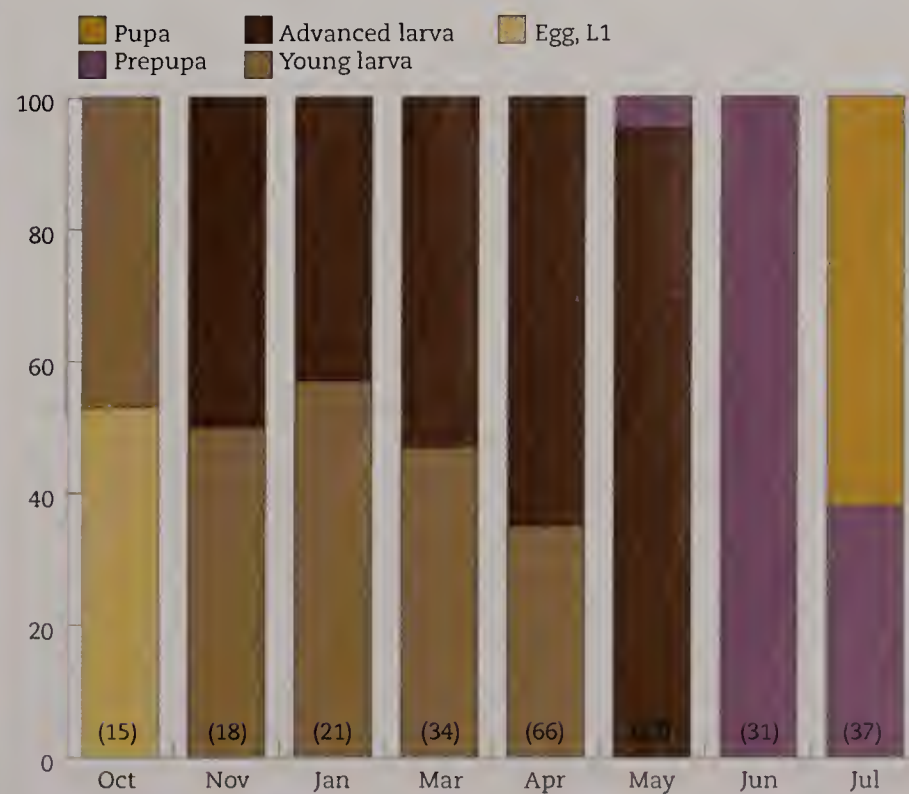
2. Kaart van zuidwest Nederland (Zeeland) met de belangrijke aggregaties van *Colletes halophilus*. 1: 'Het verdrongen Land van Saeftinghe'.

Results

Nest building (observations 2004-2009)

Generally, adults of *C. halophilus* started to emerge from the soil in mid-August. Adult activity was synchronized with the flowering of sea aster. Adult flight activity could be delayed or interrupted for several weeks due to unfavourable weather. Nest building and foraging continued until mid-October.

The exit of the nest had a crater-shaped tumulus of excavated sand. Depending on the inclination of the surface, the tumulus was more or less bisymmetrical (figure 4a). In the



3. Monthly frequency distribution of the various development stages per sample. Sample sizes (numbers of cells) are given in parentheses.
3. Frequentieverdeling van de ontwikkelingsstadia in de cellen op basis van de maandelijkse monsters. Het aantal cellen per monster staat tussen haakjes.



4. *Colletes halophilus* nest building. (a) A freshly excavated crater 'tumulus' of sand around the nest entrance of *Colletes halophilus*. On inclined surfaces this has a bisymmetric conical shape, whereas on horizontal surfaces it is radially symmetrical. After rain or wind the excavated sand may be washed away. (b) An inverted block of soil viewed from the underside to show terminal cells of the same nest in situ. These cells are at the end of lateral branches of the main vertical tunnel and most cells of one nest are at the same depth. A comparison with figure 4c shows the exact orientation of the cells in the nest. (c) Side view of cells at the end of lateral branches of the major burrow. (d) Protruding extension of the cell wall which is always considerably higher up than the multi-layered cover of the cell contents. (e) The rare case of two cells in the same tunnel. The bottom of the upper cell (right) is partly enclosed in the upward protruding extension of the collar of the lower cell (left). This connection is very loose and such cells can easily be separated. (f) Cells of distinctly different sizes. The larger cells usually contain females and the smaller ones males. (g) After the emergence of the adult bee, the empty cell disintegrates over a period of time. Such empty cells often become filled with sand. Photos: M.J. Sommeijer

4. *Colletes halophilus* nestbouw. (a) Verse kratervormige 'tumulus' van uitgegraven zand rond nestingang van *Colletes halophilus*. Deze tumulus is tweezijdig symmetrisch vanwege de hellende bodem. Op horizontale ondergrond is de tumulus ronder van vorm. Door regen en wind kan de krater snel verdwijnen. (b) De bodems van enkele cellen, behorend tot hetzelfde nest, in een omgekeerd blok aarde, van onderaf gezien. Deze cellen zijn gebouwd aan het uiteinde van zijgangen van de verticale hoofdgang. De meeste cellen van een nest zijn ongeveer op eenzelfde diepte. Figuur 4c completeert het beeld van de positie van de broedcellen aan de einden van zijgangen van de hoofdtunnel. (c) Cellen aan het eind van zijgangen van de hoofdgang van het nest, van opzij gezien. (d) De cellen hebben een verhoging van de zijwand die uitsteekt boven het meerlagig deksel van de cel. Deze verlenging van de celwand omhult een prop aarde waarmee de tunnel boven het celdeksel is gevuld. (e) In zeldzame gevallen zijn twee cellen tegen elkaar aan in dezelfde gang gebouwd. De cellen vallen los van elkaar als de omgevende aarde wordt verwijderd. (f) Er is een duidelijk verschil in grootte van de cellen. In het algemeen zijn de grote cellen voor vrouwtjes en de kleinere zijn altijd voor mannetjes. (g) Nadat de adulte bij uit de cel is gekropen blijft het overblijfsel van de lege cel nog enkele weken intact. De lege cel is dan gevuld met zand.

centre of the aggregation the soil layer was dark with roots of plants up to 10-15 cm deep. Cells were mostly at a depth of around 20 cm in the deeper layer of pure sand (figure 4b). The deepest cells were at about 25 cm. Nearly all cells were built at the end of lateral burrows branching from the main vertical tunnel (figure 4c). Eveline Rooijackers (personal communication) who filled nest tunnels with plaster of Paris for subsequent excavation and measurement, further confirmed the typical nest architecture of *C. halophilus* with single cells at the end of lateral tunnels.

Completed cells, provisioned and containing eggs, had a cover of various layers of cellophane-like material. The lining of the lateral cell wall extended upwards beyond the cover and so included a plug of soil, normally enclosing the burrow above the cell (figure 4d). Very rarely cells were constructed on top

of each other in the same burrow (<0.5% of cases). In this case the cells appeared to be tightly attached to each other, but after removing adhering sand, they separated easily (figure 4e). The bimodality in cell size (small 'male' and large 'female' cells) was distinct (figure 4f). The phenomenon of offspring sex determination that is controlled by the female is discussed in Rooijackers & Sommeijer (2009), see also Esser (2004).

Stages of development in monthly samples and related observations

August-October In August, we still found some pupae of the former season together with just provisioned and oviposited cells. In August, September and October we encountered the residues of old cells from which bees had eclosed and that were now



5. *Colletes halophilus* development stages. (a) A cell where provisioning has yet to be started. This can be observed in the early weeks of the period of flight activity. (b) A cell containing the first part of the larval food provisions. (c) A cell with the egg deposited against the wall just above the surface of the larval food. Young larvae remain attached to the wall for some time. The emerging larva on this photo bends toward the food before contact with the wall is lost. (d) October cells contain either eggs or young larvae (length <50% of cell diameter). (e) November cells with either young larvae (length <50% of cell diameter) or advanced larvae (>50%). Young and advanced larvae are present in about the same numbers. (f) January cells contain either young or advanced larvae, in similar proportions as in November and March. (g) April cells with either young or advanced larvae, 65% of the larvae at the advanced stage. Larval development is now progressing. (h) June cells contain only prepupae. (i) July cells containing 38% in the prepupal stage (example on the left). The numerous pupae are all young (not tanned; top). In August cells all pupae are fully tanned (bottom). Photos: M.J. Sommeijer

5. *Colletes halophilus* ontwikkelingsstadia. (a) Een cel waar de bevoorrading nog moet beginnen. Dit stadium kan aangetroffen worden in de eerste weken van de vliegactiviteit. (b) Een cel die nog maar een deel van het larvale voedsel bevat. (c) Het ei wordt tegen de celwand afgezet net boven het larvale voedsel. De larve van deze foto komt net uit het ei en buigt zich naar het voedsel toe. Daarna komt de larve los van de wand. (d) Een voorbeeld van de cellen in oktober. Er zijn dan alleen eieren en jonge larven. De lengte van de gekromde larven is <50% van de celdiameter. (e) Enkele cellen van november: jonge larven (<50% van de celdiameter) en gevorderde larven (>50%) aanwezig in ongeveer gelijke aantallen. (f) De cellen in januari bevatten uitsluitend jonge en gevorderde larven, in ongeveer gelijke aantallen. Dit komt overeen met de ontwikkelingsstadia van november en maart. (g) Enkele cellen uit april, met alleen jonge en oudere larven. Maar deze maand maken de oudere larven 65% uit van het totaal. De ontwikkeling gaat nu weer verder. (h) Alle cellen van het juni monster bevatten prepoppen. (i) In juli is 38% van de juvenielen nog in het prepopstadium (links). De talrijke poppen zijn nog erg jong en niet uitgekleurd (bovenste helft). In augustus zijn alle poppen donker gekleurd (onderste helft).

filled with sand (figure 4g). Cells where provisioning yet had to be started and those that were still partly provisioned are illustrated in figures 5a and 5b. Ovipositing females attach the egg to the cell wall just above the larval food, but not touching the food mass. Upon hatching, the first instar bends downwards and can now reach the food store (figure 5c). Soon after this, the larva detaches from the wall and is from now on floating on the larval food, to feed and develop in this position for several months. Cells of the October sample contained eggs, first-stage larvae and young larvae exclusively (figure 5d).

November, January, March, April In the November sample we encountered only larval stages, both young and more advanced (figures 5e). It is remarkable that the January (figure 5f), and March and April (figure 5g) samples, were exclusively of these stages. Young larvae and advanced larvae occurred in similar

proportions in the samples of November, January and March ($\chi^2 = 0.533$, d.f. = 2, $P = 0.77$). In April, 65% of the larvae were in the advanced stage, compared to November, January and March ($\chi^2 = 3.543$, d.f. = 1, $P = 0.006$) (figure 3).

May By May all the larvae were in the advanced stage, and prepupae were already present in 5% of the cells.

June, July, August In June all cells contained prepupae (figure 5h). Pupae appeared first in the July sample, but instantly in considerable numbers (38% prepupae and 62% pupae). In July, the pupae were still young and non-pigmented (figure 5i). A representative sample was not taken in August since a number of adults had already emerged and recently oviposited cells were present. The pupae that we found to be still present in this month were all fully pigmented (figure 5i).



6. Faecal cell coating. (a) The dark brown coating of the inner cell wall extends high up but does not reach the cover of the cell. (b) The coating extends to form a ceiling over the pupa. There is a space between the faecal-ceiling and the cell cover and there is always a hole in the middle of that faecal-ceiling. Photos: M.J. Sommeijer

6. De celwandbekledende laag ontlasting. (a) De donkerbruine laag reikt hoog langs de zijwand van de cel, maar komt niet tot aan het celdeksel. (b) De ontlasting is als een plafond over de pop gevormd. Er is altijd ruimte tussen het fecale plafond en het celdeksel en er is altijd een venster in het midden van het plafond.

Final larval stage, defecation and pupation

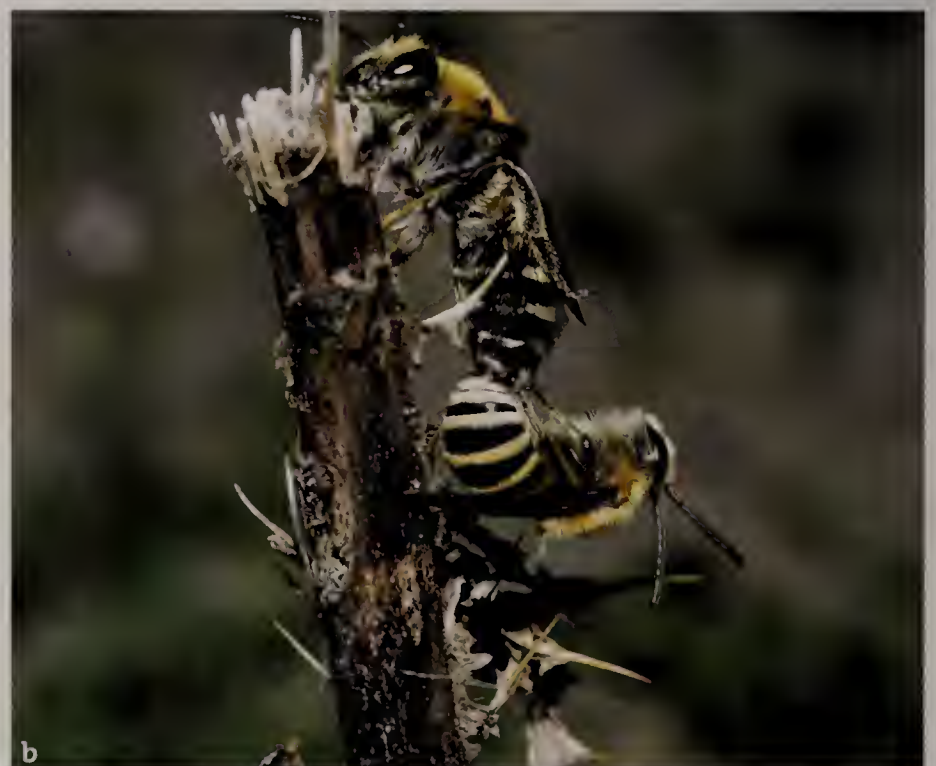
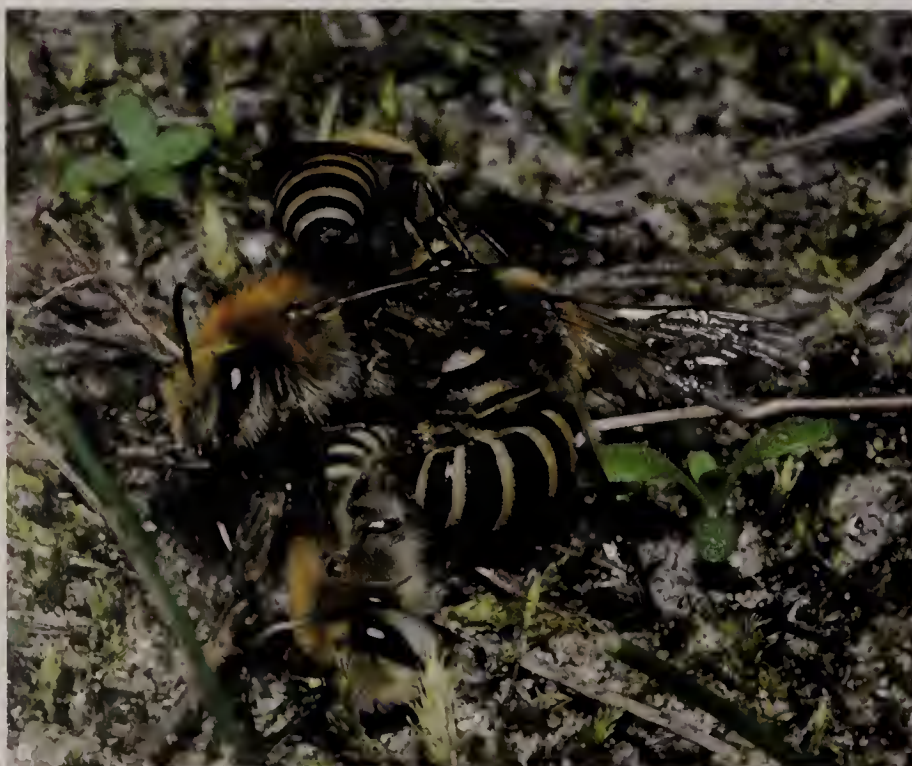
In May, a small proportion (5%) of the mature larvae commenced defecation. At this stage, the larva (now called a prepupa; Michener 2000) becomes a little smaller and less flaccid with the segments more constricted. In the mid-June sample all larvae had developed into prepupae.

The faecal pellets are deposited in strings that form a framework, initially against the bottom and the lateral walls of the cell. At the sides of the cell this takes the shape of a thick, opaque layer around the larva. The faecal material on the sides of the cell extends much further up towards the top of the cell than the level attained by the liquid larval food at the onset of larval feeding. This, together with the dark shade of brown which the faecal lining quickly develops in, gives the cell a

distinct outside appearance compared to one containing an early juvenile stage (cf. figures 5c and 6a).

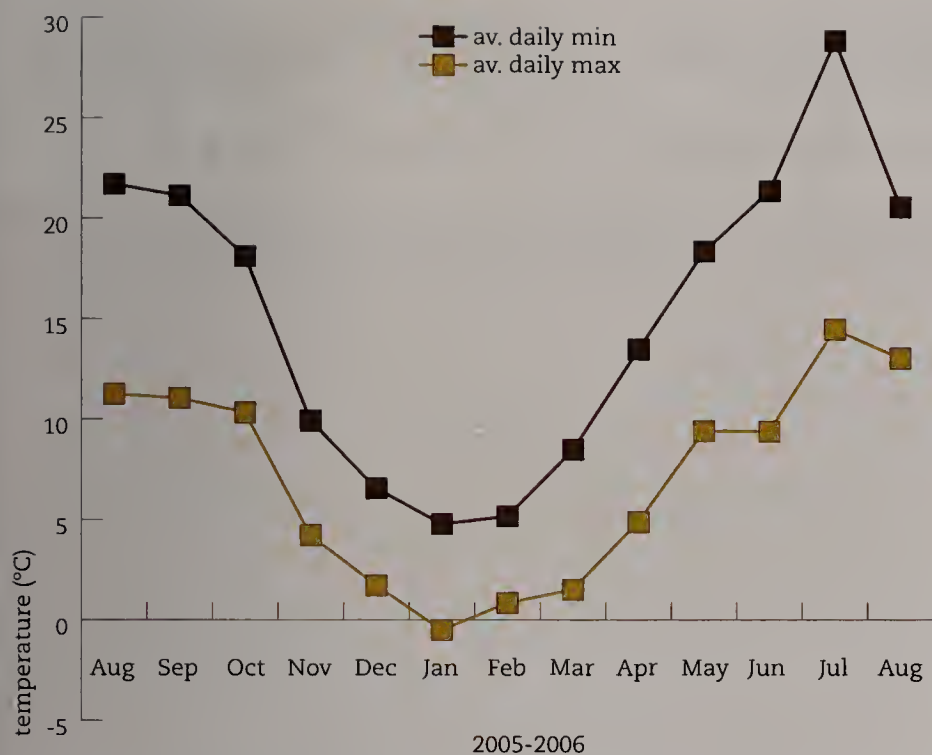
Faecal material is also deposited as a ceiling above the larva, but not attached to the roof of the cell, leaving a free space between the cell cover of layered cellophane-like material and the faecal ceiling (figures 6a and 6b). There was always a central opening in the faecal ceiling through which the prepupa could be seen in opened cells (figure 6b).

Silk spinning was weak but evident, the faecal pellets being interwoven with fibres of silk. We could not establish precisely the very onset of spinning and defecation, but clearly observed the spinning of fibres through very recently voided faecal material.



7. (a) 'Mating ball', several males simultaneously attempt to mate with the same female. (b) Females are able to move and even to fly short distances with an attached male during copula. Photos: M.J. Sommeijer

7. (a) Meerdere mannetjes proberen elkaar weg te duwen om een goede paringspositie op het vrouwtje te verkrijgen. (b) Vrouwtjes zijn in staat om met een gekoppeld mannetje te lopen en zelfs kort te vliegen



8. Maximum and minimum field temperatures (°C) from October 2005 until July 2006. Values represent monthly averages of daily maximum and minimum temperatures (based on data KNMI [= Royal Dutch Meteorological Institute] station Westdorpe, 7 km from Saeftinghe).
8. Gemiddelde temperatuur in de onderzoeksperiode oktober 2005 – juli 2006. De waarden geven de maandelijkse gemiddelden voor maximum- en minimumdagtemperatuur (gebaseerd op gegevens van het KNMI-station Westdorpe, 7 km van Saeftinghe).

Emergence and mating

The weather conditions were poor in the period of emergence but nevertheless, protandry was evident, male emergence being only a few days before that of the females. Usually, in the first days of the emergence period, males were seen patrolling in large numbers over the ground at a height of only 5-20 cm in search for females. In years with favourable weather conditions, they were observed as a 'blanket' of bees flying around with intense activity. Such males rapidly seize females that have just emerged. Visual stimuli appear important for the very first contact, since males were also observed to seize other objects than females, e.g. other males. Odour may play a role in the following steps of the behavioural sequence of mating. Receptive females may be simultaneously seized by a number of males. These males compete actively for the proper mating position on the female by trying to push other males to the side. This results in 'mating-balls', clusters of males on one female (figure 7a). On favourable days we observed up to five mating-balls per m². A female in copula appeared to be able to walk with the attached male for some distance. She even could fly with the coupled male for a distance up to about 2 m (figure 7b). As soon as females had mated, their attractiveness to males changed. Males only briefly seized such non-receptive females.

Discussion

A major conclusion is that *C. halophilus* overwinters in early stages of development, i.e. as larvae. Larval development is fully resumed after the winter period. The prepupal and particularly

the pupal period are of short duration. Many other species of solitary bees overwinter in the prepupal stage and some as adults. The detailed observations of Esser (2004) on *C. daviesanus* in Germany facilitate a comparison of the life cycles of *C. halophilus* and *C. daviesanus*. The food-plant of *C. daviesanus* is *Tanacetum vulgare*, which flowers in July and August. A major difference with *C. halophilus* is that the development of *C. daviesanus* has shifted forward in time and it overwinters as a prepupa.

The observed overwintering of *C. halophilus* as young juveniles cannot be explained as merely the consequence of an occasional severe winter. During the winter period of our sampling period (2005-2006) the weather was mild (figure 8); but of course larval development will be retarded in colder winters (see also Yocum et al. 2006).

Michener (2000) indicates that cocoon spinning is lost in most short-tongued bees, which are often protected by the cell lining secreted by the mother bee. *Colletes daviesanus* does not spin a cocoon (Esser 2004), neither does *C. halophilus* spin a typical cocoon. The clearly observed spinning may have a function in the weaving of strings with faecal pellets into a thick protecting mass of faecal material around the larva.

Another interspecific difference was apparent in nest building. Brood cells of *C. daviesanus* are built in linear rows in the same burrow, whereas cells of *C. halophilus* are built at the end of lateral burrows. Males and females of *C. halophilus* emerge from cells that are built in loose sandy soil and do not need to re-use old nest tunnels. They can dig their own emergence exit by burrowing through the sand directly above their cell. In this species protandry is therefore not constrained by nest architecture. This may be different in *C. daviesanus*. Esser (2004) reports that this species nests in hard substrates (even excavates burrows in 'Sandstein'). We may conclude then that differences in nest building and associated behaviours between these two species are related to characteristics of their respective nesting substrates.

The typical overwintering in the larval stage of *C. halophilus* in conjunction with the later flowering period of the food plant, is possibly due to the generally mild winters in the coastal Atlantic region where this species occurs. The evolutionary choice of *C. halophilus* for the late-blooming sea aster as a food plant, determines habitat, including soil type, as well as the timing of adult activity and possibly larval development in this species. This suggests that bee species feeding on other plants may evolve different nest architecture as well as developmental phenology. Further comparative studies on relations between life cycle, food plants and nest-architecture are needed to elucidate this.

Acknowledgement

We thank the foundation 'het Zeeuwse Landschap' for stimulating support. Eveline Rooijackers is thanked for collaborating with observations on nest construction. The following persons contributed with comments on earlier drafts: Robert Paxton, David Stradling, Kees Zwakhals, Luc de Bruijn, Marie-José Duchateau and Franklin Bretschneider. Wannas Castelijns prepared figure 1.

Literature

Esser J 2004. Stechimmen in Nordrhein-Westfalen. Ökologie, Gefährdung, Schutz. LÖBF-Schriftenreihe 20. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten Nordrhein-Westfalen.

Kuhlmann M, Else GR, Dawson A & Quicke

DLJ 2007. Molecular, biogeographical and phenological evidence for the existence of three western European sibling species in the *Colletes succinctus* group (Hymenoptera: Apidae). *Organisms, Diversity and Evolution* 7: 155-165.

Michener CD 2000. The bees of the world,

The John Hopkins University Press. O'Toole C & Raw A 1999. Bees of the world. Blandford Press.

Rooijackers EF & Sommeijer MJ 2009. Gender specific brood cells in the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Insect Behavior* 22: 492-500.

Sommeijer MJ, Rooijackers EF, Jacobusse Ch & Kerkvliet JD 2009. Larval food composition and food plants of the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera: Colletidae). Journal of Apicultural Research

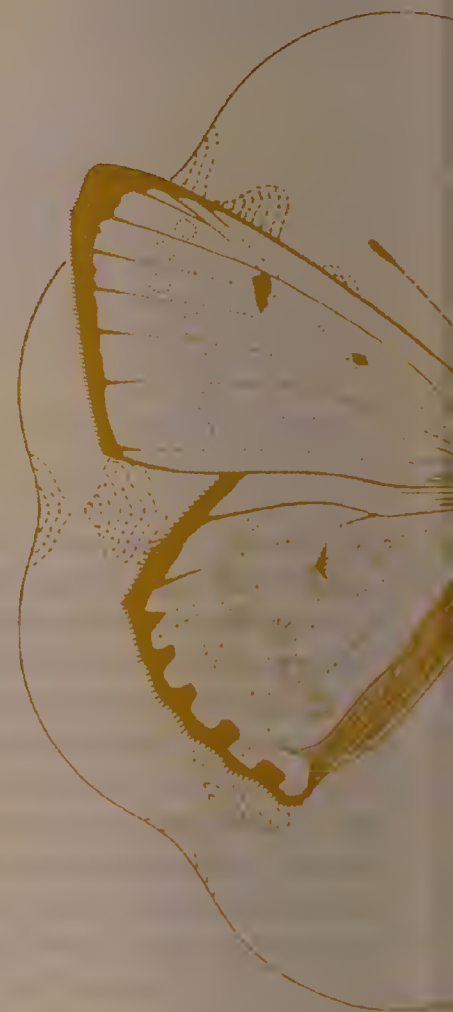
and Bee World 48: 149-155.
Westrich P 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Spezieller Teil. Eugen Ulmer Verlag.
Yocum GD, Kemp WP, Bosch J & Knoblett JN

2006. Thermal history influences diapause development in the solitary bee *Megachile rotundata*. Journal of Insect Physiology 52: 1113-1120.

Samenvatting

De typische ontwikkelingscyclus van de schorzijdebij, *Colletes halophilus*

Volgend op onderzoek naar het larvale voedsel, het foeragegedrag en het bouwen van specifieke mannelijke en vrouwelijke broedcellen, beschrijven we nu de levenscyclus van de schorzijdebij, *Colletes halophilus* Verhoeff. De Colletinae (zijdebijen) zijn solitaire bijen met een korte, tweelobbige tong die dient om kliersecret uit te smeren over de binnenwand van de uitgegraven celholte. Het materiaal polymeriseert tot de voor deze bijen typische perkamentachtige celwand. Vrouwtjes transporteren stuifmeel in opvallende 'scopae' (gespecialiseerde haarvelden) vooral op de femur en tibia van de achterpoten, maar ook op de metasomale sterna en de zijkant van het propodeum. Het onderzoek naar de larvale ontwikkeling en de wijze van overwinteren is uitgevoerd in het Verdrongen Land van Saeftinghe (Zeeland). Hier verzamelt *C. halophilus* bijna uitsluitend pollen op zulte (zeeaster), *Aster tripolium*. De resultaten betreffende de nestbouw zijn verkregen door waarnemingen in de periode 2005-2010. Van augustus 2005 tot juli 2006 werd specifiek het verloop van de larvale ontwikkeling bestudeerd: maandelijks werd een aantal broedcellen opgegraven om de vordering van de juveniele stadia te bekijken. Hiervoor werden alle cellen van een maandelijks monster geopend en van bovenaf in groepjes gefotografeerd. De vliegperiode is van midden augustus tot begin oktober. Broedcellen worden door het vrouwtje één voor één gebouwd, van larvaal voedsel voorzien en belegd. De cellen liggen meestal alleen aan het eind van een zijgang van de centrale verticale tunnel (trosvormig nest). De cellen van één nest reiken vaak tot eenzelfde diepte. De meeste cellen bevonden zich op ongeveer 20 cm in de grond. Het ei-stadium duurt ongeveer een week. De larven groeien langzaam. Het is opmerkelijk dat bij deze soort slechts jonge en halfvolgroeide larven in de cellen overwinteren. Na de winter groeien de larven verder en pas in juni vindt de overgang naar het 'prepop'-stadium plaats. Dit is het moment waarop de volgroeide larve de ontlasting afscheidt in een ketting van 'fecale korrels'. Hoewel er geen duidelijke cocon voorkomt, worden er wel draden gesponnen, waarmee de ontlastingslierten worden verweven en in een compacte laag tegen de celwand worden geplakt. Cellen met prepopen of poppen zijn van buitenaf goed te herkennen. Door de doorzichtige celwand zien we dat de bruine laag ontlasting veel hoger langs de wand reikt dan de gele massa van larvaal voedsel in cellen met de jongere stadia. De verpopping begint eind juli. Medio augustus kunnen de bijen uit de grond kruipen. Jürgen Esser (2004) heeft voor *C. daviesanus* (boerenwormkruidbij) in Duitsland een beschrijving gegeven van de ontwikkeling, die zich leent voor vergelijking. Het verloop in de tijd van de larvale ontwikkelingscyclus van *C. halophilus* blijkt op belangrijke punten te verschillen. Een verschil is dat *C. daviesanus* als prepop overwintert. Dit is een meer algemene manier van overwinteren voor solitaire bijen. Verder is ook de nestbouw van *C. daviesanus* verschillend, namelijk met gangen waarin de cellen achter elkaar worden gebouwd. Deze soort nestelt in harde substraten en kan zelfs nesttunnels 'boren' in zandsteen. Wij veronderstellen een samenhang tussen genoemde verschillende nestbouwtypen en de kenmerken van de bodem waarin nesten gegraven worden. *Colletes halophilus* heeft zich in de loop van de evolutie gespecialiseerd op de laatbloeiende zulte. Dit is bepalend voor habitat en vliegtijd en mogelijk dus ook voor de larvale ontwikkeling. Bij bijensoorten die op andere planten en in andere perioden van het jaar fourageren kunnen andere nestarchitectuur en andere larvale ontwikkelingschema's ontstaan. De typische overwintering van *C. halophilus* in de vorm van larven kan samenhangen met het exclusief voorkomen van deze soort langs de Atlantische kust, waar de winters gematigd zijn.



Marinus J. Sommeijer
Utrecht University
Behavioural Biology
PO Box 80.086
3508 TB Utrecht
The Netherlands
m.j.sommeijer@uu.nl

Jos Neve & Chiel Jacobusse
Stichting Het Zeeuwse Landschap
Postbus 25
4450 AA Heinkenszand
The Netherlands

Nesten van de donkere rimpelrug, *Andrena bimaculata*, in een ge- ploegde akker – enkele observaties

Jochem Kühnen

TREFWOORDEN

Akkerreservaat, Andrenidae, Hymenoptera, nestdichtheid, nestdiepte

Entomologische Berichten 72 (1-2): 59-62

In roggeakkers op de Duivelsberg bij Nijmegen komt een grote nestaggregatie van de donkere rimpelrug, *Andrena bimaculata*, voor. De akker wordt jaarlijks geploegd en dit schijnt de donkere rimpelrug en andere bijen niet te benadelen. De grote populatie in dit bijzondere milieu was aanleiding voor wat onderzoek aan de nesten en de bijenfauna ter plekke. De gemiddelde dichtheid aan nesten bleek 34 per vierkante meter te zijn. De diepte van de nesten, die naar verwachting meer dan 25 cm moet zijn om het ploegen te overleven, kon nog niet vastgesteld worden.

Inleiding

Op 22 maart 2009 zag ik voor het eerst het massale optreden van wat later de donkere rimpelrug, *Andrena bimaculata* (Kirby) (figuur 1-2), bleek te zijn boven een van de roggeakkers op de Duivelsberg bij Nijmegen (figuur 3). Boven andere akkers in het gebied werden ook grote aantallen van de donkere rimpelrug gezien, maar boven deze akker veruit het meest. Ongetwijfeld betrof het grotendeels mannetjes, op zoek naar uitkomende vrouwtjes. Op het pad langs de akker, waarin eveneens genesteld wordt lagen verschillende dode bijen, sommige vertrapt door wandelaars. Aan de hand van foto's en enkele verzamelde exemplaren werd de soort door Ivo Raemakers gedetermineerd als *A. bimaculata*. Deze waarnemingen vormden de aanleiding om nader onderzoek te doen naar de nestelplaatsen van deze zeldzame bijensoort. Speciale aandacht ging hierbij uit naar het beheer van het terrein, in de hoop om aanknopingspunten voor bescherming te vinden.

De soort

De donkere rimpelrug is een soort van de rode lijst en heeft daar de status 'bedreigd'. Vroeger kwam ze verspreid voor op de hogere zandgronden. De laatste decennia is ze steeds zeldzamer geworden en momenteel vrijwel beperkt tot het zuidoostelijke rivierengebied. Een duidelijke reden voor deze achteruitgang is er niet.

De donkere rimpelrug vliegt in twee generaties (is bivoltien): de eerste van eind maart tot begin mei, de tweede vooral in juli. Beide generaties gebruiken stuifmeel van verschillende planten (de soort is polylectisch). Voor de voorjaarsgeneratie zijn waarschijnlijk wilgen en sleedoorn belangrijke stuifmeel- en nectarleveranciers. Wat de leveranciers voor de zomergeneratie zijn is nog onduidelijk, wel heeft *A. bimaculata* een voorkeur voor kruisbloemen. Als koekoeksbij is roodsprietwespbij, *Nomada fulvicornis* Fabricius, bekend (Peeters et al. 1999).

Beheer van de akker

Geïntrigeerd door het massale voorkomen van deze bijensoort in de roggeakkers ben ik rond gaan vragen. Arno van der Kruis, coördinator van landschapsbeheervereniging De Ploegdriever, kon me vertellen wat het beheer, dat inmiddels al meer dan tien jaar wordt uitgevoerd, van de roggeakkers inhoudt. De akkers worden in september ondiep geploegd (20 tot 25 cm diep) en daarna dun ingezaaid met winterrogge (niet meer dan 80 kilogram per hectare). In augustus wordt de rogge gemaaid en samen met het stro tot balen geperst en afgevoerd. Dit beheer wordt door De Ploegdriever uitgevoerd in opdracht van Staatsbosbeheer en volgens diens gestelde kaders. Het doel van Staatsbosbeheer is het creëren van gunstige omstandigheden voor een rijke flora (akkeronkruiden) en levert hier al lange tijd goede resultaten op. De nesten van de donkere rimpelrug zouden dus naar verwachting dieper dan 25 cm moeten zitten om het ploegen te doorstaan.

Onderzoek

Omdat er niet veel bekend is over de nestelomstandigheden van deze zeldzame bij, besloot ik dit te onderzoeken. Onderstaand onderzoek werd in de eerste helft van april in 2010 en 2011 gedaan.

Nestdichtheid

Ten eerste heb ik op diverse punten in de akker het aantal nestopeningen per vierkante meter geteld. Op zeven punten werden de volgende aantallen gevonden: 39, 14, 44, 46, 42, 25 en 29. Gemiddeld leveren de getelde vakken een nestdichtheid van 34 nesten per vierkante meter op. De akker is in totaal zo'n 1,6 ha groot. Een ruwe schatting, uitgaande van het kleinste aantal getelde nesten – 14/m² – geeft aan dat er minimaal 224.000 nesten in de akker aanwezig zouden kunnen zijn. De akker heeft een zeer gunstige ligging: doordat het gebied op de heuveltop ligt geeft de omliggende bebossing maar een zeer



1. *Andrena bimaculata* mannetjes bij nest-
ingangen. Foto: Jochem Kühnen
1. *Andrena bimaculata* males at nest
entrances.



2. Vrouwtje *Andrena bimaculata*. Foto:
Jochem Kühnen
2. Female *Andrena bimaculata*.

bepaalde schaduw waardoor een groot deel van de akker de hele dag in de zon ligt. Het smalle deel van de akker, rechtsboven op figuur 3, daalt flauw richting de Rijksstraatweg, maar ook daar werd half april een zeer grote dichtheid nesten gevonden, voor zover bekend voornamelijk van de donkere rimpelrug.

Nestgangen en broedcellen

Ik had verwacht dat het lastig zou zijn om een individuele nestgang in de bodem te onderzoeken en dat bleek geen onderschatting. In april 2010 werden meerdere pogingen ondernomen. Door een nestgang vol te laten lopen met zeer vloeibare gips zou de gang bij voorzichtig uitgraven te volgen moeten zijn. Het gips kwam echter niet dieper dan zo'n 15 centimeter de nestgang in. Ook het onder druk inblazen van meel bleek geen

succes op te leveren. De stevigheid van de lemige grond zou naar mijn idee juist moeten helpen, maar bleek zo lastig uit te graven dat de smalle gang niet te volgen was. Van de nesten die ik heb geprobeerd uit te graven heb ik bij geen van alle de nestgang dieper dan 20 cm kunnen volgen. Tijdens het vliegen van de tweede generatie van 2010 heb ik niet meer geprobeerd nesten uit te graven. De roggeplanten staan vanaf eind juni ruim een meter boven de grond. De wortels van deze forse planten zouden het graven alleen maar bemoeilijken.

Op 2 april 2011 werd ik geholpen door Anne Jan Loonstra, Kees Goudsmits en Stijn Schreven. Ook nu ging het graven niet makkelijk en het vaststellen van de neststructuur bleek vrijwel onmogelijk. Bij de veel ruwere graafwerkzaamheden om de nestdiepte te bepalen werden wel (gedeeltelijke) broedcellen gevonden. Onder andere één op 10 cm en één op 11 cm diep. In de eerste gedeeltelijke broedcel bevond zich een stuifmeelbolletje

met een diameter van 5 mm (stuifmeel en nectar door de bij tot een bolletje gedraaid). Op verschillende stuifmeelbolletjes werden eitjes gevonden (figuur 4). Verschillende larven en poppen werden verzameld om op te kweken. Nog niet alle resultaten zijn bekend, maar enkele van de op bovengenoemde diepte gevonden poppen bleken van de donkere rimpelrug.

Parasitoiden

Tijdens het onderzoek werden ook parasitoiden aangetroffen. Van de verzamelde individuen, bleken zich poppen en één larve tot bloedbijen (*Sphecodes* sp.) te ontwikkelen. De voor de donkere rimpelrug bekende nestparasiet roodsprietwespbij werd niet aangetroffen. Boven de akker werden veel grote wolzwevers, *Bombylius major* Linnaeus, gezien. Een pop van een op een bijenlarve (soort onbekend) ontwikkelde larve lijkt tot deze soort te behoren.

In een opgegraven nest (van welke soort bij is onbekend) werd een volgroeide *Myopa testacea* (Linnaeus) (Diptera: Conopidae) aangetroffen. Op de akker werd verder nog een blauwe oliekever, *Meloe violaceus* Marsham (Coleoptera: Meloidae), gevonden.

Conclusie en discussie

Het beheer dat Staatsbosbeheer al zo veel jaren uitvoert is blijkbaar zeer bevorderlijk voor de bijenfauna. Op de akker komen naast de donkere rimpelrug ook vele andere soorten voor, inclusief bedreigde soorten van de rode lijst (zie tabel 1). Door ondiep te ploegen blijft waarschijnlijk de meerderheid van de nesten van de donkere rimpelrug en mogelijk ook die van andere soorten intact, waardoor beide generaties zich succesvol



3. De onderzochte roggeakker op de Duivelsberg (Ac. 193.050 – 426.169). Foto: Google Earth

3. The examined rye field in forest Duivelsberg (Ac. 193.050 – 426.169).

kunnen voortplanten. Hoe dat voor de donkere rimpelrug precies gaat is nog onduidelijk. De gevonden nestcellen bevonden zich namelijk op een diepte waar de ploeg doorheen gaat. Eén mogelijkheid is dat door de stevigheid van de bodemstructuur veel nesten ondanks het ploegen bewaard blijven en zo de enorme populatie in stand wordt gehouden. Een andere mogelijkheid is dat de diepere nesten simpelweg nog niet gevonden zijn.

De rogge vormt dankzij de manier van zaaien zeer losse zoden, waartussen niet alleen allerlei akkeronkruiden floreren,

Tabel 1. Vangsten, waarnemingen en status van de aangetroffen soorten volgens Peeters & Reemer (2003). a = algemeen; z = zeldzaam; zz = zeer zeldzaam; BE = rode lijststatus 'bedreigd'; KW = rode lijststatus 'kwetsbaar'; GE = rode lijststatus 'gevoelig'.

Table 1. Caught and observed species, including their status in The Netherlands according to Peeters & Reemer (2003). a = common; z = rare; zz = very rare; BE = red list status 'endangered'; KW = red list status 'vulnerable'; GE = red list status 'sensitive'.

Familie

Apidae s.l. – Bijen

Soort	Nederlandse naam	Gastheer	status
<i>Andrena bimaculata</i> (Kirby)	Donkere rimpelrug	n.v.t.	BE
<i>A. cf. minutula</i>	Gewone dwergzandbij	n.v.t.	a
<i>A. dorsata</i> Kirby	Wimperflankzandbij	n.v.t.	zz
<i>A. flavipes</i> Panzer	Grasbij	n.v.t.	a
<i>A. fucata</i> Smith	Gewone Rozenzandbij	n.v.t.	z
<i>A. gravida</i> Imhoff	Weidebij	n.v.t.	BE
<i>A. vaga</i> Panzer	Grijze zandbij	n.v.t.	a
<i>A. ventralis</i> Imhoff	Roodbuikje	n.v.t.	a
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	Honingbij	n.v.t.	
<i>Nomada flava</i> Panzer	Gewone wespbij	o.a. <i>Andrena nitida</i> (Müller) (viltvlekzandbij) en <i>A. carantonica</i> Pérez (meidoornbij)	a
<i>N. flavoguttata</i> (Kirby)	Gewone kleine wespbij	<i>Andrena cf. minutula</i> (dwergzandbijen)	z
<i>N. ferruginata</i> (Linnaeus)	Geelschouderwespbij	<i>Andrena praecox</i> (Scopoli) (vroeg zandbij)	KW
<i>N. fucata</i> Panzer	Kortsprietwespbij	<i>Andrena flavipes</i> (grasbij)	a
<i>N. lathburiana</i> (Kirby)	Roodharige wespbij	<i>Andrena vaga</i> (grijze zandbij) en <i>A. cineraria</i> Linnaeus (asbij)	KW
<i>N. panzeri</i> Lepeletier	Sierlijke wespbij	o.a. <i>Andrena varians</i> (Kirby) (variabele zandbij), <i>A. helvola</i> (Linnaeus) (valse rozenzandbij)	z
<i>N. signata</i> Jurine	Signaalbij	<i>A. fulva</i> Müller (vosje)	a
<i>N. zonata</i> Panzer	Variabele wespbij	<i>A. dorsata</i> (wimperflankzandbij)	GE
<i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli)	Gewone geurgroefbij	n.v.t.	a
<i>L. fulvicorne</i> (Kirby)	Slanke groefbij	n.v.t.	z
<i>L. parvulum</i> (Schenck)	Kleine groefbij	n.v.t.	KW
<i>Sphecodes pellucidus</i> Smith	Schoffelbloedbij	o.a. <i>Andrena barbibris</i> Kirby (witbaardzandbij), <i>A. argentata</i> Smith (zilveren zandbij)	a

maar ook wilde bijen. Vooral de zomergeneratie van deze insecten heeft baat bij de toegankelijkheid van de bodem. De in het omringende bos aanwezige boswilgen (*Salix caprea*) en de nabijheid van de Ooijpolder met veel wilgen en sleedoorns dragen waarschijnlijk ook bij aan de grote populaties de donkere rimpelrug op deze bijzondere plek.

Dankwoord

Graag bedank ik Ivo Raemakers voor zijn advies, de informatie en het determineerwerk van mijn vangsten. Zijn kennis heeft mijn interesse vergroot en me gestimuleerd te proberen meer te doen dan alleen van de aanwezigheid van de bijen te genieten. Ook bedank ik Anne Jan Loonstra voor zijn waardevolle tips en natuurlijk voor zijn enthousiasme tijdens de gezamenlijke graafwerkzaamheden. Ook Kees Goudsmits en Stijn Schreven hebben een grote bijdrage geleverd met de determinaties van hun vangsten. Daarnaast bedank ik Dick Belgers en Arno van der Kruis voor hun hulp en Harry Woesthuis voor zijn hulp, het verlenen van de vergunning, de door hem verstrekte informatie en zijn hulp bij het schrijven van een eerste verslag dat ook als basis voor dit artikel heeft gediend (Kühnen 2010).



4. Een broedcel met een grote pollenbal en klein ei van een zandbij (*Andrena spec.*). Foto: Jochem Kühnen

4. A brood cell with a large lump of pollen and a small egg of an *Andrena* species.

Literatuur

Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen. Stichting European Invertebrate Survey (EIS) – Nederland.

Peeters TMJ & Reemer M 2003. Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Stichting European Invertebrate Survey (EIS) – Nederland.

Kühnen JM 2010. Bijenmassa. HymenoVaria 1 (november 2010): 10-11.

Summary

Observations on nests of *Andrena bimaculata* in a ploughed arable field

A very large population of *Andrena bimaculata* (Kirby) was found nesting in a rye field of a nature conservation organisation in forest Duivelsberg, east of Nijmegen. The field is ploughed annually. Some nests were excavated, several larvae and pupae were collected and identified. The nest density was on average 34 nests per square meter. The depth of nests is expected to be more than 25 cm because they survive ploughing, but this could not be confirmed yet.



Jochem Kühnen
Goudenregenstraat 5
6573 XN Beek Ubbergen
kühnenjm@hotmail.com

De broedparasiet *Cacoxenus indagator* (Drosophilidae) en de parasitoïden *Melittobia acasta* (Eulophidae) en *Coelopencyrtus* sp. (Encyrtidae) bij solitaire bijen in kunstmatige nestgelegenheid

Rosita Moenen

TREFWOORDEN

Hylaeus signatus, nesthulp, *Osmia bicornis*, voortplantingssucces

Entomologische Berichten 72 (1-2): 63-70

In een uit glazen buisjes bestaande nestgelegenheid voor solitaire bijen kwamen verschillende broedparasieten en parasitoïden voor. Twee sprongen er uit door de talrijkheid waarmee ze kunnen optreden. De ene was de drosophilide vlieg *Cacoxenus indagator*, die als broedparasiet bij *Osmia bicornis* optrad. De andere, het eulophide wespje *Melittobia acasta* een ectoparasitoïd van larven en poppen, parasiteerde niet alleen de aanwezige bijen maar ook wespen en een vlieg werden het slachtoffer. Bij *O. bicornis* kwam dit wespje echter niet voor. Van beide soorten wordt de biologie nader beschreven. Bij *Hylaeus signatus* kwam ook een encyrtide wespje *Coelopencyrtus* sp. voor dat nog niet voor Nederland bekend was. Bij natuurterreinen en publieke tuinen verschijnen steeds vaker installaties die opgebouwd zijn uit materiaal dat bedoeld is als nesthulp voor solitaire bijen en wespen. Aan de hand van de waarnemingen en de literatuur wordt beredeneerd dat dergelijke kunstmatige agglomeraties van nesten uiteindelijk voor de broedparasiet en parasitoïden een waar luilekkerland zijn.

Inleiding en observaties

De onvolwassen stadia van diverse bijen en andere Hymenoptera ontwikkelen zich verborgen voor het oog in allerlei bovengrondse gaatjes of holten. Dat er verschillende parasitoïden van deze groep bijensoorten zijn is goed bekend (Gathmann & Tscharntke 1999; Krunić et al. 2005), maar informatie over de biologie en de effecten van deze dieren op de gastheer wordt relatief weinig verzameld. Toch is dit belangrijk; parasieten en parasitoïden kunnen het voortplantingssucces van bijen flink beïnvloeden, waarschijnlijk met name als er vele nesten dicht bij elkaar zijn zoals in bijenhotels. In dit artikel wordt ingegaan op de rol die deze dieren kunnen spelen bij het voortplantingssucces van enkele bijensoorten.

Om de ontwikkeling van deze bijen en hun parasieten te kunnen bestuderen werd een kastje gevuld met doorzichtige glazen buisjes (figuur 1). Hiervan werd in 2010 gebruik gemaakt door de rosse metselbij, *Osmia bicornis* (Linnaeus), de tronkenbij, *Heriades truncorum* (Linnaeus), de resedamaskerbij, *Hylaeus signatus* (Panzer), en waarschijnlijk de grote klokjesbij, *Chelostoma rapunculi* (Lepelletier) (zie figuur 2 en 3). De larven van de laatste zijn voor zover ze volgroeiden niet tot verpopping gekomen.

De buisjes werden eind juli 2010 binnengehaald om de ontwikkeling van de inhoud te kunnen volgen. De rosse metselbij had in dat voorjaar 56 cellen aangemaakt. Uiteindelijk zijn daar niet meer dan vier mannetjes en drie vrouwtjes uitgekomen. Van 18 van de 56 cellen was de inhoud geparasiteerd door de broedparasitaire drosophilide vlieg *Cacoxenus indagator* Loew. In negen cellen zat de muurrouwvlieg, *Anthrax anthrax* (Schrank), uit één cel kwam een kleine zwarte pop van een andere Bombylicidae, in negen was het stuifmeel verstoven zoals voor infecties van de mijt *Chaetodactylus osmiae* Dufour beschreven wordt. Uit twee cellen kwam de goudwesp *Chrysis ignita* Linnaeus en uit één cel een bonte knotswesp *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius). De inhoud van de overige lijkt vooral ten prooi gevallen aan schimmelinfecties. De algemeen voorkomende parasitoïden *Monodontomerus* spp. (Hymenoptera: Torymidae) werden niet aangetroffen.

Eén larf van de resedamaskerbij bleek op het moment dat deze binnengehaald werd, geparasiteerd door de eulophide wesp *Melittobia acasta* (Walker) en twee andere, zoals later bleek, door een encyrtide wesp van het geslacht *Coelopencyrtus* waarvan nog niet eerder soorten voor Nederland werden vermeld (persoonlijke mededeling C. van Achterberg en M.J. Gijswijt). Nadat bleek dat *M. acasta* heel snel naar de andere buizen



1. Opstelling van doorzichtige glazen buisjes als nestgelegenheid voor bijen. Foto: Rosita Moenen

1. Transparent glass tubes as artificial nesting site for bees.

wist over te stappen werden alle wespen verbannen naar de diepvries. Desondanks raakten in twee buisjes larven van de tronkenbij besmet met de wespen van *M. acasta* die op die ene larf van de resedamaskerbij ontwikkeld waren. Ook larven van solitaire wespen werden het slachtoffer evenals een pop van de muurrouwvlieg.

De broedparasiet *Cacoxenus indagator*

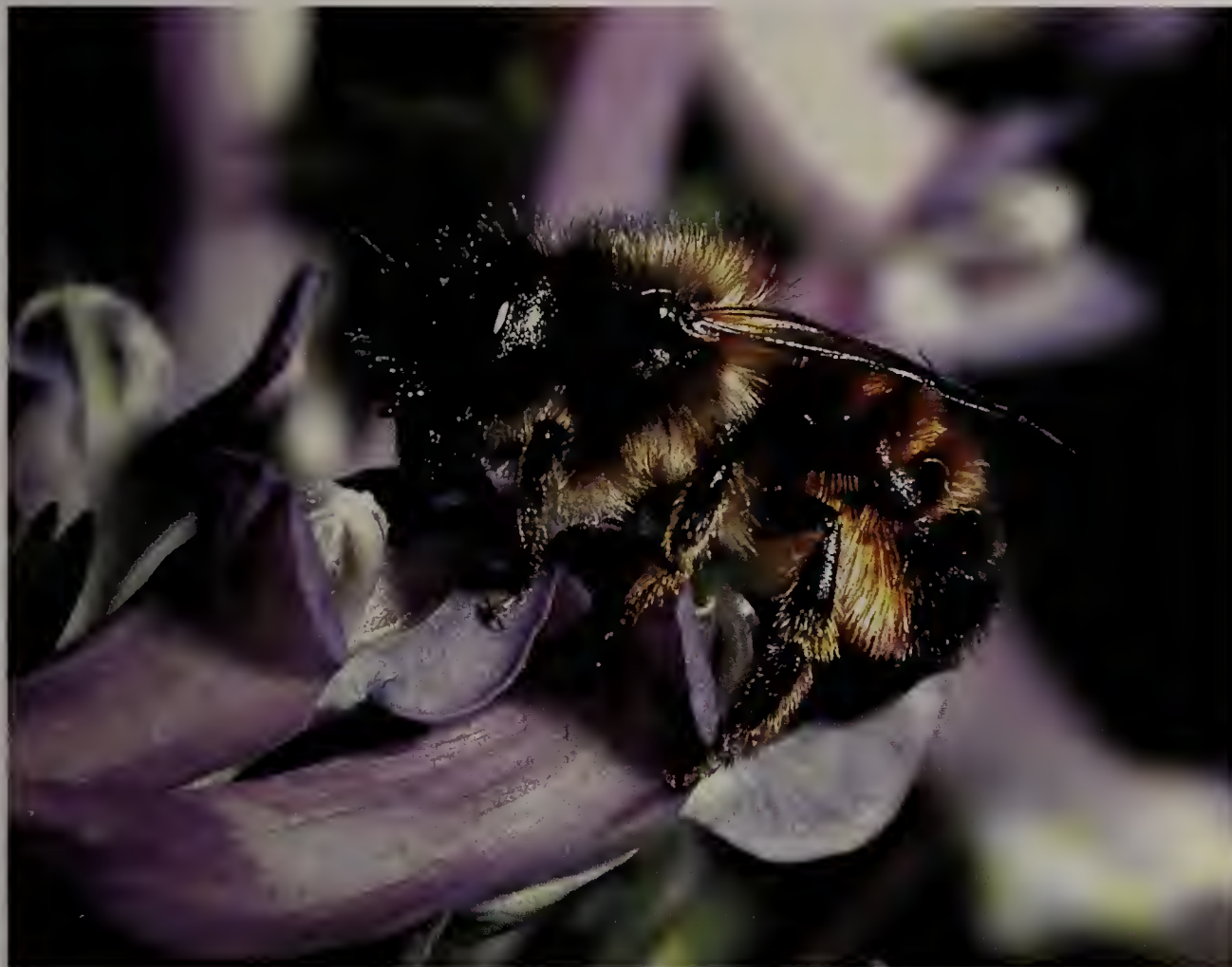
Veruit de meeste broedcellen van de rosse metselbij waren geïnfecteerd met *C. indagator* (figuur 4 en 5). Van *C. indagator* zijn alleen waarnemingen uit Europa bekend (Elmo Hardy & Wheeler 1960). Als gastheer worden diverse *Osmia*-soorten genoemd en het geslacht *Chalicodoma*, zonder nadere soort aanduiding (Coutin & Desmier de Chenon 1983). Van de genoemde *Osmia*-soorten zijn behalve de rosse metselbij, de gehoornde metselbij, *O. cornuta* (Latreille), en de blauwe metselbij, *O. caerulescens* (Linnaeus), voor Nederland inheems.

Cacoxenus indagator is evenals de betreffende *Osmia*-soorten univoltien. De levenscycli van parasiet en gastheren lopen vrij gelijk op. Coutin & Desmier de Chenon (1983) die gedurende vier jaar het verschijnen van de gehoornde metselbij en *C. indagator* gevolgd hebben in de regio van Parijs, zien de eerste vlieg van

het jaar 14 tot 20 dagen later verschijnen dan de eerste bij. Afhankelijk van de temperatuur lag het begin van de vliegtijd voor de gehoornde metselbij tussen 8 maart en 1 april, voor *C. indagator* was dat tussen 26 maart en 16 april. Dit komt overeen met de situatie in Nederland waar de vliegjes de eerste weken van april 2011 rond de nestkast zwermden. Het begin van de vliegtijd van zowel de gehoornde metselbij als de rosse metselbij valt rond half maart (Peeters *et al.* 1999).

Het tijdstip waarop de bijen verschijnen blijkt voor *C. indagator* vrij nauw te luisteren. In Spanje wordt de gehoornde metselbij gekweekt voor de bestuiving van de amandelbomen. Tijdens de winter worden de cocons in de koelkast bewaard. Het tijdstip waarop ze er uitgehaald worden is afhankelijk van de bloeitijd van de bomen. Dit is zo vroeg in het jaar dat parasitisme door *C. indagator* in deze kweek niet voorkomt (Bosch 1994). In Italië is in natuurlijke populaties van de gehoornde metselbij het voorkomen van *C. indagator* laag terwijl dat bij de rosse metselbij zeer hoog kan zijn door het verschil in vliegperiode tussen deze twee soorten. Wanneer ze gekweekt werden en in april losgelaten, was de aantasting bij beide hoog (Felicoli 2000 geciteerd in Krunic *et al.* 2005).

Hoe de vliegen de nesten van de bijen vinden is niet duidelijk. Direct in het begin van de vliegperiode waren er al vliegen



2. Vrouw van de rosse metselbij, *Osmia bicornis*. Foto: Frits Bink
2. Female of *Osmia bicornis*.

rond het nestkastje actief. Deze moeten van elders zijn gekomen omdat de oude buizen waren verwijderd. Waarschijnlijk komen ze in eerste instantie op de geur van de bijen af. Volgens Coutin & Desmier de Chenon (1983) voeden ze zich tijdens de periode dat ze actief zijn met suikerhoudende afscheiding en waterdruppels.

Tijdens de proviandering van een cel door de bij legt *C. indagator* daar haar eieren op de momenten dat de bij afwezig is. De larven voeden zich met het proviand van de gastheer. Ze groeien vrij snel om de bijenlarf voor te zijn. Coutin & Desmier de Chenon (1983) stellen dat de bijenlarf door de vliegenlarven, wanneer deze talrijk aanwezig zijn, wordt vernietigd. Volgens deze auteurs doorboren de vliegenlarven als ze volgroeid zijn de celwand met behulp van haakjes aan de monddelen en verplaatsen ze zich naar de vestibulecel waarna ze in diapauze gaan. Ze zouden na de diapauze eerst de uitgang in de afsluitingsprop maken en daarna pas verpoppen. Strohm (2011) bevestigt de verplaatsing van de larven. De larven zouden aan de vorm van de celwand waarnemen aan welke kant de nestopening is. Aan de kant van de nestopening is deze bol aan de andere kant hol. Bij mijn buizen die in het licht lagen bleken ze zich echter naar beide zijden te verplaatsen. Strohm (2011) nam verder waar dat de laatste barrières door de vlieg zelf genomen werden. Deze zoekt naar een kleine holte in de celwand waar hij zijn kop tegenaan kan duwen. Door het uitzetten van de kopblaas wordt daar druk op uitgeoefend om uiteindelijk de celwand te kunnen doorbreken. Krunic et al. (2005) vinden 10 tot 20 larven per cel en na verplaatsing 20 tot 40 larven in de vestibulecel. Ze merken verder op dat wanneer er niet meer dan twee of drie vliegenlarven in een cel zijn ook de bijenlarf zich nog kan ontwikkelen, een fenomeen dat ik ook zelf heb kunnen waarnemen. Ze tekenen daarbij aan dat de bij die zich daaruit ontwikkelde kleiner was dan normaal. Een *Osmia*-larf in één van mijn buizen waarbij zeven vliegenlarven zaten, bleek op het moment dat het stuifmeel op was zo hongerig dat hij overging op het consumeren van de uitwerpselen van *C. indagator*. De larf maakte wel een cocon maar deze was opvallend klein.

De parasitoïd *Melittobia acasta*

Bij de overige bijensoorten in het nestkastje bleek, nadat er eenmaal een besmetting had plaatsgevonden, *M. acasta* een zeer talrijk voorkomende parasitoïd (figuur 6). *Melittobia*-soorten zijn makkelijk in het laboratorium te kweken en de kennis die erover is, komt voornamelijk uit laboratoriumproeven. González & Matthews (2005) stelden een lijst samen van de literatuur die over de soorten van dit geslacht verschenen is. Van de hand van González et al. (2004) verscheen een overzicht van de biologie van *M. acasta* en van Matthews et al. (2009) een overzicht van de biologie van het geslacht *Melittobia*. Volgens deze auteurs behoren tot het geslacht *Melittobia* kleine wespjes van nog geen twee millimeter groot en zijn er twaalf soorten bekend waarvan alleen *M. acasta* in Europa voorkomt. Deze soort is via handel verspreid en behalve van Europa inmiddels ook bekend uit Noord- en Zuid-Amerika, Japan, Nieuw-Zeeland en Australië. De *Melittobia*-soorten hebben volgens deze auteurs een aantal gemeenschappelijke eigenschappen waardoor ze zich tot plaag kunnen ontwikkelen: ze zijn polymorf, polyfaag, kunnen zich zeer snel voortplanten waarbij de generaties elkaar overlappen en ze vertonen een grote mate van plasticiteit in hun gedrag.

De mannetjes en vrouwtjes van *Melittobia*-soorten zien er totaal verschillend uit; van *M. acasta* zijn de mannetjes lichter gekleurd dan de vrouwtjes, ze hebben anders gebouwde antennen, gereduceerde vleugels en ze zijn blind. Van vrouwtjes komen er twee typen voor die er niet alleen verschillend uitzien maar ook verschillen in hun biologie (zie hieronder) (González et al. 2004). Matthews et al. (2009) stellen dat ook van mannetjes twee vormen voor kunnen komen.

De wesp en zijn prooi

Melittobia acasta is polyfaag. González et al. (2004) noemen in een literatuuroverzicht als gastheren de honingbij, *Apis mellifera* Linnaeus, hommels, solitaire bijen en koekoeksbijen. Volgens Balfour-Browne (1922) betreft het alleen soorten die boven de grond nestelen. Behalve bijen worden ook wespen,



3. Vrouwtjes van de resedamaskerbij, *Hylaeus signatus*, op reseda.
Foto: Rosita Moenen
3. *Hylaeus signatus* females on wild mignonette.



4. *Cacoxyenus indagator* zich voedend op margriet. Foto: Frits Bink
4. *Cacoxyenus indagator* feeding on ox-eye daisy.

vliegen, vlinders en kevers genoemd. Zowel larven als poppen worden geparasiteerd. Hoe de wespjes hun prooien waarnemen en ontdekken is niet geheel duidelijk. Geurproeven hebben niets opgeleverd (Matthews *et al.* 2009). Hierbij moet aangetekend worden dat voor gemelde proeven Diptera gebruikt zijn. Matthews *et al.* (2009) citeren Cooperband & Vinson (2000) die veronderstellen dat door de soort *M. digitata* Dahms habitatkenmerken gebruikt worden. Volgens Matthews *et al.* (2009) vertonen vrouwtjes op het moment dat ze uitzwermen positieve fototaxis en negatieve geotaxis. Na twee tot drie dagen slaat dit om in het tegendeel. De Wael *et al.* (1995) concluderen ook dat ze bij het uitkomen naar het licht toevliegen en maken daarvan gebruik door voor de bestrijding van *M. acasta* in hommelkweken UV-lichtvallen te gebruiken. Ze citeren Jelinski & Wojtowski (1984) als ze stellen dat ze van positief fototropisch in chemotropisch zouden veranderen wanneer ze de cellen van de gastheer zoeken. Als dit zo is speelt geur wel degelijk een rol in tegenstelling tot de ervaringen van Matthews *et al.* (2009). De glazen buisjes die naar binnen gehaald waren lagen in het licht evenals de inhoud. Dit voorkwam niet dat ook dieren die niet in een cocon lagen besmet raakten. Ook dit vestigt de indruk dat geur bij het zoeken naar de gastheren belangrijk is en licht of donker lijkt in dat stadium geen invloed meer uit te oefenen.

Een individu van de parasitoïd is niet aan een soort gebonden. Een vrouwtje dat eerst eieren op bij voorbeeld een bijenlarf gelegd heeft kan vervolgens overstappen op een wespenlarf of pop. Ze kunnen ook makkelijk op een bij opgroeien en naar een wesp overstappen om eieren te leggen. Ook kunnen ze als hyperparasitoïd optreden (Matthews *et al.* 2009). Zelf nam ik waar dat dieren die op de resedamaskerbij waren opgegroeid overstapten naar solitaire wespen. Een van de solitaire wespen werd door een muurrouwvlieg geparasiteerd. Nadat deze verpopt was werd deze vliegenpop op zijn beurt verorberd door de larven van *M. acasta*.

Het knaagvermogen van het wespje is enorm. Niet alleen het nestspinsel van de resedamaskerbij vormt geen barrière maar ook celwanden van leem en hars kunnen ze makkelijk aan, evenals cocoon van poppen. Alleen de stuifmeelnectarmix in een broedcel van de tronkenbij bleek de wespjes tijdelijk tegen te kunnen houden. Wanneer de ontwikkeling van individuen van een gastheer in een reeks achter elkaar

liggende cellen zover is gevorderd dat een voedselbrij geen barrière meer vormt, worden ze alle achtereenvolgens het slachtoffer. Bij een solitaire wesp nam ik waar dat ze zich ook lieten insluiten en in de cel wachtten tot de larf volgroeid was. Een wespje had wel belangstelling voor de prooien, een ander niet. De laatste stierf direct na het leggen van de eieren de eerste bleef nog weken leven. Of dit bij bijen ook plaats kan vinden is de vraag.

Mannetjes

Bij alle *Melittobia*-soorten komt een zeer scheve geslachtsverhouding voor. Het aantal mannetjes betreft slechts een paar procent van de populatie. Abe *et al.* (2003) zagen daarin een mogelijk effect van een besmetting met een *Wolbachia*-bacterie. Volgens Werren (1997) komen *Wolbachia*-bacteriën voor in de geslachtorganen van een reeks van geleedpotigen. Ze worden overgebracht via het cytoplasma van eieren en hebben verscheidene mechanismen ontwikkeld die de reproductie van de gastheer beïnvloeden. Ze kunnen onder andere incompatibiliteit en parthenogenese veroorzaken. Bij parasitaire wespen, waarvan de mannetjes uit haploïde onbevuchte eieren voortkomen en vrouwtjes uit diploïde bevruchte eieren, veroorzaken ze een afname van haploïde nakomelingen. Het doden van de bacterie door een behandeling met antibiotica laat een terugkeer van de productie van mannetjes zien. Proeven van Abe *et al.* (2003) waarbij besmette vrouwtjes met niet besmette vrouwtjes vergeleken werden gaven echter geen verschil te zien in de sex-ratio.

Mannetjes blijken zeer competitief. Zodra twee mannetjes elkaar ontmoeten breekt er een gevecht uit waarbij een van de twee wordt afgemaakt. Meestal wint het oudste mannetje, soms de grootste van de twee (Innocent *et al.* 2007). Abe *et al.* (2003) stellen voor *M. australica* Girault dat altijd het eerst uitgekomen mannetje het gevecht wint en dat niet alleen, want ook kunnen mannelijke poppen bij voorhand al worden afgemaakt. Hoewel Innocent *et al.* (2007) dit bij *M. acasta* niet waargenomen hebben, lijkt dit toch ook bij deze soort niet onmogelijk. Zelf zag ik buiten een cocon zowel dode mannetjes als uitgeworpen poppen. González *et al.* (2004) stellen ook voor *M. acasta* dat de eerst uitgekomen mannetjes mannelijke poppen doden. In een buis waar maar één cel in aangelegd was, bleven overigens meerdere



5. Hongerlarf van rosse metselbij, *Osmia bicornis*, (links) met larven van *Cacozenus indagator* onder hun uitwerpselen. Foto: Rosita Moenen
5. Starving larva of *Osmia bicornis* (left) with larvae of *Cacozenus indagator* below their excrements.

mannelijks in leven, mogelijk omdat ze elkaar in de verder lege buis niet tegen het lijf liepen.

Bij een dergelijke competitie lijkt het voortbrengen van veel mannetjes verspilling van energie. Abe *et al.* (2003) stellen zelfs dat wanneer een prooi door meer dan één vrouwtje met eieren belegd wordt, alleen het eerste vrouwtje mannetjes voortbrengt. Het winnende mannetje heeft in de besloten ruimte van cocon of cel alle vrouwtjes, in de meeste gevallen zijn dat zijn zusters, voor zich alleen. Aan iedere paring gaat een uitgebreid baltsgedrag vooraf. Van den Assem (1976), die uitvoerig dit baltsgedrag heeft bestudeerd, zag maagdelijke vrouwtjes zich verdringen op een cocon waarin mannetjes zaten. Bij de balts bewegen steeds de poten van het mannetje zijwaarts. Dit zou zijn om te opdringerige vrouwtjes af te weren.

Vrouwtjes

Matthews *et al.* (2009) stellen dat er twee typen vrouwtjes voorkomen: slanke vrouwtjes met goed ontwikkelde vleugels en robuuste vrouwtjes met gereduceerde vleugels. De slanke vrouwtjes kunnen pas eieren leggen nadat ze gegeten hebben. Op een kleine prooi zou een vrouwtje dat gepaard heeft naast mannetjes alleen slanke vrouwtjes voortbrengen. Op een grote prooi komen na de mannetjes eerst een aantal vrouwtjes met gereduceerde vleugels voordat het gangbare type vrouwtjes verschijnt (González *et al.* 2004). Deze vrouwtjes hoeven niet eerst te eten, migreren niet en leggen nadat ze gepaard hebben eieren naast de moeder. Het resultaat is dat de prooi volledig geconsumeerd wordt. De vrouwelijke nakomelingen van kortvleugelige vrouwtjes zouden daarom altijd langvleugelig zijn en zich na de paring verspreiden. Op kleine prooien en op grotere onder extreme competitie, zou de kortvleugelige vorm niet voorkomen.

Mannelijks en de kortvleugelige vrouwtjes blijven op hun geboortegrond, alleen de slanke langvleugelige vrouwtjes verspreiden zich volgens deze auteurs.

Farkas & Szalay (1985) merkten overigens dat ook individuen met goed ontwikkelde vleugels zich bij voorkeur lopend verplaatsen. Het lopen kan worden afgewisseld met sprongen. Zelf zag ik ze alleen maar springen bij verstoring. De ervaring die Van Lith (1955) had met afwijkende vrouwtjes kwam gedeeltelijk met de beschrijving van González *et al.* (2004) overeen. De eieren van de eerste legdag van een vrouwtje leverde naast een mannetje vier robuuste vrouwtjes op. De vleugels van deze vrouwtjes varieerden van sterk gereduceerd tot normaal. De vrouwtjes uit de legsels op de daaropvolgende dagen waren van het normale slanke type. De afwijkende vrouwtjes waren weinig vruchtbaar. Eén bracht zelf ook weer eerst een paar afwijkende vrouwtjes voort. De nakomelingen van de andere waren van het normale langvleugelige type. In alle kweken die hij uitgevoerd heeft was dit de enige keer dat hij afwijkende vrouwtjes vond. Zelf heb ik geen vrouwtjes met gereduceerde vleugels gezien. Het lijkt er sterk op dat het voorkomen van dergelijke vrouwtjes, althans in onze populaties, veel minder algemeen is dan González *et al.* (2004) suggereren.

De ontwikkeling

Een vrouwtje dat een prooi gevonden heeft, prikt deze aan met haar legboor. De lichaamsvloeistof die daardoor vrij komt, dient als voedselbron. Bij het aanprikken kan een stof ingebracht worden die de ontwikkeling van de prooi stagneert (Matthews *et al.* 2009). Een vrouwtje dat niet gepaard heeft legt een enkel ei of hooguit een paar eieren. Daarna wacht ze op haar mannelijk nageslacht en paart direct wanneer er



6. Larf van de resedamaskerbij, *Hylaeus signatus*, met *Melittobia acasta* en *Coelopencyrtus*-soort. Van links naar rechts: bijenlarf, twee vrouwtjes van *Coelopencyrtus*-soort, twee slanke vrouwtjes van *M. acasta*. Foto: Rosita Moenen

6. Larva of *Hylaeus signatus* and adults of *Melittobia acasta* and *Coelopencyrtus* sp.. From left to right: bee larva, two females of *Coelopencyrtus* sp. and two slender females of *M. acasta*.



7. Aaneengekitte pophuidjes van *Coelopencyrtus* sp. Foto: Rosita Moenen

7. Pupal skins of *Coelopencyrtus* sp. which stick to each other.

een mannetje uitkomt. Pas dan gaat ze verder met eieren af te zetten (Van den Assem 1976). Eieren worden omhuld met een kleverige substantie die de eieren aan elkaar hecht en ook aan de gastheer (Matthews *et al.* 2009). Van Lith (1955) constateerde dat een vrouwtje ophoudt met eieren op een prooi te leggen wanneer daar niet meer voldoende ruimte op is. Daarnaast zag hij meerdere keren dat de larven kannibalistisch gedrag vertoonden.

De ontwikkelingssnelheid is afhankelijk van de temperatuur. Van Lith (1955) kweekte zijn dieren bij een kamertemperatuur van tussen de 18 en 21°C. De totale ontwikkeling duurde bij deze temperatuur 19 tot 25 dagen voor een mannetje en voor een vrouwtje 28 tot 30 dagen. Bij een gemiddelde temperatuur van 28°C was dat voor een mannetje 9 dagen en voor een vrouwtje 10. Hij stelt dat bij 18°C de ontwikkeling in de winter doorgaat en dat in de natuur bij lage temperatuur in de herfst de volgroeide larf overwintert voordat de defaecatie plaatsvindt. González *et al.* (2004) stellen dat de larve bij 15°C in het tweede stadium in diapauze gaat en volgens Maeta (1978) is de pop het stadium waarin de diapauze plaatsvindt. De Wael *et al.* (1995) vonden dat de volgroeide larf bij een temperatuur beneden 13°C in winterrust gaat. De diapauze duurt tot half mei waarna de larven verpoppen. De adulten waren tot in september actief. Zelf zag ik in het voorjaar van 2011 de eerste adulten rond half mei samen met volgroeide larven. De uiteenlopende waarnemingen zouden volgens Maeta (1978) te wijten kunnen zijn aan geografische of klimatologische verschillen.

Het aantal eieren dat een vrouwtje kan leggen is afhankelijk van de grootte. Van Lith (1955) kreeg van een klein vrouwtje 64 eieren, maar van een groot dat voldoende verse prooien aangeboden kreeg bestond het nageslacht uit maximaal 623 exemplaren waarbij hij aantekende dat ongetwijfeld een deel van de eieren en larven te gronde is gegaan. Ook de levensduur bleek afhankelijk van de grootte; zijn kleine vrouwtjes bleven 51 dagen in leven en zijn grote gemiddeld 93.

De encyrtide wesp *Coelopencyrtus* sp. bij de resedamaskerbij

Bij één larf van de resedamaskerbij zaten behalve twee vrouwtjes van *M. acasta* twee wespjes die er robuuster uitzagen met een breder borststuk en een duidelijke legboor (figuur 6). Bij een andere larf zat één *M. acasta* vrouwtje. Beide larven bleken geparasiteerd maar de wespen die er zich op ontwikkelden bleken allemaal van het robuuste type. In eerste instantie dacht ik aan een variatie van het robuuste type vrouwtje dat in de literatuur voor *M. acasta* vermeld wordt. Het brede borststuk en de normaal ontwikkelde vleugels maakte dat echter twijfelachtig. Dat het in plaats daarvan een *Coelopencyrtus*-soort is blijkt meer voor de hand liggend. Grissell (2007) geeft een overzicht van de soorten uit dit geslacht waarvan de gastheer bekend is. Van de dertien soorten die hij noemt zijn er zeven alleen bij maskerbijen aangetroffen en de overige bij houtbijen, *Xylocopa*. Gathmann & Tscharrnte (1999) en Steffan-Dewenter (2002) vermelden voor Duitsland *Coelopencyrtus arenarius* (Erdös) bij de gewone maskerbij in kunstmatige nestgelegenheden. Of het in dit geval ook deze soort betreft is nog niet duidelijk.

De levenswijze komt voor een deel met die van *M. acasta* overeen. Een belangrijk verschil is dat de *Coelopencyrtus*-soort waarschijnlijk monofaag is. Beide zijn ectoparasitoïden met een ongeveer zelfde ontwikkelingssnelheid. Gezien de ontwikkeling van een generatie tijdens een warme periode in ongeveer 14 dagen voltooid kan zijn ligt het voor de hand dat er net als bij *M. acasta* meerdere generaties per jaar optreden. Bij *Coelopencyrtus*-soorten treedt ook een scheve sex-ratio op. Krombein (1967) telde bij een *Hylaeus*-soort in Noord Amerika 24 vrouwtjes en twee mannetjes. Zelf zag ik alleen vrouwtjes maar ik verwachtte de afwijkende mannetjes van *M. acasta*. Het enige dat voor de afwezigheid van mannetjes pleit is dat er geen paringen plaatsvonden. Per bijenlarf verschenen er ongeveer 60 wespjes.

Op het eerste gezicht zijn er geen verschillen te zien tussen de larfjes van *M. acasta* en de *Coelopencyrtus*-soort. Alleen als de larven volgroeid zijn krijgen die van *M. acasta* kleine rode oogjes en die van de andere soort grote rode oogjes. Na het verpoppen

kleuren beide soorten zwart en dan is er geen direct verschil meer te zien. Larven van *M. acasta* lagen wat rommelig op de gastheer. Ze verschilden nogal in grootte en er was een grote spreiding in het uitkomen van de adulten. Bij *Coelopencyrtus* bedekte de larven de gastheer in een soort slagorde. Deze bleef bestaan nadat de poppen uitgekomen waren (figuur 7). De pophuidjes moeten dus aan elkaar kleven. De wespen die uitgekomen waren liepen rond in de lege ruimte die door de poppen en pophuidjes gevormd werd en leken de nog niet uitgekomen individuen te helpen. Binnen 48 uur kwamen alle poppen uit. De ontwikkeling van deze wesp onttrekt zich net zo makkelijk aan het zicht als die van *M. acasta*. De aan elkaar gekleefde pophuidjes zou achteraf een teken kunnen zijn van zijn aanwezigheid. Het is alleen de vraag of bij een lage temperatuur deze nog wel zo'n mooi omhulsel maken.

Parasitisme in kunstmatige nestgelegenheden

Kunstmatige nestgelegenheden, zoals bijenhôtels of in kweken voor biologische bestuiving, zorgen voor een concentratie van solitaire bijen. Wat de effecten daarvan zijn is moeilijk na te gaan. In de literatuur kon ik daarover slechts enkele opmerkingen vinden. Krunic *et al.* (2005) stellen dat met het groter worden van bijenpopulaties ook de begeleidende fauna toeneemt, zowel in omvang als diversiteit. Ze beperkten zich in hun onderzoek tot de gehoornde metselbij en de rosse metselbij. Bij deze soorten was *C. indagator* de meest frequent voorkomende parasiet. Zonder bestrijding werd de soort zeer talrijk en zorgde deze voor een reductie van de populaties van beide *Osmia*-soorten. Een infectie met *M. acasta* was daarentegen zeer zeldzaam.

Steffan-Dewenter & Schiele (2008) hebben gekeken naar het voorkomen van parasitisme in verhouding tot de populatieomvang van de rosse metselbij. Voor deze soort werd in Duitsland nestgelegenheden geplaatst ten behoeve van de bestuiving van boomgaarden. De uitkomsten van hun onderzoek verschilden van jaar tot jaar. Het ene jaar vonden ze geen, een ander jaar juist een sterke positieve correlatie. *Cacoxenus indagator* kwam in alle jaren veruit het talrijkst voor. Deze zat gemiddeld in ongeveer 86% van de geïnfecteerde cellen. Voor *M. acasta* betrof dit ongeveer 0,5%. Helaas geven ze niet aan welke percentages dat waren van de populatieomvang van de rosse metselbij. In de kunstnesten van Coutin & Desmier de Chenon (1983) lag de aantasting door dit vliegje rond 30%.

Mag bij de gehoornde metselbij en de rosse metselbij het wespje *M. acasta* zeldzaam voorkomen, de gevolgen van een infectie met dit wespje kan bij andere soorten enorm zijn. In Hongarije werden enkele miljoenen poppen van *Megachile rotundata* (Fabricius) uit de VS geïmporteerd ten behoeve van de bestuiving van luzerne. Desondanks mislukte het gebruik

van deze soort voor dit doel vanwege het hoge percentage parasitisme. Bij proeven die uitgevoerd werden, bleek dat vooral *M. acasta* daar de oorzaak van was (Farkas & Szalay 1985). Ook in hommelmekweken kan een infectie vergaande gevolgen hebben. Volgens De Wael *et al.* (1995) moeten er geen broedcellen van buiten naar binnengebracht worden omdat één vrouwtje *M. acasta* dat daaruit te voorschijn kan komen de hele klimaatkamer in enkele weken besmet. In de natuur komt een infectie bij hommels echter zelden voor. Pouvreau (1973) nam dit slechts twee keer waar, beide bij de boven de grond nestelende boomhommel, *Bombus hypnorum* (Linnaeus). Deze infecties bleken desastreus voor beide hommelsvolken. In tegenstelling tot *C. indagator* is voor *Melittobia*-soorten wel een verband vastgesteld tussen de sterfte en de dichtheid waarin de gastheer voorkomt (Maeta 1977).

Farkas & Szalay (1985) berekende dat een wespje in een uur al lopend en huppend 9,3 tot 14,4 meter ver kan komen. In een agglomeratie van nestgelegenheden hoeven ze zich amper te verplaatsen om nieuwe prooien te vinden.

Conclusie

Het moge duidelijk zijn; de invloed van parasieten en parasitoïden op bijenbroed kan significant zijn. Als er veel nesten bij elkaar liggen dan zal het voor deze dieren makkelijker zijn om van het ene nest naar het andere nest over te stappen. In de natuur in ons land zal dit minder frequent voorkomen omdat geschikte nestplekken zelden in grote groepen bij elkaar liggen of slechts tijdelijk geschikt zijn. In een kunstmatige nestgelegenheden, zoals bijenhôtels of commerciële of wetenschappelijke kweken, is naar verwachting het effect van de parasieten duidelijk groter, omdat de nestdichtheid hier onnatuurlijk hoog is. Dit soort nestgelegenheden bieden dus een luilekkerland voor parasieten. Vaak worden parasieten gereguleerd door de gastheer. Is de gastheer schaars dan zal de parasiet afnemen waardoor de overleving van de gastheer kan toenemen. Bij specialistische parasitoïden speelt dit principe sterk. Echter, daar sommige parasieten generalistisch zijn en dus makkelijk kunnen overstappen van de ene soort op de andere is het wellicht mogelijk dat de zeldzame soorten in kunstmatige nestgelegenheden wel eens door ze kunnen verdwijnen. Hun zeldzaamheid zorgt dan namelijk niet voor een afname in parasieten die net zo makkelijk overstappen op andere algemene soorten.

Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar prof. Cees van Achterberg en Theo Gijswijt voor het op naam brengen van de sluipwespen en naar Wijnand Heitmans voor de waardevolle aanwijzingen.

Literatuur

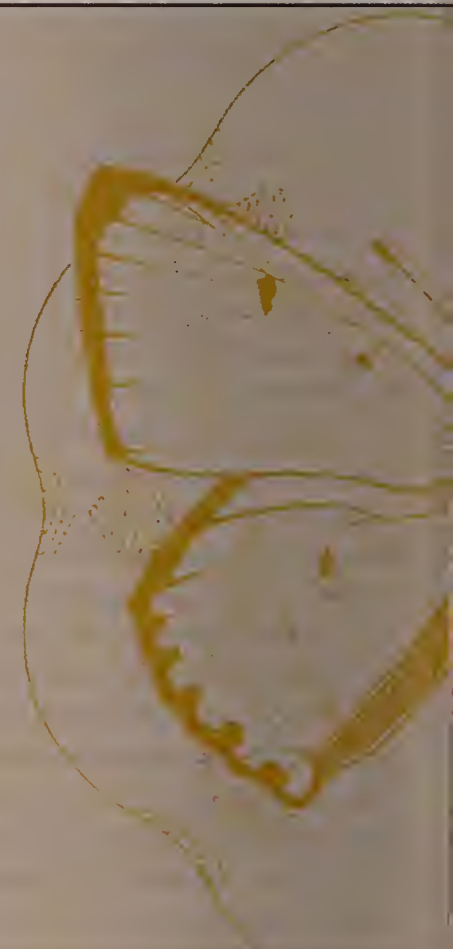
- Abe J, Kamimura Y, Kondo N & Shimada M 2003. Extremely female-biased sex ratio and lethal male-male combat in a parasitoid wasp, *Melittobia australica* (Eulophidae). *Behavioral Ecology* 14: 34-39.
- Balfour-Browne J 1922. On the life-history of *Melittobia acasta* Walker, a chalcid parasite of bees and wasps. *Parasitology* 14: 349-370.
- Bosch J 1994. Improvement of field management of *Osmia cornuta* (Latreille) (Hymenoptera, Megachilidae) to pollinate almond. *Apidologie* 25: 71-83.
- Cooperband MF & Vinson SB 2000. Host-acceptance requirements of *Melittobia digitata* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of mud dauber wasps. *Biological Control* 17: 23-28.
- Coutin R & Desmier de Chenon R 1983. Biologie et comportement de *Cacoxenus indagator* Loew (Dipt., Drosophilidae) cleptoparasite d'*Osmia cornuta* Latr. (Hym., Megachilidae). *Apidologie* 14: 233-240.
- De Wael L, de Greef M & van Laere O 1995. Biology and control of *Melittobia acasta*. *Bee world* 76: 72-76.
- Elmo Hardy D & Wheeler MR 1960. *Paracacoxenus*, new genus, with notes on *Cacoxenus indagator* Loew (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America* 53: 356-359.
- Farkas J & Szalay L 1985. Controlling of insect-parasites of alfalfa leaf cutting beestock (*Megachile rotundifolia* F., Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie* 16: 171-180.
- Felicioli A 2000. Le Osmie. In: *Api e impollinazione* (Pinzauti M, Ed.): 159-188. Giunti Regionale Toscana.
- Gathmann A & Tschamte T 1999. Landschaftsbewertung mit Bienen und Wespen in Nisthilfe: Artenspektrum, Interaktionen und Bestimmungsschlüssel. *Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg* 73: 277-305.
- González JM & Matthews RW 2005. An annotated Bibliography of *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Caribbean Journal of Science* 8: 1-41.

- González JM, Terán JB & Matthews RW 2004. Review of the biology of *Melittobia acasta* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae) and additions on development and sex ratio of the species. *Caribbean Journal of Science* 40: 52-61.
- Grissell EE 2007. Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with bees (Apoidea), with a list of chalcidoid bee parasitoids. *Journal of Hymenoptera research* 16: 234-265.
- Innocent TM, Savage J, Stuart SA & Reece SE 2007. Lethal combat and sex ratio evolution in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology* 18: 709-715.
- Jelinski, FW & Wojtowski F 1984. *Melittobia acasta* Walker (Hym., Chalcidoidea, Eulophidae) a poorly known parasite on honeybee brood. *Przegląd Zoologiczny* 28: 507-511.
- Krombein KV 1967. *Trap nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates.* Smithsonian Press.
- Krunić M, Stanisavljević L, Pinzauti, M. & Felicioli A 2005. The accompanying fauna of *Osmia cornuta* and *Osmia rufa* and effective measures of protection. *Bulletin of Insectology* 58: 141-152.
- Maeta Y 1978. A preliminary study on the physical control of *Melittobia acasta* (Walker) by cold treatment (Hymenoptera: Eulophidae). *Bulletin of the Tohoku National Agricultural Experimental Station* 58: 211-229.
- Matthews RW, González JM, Matthews JR & Deyrup LD 2009. Biology of the Parasitoid *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annual Review of Entomology* 54: 251-266.
- Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit JT 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). EIS-Nederland.
- Pouvreau A 1973. Les ennemis des bourdons I. – Étude d'une Zoocénose: le nid de bourdons. *Apidologie* 4: 104-148.
- Steffan-Dewenter I 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps and their natural enemies. *Ecological Entomology* 27: 631-637.
- Steffan-Dewenter I & Schiele S 2008. Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitat? *Ecology* 89: 1375-1387.
- Strohm E 2011. How can cleptoparasitic drosophilid flies emerge from the closed brood cells of the red Mason bee? *Physiological Entomology* 36: 77-83.
- Van den Assem J 1976. Queue here for mating: waarnemingen over het gedrag van ongepaarde *Melittobia* wijfjes ten opzichte van een mannelijke soortgenoot. *Entomologische Berichten* 36: 74-80.
- Van Lith JP 1955. Biologie van *Melittobia acasta* Walker (Hymenoptera, Chalcididae). *Tijdschrift voor Entomologie* 98: 29-42.
- Werren JH 1997. Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology* 42: 587-609.

Summary

The brood parasite *Cacoxenus indagator* (Drosophilidae) and the parasitoids *Melittobia acasta* (Eulophidae) and *Coelopencyrtus* sp. (Encyrtidae) in relation to solitary bees in artificial nests

Several bee species accepted transparent glass tubes as nesting site, allowing for a detailed study to parasites on their brood. *Osmia bicornis* was the commonest inhabitant, with 56 constructed cells. However, only seven individuals of the offspring emerged. The fly *Cacoxenus indagator* (Drosophilidae) destroyed the contents of 18 cells. The bee *Hylaeus signatus* occupied three tubes with one larva in each tube. One of these larvae was consumed by larvae of the wasp *Melittobia acasta* (Eulophidae). The two other larvae were consumed by larvae of a *Coelopencyrtus* species. This species has a similar development as *M. acasta* and it is as cryptic as this species. Presumably it is a specialist contrary to the generalist *M. acasta*. A larva of *H. signatus* gave rise to about 60 individuals of *Coelopencyrtus* wasp. It seemed that they were all females. Pupae of this parasitoid stick to each other. Emerged individuals walk within the capsule of pupae and pupal skins. It looks as if they help the others with emerging. Both *Coelopencyrtus* and *M. acasta* have a vast development and at least the female of *M. acasta* can give rise to hundreds of offspring. The generalist *M. acasta* spread readily over the other tubes. It could not be avoided that part of the contents got destroyed. It seems that an agglomeration of artificial nesting sites – as is the case in bee hotels and commercial or scientific cultivations – can increase the loss of bees by parasitism.



Rosita Moenen
Zuidereng 6
6721 HH Bennekom
rosita.moenen@gmail.com

Zonder de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae), geen *Sitaris muralis* (Coleop- tera, Meloidae) in Nederland

J. Dick M. Belgers
A.P.J.A. (Dré) Teunissen

TREFWOORDEN

Ecologie, nestparasitisme, oliekever, verspreiding

Entomologische Berichten 72 (1-2): 71-75

In Nederland komen tien soorten oliekevers (Meloidae) voor. Slechts één daarvan is voor zijn voortbestaan afhankelijk van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes*: *Sitaris muralis*. Sinds 2006 is er in Nederland sprake van een toename van meldingen van *S. muralis*. De uitbreiding heeft klimaatverandering als mogelijke oorzaak, maar wellicht ook de toegenomen aandacht voor *S. muralis* en wilde bijen onder natuurliefhebbers. Deze oliekever is tegenwoordig wijdverspreid in Nederland bekend. De levenswijze is hoogst interessant: de kevers leggen eieren in de buurt van nesten van de gewone sachembij. Na overwintering klampen de larven (triungulinen) zich vast aan een sachembijmannetje, stappen tijdens de paring over op een vrouwtje en kunnen zo in een nest komen. Hier eten ze de bijenlarven en de opgeslagen pollen-nectarbrij op en worden ze volwassen.

Een artikel over een kever in een themablad over bijen? Een rare combinatie, of toch niet helemaal? *Sitaris muralis* (Forster) (figuur 1) is namelijk een vertegenwoordiger van de familie Meloidae (oliekevers). De kevers van deze familie hebben met elkaar gemeen dat ze voor hun voortbestaan afhankelijk zijn van solitaire bijen. In Nederland komen volgens Teunissen (2010) negen soorten oliekevers voor. Inmiddels is daar een tiende soort bijgekomen: *Stenoria analis* (Schaum) (Raemakers 2009). *Stenoria analis* en *S. muralis* behoren tot de subfamilie Nemognathinae, de andere acht soorten tot de subfamilie Meloinae. Alle oliekeverssoorten zijn zeldzaam: slechts vijf van de tien zijn na 1966 nog in Nederland aangetroffen (Teunissen 2010, Raemakers 2009). In dit artikel gaan we in op de verspreiding van *S. muralis* in Nederland en beschrijven we de hoogst interessante levenswijze en voortplanting van deze mooie oliekever.

Verspreiding

In Zuid-Europa is *S. muralis* bekend uit nagenoeg alle landen rond de Middellandse Zee. In het midden van Europa komt de soort voor in Oostenrijk, Zwitserland, de Benelux, Duitsland en Engeland (Lückmann & Niehuis 2009). Volgens Lückmann & Niehuis (2009) is het een typische holomediterrane soort (van Spanje tot het Midden-Oosten, in Centraal-Europa en slechts lokaal in Noordwest-Europa).

De eerste Nederlandse vondst betreft een exemplaar uit 1883 van Zierikzee (Ze) (Fokker 1884), dat zich in de collectie van het Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis in Leiden bevindt. In de jaren na 1883 heeft Fokker (1889) de kever niet meer waargenomen. Dertig jaar na de laatste waarneming in

Nederland uit Biezeling (Ze) op 22 augustus 1961 (door Walrecht), is de soort in 1992 weer door Frits Bink in Druten (Ge) gevonden. Inmiddels zijn er ook waarnemingen uit Limburg: Echt, Gronsveld, Heugem, Maastricht, Merum en Roosteren, en uit Gelderland: Arnhem, Druten, Malden, Nijmegen en Wageningen. In augustus 2009 en 2011 werd de kever door Anne Jan Loonstra gevonden in de stad Groningen (zie Loonstra dit nummer). Op 13 augustus 2011 is de soort voor het eerst gemeld voor de provincie Zuid-Holland (Zwijndrecht) (Davey de Waard, Waarneming.nl). Anno 2011 is de kever bekend uit de provincies Groningen, Gelderland, Zuid-Holland, Zeeland en Limburg. De verspreidingskaart laat zien dat de kevers vooral in stedelijke gebieden, maar ook op plaatsen langs de grote rivieren worden waargenomen (figuur 2). Alle waarnemingen van volwassen kevers zijn gedaan tussen half augustus en half september.

Sitaris muralis is in Nederland voor zijn voortplanting afhankelijk van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Pallas) (figuur 3). Het is hier de meest algemene sachembij, die vrijwel in het gehele land, en dan vooral in de dorpen en steden kan worden aangetroffen (Peeters et al. 1999). De nesten van deze bij bevinden zich in steile kanten van onder andere afgravingen, rivieroeveren en in oude muren (Van Breugel 2002). Op 15 april 2011 werd een kolonie van de gewone sachembij gemeld in een monumentale vakwerkboerderij van het Openluchtmuseum te Arnhem. In dezelfde kolonie werden op 16 augustus 2011, vijf individuen van *S. muralis* waargenomen (Rob Plomp, Waarneming.nl). Ook in kunstmatig aangelegde steile wanden van klei of leem worden gewone sachembijen regelmatig gezien (zoals in bijen- of insectenhôtels) (zie Van Breugel dit nummer). De gewone sachembij is een van de vroegst vliegende bijen



1. Vrouwtje *Sitaris muralis*, Blauwe Kamer, Wageningen. Foto: Dick Belgers
1. Female *Sitaris muralis*, Blauwe Kamer, Wageningen.

(eind februari tot half juni), waarbij de mannetjes vele dagen eerder verschijnen dan de vrouwtjes (Van Breugel 2008, Peeters et al. 1999).

Levenscyclus

Volgens Lückmann & Niehuis (2009) ontwikkelen de larven van *S. muralis* zich in de nesten van verschillende soorten sachembijen. Van de door Lückmann en Niehuis genoemde zeven sachembijsoorten komen alleen *A. plumipes* en *A. parietina* (= *A. plagiata*) in Nederland voor. De laatste is echter sinds 1961 niet meer in Nederland waargenomen (Peeters et al. 1999). Verder worden nog *Anthidium strigatum* en *Osmia cornuta* genoemd. Van deze laatste twee zijn in Nederland nog geen meldingen van parasitisme door *S. muralis*. Voor *A. strigatum* is dat ook niet aannemelijk omdat deze bij niet in het zelfde jaargetijde vliegt (Peeters et al. 1999). Walrecht (1953) kweekte in 1953 (in Zeeland) een exemplaar *S. muralis* uit de nesten van *A. acervorum*, een oude naam voor *A. plumipes*.

Van half augustus tot begin september komen de mannetjes en vrouwtjes van *S. muralis* uit de nesten van de gewone sachembij tevoorschijn. De volwassen dieren kunnen nagenoeg niet vliegen en zijn daarom gebonden aan hun geboorteplaats. Na de paring (figuur 4), die ongeveer 15-20 minuten duurt (Lückmann 2005), leggen de kevervrouwtjes de eieren in de buurt van gastheernesten. Het eipakket wordt tegen de wand waarin zich de bijennesten bevinden geplakt (figuur 5), waarna het vrouwtje spoedig sterft. Het aantal eieren varieert tussen de 400 en 2700 en het gewicht van dit eipakket kan oplopen tot 57% van het lichaamsgewicht van het vrouwtje (Lückmann & Niehuis 2009, Lückmann & Assmann 2011). Het eipakket is voorzien van een olieachtige substantie waardoor het tegen de wand blijft plakken. Volgens Lückmann & Niehuis (2009) komen de larven, triungulinen genaamd (primaire larve), bij een temperatuur van 20°C na 26-32 dagen tevoorschijn. In een *Sitaris*-populatie te Wageningen kwamen in 2010 de triungulinen na ongeveer 41 dagen tevoorschijn (figuur 6). De triungulinen overwinteren onder de droge eikapsels en verdelen zich in het voorjaar over de ingangen van de bijennesten (Lückmann & Assmann

2011). Als de eerste mannelijke sachembijen in het vroege voorjaar tevoorschijn komen klampen de triungulinen zich vast aan de pels van de bijen. Als deze mannetjes met de vrouwtjes paren, stappen de triungulinen over op de vrouwelijke bijen. De triungulinen liften daarna mee naar de nesten van de vrouwtjes. Onbekend is of de triungulinen zich ook direct kunnen vastklampen aan de uitgekomen sachembijvrouwtjes, om zo het nest te verlaten.



2. Vindplaatsen van *Sitaris muralis* in Nederland.
2. Records of *Sitaris muralis* in The Netherlands.

3. Mannetje van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes*, Blauwe Kamer, Wageningen. Foto: Dick Belgers
3. Male *Anthophora plumipes*, Blauwe Kamer, Wageningen.



Op 19 maart 2008 werd door de eerste auteur een mannelijke sachembij bevrijd uit een spinnenweb. Bij deze actie bleven acht triungulinen achter op zijn hand. Blijkbaar is een kleine aanraking al genoeg om er voor te zorgen dat de triungulinen overstappen. In het nest van de sachembij klimmen de triungulinen op de larven van de sachembij. Als ze dat niet zouden doen, zouden ze verdrinken. De bijenlarven drijven namelijk in een vloeistofbrij van nectar en pollen (Loonstra 2009 en dit nummer, Van Breugel 2002). Volgens Lückmann & Niehuis (2009) eten de triungulinen ongeveer acht dagen van de larven, waarna ze veranderen in een secundaire larve. Door deze verandering is het mogelijk om in de nectar-pollenbrij te drijven en deze

te verorberen. Als de voorraad op is, verpopt de larve zich in een schijnpop (derde larvestadium). Hoe lang dit stadium duurt is onbekend. In augustus-september komen de volwassen kevers dan uit de sachembijen nesten tevoorschijn.

Sitaris muralis staat erom bekend dat ze soms in grote getalen kunnen voorkomen waardoor ze een substantiële invloed kunnen hebben op de populatie van de gewone sachembij en daardoor in zekere zin ook op zich zelf. Op 5 september 2010 werden in Merum (Li) bij een grote sachembijpopulatie meer dan 500 exemplaren van *S. muralis* geteld (Ivo Raemakers, Waarneming.nl). In augustus 2011 werd echter nog maar een tiental exemplaren waargenomen (Pieter van Breugel persoonlijke mededeling).



4. Copula *Sitaris muralis*, Blauwe Kamer, Wageningen. Foto: Dick Belgers
4. Copula *Sitaris muralis*, Blauwe Kamer, Wageningen.



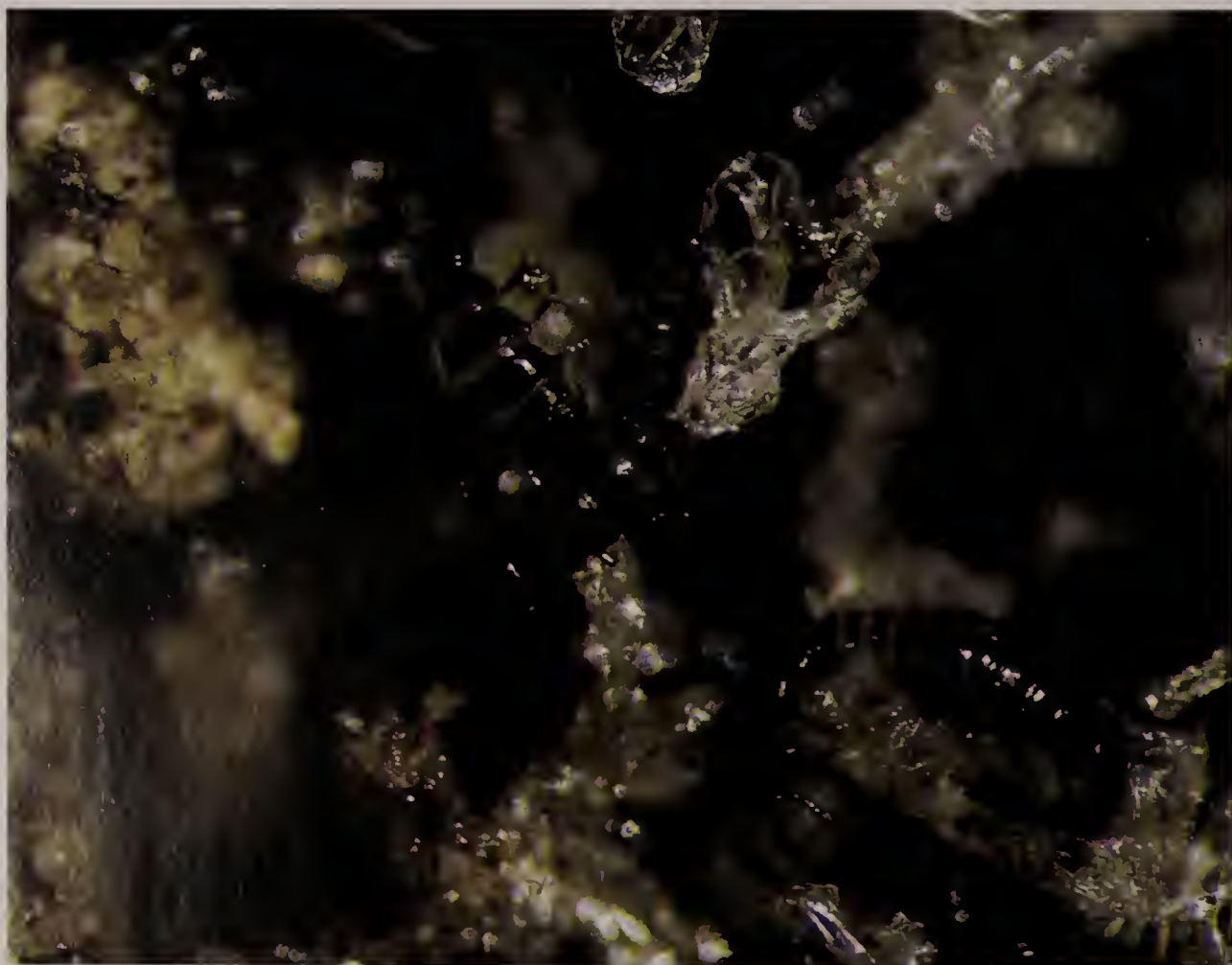
5. Eipakket van *Sitaris muralis* bij de ingang van een nest van de gewone sachembij, Blauwe Kamer, Wageningen. Foto: Dick Belgers
5. *Sitaris muralis* eggs, deposited at a nest entrance of *Anthophora plumipes*, Blauwe Kamer, Wageningen.

Bij een kunstmatige kleiwand in Wageningen werden in 2006 negen *S. muralis* exemplaren gevonden. In 2007 31 en in 2008 geen exemplaren meer. In dat jaar werden ook alleen maar mannelijke sachembijen waargenomen en hebben er geen vrouwelijke bijen genesteld. In 2009 zijn er echter weer vrouwelijke sachembijen gezien en ook twee exemplaren van *S. muralis*, wat betekent dat ergens in de buurt van de kunstmatige kleiwand een andere populatie *S. muralis* te vinden moet zijn. De triungulinen moeten immers van elders het nest binnen gekomen zijn. Blijkbaar is het transport van de *S. muralis*-triungulinen heel belangrijk voor de (her)kolonisatie van de soort.

Discussie

In 2006 deed Johannes Lückmann, medeauteur van het in 2009 verschenen omvangrijke werk 'Die Ölkäfer in Rheinland-Pfalz und im Saarland' (Lückmann & Niehuis 2009), een oproep tot medewerking om inzicht te krijgen in de verspreiding van *S. muralis* in een gemeenschappelijk Duits, Nederlands en Belgische project, alsook in aangrenzend Luxemburg. In Duitsland werd een aantal persberichten verstuurd. In Nederland werd onder andere een oproep geplaatst in het mededelingenblad van de sectie Everts van de Nederlandse Entomologische Vereniging (Info72, augustus 2006) en op de website van de Sectie Hymenoptera. Sindsdien werden 25 waarnemingen gemeld bij de tweede auteur. Daarvoor, tussen 1883 en 1993, waren er slechts vijf waarnemingen bekend! De waarnemingen ingekomen op de website Waarneming.nl maken een belangrijk deel uit van het totaal.

Lückmann & Niehuis (2009) meldden in het begin van de jaren 1990 een continue uitbreiding van *S. muralis*: eerst langs de Rijn, maar daarna ook verder van deze rivier verwijderd. In Nederland volgden de waarnemingen vanaf 2006 elkaar met grote regelmaat op. Opvallend is dat, evenals in Duitsland, ook in Nederland de kevers vooral zijn waargenomen in het stedelijke gebied en in de directe omgeving van de grote rivieren (figuur 2). Dat zijn ook de habitats waar de hoofdgastheer in ons land *A. plumipes* in aantal kan worden aangetroffen.



6. Net uitgekomen triungulinen van *Sitaris muralis*, Groningen stad. Foto: Anne Jan Loonstra
6. Newly hatched *Sitaris muralis* triungulins, City of Groningen.

De spectaculaire uitbreiding in ons land heeft klimaatverandering als mogelijke oorzaak, maar ook de toegenomen aandacht voor *S. muralis* en voor wilde bijen in het algemeen. Het toenemend gebruik van digitale camera's en de enorme vlucht in waarnemingen op met name de website Waarneming.nl met, tot medio september 2011: bijna 15 miljoen waarnemingen, waarvan 1,7 miljoen foto's, maakt de uitwisseling en het determineren van opvallende niet te verwarren soorten, zoals *Sitaris muralis*, een stuk makkelijker. Het aantal keverwaarnemingen op deze website bedraagt inmiddels ca. 80.000.

Om een mogelijk antwoord te krijgen op de vraag waardoor de kever zich verder naar het noorden lijkt uit te breiden en waarom in Nederland tot nu toe uitsluitend de kevers zijn aangetroffen bij de gewone sachembij, zijn verdere waarnemingen, bij voorkeur met foto's van de kever en de bijbehorende bijensoort welkom bij de auteurs of op de website Waarneming.nl.

Sitaris muralis vliegt niet en is als adult maar maximaal vier weken per jaar actief. Daarom kunnen er bij gericht zoeken bij de nesten van de gewone sachembij of andere mogelijke gastheren in de periode augustus-september, wellicht meer exemplaren van deze prachtige kever gevonden worden.

Dankwoord

Bram Aarts, Frits Bink, Nancy Blokhuis, Pieter van Breugel, Cor Evers, Theodoor Heijerman, Yde Jongema, Anne Jan Loonstra, Wim Maassen, Rob Plomp, Johan Poutsma, Ivo Raemakers en Davey de Waard stelden waarnemingen ter beschikking. Ben Brugge en Fred van Assen danken wij voor de toegang tot de collecties (NCB Naturalis, Leiden). De foto van de triungulinen werd beschikbaar gesteld door Anne Jan Loonstra.

Literatuur

- Fokker AJF 1889. [Mededeling over cocons *Anthophora parietina*] Verslag 43e zomervergadering NEV. Tijdschrift voor Entomologie 32: xx-xxi.
- Fokker AJF 1884. [Bij *Anthophora*-nesten in Zeeland *Sitaris muralis* & *Ebaeus thoracicus*] Verslag 17e wintervergadering NEV. Tijdschrift voor Entomologie 27: lxxxvii-lxxxviii.
- Loonstra AJ 2009. Observaties en onderzoek aan de nesten en ontwikkeling van *Anthophora plumipes*. Bzzz, Nieuwsbrief van de Sectie Hymenoptera van de NEV 29: 18-23.
- Lückmann J & Assmann T 2011. Reproductive biology and strategies of nine meloid beetles from central Europe (Coleoptera; Meloidae). Journal of Natural History 39: 4101-4125.
- Lückmann J & Niehuis M 2009. Die Ölkäfer in Rheinland-Pfalz und im Saarland. Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie Rheinland-Pfalz.
- Lückmann J 2005. The courtship behaviour of *Meloe decorus* Brandt and Erichson and *Sitaris muralis* Foerster (Coleoptera: Meloidae). The Coleopterists Bulletin 59: 55-61.
- Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen. EIS-Nederland.
- Raemakers I 2009. Na de klimopbij nu ook de oliekever *Stenoria analis* in Nederland. Bzzz, Nieuwsbrief van de Sectie Hymenoptera van de NEV 30: 51-53.
- Teunissen APJA 2010. Meloidae – oliekevers. In: Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera) (Vorst O ed): xx-xx. Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11.
- Van Breugel P 2008. Sachembijen: lange tongen, diepe bloemen. Bijen houden 2(3): 8-9.
- Van Breugel P 2002. De gewone sachembij *Anthophora plumipes*. Bijen 11(1): 16-17.
- Walrecht BJR 1953. *Sitaris humeralis* in Zeeland. De Levende Natuur 56: 200.

Summary

Without *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidea) no *Sitaris muralis* (Coleoptera, Meloidae) in The Netherlands

Sitaris muralis is one of the ten Meloidae species that are found in the Netherlands. It has a very interesting but also complicated life and reproduction cycle. For its existence it is totally dependent on the hairy footed flower bee (*Anthophora plumipes*). Both males and females of this bee are involved in the reproduction process of *S. muralis*. Since 2006 there is a significant increase in observations of this beetle in The Netherlands. Factors that can explain these increases are probably climate change but also the recent attention for wild bees can play a role.



J. Dick M. Belgers
Blaauwe Kamer 7
6702 PA Wageningen
dick.belgers@wur.nl

(Dré) A.P.J.A. Teunissen
Venuslaan 349 A
5632 HJ Eindhoven

Anoetus alicola: bodyguard van de kleine bandgroefbij, *Lasioglossum quadrinotatum*, nieuw voor Nederland

Wijnand R.B. Heitmans
Anne Jan Loonstra

TREFWOORDEN

Bijenmijten, foresie, Halictidae, Histiostomatidae

Entomologische Berichten 72 (1-2): 76-84

De bijenmijt *Anoetus alicola* (Acari: Histiostomatidae) wordt nieuw gemeld voor de Nederlandse fauna. De mijt leeft naar alle waarschijnlijkheid specifiek in een symbiotische relatie met de kleine bandgroefbij, *Lasioglossum quadrinotatum*. *Anoetus alicola* is uitsluitend bekend van het heteromorfe deutonimfstadium (hypopus) dat zich foretisch laat transporteren op de bij. De mijt plant zich onderaards voort in de broedcellen van de bij en ontwikkelt zich synchroon met de nakomelingen van de bijen zonder de ontwikkeling van de gastheer te belemmeren. Omdat *A. alicola* in het verleden op summere wijze is beschreven presenteren wij nieuwe illustraties en geven taxonomische kenmerken om deze soort van andere bijenmijten te onderscheiden. De opmerkelijke wijze van het foretisch transport van entomofiele deutonimfen en de biologie van *Anoetus* worden geëvalueerd.

Inleiding

Mijten in associatie met bijen

Bijen hebben een groot aantal relaties met andere organismen. Onder deze taxa zijn de geleedpotigen (Arthropoda) rijk vertegenwoordigd, met name de insecten (Insecta) en de mijten (Acari). Mijten die exclusief in een associatie met bijen leven worden bijenmijten genoemd; in de superorde Parasitiformes komen vertegenwoordigers voor uit negen families en uit de superorde Acariformes zeventien families (Houck 1994, Fain & Pauly 2001, OConnor 2003). De meeste relaties met deze bijenmijten verlopen voor de gastheren (de bijen) naar omstandigheden nadelig. Veel van de bijenmijtsoorten gedragen zich destructief, maar er is ook een aantal taxa waar de bijen geen last van ondervinden, de zogenaamde commensalen. In slechts enkele gevallen lijken de bijen ook voordeel van de associatieve mijten te hebben. Ecologisch zijn de bijenmijten als volgt te verdelen:

- (1) Predatoren, die de bijen en/of hun broed uitzuigen en doden en meestal niet specifiek gebonden zijn aan hun prooien.
- (2) Parasieten, die bloed (hemolimfe) zuigen op de gastheer of obligaat intern in de tracheeën en luchtzakken leven en de bijen verzwakken, maar ze niet direct doden en meestal specifiek geassocieerd zijn met een soort of een genus.
- (3) Directe (voedsel)concurrenten van de bijenlarven, doordat ze broedparasitaire stuifmeeeters zijn, die de strijd om het voedsel meestal winnen en de bijenlarve zo indirect doden; meestal zijn deze mijten specifiek geassocieerd met een soort of een (sub)genus.
- (4) Commensalen, die in de bijennesten en/of broedcellen leven van afvalresten, zoals stuifmeel, nectar, schimmels en detritus, schimmels op afvalresten en bladeren die

gebruikt zijn bij de nestbouw. Dit zijn vaak generalistische mijten, die zelden gebonden zijn aan een genus of familie.

- (5a) Nestsymbionten, parasitiforme mijten die actief jagen in en rond het nest en zich gedragen als predatoren van andere mijten, mijten- en insecteneieren en andere microbiële organismen, ze zijn meestal specifiek geassocieerd met een (sub)genus.
- (5b) Nestsymbionten, acariforme mijten (Astigmatina) die in de broedcel van microbiële organismen op of in de voedselvoorraad van de bijenlarve leven en/of op het bijenbroed zelf, maar die de voedselvoorraad (stuifmeel en/of nectar) van de bijenlarve ongemoeid laten, er zijn meestal soortspecifieke associaties.

In de laatste twee categorieën bevinden zich mijtentaxa waar de bijen mogelijk baat bij hebben, omdat zij de kansen op overleving doen toe nemen: dit draagt bij aan de individuele fitness van de bij en/of de bijenkolonie (koloniefitness bij hommels). Voorbeelden van deze vorm van symbiosis in categorie 5a zijn bij sociaal levende bijen voorkomende, parasitiforme bijenmijten van het genus *Parasitellus* (Parasitidae) en *Macrocheles* en *Trigonholaspis* (Macrochelidae) (Eickwort 1988, Houck & OConnor 1991). In categorie 5b komen bijenmijten voor die leven van micro-organismen, zoals *Cheletophyes* (Cheyletidae) die leven van microarthropoden in het nest van houtbijen (Xylocopiini) en *Ereynetes*-soorten (Ereynetidae) bij groefbijen (Halictidae: *Nomia* (*N. melanderi*)), angelloze bijen (Meliponinae: *Melipona*) en andere groepen Apidae. Een bijzondere groep in deze categorie zijn de Histiostomatidae die zich kenmerken als filtervoeders, die met gemodificeerde cheliceren in een waterfilm substraten afromen waarin zich allerlei minuscule deeltjes bevinden, zoals microbiële organismen, algen, schimmels (schimmelsporen), clusters bacteriën en detritus (Wirth 2010).

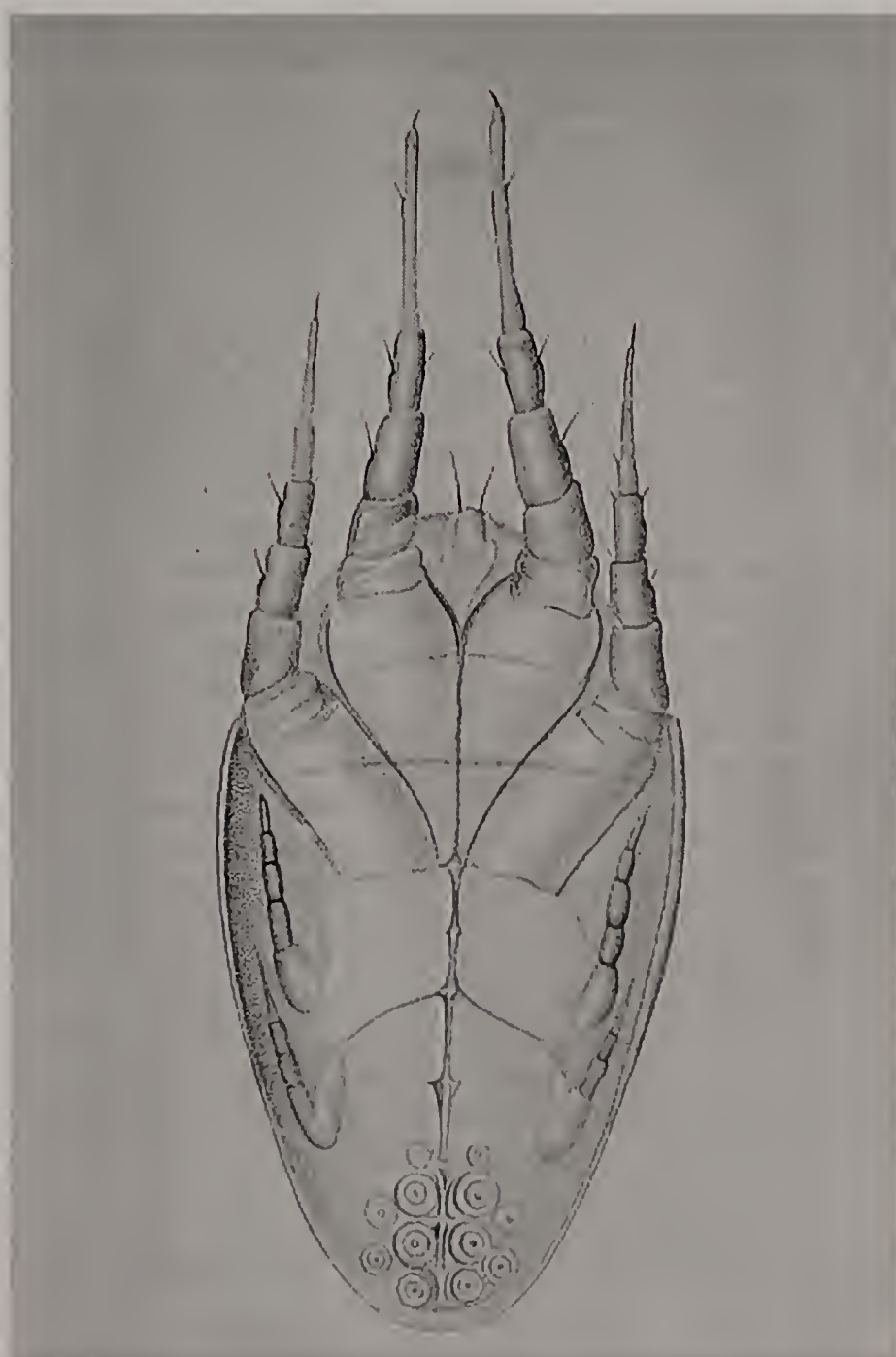
Tabel 1. De meest recente, taxonomische classificatie van *Anoetus alicola* (nomenclatuur van Acari volgens Krantz & Walther 2009).
Table 1. The most recently taxonomic classification of *Anoetus alicola* (nomenclature of Acari following Krantz & Walther 2009).

Systeem Vitae – levende organismen
 Domein Eukaryota Whittaker & Margulis, 1978 – levensvormen met een nucleotische cel
 Superregnum Unikonta Opisthokonta Cavalier-Smith, 1987(b)
 Regnum Animalia Linnaeus, 1758 – dieren
 Subregnum Eumetazoa Butschli, 1910
 Divisio Bilateria Hatschek, 1888 – bilateraal symmetrische Eumetazoa
 Subdivisio Protostomia Grobben, 1908 – protostomen
 Fylum Arthropoda Latreille, 1829 – geleedpotigen
 Klasse Arachnida Georges Cuvier, 1812 – achtpotigen
 Subklasse Acari Leach, 1817 – mijten
 Superorde Acariformes Zakhvatkin, 1952
 Orde Sarcoptiformes Reuter, 1909
 Suborde Oribatida Van der Hammen, 1968
 Supercohort Desmonomatides Woolley, 1973
 Cohort Astigmatina (syn. Astigmata) (Berlese, 1897)
 Superfamilie Histiostomatoidea Berlese, 1897
 Familie Histiostomatidae Berlese, 1897
 Subfamilie Histiostomatinae Berlese, 1897
 Genus *Anoetus* Dujardin, 1842
 Soort *Anoetus alicola* (Dujardin, 1849)

synoniemen:

Hypopus alicola Dujardin, 1849
Anoetus discrepans Oudemans, 1903

Veel bijenmijten laten zich foretisch transporteren op hun gastheren. In de categorieën 1-5a lijken de mijten zich vast te klampen op een door de mijten gekozen (willekeurige) plaats(en). In de categorie 5b houden de mijten zich meestal gegroepeerd op of binnen een specifieke plaats. Een dergelijke plaats wordt een acarinarium of mijtenkamer genoemd. Auteurs hanteren de ene keer een stricte opvatting over de definitie van een echt acarinarium, dat zich morfologisch als een goed herkenbare, cuticulaire structuur heeft ontwikkeld, een andere keer wordt een soepelere opvatting vertolkt en is een acarinarium slechts een specifieke plaats op het bijenlijf (OConnor & Klompen 1999). Echte mijtenkamers komen bij bijen uitsluitend voor bij Apidae, zoals bij houtbijen (*Xylocopini*) (Klimov et al. 2007). Acarinaria bij houtbijen kunnen in vorm verschillen en hebben zich zowel op het metasoma ('achterlijf') als op het mesosoma ('borststuk') ontwikkeld. Bij de groefbijen (*Halictidae*) in het genus *Lasioglossum* bevindt het acarinarium zich op het eerste metasomale tergiet en heeft een simpele structuur, zoals beschreven door McGinley (1986). De plek wordt gekenmerkt door het ontbreken van de centrale haarbundel (setae) waar op die plaats een kale, gladde plek is ontstaan rond een samengedrukte haarring waarbinnen de mijten zich groeperen. Niet bij elke *Lasioglossum*-soort heeft zich een acarinarium ontwikkeld. McGinley (1986) vond bij (Nearctische) soorten met een goed ontwikkeld acarinarium beduidend hogere aantallen mijten dan bij soorten met een matig ontwikkeld acarinarium. Soorten zonder acarinarium droegen meestal geen of heel weinig mijten met zich mee. In categorie 5b hebben de acarinaria zich steeds ontwikkeld als resultaat van een reciproke co-evolutionaire interactie om de bijen kennelijk te verzekeren van specifieke bijenmijten die een rol als waakhonden of (part-time) 'bodyguards' op zich nemen ten bate van hun gastheren. Er is echter nog niet bewezen dat de bijen, in de vrije natuur, met bodyguards daadwerkelijk een hogere overlevingskans hebben dan die zonder potentiële beschermers. Acarinaria ontwikkelen zich overigens alleen bij vrouwelijke bijen. De mijten kunnen zich langdurig in of op de acarinaria ophouden en gezamenlijk op de bij overwinteren.



1. Deutonymf (hypopus) van *Anoetus alicola*. Buikzijde getekend door Félix Dujardin (uit Dujardin 1849b).

1. Deutonymph (hypopus) of *Anoetus alicola*. Ventral view as drawn by Félix Dujardin (from Dujardin 1849b).



2. Vrouwtje van de kleine bandgroefbij, *Lasioglossum quadrinotatum*, met een groep deutonymfen (hypopi) van *Anoetus alicola* aan de voorzijde van het achterlijf (metasoma). Het exemplaar is een van de bijen verzameld te Radio Kootwijk (Hoog Buurlo). Foto: Anne Jan Loonstra

2. Female of *Lasioglossum quadrinotatum* with deutonymphs (hypopi) of *Anoetus alicola* attached to on the front side of the metasoma. The specimen is one of the bees sampled in Radio Kootwijk (Hoog Buurlo).

Acariforme mijten laten zich meestal foretisch transporteren in het deutonimfstadium. Deutonimfen ontwikkelen zich qua lichaamsbouw zeer afwijkend en lijken in habitus niet op de andere stadia. De versclerotiseerde deutonimf wordt ook wel hypopus genoemd. De hypopus is doorgaans inactief, heeft geen functionele monddelen, is bijzonder honger- en droogteresistent en in staat te overleven tot wel een jaar zonder voedsel. Uit de habitus van de hypopi valt af te leiden op welk type gastheren ze foreet zijn: op bijen zijn ze van het entomofiele type, dat gekenmerkt wordt door goed ontwikkelde 'zuignappen' en 'hechtschijven' die in oppervlak van ongeveer gelijke grootte zijn en aangepast zijn op de verankering aan een relatief gladde ondergrond. Veel acariforme mijtensoorten zijn uitsluitend bekend van het deutonimfstadium dat als foreet is aangetroffen op een (specifieke) draaggastheer.

In de familie Histiostomatidae komen vier genera (*Anoetus* met ca. tien soorten, *Histiostoma* met zeven soorten, *Glyphanoetus* met één soort en *Myianoetus* ook met één soort) voor, die soortspecifiek met bijen zijn geassocieerd (O'Connor 2003). Geen van deze bijenmijtsoorten werd ooit van Nederlandse bodem gemeld. In het genus *Anoetus* bevinden zich soorten die voornamelijk geassocieerd worden met groefbijen (Halictidae) van het soortenrijke genus *Lasioglossum* (Woodring 1973, Eickwort 1979, Mahunka 1970, 1974, O'Connor 2003).

In deze publicatie melden wij *Anoetus alicola* (Dujardin, 1849) als nieuw voor Nederland, presenteren we de merkwaardige, biohistorische geschiedenis van de soort, geven wij de basiskenmerken van het genus ter identificatie en evalueren wij het voorkomen van deze mijtensoort en haar gastheer en vergelijken de biologie van het genus met het verwante genus *Histiostoma*.

De geschiedenis van de ontdekking van *Anoetus alicola*

In de negentiende eeuw werden er steeds meer microscopisch kleine organismen tot op de soort beschreven. In 1817 werden mijten (Acari) als taxon (eerst als Klasse, nu als Subklasse) gedefinieerd als herkenbare groep door de Engelse zoöloog W.E. Leach (1790-1836) (zie tabel 1). Met de primitieve appara-

tuur was dat geen sinecure. Het viel ook niet mee om de verschillende ontwikkelingsstadia te herkennen en op een juiste biologische merites te beoordelen.

In 1842 beschreef de Franse bioloog en parasitoloog Félix Dujardin (1801-1860) een nieuw mijtengenus *Anoetus* in een memorandum (08.09.1842) aan de Société Philomatique de Paris, onder andere op grond van minuscuul kleine mijten die in 1840 op een bij waren gevonden. Dujardin was een autodidact die op grond van voorafgaande wetenschappelijke successen met de microscoop een leerstoel wist te bemachtigen aan de Universiteit van Toulouse in 1839 in de geologie en mineralogie en een jaar later aan de Universiteit van Rennes in de botanie en zoölogie. Hij ontwikkelde microscopische technieken om allerlei unicellulaire organismen te bestuderen en te publiceren over de relatie tussen eencelligen en multicellulair. Hij was onder andere de ontdekker van het protoplasma. Door zijn werk met de microscoop kwam hij in aanraking met mijten. In 1849 beschreef hij drie nieuwe soorten Histiostomatidae, waaronder *Hypopus alicola*, merkwaardig genoeg dus niet in het door hem zelf opgerichte genus *Anoetus*, maar in het genus *Hypopus* (Dujardin 1849b). Aan de ene kant was de auteur van mening dat zijn nieuwe soorten, naar analogie, goed pasten in het eerder door Dufour (1839), vrij zwak, gedefinieerde genus *Hypopus*, waarin de mijten niet als nimfen werden gezien, maar als volwassen organismen. Aan de andere kant was Dujardin zich wel degelijk bewust dat de hypopi heteromorfe, nimfale stadia waren zonder mond. In zijn publicatie beschouwde hij hypopi nota bene als eerste nimfstadia van gamases (= mijten) en gaf hij, voor zijn tijd, de meest nauwkeurige omschrijving van de morfologie en verhelderde deze met duidelijke illustraties (Dujardin 1849a, 1849b, figuur 1). Omdat er voor het genus *Hypopus* geen holotype werd aangewezen is *H. alicola* later aangewezen als holotype van het genus *Anoetus*, onder andere door Oudemans (1903, 1936) en Hughes & Jackson (1958).

De relatie tussen *A. alicola* en bijen was van begin af aan evident, omdat de mijt in 1840 werd gevonden op een vleugel van een niet nader geïdentificeerde bij, verzameld in Saint-Gaudens (Zuidwest-Frankrijk, Departement Haute-Garonne). De relatie werd pas veel later verduidelijkt met een publicatie van de



3. Leefgebied van de kleine bandgroefbij en *Anoetus alicola*. Een uit gebruik genomen akker bij Achterste Steenberg, Radio Kootwijk (Hoog Buurlo; provincie Gelderland). De foto is genomen op de verzameldag 5 juni 2010. Foto: Anne Jan Loonstra
3. Habitat of *Lasioglossum quadrinotatum* and *Anoetus alicola*. A former arable field near Achterste Steenberg, Radio Kootwijk (Hoog Buurlo; province of Gelderland). The picture was taken on the day of sampling June 5, 2010.

Nederlandse entomoloog/acaroloog Anthonie Cornelis Oudemans (1858-1943). Hij beschreef, op grond van een uiterst summiere descriptie, een nieuwe soort *Anoetus* (*A. discrepans* Oudemans, 1903). Met de gegeven kenmerken slaat de beschrijving op bijna alle bekende *Anoetus*-soorten. De mijt was afkomstig uit Hiilden aan de Aller, een niet te traceren vindplaats uit het stroomgebied van de Aller in de omgeving van Bremen (Nedersaksen, Noord-Duitsland). De mijt werd verzameld op een groefbij, *Halictus 4-notatus* K. Met *H. 4-notatus* K. wordt verwezen naar *Melitta quadrinotata* Kirby, 1802 en *Halictus quadrinotatus* (Kirby, 1802), beide senior synonymen van *Lasioglossum quadrinotatum* (Kirby, 1908). Niet vermeld werd waar de mijten zich bevonden op het lichaam van de bij. De eerder door Dujardin aangegeven plaats op de vleugel is van andere foretische bijenmijten bekend, maar niet bij Histiostomatidae (Houck & OConnor 1991).

Hughes & Jackson (1958) plaatsten *A. discrepans* in de synonymie van *A. alicola* en publiceerden tevens de bij de beschrijving ongepubliceerde tekeningen van Oudemans, zodat er in Europa tot op heden slechts een soort *Anoetus* specifiek geassocieerd is met een *Lasioglossum*-soort. Het holotype (alias *A. discrepans*) bevindt zich in de collectie Oudemans in het museum NCB Naturalis (Buitendijk 1945).

Materiaal en identificatie

Vindplaats van de kleine bandgroefbij en *Anoetus alicola*

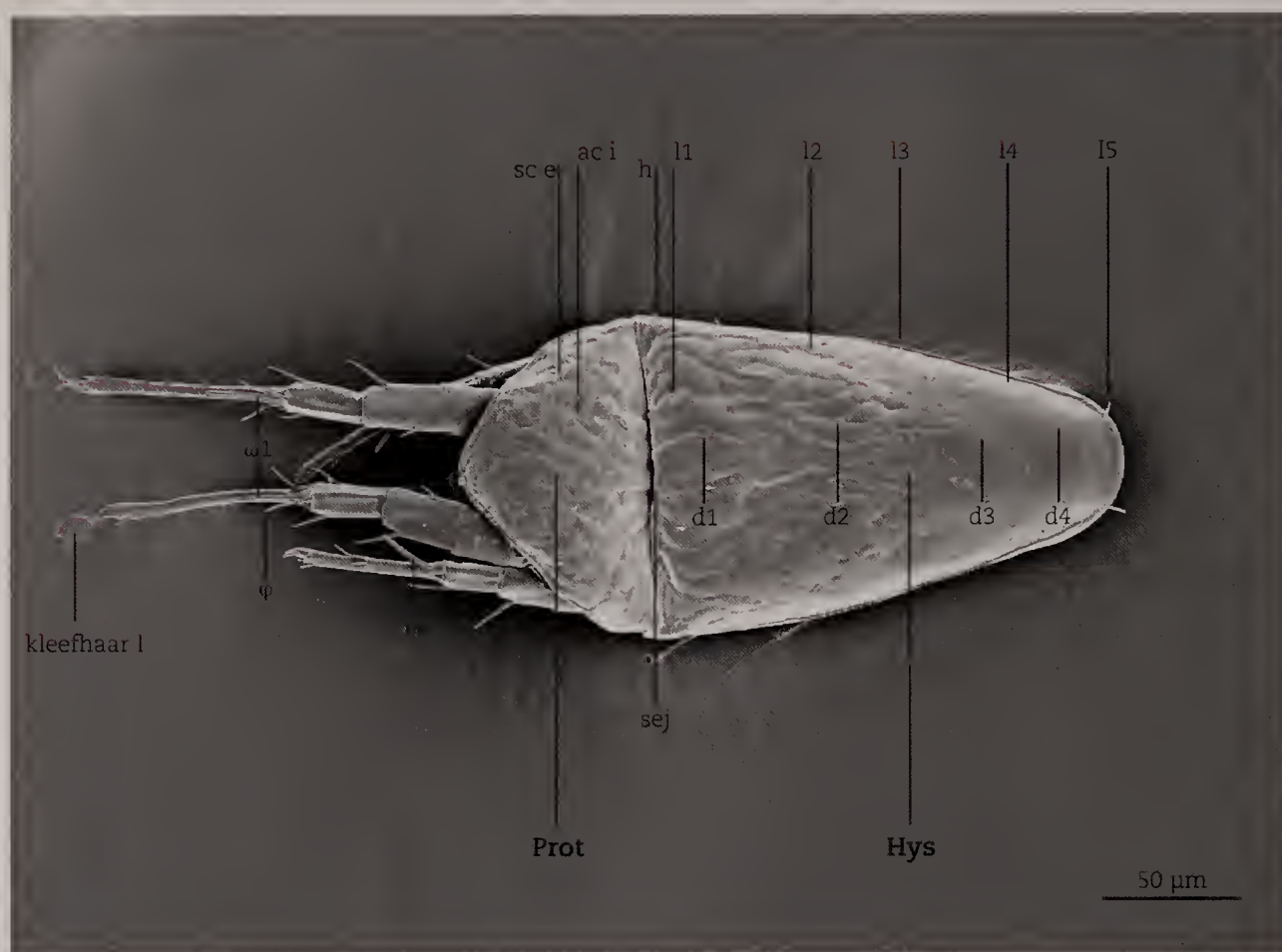
De vindplaats van de kleine bandgroefbij, *Lasioglossum quadrinotatum* (figuur 2) en *A. alicola* was een uit gebruik genomen akker bij Achterste Steenberg (RDS 185,586-466,149) vlak bij het

dorpje Radio Kootwijk (Hoog Buurlo figuur 3). De dieren werden op 5 juni 2010 verzameld op boterbloem (*Ranunculus spec.*) (Vliegthart *et al.* 2010). Het betroffen vier vrouwtjes van de kleine bandgroefbij, waarvan twee met mijten. De bij werd op genus- en soortniveau geïdentificeerd met behulp van Amiet *et al.* (2001). De mijten werden aangetroffen op het eerste tergiet van het metasoma. Alle exemplaren zaten dicht op elkaar en waren als het ware dakpansgewijze gerangschikt, met hun voorkant naar achteren gericht op de bij (figuur 4). Op de bijen zonder mijten is te zien dat op de aanhechtingsplek van de mijten het oppervlak van de cuticula glad is en vrijwel geen microsculptuur vertoont. De punctering verdicht zich in caudale richting tot op het midden van de tergiet, maar daar bevonden zich geen mijten. Het aantal mijten per bij wordt ongeveer geschat op 50 (in totaal dus ca. 100 exemplaren).

Identificatie van deutonimfen

Om de mijten te determineren zijn er microscopische preparaten gemaakt volgens een methode die wordt beschreven in Faraji & Bakker (2008). Stackfoto's van de objecten werden gemaakt met het computerprogramma Helicon Focus. Naast lichtmicroscopische preparaten zijn er SEM-foto's gemaakt van negen exemplaren.

Histiostomatide deutonimfen zijn lastig te identificeren, omdat er geen robuuste determinatiesleutel bestaat van alle beschreven soorten. Sommige beschrijvingen zijn bovendien erg gedateerd en slecht of niet (goed) geïllustreerd. Er bestaat geen overeenstemming over de taxonomische afbakening van een aantal genera binnen de Histiostomatidae. Ondanks deze



4. Rugzijde van *Anoetus alicola* (deutonymf). SEM-foto met proterosoma (Prot) en hysterosoma (Hys) gescheiden door een diepe, sejugale groeve (sej). Pootparen I en II steken van onder het proterosoma recht vooruit. Pootparen III en IV in rust grotendeels onder het hysterosoma. Kleefhaar II is afgebroken; l4 heeft zich niet ontwikkeld tot seta bij gepresenteerd exemplaar. Zie tekst voor verklaringen van de morfologische codes. Foto: Wijnand Heitmans & Gerda Lamers

4. Dorsal view of *Anoetus alicola* (deutonymf). SEM-photomicrograph with proterosoma (Prot) and hysterosoma (Hys) separated by a deep sejugal furrow (sej). Legs I and II extend from under the proterosoma straight forward. Legs III and IV are located under the hysterosomal shield in rest position. Terminal cup-shaped sticky seta (= Kleefhaar II) is broken off; seta l4 did not develop in the presented specimen. See (Dutch) text for explanations of the morphological codes.

onvolkomenheden is op de originele tekening van Dujardin (1849b) goed te zien dat het gaat om een entomofiele deutonymf. Vooral de zuignappen en hechtschijven en hun positie rond de anus op het anale schild zijn, hoewel nog niet compleet, juist weergegeven (figuur 1). Details ontbreken. Diagnostische kenmerken voor histiostomatide deutonymfen worden hier gepresenteerd en aangevuld met gegevens uit onze nieuwe preparaten.

Taxonomische termen zijn overgenomen uit de Glossary of Acarine Terms (Walter 2005) en taxonomische classificatie volgens Krantz & Walther (2009) (tabel 1). Vermelde afmetingen in μm zijn gemiddelden van de door ons geprepareerde mijten. Afhankelijk van hun positie na fixatie zijn er maximaal zestien exemplaren opgemeten met behulp van het computerprogramma AxioVision.

Diagnostiek van de deutonymfen van de Histiostomatidae (OConnor 2003):

- Gefuseerde coxae vormen een coxaal veld in de ventrale regio.
- Tritosternum en laterale peritremata absent.
- Gnathosoma gereduceerd. Chelicerae absent.
- Posterieure, ventrale regio met minstens twee paar centraal gelegen zuignappen (ad_{1+2} en ad_3) rond de anus en minstens twee paar lateraal mediane zuignappen (conoid discs: ps_1 en ps_2) op het anale schild (A, anal plate) dat ca. 1/5 deel van de ventrale regio beslaat (figuur 5, 6).
- Poten III-IV in rust naar voren gebogen bij het gewricht trochanter-femur.
- Tarsi III-IV met mediaal gewricht.
- Genu III-IV zeer kort, duidelijk veel korter dan de corresponderende femur en tibia.
- Chaetotaxie dorsale schild: verticale setae $ve-vi$ absent.
- Dorsaal gelegen solenidion omega (ω) op tarsus I vlak bij solenidion phi (ϕ) ingeplant (figuur 3). Solenidion is een holle, optisch inactieve, chemosensorische seta op de ledematen van acariforme mijten. Aangeduid met Griekse letters: ω (omega) op de tarsus, ϕ (phi) op de tibia en ς (sigma) op de genu.

Kenmerken van *A. alicola*

Dorsale regio (dorsaal schild):

Kleur: bruin tot roodbruin; **vorm:** ovaal, langgerekt, vrijwel glad met een minimum aan granulaties, sterk versclerotiseerd en duidelijk ongelijk opgedeeld door een sejugale groeve (sej) tussen pootpaar II en III in een anterior proterosoma en posterieur hysterosoma. Pootparen I en II steken van onder het proterosoma recht vooruit, terwijl de pootparen III en IV in rust onder het hysterosoma grotendeels verborgen blijven (figuur 4, 5 & 6).

Idiosoma (totale lichaamslengte): 230. Proterosoma (Prot): 73 lang; met twee paar ultrakorte setae (ac i en sc e). Hysterosoma (Hys): 148 lang en 138 breed (=max. breedte), met 10 paar ultrakorte setae (mediaal: d1, d2, d3, d4, d5 lateraal: l1, l2, l3, l4 en (circa 12,2 lange) l5 en aan uiterste rand: h).

Ventrale regio:

Palposoma (P, gereduceerd gnathosoma bij deutonymfen), 15 lang; één paar korte uitstulpsels (gefuseerde pedipalpen) ongeveer even breed als lang, vanuit de middenregio nauwelijks uitstekend over de rand van het proterosoma; pedipalpe seta pp1: 36 lang.

Coxaal veld (C I-IV) of podosoma (figuur 5). Coxae I en III met één paar sterk gereduceerde, coxale setae (conoïde hechtvlakken) gelijkend op kleine alveoli in lichtmicroscopische preparaten (cxI, cxIII).

Pootlengtes exclusief coxae. Poot I: 149, ca. 1,33 langer dan poot II: 112, beide met terminale, lepelvormige setae (dorsaal ingeplante vesicula). Poot III: 82, ca. 1,12 langer dan poot IV: 73. Poot III met terminale, spatelvormige seta. Oudemans (1903) noemt de lepelvormige en spatelvormige setae van pootparen I, II en III trechtersvormige kleefharen. Poot IV met opvallend lange, terminale, haarvormige seta (ha(IV)) met een lengte van ca. 86, 1,17 keer langer dan poot IV zelf (figuur 6). Tarsi I-II met kleine klauwtjes (empodia), ook tarsus III mogelijk met empodium, tarsus IV zonder klauwtje.

Tarsus van poot I met drie solenidions ω , waarvan ω_1 de langste is; ϕ is enig op de tibia, ς ontbreekt bij *A. alicola*. Poot II met een enkele ω en ϕ (figuur 4).



5. Buikzijde van *Anoetus alicola* (deutonymf). Stackfoto (fasecontrastopname) met het palposoma en setae (pp1), coxale veld (CI-IV), pootparen I-III met specifieke, terminale kleefharen I-III, poot IV met terminale haar ha(IV) en de anale plaat (A) met zuignappen en conoïde hechtvlakken. De zichtbare (transparant), sejugale sutuur (sej) is een dorsaal gelegen groeve (zie figuur 4). Zie tekst voor verklaringen van de morfologische codes. Foto: Farid Faraji

5. Ventral view of *Anoetus alicola* (deutonymph). Stack photomicrograph (phase contrast) with palposoma and palposomal setae pp1, coxal fields (CI-IV), legs I-III with specifically cup and spoon-shaped sticky setae I-III (= kleefharen I-III), leg IV with terminal hair ha(IV) and the anal plate (A) with suckers and conoides. The visible (transparent) sejugal furrow (sej) is a dorsal structured furrow (see figure 4). See (Dutch) text for explanations of the morphological codes.

Anale of caudoventrale plaat (A, figuur 4, 5) goed ontwikkeld en typisch voor entomofiele deutonymfen: de anus is min of meer omringd door twee paar zuignappen (ad_{1+2} en ad_3). De anteriore zuignappen zijn afgeleid uit de setae ad_3 ; iedere zuignap zit aan het eind van een ca. 15,7 lang, slurfachtig uitstulpsel. De grote, mediane zuignappen zijn opgebouwd uit twee gefuseerde setae ad_{1+2} . Ook zij staan op een enigszins uitstulpbaar uitsteeksel met concentrische richels, maar dit is een structuur die minder uitrekbaar is dan die van ad_3 . Lateraal van ad_{1+2} en ad_3 liggen twee paar conodiale setae, het paar ps_2 is lateraal gelegen van ad_{1+2} en ps_1 ligt mediaal en posterieur van ad_{1+2} .

Oudemans (1903) spreekt respectievelijk van twee kanonvormige (ad_3) en zes gewone zuignappen (ad_{1+2} , ps_1 , ps_2).

De conodiale setae tonen een serie van half concentrische

lamellen die waarschijnlijk te maken hebben met de grip op de cuticula van de gastheer (vasthechting onder invloed van de van der Waalskracht). De hechtvlakken houden de deutonymf op zijn plaats en voorkomen dat hij bij heftig schokkende bewegingen van de gastheer afschuift (Fashing 2010).

Discussie

In Nederland is vrijwel geen onderzoek verricht aan de relatie van wilde bijen met bijenmijten. Deze nieuwe waarneming en de twee vorige van *A. alicola*, verdeeld over drie eeuwen (1840, 1903, 2010), mogen dan ook als zeer uitzonderlijk worden bestempeld. De vondsten op de kleine bandgroefbij wijzen sterk in de richting van een specifieke associatie met een enkele gastheer. Recentelijk werd een tweede associatie voor de westelijke palearctische regio beschreven, namelijk *Histiostoma halicticola* spec nov op de zesbandgroefbij *Halictus sexcinctus* (Fabricius) (Fain & Erteld 1998).

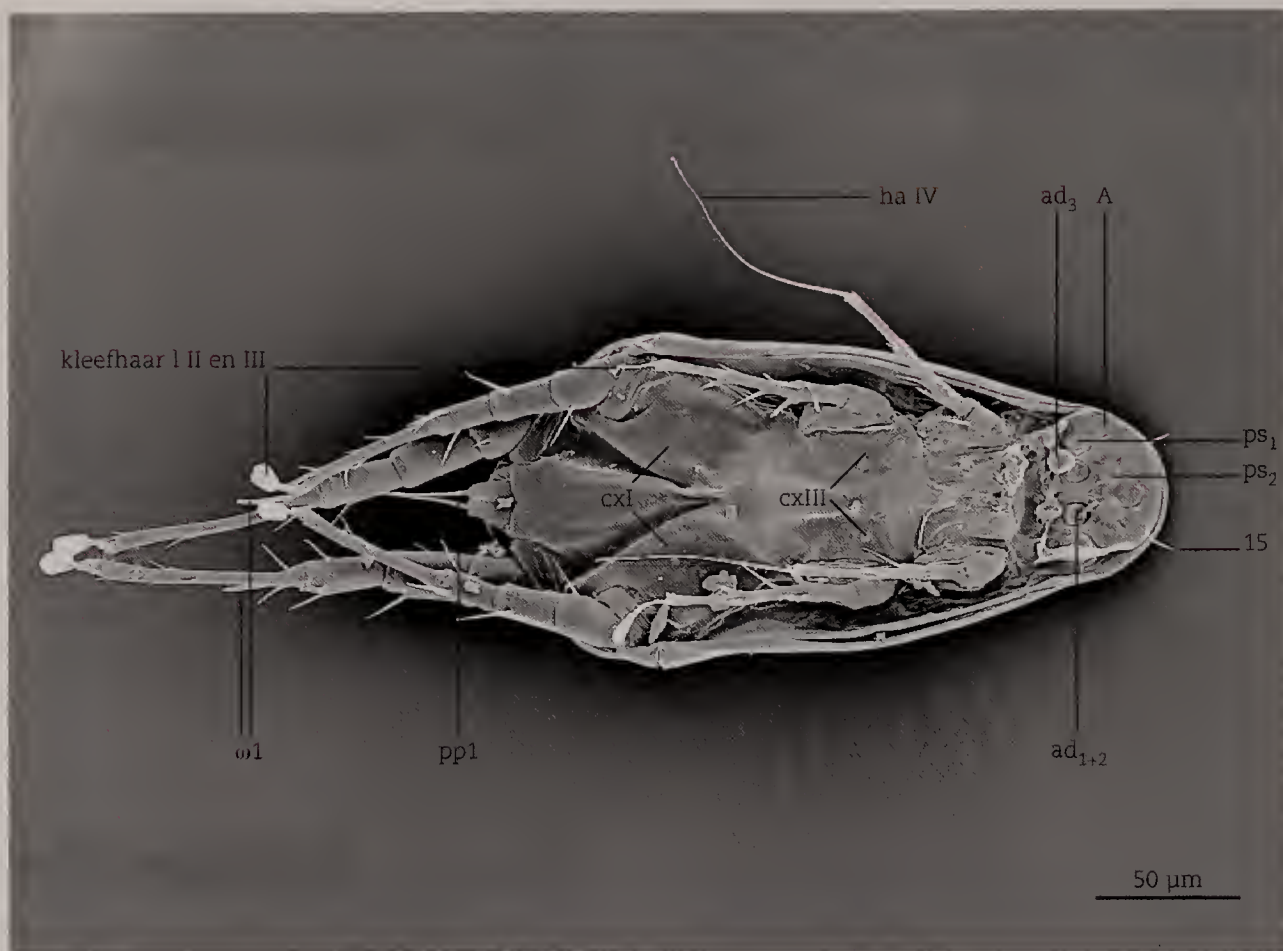
Verspreiding en status van de gastheren

De mijten *Anoetus alicola* en *H. halicticola* zijn voor de voortplanting en verspreiding beide gebonden aan hun gastheren. Om meer over hun verspreiding in Nederland te weten te komen is het zaak de bijen op de aanwezigheid van mijten te controleren. Beide groefbijsoorten zijn in Nederland aangetroffen en zijn gebonden aan zandgronden en schraalgraslanden. De kleine bandgroefbij is vooral bekend van de Pleistocene zandgronden en zanddeposities op leem (in Zuid-Limburg). De zesbandgroefbij is eveneens gebonden aan zand en komt voornamelijk voor in Zuidoost-Nederland. Het aantal waarnemingen voor de soorten ging in de periode vanaf 1980 respectievelijk sterk tot zeer sterk achteruit (Peeters et al. 1999).

Foresie en gastheerspecialisatie

Bijna alle met bijen geassocieerde *Histiostomatidae* zijn gevonden op een unieke gastheer. Foresie vormt een cruciale stap in het leven van de mijt om aan die gastheer gebonden te blijven. Alleen op die manier kunnen zij op het juiste tijdstip in contact komen met een geschikte voedselbron. Twee ontwikkelingen kunnen de gebondenheid aan een gastheer bevorderen: (1) de aanwezigheid van een acarinarium biedt de mijten bescherming en onderstreept de symbiontische relatie; (2) bijzondere aanpassingen aan de zuignappen bevorderen de fysieke aanhechting. McGinley (1986) merkt op dat de evolutie van de ontwikkeling van het acarinarium zich veel duidelijker heeft gemanifesteerd bij Nearctische dan bij (West-)Palearctische *Lasioglossum*-soorten. Hij heeft aangetoond dat het acarinarium adaptief is, omdat de groefbijen met een goed ontwikkeld acarinarium veel vaker en veel grotere aantallen mijten met zich meedragen dan de bijensoorten zonder acarinarium. *Lasioglossum* is met wereldwijd circa 1740 beschreven soorten het soortenrijkste bijengenus. In het Nearctische gebied zijn er ruim 25 relaties bekend tussen *Histiostoma* mijten en *Lasioglossum*. Vermoedelijk behoren alle soorten tot *Anoetus*, maar de mijten zijn nog lang niet allemaal tot op de soort beschreven. In West-Europa is *A. alicola* de enige soort die bekend is van een unieke gastheer. De kleine bandgroefbij heeft net als de andere West-Europese soorten geen herkenbaar acarinarium (figuur 2). De relatie is eigenlijk uitzonderlijk en dit is in overeenstemming met de bevindingen van McGinley (1986).

Volgens de meest recente opvattingen is *Anoetus* een klein genus dat zich uitsluitend lijkt te hebben gespecialiseerd op *Lasioglossum*. Uit ons eigen onderzoek is gebleken dat in oudere publicaties over (Oost- en Zuid-) Palearctische soorten de gastheren vaak niet onder een genusnaam zijn genoemd of



6. Buikzijde van *Anoetus alicola* (deutonymf). SEM-foto met palposoma, coxale veld (CI-IV) met pootparen I-IV met specifieke, terminale kleefharen I-III en poot IV met terminale ha(IV). Coxale conoïden cxI en cxIII. Anale plaat (A) met zuignappen en conoïde hechtschijven. Zie tekst voor verklaringen van de morfologische codes. Foto: Wijnand Heitmans & Gerda Lamers

6. Ventral view of *Anoetus alicola* (deutonymph). SEM-photomicrograph with palposoma, coxal fields (CI-IV), legs I-IV with specifically cup and spoon-shaped sticky setae I-III (= kleefharen I-III) and leg IV with terminal hair ha(IV). Coxal coenites cxI and cxIII. Anal plate (A) with suckers and conoïdes. See (Dutch) text for explanations of the morphological codes.

uitsluitend zijn vermeld als halictine bij of *Halictus* spec., terwijl het waarschijnlijk ging om een *Lasioglossum*-soort.

Het aan *Anoetus* verwante genus *Histiostoma* is met ruim 200 beschreven soorten een veel groter taxon. *Histiostoma* kent een brede niche; vaak zijn de volwassen mijten vrij levend, bijvoorbeeld op mest, in afvalhopen, vogelnesten, etc. De deutonymfen laten zich wel verspreiden door specifieke dragers, bijvoorbeeld vliegen of kevers (Houck & OConnor 1991). Slechts enkele (ca. 7) soorten zijn specifiek gebonden aan bijen en dat betreft vooral het genus *Halictus*. Bij *Halictus*-soorten hebben zich, zover ons bekend, geen acaritaria ontwikkeld. Het eerste metasomale tergiet bij deze bijen is vaak gepuncteerd en grotendeels piloos behaard met langs de posterieure rand een haarband. Het ontbreken van een glad oppervlak belet ogenschijnlijk niet dat *Histiostoma*-deutonymfen zich er toch goed aan vast kunnen hechten. Fain & Erteld (1998) registreerden maar liefst aantallen tot 60 deutonymfen van *H. halicticola* per vrouwelijke zesbandgroefbij. Zij merken tevens op dat de mijten extra bescherming krijgen, omdat zij zich goed weten te verbergen tussen de beharing.

Het lijkt er sterk op dat de deutonymfen van *Histiostoma* op *Halictus* zich, anders dan die van *Anoetus* op een gladde ondergrond, hebben aangepast met hun zuignappen aan een fijn behaard oppervlak. Dit is af te leiden uit de vorm van de zuignappen en conoïdale hechtschijven op de anale plaat. Zij hebben een overeenkomstige positie als bij *A. alicola*, maar zuignappen ad_{1+2} zijn forser dan ad_3 en de omliggende conodiale setae: ps_1 , ps_2 (figuur 6). Deze en andere morfologische differentiaties komen veelvuldig voor in verschillende histiostomatide genera. Fashing (2010) beschrijft tot welke bizarre structuren de zuignappen op de anale plaat zijn geëvolueerd als respons op de aanhechting aan verschillende oppervlaktestructuren.

Wij zijn van mening dat de morfologische verschillen in de zuignappen en in de structuur van de cuticula van de potentiële gastheren te gering zijn om de hypothese rond de gastheerspecificiteit te onderbouwen. Andere, subtiele verschillen in de levenswijze van bijen en bijenmijten, bijvoorbeeld de samenstelling van de stuifmeelnectarmix en de nestbodem, kunnen mede bepalend zijn geweest bij de evolutie naar een kenmerkende symbiose.

Foretische bandbreedte

De deutonymfen van *Anoetus alicola* zijn uitsluitend bekend van vrouwelijke bijen. Als de mijten in een broedcel met een mannelijke bij ontwikkelen moeten zij zich via hem zien te verspreiden. In het geval van *H. halicticola* melden Fain & Erteld (1998) dat mannetjes van de zesbandgroefbij ook met deutonymfen bezet waren. Anders dan bij de vrouwelijke bijen hechten zij zich vooral vast ventraal op de thorax tussen de coxae. In slechts een geval zaten er twee mijten van de 51 op het tweede tergiet van het metasoma. De aantallen deutonymfen op de mannelijke bijen varieerden van twee tot 95. Vermoedelijk kunnen de deutonymfen overstappen van een mannelijke bij op een vrouwtje tijdens de paring. Zo kunnen ze als nog in een nieuwe broedcel terecht komen.

Ook McGinley (1986) vond mijten op mannelijke *Lasioglossum*-soorten. Hij laat zien dat de percentages mijten op mannelijke bijen gemiddeld lager lagen dan op hun vrouwelijke soortgenoten, maar dat de percentages meestal wel goede afspiegelingen waren met die van hun vrouwelijke soortgenoten. De aantallen mijten op vrouwelijke, Nearctische *Lasioglossum*-bijen correleert positief met de status van het acarinarium.

Er is waargenomen dat histiostomide deutonymfen kunnen springen met behulp van het plotselinge strekken van het naar voren gerichte mediaal gewricht van de derde en vierde poot (zie beschrijving, figuren 5, 6). Met het lange eerste en tweede pootpaar kunnen zij zich vastklampen aan een transportgastheer en zich vervolgens verankeren met de zuignappen aan een cuticula (Houck 1994, Houck & OConnor 1991). Deutonymfen gebruiken hun voorpoten als een soort van tastorganen tijdens het verplaatsen.

Of *Anoetus* en *Histiostoma* zich behalve op mannelijke bijen ook via broedparasitaire bijen kunnen verspreiden is niet ondenkbaar. OConnor (1988) suggereert dat bijenmijten zich via een interspecifieke radiatie onder nestelende bijen en foretische associaties ook via *Sphcodes* (Halictidae) en *Nomada* (Apidae) zouden kunnen verspreiden.

Biologie

Biologisch zijn de met bijen geassocieerde Histiostomatidae gebonden aan soorten die langdurig nesten bewonen. Kenmerkend zijn dit soorten, waarbij vrouwtjes lang leven en/of overwinteren als volwassen bij in het nest, of waarbij de bijen eenzelfde nestopening delen of samen in een nest leven onder een subsociale tot (primitief) eusociale organisatie met een langlevende koningin. Uit het vliegdiagram van de kleine bandgroefbij is af te leiden dat de soort één generatie per jaar heeft (Peeters et al. 1999) en het ligt voor de hand dat *A. alicola* eveneens monovoltien is.

Over de levenscyclus en nimfale ontwikkeling in het onderaardse nest zijn er, op het onderstaande verslag na, bijzonder weinig waarnemingen gedaan. Verondersteld wordt dat het leven van andere stadia dan de deutonimf van *Anoetus* en *Histiostoma* bijzonder kort is en parallel verloopt met de ontwikkeling van de bij, naar schatting vier tot vijf weken, want daarna is de voedselvoorraad op. Aangenomen wordt dat alle met bijen geassocieerde Histiostomatidae de productie van deutonimfen synchroniseren met het uitkomen van bijen waarop zij zich foretisch laten vervoeren (Eickwort 1979, Houck & OConnor 1991). Eickwort (1994) meldt dat de deutonimfen als hypopi op de bij overwinteren en het volgend voorjaar in een bevoorradede broedcel afstappen om zich verder te ontwikkelen.

Over de ontwikkeling van *Anoetus* in de broedcel doet Eickwort (1979, 1994 en ongepubliceerde observaties) een opmerkelijk verslag. Het gaat hier om een niet nader geïdentificeerde, Nearctische soort *Anoetus*. In de onderaardse broedcel verlaten de deutonimfen de bij om spoedig te vervellen tot tritonimfen en daarna tot volwassen vrouwtjes die zich voeden op de teerkost (stuifmeelnectarmix). Dan verschijnen ook de mannelijke mijten die de afmeting hebben van mijtenlarven. Eickwort veronderstelt dat deze mannetjes uit de eerste, onbevuchte eieren

kruipen die gelegd zijn door de vrouwtjes. Zij zouden alle andere ontwikkelingsstadia overslaan. De mannetjes klimmen op de rug van vrouwtjes om vervolgens te paren met de ouderlijke generatie (dus mogelijk ook met hun moeders). Uit de bevruchte eitjes ontstaan dochters. Zij maken een normaal larvaal- en protonimfstadium door en voeden zich met micro-organismen op de bijenlarve en later op de pop als de proviand door de bijenlarve is geconsumeerd. Er kunnen zich zo tot over de honderd mijten in een broedcel ontwikkelen. De mijten beschadigen de gastheer niet en schijnen de ontwikkeling geenszins te belemmeren. De protonimfen stoppen op een zeker moment met eten en vervellen vervolgens tot heteromorfe deutonimfen (hypopi). Zij hechten zich aan de bij om het nest te verlaten (larvale Halictini spinnen geen cocon). De op de bijen gevonden hypopi zouden dus altijd vrouwtjes moeten zijn. Uit de beschreven levenscyclus kan worden afgeleid dat *Anoetus* een haplodiploïde seksdeterminatiemechanisme heeft met arrhenotoke parthenogenesis: een genetisch systeem dat ook bij andere acariforme mijten (Cheyletidae), spintmijten (Tetranychidae), valse spintmijten (Tenuipalpidae) en andere fytofage mijtengroepen is aangetoond (Barker 1992, Helle et al. 1980, 1981, Helle & Wysoki 1996). Er komt steeds meer bewijs dat dit seksdeterminatiemechanisme zich onafhankelijk heeft ontwikkeld bij zeer verschillende mijtengroepen.

Dankwoord

Wij zijn veel dank verschuldigd aan Farid Faraji (Mitox Consultants) voor het maken van de microscopische preparaten en de fasecontraststackfotografie. Wij danken verder Gerda E.M. Lamers (IBL, Universiteit Leiden) voor haar assistentie bij het maken van SEM-foto's en Tom J. de Jong (IBL) voor enige kritische opmerkingen.

Literatuur

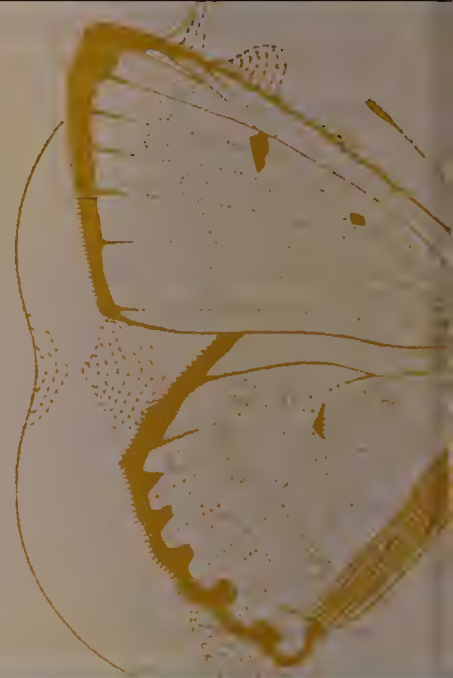
- Amiet F, Hermann M, Müller A & Neumeyer R 2001. Apidae 3. *Halictus*, *Lasioglossum*. Fauna Helvetica 6: 1-208.
- Barker PS 1992. Bionomics of *Nodele calamondin* Muma (Acarina: Cheyletidae) fed on *Lepidoglyphus destructor* (Schrank) (Acarina: Glycyphagidae) at two constant temperatures. Canadian Journal of Zoology 70: 2333-2337.
- Buitendijk AM 1945. Voorloopige Catalogus van de Acari in de collectie Oudemans. Zoölogische Mededelingen 24: 281-391.
- Dufour JML 1839. Description et figure de quelques parasites de l'ordre des Acariens. Annales des Sciences Naturelles, s. 2. Zoologie 11: 274-281.
- Dujardin F 1842. L'institut, 10: 316. (a letter reporting the description of the new genus *Anoetus* to the Société Philomatique de Paris)
- Dujardin F 1849a. Mémoire sur des Acariens sans Bouche dont on a fait le genre *Hypopus*, et qui sont le premier age des gamases. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie 12: 243-250.
- Dujardin F 1849b. Additions au Mémoire sur les *Hypopus*. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie 12: 259-265.
- Eickwort GC 1979. Mites associated with sweat bees (Halictidae). In: Recent Advances in Acarology 1 (Rodriguez JG ed.): 575-581.
- Eickwort GC 1988. The origins of mites associated with honey bees. In: Africanized honey bees and bee mites (Needham GR, Page RE Jr., Delfinado-Baker M & Bowman CE eds.): 327-338. Ellis Horwood.
- Eickwort GC 1994. Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. In: Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns (Houck MA ed.): 218-252. Chapman & Hall.
- Fain A & Erteld C 1998. Description of a new species of *Histiostoma* Kramer, 1876 (Acari: Histiostomatidae) phoretic on the solitary bee *Halictus sexcinctus* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Apidae: Halictinae). Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie 134: 47-57.
- Fain A & Pauly A 2001. Notes on phoretic deutonymphs of mites (Acari) associated with Old World Megachilidae and Anthophoridae (Insecta Hymenoptera), mainly from Madagascar. Families Chaetodactylidae, Acaridae, Histiostomatidae and Winterschmidtidae (Astigmata). Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie 3: 125-142.
- Faraji F & Bakker FM 2008. A modified method for clearing, staining and mounting plant-inhabiting mites. European Journal of Entomology 105: 793-795.
- Fashing NJ 2010. Two novel adaptations for dispersal in the mite family Histiostomatidae (Astigmata) 81-84. In: Trends in acarology: Proceedings of the 12th international congress (Sabelis MM & Bruin J eds.). Springer.
- Helle W, Bolland HR & Heitmans WRB 1980. Chromosomes and types of parthenogenesis in the false spider mites (Acari: Tenuipalpidae). Genetica 54: 45-50.
- Helle W, Bolland HR & Heitmans WRB 1981. A survey of chromosome complements in the Tetranychidae. International Journal of Acarology 7: 147-156.
- Helle W & Wysoki M 1996. Arrhenotokous parthenogenesis. In: Eriophyoid Mites- Their biology, Natural Enemies and Control (Lindquist EE, Sabelis MW & Bruin J eds.): 169-172. Elsevier Science.
- Houck MA (ed.) 1994. Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns. Chapman & Hall.
- Houck MA & OConnor BM 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. Annual Review of Entomology 26: 611-636.
- Hughes RD & Jackson CG 1958. A review of the Anoetidae (Acari). Virginia Journal of Science 9: 5-198.
- Klimov PB, Vinson BS & OConnor BM 2007. Acarinaria in associations of apid bees (Hymenoptera) and chaetodactylid mites (Acari). Invertebrate Systematics 21: 109-136.
- Krantz GW & Walther DE (eds.) 2009. A Manual of Acarology. Texas Tech University Press.
- Mahunka S 1970. Atkák V. - Acari V. In: Magyarországi Cllatvilaga (Fauna Hungariae), XVIII, 9. Akademiai Kiadó, 1-77.
- Mahunka S 1974. Beiträge zur Kenntnis der an Hymenopteren lebenden Milben (Acari), I. Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici 66: 389-394.
- McGinley RJ 1986. Studies of Halictinae (Apoidea: Halictidae), I. Revision of New World *Lasioglossum* Curtis. Smithsonian

- Contribution of Zoology 429: 1-294.
- OConnor BM 1988. Coevolution in astigmatid mite-bee association. In: Africanized Honey Bees and Bee Mites (Needham GR, Page RE Jr., Delfinado-Baker M & Bowman CE eds.): 339-346. Ellis Horwood.
- OConnor BM 2003. North American Bee-associated Mites. <http://insects.ummz.lsa.umich.edu/beemites/index.html>. [Geraadpleegd op 26.xi.2011]
- OConnor BM & Klompen JSH 1999. Phylogenetic perspectives on mite-insect associations: the evolution of acarinaria. In: Acarology IX, Vol. 2, Symposia. Columbus. (Needham GR, Mitchell R, Horn DJ & Welbourn WC eds): 63-71. Ohio Biological Survey.
- Oudemans AC 1903. Acarologische aantekeningen, VIII. Entomologische Berichten 3: 100-103.
- Oudemans AC 1936. Kritisch historisch overzicht der acarologie. Second Edition. E.J. Brill Archive.
- Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). EIS-Nederland.
- Vliegthart A, Loonstra AJ & Reemer M 2010. Insecteninventarisatie bij Kootwijk. Rapport VS2010.021, De Vlinderstichting.
- Walter DE 2005. Glossary of Acarine Terms. A work in progress. http://keys.lucidcentral.org/keys/v3/mites/Invasive_Mite_Identification/key/0_Glossary/Mite_Glossary.htm. [Geraadpleegd op 26.xi.2011]
- Wirth S 2010. Histiostomatidae-Mites: Mouthparts and Feeding (*Bonomoia opuntiae*, *Histiostoma feroniarum* and others). Berlin/Saarland. http://www.youtube.com/watch?v=1_Sa7x1AxeU. [Geraadpleegd op 26.xi.2011]
- Woodring JP 1973. Four new anoetid mites associated with halictid bees (Acarina: Anoetidae - Hymenoptera: Halictidae). Journal of the Kansas Entomological Society 46: 310-327.

Summary

Anoetus alicola: bodyguard of the small sweat bee, *Lasioglossum quadrinotatum*, new to The Netherlands

The beemite *Anoetus alicola* (Acari: Histiostomatidae) is reported as new for the Dutch fauna. The mite specifically lives in a symbiotic relation with a small sweat bee, *Lasioglossum quadrinotatum*. *Anoetus alicola* is exclusively known of the heteromorphic deutonymphal stage (hypopus) which is found firmly attached to the bee during phoretic transport. The mite reproduces and synchronically develops with that of the bee's offspring in the brood cell in the subterranean nest appearing not to impede the brood development. Because of the formerly poor description(s) of *A. alicola*, we present new illustrations and taxonomic characteristics to identify the present species from other beemites. The remarkable way of phoresy and the sucker morphology of entomophilous deutonymphs and the biology of *Anoetus* are evaluated.



Wijnand R.B. Heitmans
IBL Universiteit Leiden
Sylviusweg 72
2333 BE Leiden
w.r.b.heimans@biology.leidenuniv.nl

Anne Jan Loonstra
Koeman & Bijkerk bv
Oosterweg 127
9751 PE Haren

Slaapgedrag en slaapgezelschappen van solitaire bijen (Apidae s.l.)

Theo M.J. Peeters

TREFWOORDEN

Bijzondere waarnemingen, Nederland, roest

Entomologisch Berichten 72 (1-2): 85-90

Een van de meest wonderbaarlijke momenten tijdens inventarisaties van bijen is de ontdekking van een slapende bij of een slaapgezelschap. Met name de locatie, de houding en het al dan niet geaggregeerd optreden van dit verschijnsel verschilt per soort. Hier wordt met behulp van beschrijvingen en foto's van verschillende auteurs een overzicht gegeven van dergelijke waarnemingen in Nederland.

Inleiding

Bijen en diverse andere insecten overbruggen de nacht en perioden van slecht weer vaak in een staat van verstijving die we hier 'slaap' noemen. Andere auteurs (Wcislo 2003) geven de voorkeur aan de term roest. Slaap treedt elk etmaal op en vindt meestal plaats op een vaste of soortgelijke plek en op een vast tijdstip. Het dier neemt meestal een soortspecifieke houding aan en reageert minder op externe stimuli. Slapende bijen tonen gedurende het verloop van de nacht lange perioden van rust, een daling van de ademhalingsfrequentie tot een minimum, een afname van de spanning in bepaalde spieren en een karakteristieke houding van de antennen. Tijdens de perioden van activiteit naar rust en van rust naar activiteit, zien we een ritmische beweging van de tarsen en verhoogd poetsgedrag. De neurofysiologische processen tijdens de slaap van bijen en zoogdieren komen sterk overeen (Kaiser 1995).

Behalve bij honingbijen (Kaiser 1988, Sauer et al. 2003, Eban-Rothschild & Bloch 2008, Klein et al. 2008, 2010, Hussaini et al. 2009, Klein & Seeley 2011) wordt aan slaapgedrag van bijen weinig onderzoek gedaan. Wel zijn er, door het opvallend karakter van dit verschijnsel, van wilde bijen vele beschrijvingen over 'slaap' gepubliceerd (Linsley 1962, Blösch 2006, Alves-dos-Santos et al. 2009, Starr & Vélez 2009).

Verschillen in slaapgedrag bij solitaire bijen

Als we het slaapgedrag tussen bijensoorten vergelijken zien we dat de meeste verschillen optreden in de slaappleats, de slaaphouding en de samenstelling van het slaapgezelschap.

Slaappleats

Bijen slapen gedurende de nacht, maar ook bij slechte weersomstandigheden in de open lucht of op meer beschutte plaatsen zoals in bloemen (figuur 1) of in holten in de grond, in muren en in hout (figuur 2). Ook gebruiken zij soms hun eigen nesten of nesten van andere soorten. Voorbeelden zijn klokjesbijen (*Chelostoma*) die gebruik maken van de klokjesbloemen waarop ze overdag foerageren. Mannetjes van roetbijen (*Panurgus*) liggen gekruld in de bloemen van gele composieten die bij slecht weer en tijdens de nacht dichtgaan (figuur 3, 14). De slaappleatsen in de open lucht bevinden zich vaak op geëxponeerde plekken zoals dorre stengels, takjes of bloemresten (figuur 4-8).

Slaaphouding

Tijdens rustgedrag in de buitenlucht nemen bijen vaak bizarre houdingen aan die de oplettende waarnemer, vooral tijdens plotseling optredende minder gunstige weersomstandigheden en tegen de avond, regelmatig in het veld kan ontdekken. Het meest spectaculair zijn de bijen die zich alleen met de kaken vastbijten aan een takje, stengel of de bladrand van een plant. De rest van hun lichaam verstijft en maakt soms een bijna rechte hoek met het substraat. De poten worden tegen het lijf getrokken en de antennen staan vaak strak naar voren gericht. Je ziet dit slaapgedrag het meest bij koekoeksbijen zoals viltbijen (*Epeolus* en *Epeoloides*), wespbijen (*Nomada*) (figuur 5-7) en kegelbijen (*Coelioxys*). Maar bijvoorbeeld ook mannetjes van kleine harsbijen (*Anthidiellum strigatum*), sachembijen (*Anthophora*) en langhoornbijen (*Eucera*) bijten zich alleen met de kaken vast om te slapen (figuur 8-9). Toch zien we ook poetsende bijen die zich alleen met de kaken hebben vastgebeten aan een substraat (figuur 6c). Spreken we hier ook nog van slaapgedrag, wordt hier de 'slaap' even onderbroken door poetsgedrag of is het gewoon handig om je te poetsen al hangend aan je kaken?

Andere bijen klampen zich alleen met de poten aan een substraat vast zoals we bijvoorbeeld zien bij mannetjes van maskerbijen (*Hylaeus*), zijdebijen (*Colletes*), groefbijen (*Halictus* en *Lasioglossum*), slobkousbijen (*Macropis*) en dikpootbijen (*Melitta*) (figuur 4, 10-14).

Slaapgezelschappen

Soms slapen bijen alleen, soms bij elkaar in kleine of grotere groepen (figuur 9-14). Gewoonlijk bestaan slaapgezelschappen alleen uit mannetjes, maar ook gezelschappen van mannetjes en vrouwtjes komen voor. Meestal betreft het dan vrouwtjes van koekoeksbijen die zelf geen nesten maken. De gezelschappen bestaan vaak uit één, maar soms ook uit meerdere soorten (figuur 14). Zelfs gemengde slaapgezelschappen van bijen en wespen komen voor. Zo telde Linsley (1962) in Arizona gedurende een periode van vijf weken vijftien bijen- en eenentwintig wespesoorten op één plant.

Bijen die in groepen slapen zijn plaatstrouw en keren terug naar dezelfde plek. Dezelfde slaappleatsen worden vaak dagen, soms weken, en in enkele bekende gevallen zelfs gedurende opeenvolgende generaties achter elkaar gebruikt (Wcislo 2003, Hausl-Hofstätter 2004).



1. Grote klokjesbij, *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier): een slapend mannetje in een bloem. Berkel en Rodenrijs, 13 mei 2011. Foto: Susanne Kuijpers
1. *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier): sleeping male inside a flower.



2. (a) Resedamaskerbij, *Hylaeus signatus* (Panzer): rustende mannetjes in glazen buisjes in een nestblok, Veghel, 15 juni 2008. (b) Grote wolbij, *Anthidium manicatum* (Linnaeus): mannetje rustend in de nestgang van een nestblok, Veghel, 12 juni 2007. Foto's: Pieter van Breugel
2. (a) *Hylaeus signatus* (Panzer): resting males in glass tubes of a nesting block. (b) *Anthidium manicatum* (Linnaeus): male resting in the nest entrance of a nesting block.



3. Grote roetbij, *Panurgus banksianus* (Kirby): een man ligt op z'n zij te slapen in de bloem van gewoon biggenkruid (*Hypochaeris radicata*), Sprengenberg, 11 juni 2008. Foto: Anne Jan Loonstra
3. *Panurgus banksianus* (Kirby): a male sleeping on the side of its body in a flower of *Hypochaeris radicata*.

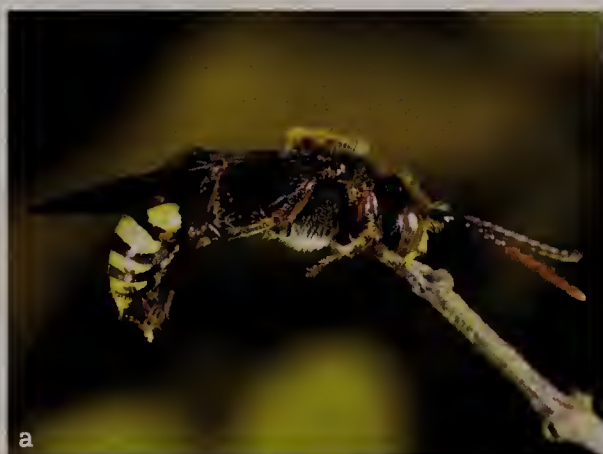
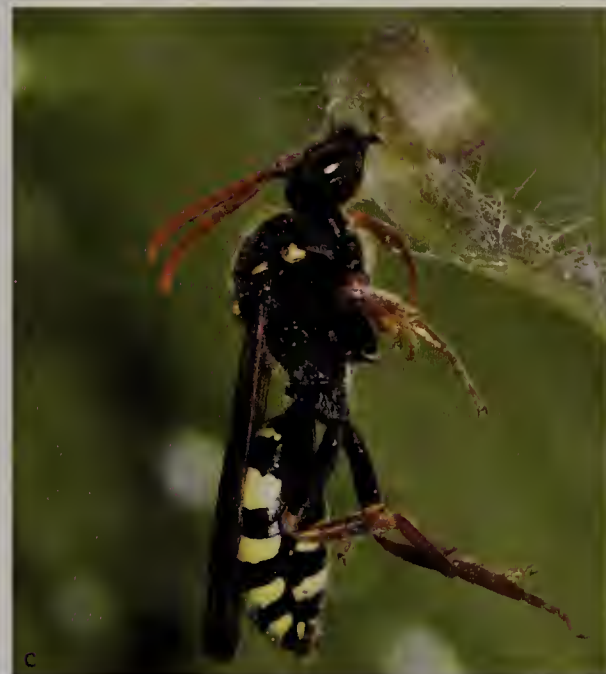
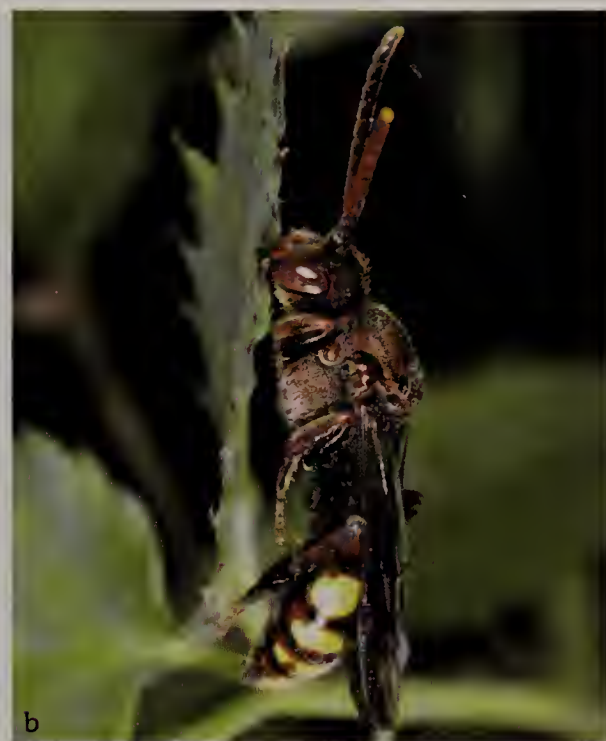


4. Gewone geurgroefbij, *Lasioglossum calceatum* (Scopoli): een mannetje rustend aan de bloem van knopig helmkruid (*Scrophularia nodosa*), Strijen, 22 augustus 2011. Foto: Zeeg Robbemond
4. *Lasioglossum calceatum* (Scopoli): a male sleeping on *Scrophularia nodosa*.



5. Heideviltbij, *Epeolus cruciger* (Panzer): deze slapende vrouw heeft zich met de kaken vastgebeten aan een plantenstengel en het lichaam is verstijfd. Havelte, 23 augustus 2008. Foto: Anne Jan Loonstra

5. *Epeolus cruciger* (Panzer): this sleeping female has attached herself to a plant with her mandibles and has stiffened her body.

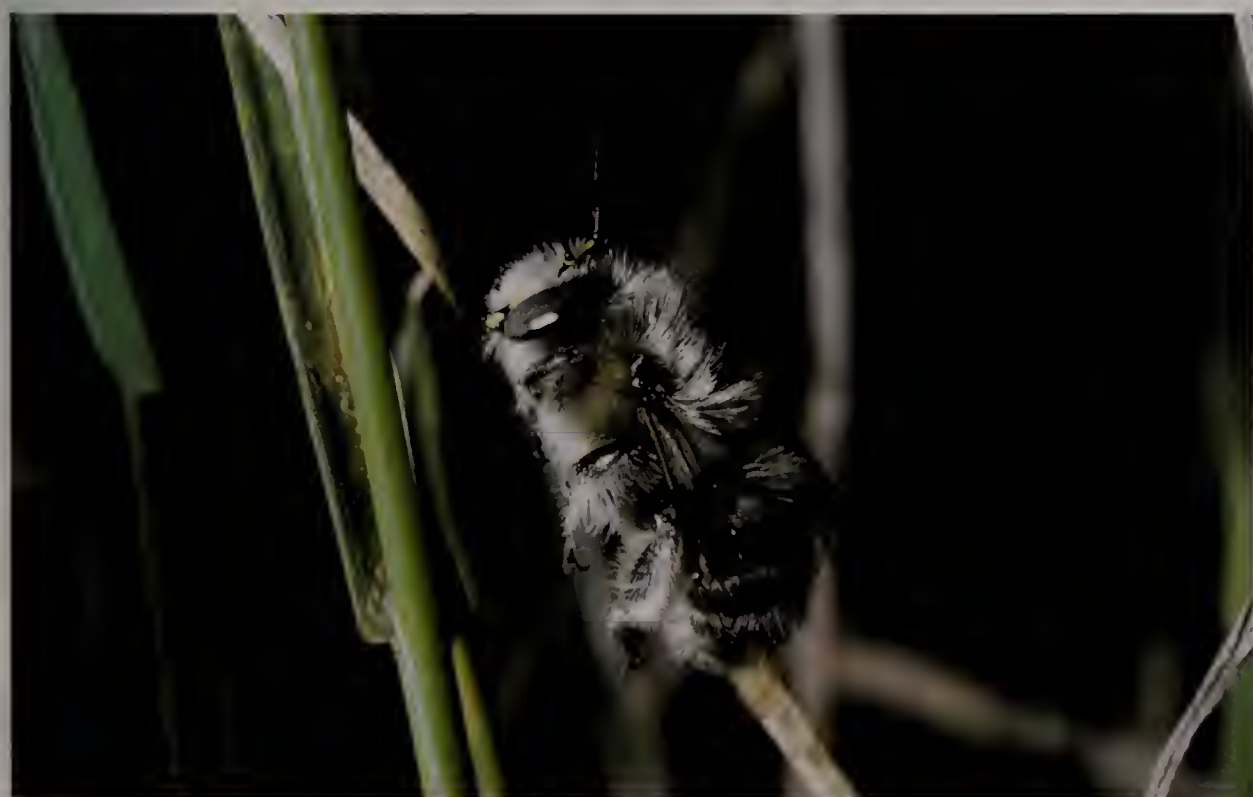


6. Bonte viltbij, *Epeoloides coecutiens* (Fabricius): een man in een prachtig slaapstandje, vastgebeten met de kaken aan een dorre stengel, Wageningen, Blauwe Kamer, 3 juli 2007. Foto: Dick Belgers

6. *Epeoloides coecutiens* (Fabricius): a sleeping male in a stunning position balancing with the mandibles on a dead plant stem.

7. (a) Wespbij, *Nomada* sp.: een slapende man die zich met zijn kaken heeft vastgebeten in een oude stengel van wilde liguster (*Ligustrum vulgare*) en de poten tegen zijn lijf heeft getrokken, Leiden, 8 april 2011. (b) Wespbij, *Nomada* sp.: een slapende man die zich met de kaken in een bladrand heeft vastgebeten. Ook hier liggen de poten tegen het lijf en zijn de antennen strak naar voren gericht. Leiden, 27 april 2010. (c) Wespbij *Nomada* sp.: een vrouwtje dat zich heeft vastgebeten en zich aan het poetsen is. Let op het verschil in de stand van de antennen en de poten. Leiden, 5 mei 2006. Foto's: Herman Berkhoudt

7. (a) *Nomada* sp.: a sleeping male that holds a dead stem of *Ligustrum vulgare* with his mandibles and has retracted the legs close to the body. (b) *Nomada* sp.: a sleeping male that hangs on the side of a leaf. The legs are hold close to the body and the antennas are pointed forwards. (c) *Nomada* sp.: a female that has gripped a plant and is grooming herself. Note the difference in the position of the legs and antennas.



8. Kattenkruidbij, *Anthophora quadrimaculata* (Panzer): een man met de kaken vastgebeten aan een plantenstengel en met loshangende pootjes, Simpelveld, 3 juli 1991. Foto: Pieter van Breugel

8. *Anthophora quadrimaculata* (Panzer): a male clinging on a plant stem with the legs hanging loosely downwards.



9. Zuidelijke langhoornbij, *Eucera nigrescens* Pérez: een groep van zo'n honderd mannen slapend in grasvegetatie, vijf meter verwijderd van schralere vegetatie waarin de nesten liggen, Fort Pannerden, Klompenwaard 28 april 2008. Foto: Margriet Louwen
9. *Eucera nigrescens* Pérez: group of around hundred males sleeping together in grassy vegetation, five meters away from more open vegetation where the nests are situated.



10. Gewone slobkousbij, *Macropis europaea* Warncke: drie mannetjes rustend op grote wederik (*Lysimachia vulgaris*), Flevoland, 28 juli 2007. Foto: Gerrit Koopman
10. *Macropis europaea* Warncke: three males resting on *Lysimachia vulgaris*.



11. Kattenstaartdikpoot, *Melitta nigricans* Alfken: detail van een bloem-
aar van de grote kattenstaart (*Lythrum salicaria*) waarop zich zo'n
zeventig tot tachtig mannetjes hadden verzameld. Wageningen,
Blauwe Kamer, 18 juli 2007. Foto: Dick Belgers
11. *Melitta nigricans* Alfken: detail of a flower head of *Lythrum salicaria*
that houses seventy to eighty males.



12. Gewone geurgroefbij, *Lasioglossum calceatum* (Scopoli): een groep
mannetjes slapend op een oude bloemprop van smalle weegbree
(*Plantago lanceolata*). Nijmegen, 22 augustus 2010. Foto: Hay Wijnhoven
12. *Lasioglossum calceatum* (Scopoli): a group of roosting males on an old
flower of *Plantago lanceolata*.



13. Lookmaskerbij, *Hylaeus punctulatus* Smith: een dozijn slapende mannetjes in bloeiende prei (*Allium porrum*). Wageningen, 3 juni 2007. Foto: Dick Belgers

13. *Hylaeus punctulatus* Smith; a dozen sleeping males in flowering leek (*Allium porrum*).



14. Pluimvoetbij, *Dasypoda hirtipes* Latreille, en kleine roetbij, *Panurgus calcaratus* (Scopoli): mannetjes rustend op en in een bloem van vertakte leeuwentand (*Leontodon autumnalis*), Appèlbergen, 2 augustus 2007. Foto: Anne Jan Loonstra

14. *Dasypoda hirtipes* Latreille and *Panurgus calcaratus* (Scopoli): males roosting on and in a flower of *Leontodon autumnalis*.

Op de begraafplaats aan de Daalseweg in Nijmegen werden slaapproepjes van enkele tot 16 mannetjes van de gewone geurgroefbij *Lasioglossum calceatum* (Scopoli) waargenomen tussen 22 augustus en 13 september 2010 (figuur 12, H. Wijnhoven schriftelijke mededeling).

Bij het terugvinden van de slaappleatsen spelen visuele en reuksignalen een rol. Over het gedrag van de dieren binnen slaapgezelschappen is nog weinig bekend. Wellicht wordt er meer dan alleen maar 'geslapen' tijdens deze aggregaties van bijen.

Waarnemingen van slaapgedrag in Nederland

In de Nederlandse literatuur kon ik tot op heden vier vermeldingen van slaapgedrag van bijen terugvinden. De eerste vermelding staat in Snellen van Vollenhoven (1858) die 'in augustus

op de duinen bij Den Haag des avonds gehele klompen mannetjes aan helmstengels' vond van de duinzijdebij, *Colletes fodiens* (Geoffroy). Ritsema (1879) verbetert deze waarneming van Snellen van Vollenhoven – *Colletes fodiens* moet de heizijdebij, *C. succinctus* (Linnaeus), zijn – en hij voegt toe dat het de Meerdervoortsche duinen waren.

Een foto van twee slapende mannetjes genomen op 30 juli bij de Beerze ten oosten van Oisterwijk staat in een artikel van Lief tinck (1957) over de gewone slobkousbij, *Macropis europaea* Warncke. Hij trof op de wijd uitstaande knoppen van de grote waterweegbree (*Alisma plantago-aquatica*) op een oppervlakte van drie á vier vierkante meter een twintigtal mannetjes van deze bijensoort.

Van der Zanden (1977) zag in de nazomer van 1975 elke namiddag tussen vijf en zes uur dat een groepje van acht á tien mannetjes van de gewone franjegroefbij, *Lasioglossum sexstrigatum* (Schenck), zich verzamelde in een opening in

het metselwerk van zijn huis in Eindhoven op ongeveer 30 cm boven de grond. En op 18 juli 1980 tijdens guur weer met regenlagen, trof dezelfde auteur op bloeiende margrietten (*Leucanthemum vulgare*) in enkele tuintjes in Bronkhorst bij elkaar honderden mannetjes van de wormkruidbij, *Colletes daviesanus* Smith, soms tot 25 exemplaren stijf tegen elkaar op één enkele bloem (Van der Zanden 1981).

Recente waarnemingen van slaapgedrag danken we aan oplettende fotografen, zoals de foto's in dit artikel laten zien. Naast foto's is verder onderzoek aan het slaapgedrag zeer welkom.

Dankwoord

Voor het beschikbaar stellen van foto's en informatie gaat mijn hartelijke dank uit naar Dick Belgers, Herman Berkhoudt, Pieter van Breugel, Anne Jan Loonstra, Gerrit Koopman, Susanne Kuijpers, Margriet Louwen, Zeeg Robbemond en Hay Wijnhoven. Voor hulp bij het zoeken naar foto's dank ik nogmaals Herman Berkhoudt.

Literatuur

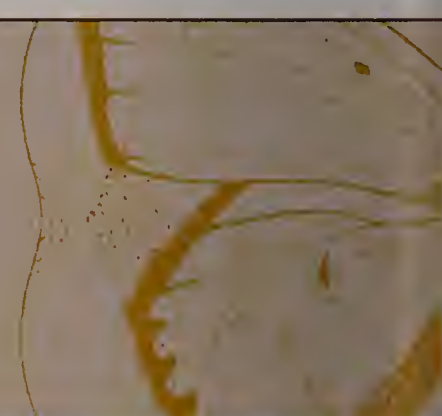
- Alves-dos-Santos I, Gaglianone MC, Naxara SRC & Engel MS 2009. Male sleeping aggregations of solitary oil-collecting bees in Brazil (Centridini, Tapinotaspidini, and Tetrapediini; Hymenoptera: Apidae). *Genetics and Molecular Research* 8: 515-524.
- Blösch M 2006. 'Schlafgewohnheiten' von Wildbienen und Grabwespen (Hym.: Apidae, Sphecidae). *Galathea* 22: 55-66.
- Eban-Rothschild AD & Bloch G 2008. Differences in the sleep architecture of forager and young honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Experimental Biology* 211: 2408-2416.
- Hausl-Hofstätter U 2004. Beobachtungen an einer Nachtruhegemeinschaft der Wollbiene *Anthidium septemspinosum* Lepeletier 1841 (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Linzer biologische Beiträge* 36: 801-822.
- Hussaini SA, Bogusch L, Landgraf T & Menzel R 2009. Sleep deprivation affects extinction but not acquisition memory in honeybees. *Learning & Memory* 16: 698-705.
- Kaiser W 1988. Busy bees need rest, too. Behavioural and electromyographical sleep signs in honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 163: 565-584.
- Kaiser W 1995. Rest at night in some solitary bees - a comparison with the sleep-like state of honey bees. *Apidologie* 26: 213-230.
- Klein BA, Olzowy KM, Klein A, Saunders KM & Seeley TD 2008. Caste-dependent sleep of worker honey bees. *Journal of Experimental Biology* 211: 3028-3040.
- Klein BA, Klein A, Wray MK, Mueller UG & Seeley TD 2010. Sleep deprivation impairs precision of waggle dance signaling in honey bees. *PNAS* 107 (52): 22705-22709.
- Klein BA & Seeley TD 2011. Work or sleep? Honeybee foragers opportunistically nap during the day when forage is not available. *Animal Behaviour* 82: 77-83.
- Lieftinck MA 1957. De slobkousbij en haar gewoonten. *De Levende Natuur* 60: 121-128.
- Linsley EG 1962. Sleeping aggregations of Aculeate Hymenoptera II. *Annals of the Entomological Society of America* 55: 148-164.
- Ritsema C 1879. Naamlijst der tot heden in Nederland waargenomen bijensoorten (Hymenoptera Anthophila). *Tijdschrift voor Entomologie* 22: 21-55.
- Sauer S, Kinkelin M, Herrmann E & Kaiser W, 2003. The dynamics of sleep-like behaviour in honey bees. *Journal of Comparative Physiology A* 189: 599-607.
- Snellen van Vollenhoven SC 1858. Naamlijst van Nederlandsche Vliesvleugelige Insekten (Hymenoptera): 221-283. In: J.A. Herklotz. *Bouwstoffen voor eene Fauna van Nederland II* (3). Brill.
- Starr CK & Vélez D 2009. A dense daytime aggregation of solitary bees (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in the Lesser Antilles. *Journal of Hymenoptera Research* 18: 175-177.
- Wcislo WT 2003. A male sleeping roost of a sweat bee, *Augochlorella neglectula* (Ckll.) (Hymenoptera: Halictidae), in Panamá. *Journal of the Kansas Entomological Society* 76: 55-59.
- Van der Zanden G 1977. Aantekeningen over Nederlandse Hymenoptera, Aculeata, VII. *Entomologische Berichten* 37: 17-20.
- Van der Zanden G 1981. Aantekeningen over Nederlandse Hymenoptera Aculeata, VIII. *Entomologische Berichten* 41: 129-131.

Summary

Sleep and sleeping aggregations of solitary bees (Apidae s.l.) in The Netherlands

One of the most intriguing moments during bee surveys are encounters with sleeping bees. Some species sleep alone, while others may aggregate. The location and carriage are discussed. A compilation of Dutch literature is given and this is illustrated by some recent picture records of sleeping bees.

Theo M.J. Peeters
Stichting Bargerveen
Toernooiveld 1
6500 GL Nijmegen
t.peeters@science.ru.nl



Kleurdimorfisme bij mannelijke pluimvoetbijen, *Dasypoda hirtipes* (Hymenoptera: Melittidae s.l.)

Herman van den Bijtel
André Aptroot

TREFWOORDEN

Haarkleur, populaties

Entomologische Berichten 72 (1-2): 91-93

In een ongestoord gebied op een voormalig militair vliegveld in de provincie Utrecht werd een opvallend kleurdimorfisme waargenomen bij mannelijke pluimvoetbijen, *Dasypoda hirtipes*. De beide vormen – grijsharige en bruinharige individuen – worden hier beschreven, waarbij het opvalt dat er geen intermediaire vormen voorkomen.

Introductie

De pluimvoetbij, *Dasypoda hirtipes* (Fabricius), is een algemene graafbij die in Nederland verspreid voorkomt in de duinen en op de binnenlandse zandgronden. De soort is in wezen solitair, maar vormt vaak grote nestaggregaties en fourageert vooral op gele composieten en bijvoorbeeld distels. De soort is goed herkenbaar, ook voor niet-specialisten. De vrouwtjes zijn van veraf te herkennen aan de lange beharing op de achterpoten, die vaak vol stuifmeel zitten. De nestopening, een hoopje zand met een schuine brede opening in de top, is ook nogal

karakteristiek. De mannetjes zitten vaak op bloemen vlakbij een nestaggregatie en patrouilleren langs deze bloemen, die ook door de vrouwtjes bezocht worden, en soms over de nestaggregatie.

De soort hoort tot de allereerst beschreven bijen en komt voor in vrijwel geheel Europa en aangrenzend Afrika en Azië. Er zijn diverse geografisch deels gescheiden ondersoorten beschreven, waarvan er tegenwoordig vier geaccepteerd worden (Michez 2002). In West-Europa komt alleen de typische ondersoort *hirtipes* voor.



1. Voormalige vliegbasis Soesterberg (provincie Utrecht); (a) nestaggregatie van pluimvoetbij op verlaten weg; (b) het landschap waarin zich de bestudeerde populatie bevond. Foto's André Aptroot

1. Former military airfield Soesterberg (province of Utrecht, The Netherlands); (a) *Dasypoda hirtipes* nests between bricks of abandoned road; (b) the general landscape where the studied population was located.



2. Mannetjes van de pluimvoetbij: (a en b) bruine kleurvorm en (c en d) grijze kleurvorm. Foto's: Herman van den Bijtel (a en c) en André Aptroot (b en d)

2. Males of *Dasygaster hirtipes*: (a and b) brown morph and (c and d) gray morph.

De pluimvoetbij is zo algemeen bekend dat er veel beschrijvingen en afbeeldingen van zijn, zowel in vakliteratuur als in populaire boeken en artikelen en op internet. Gewoonlijk worden de vrouwtjes en de mannetjes apart beschreven, waarbij de meeste aandacht uitgaat naar de vrouwtjes, die de opvallende oranjekleurige pluimvoeten hebben en het opvallende nestgedrag. De mannetjes komen er in de beschrijvingen gewoonlijk bekaaid af. Meestal wordt wel opgemerkt dat ze grijsig behaard zijn, in tegenstelling tot de bruine beharing bij de vrouwtjes.

Dimorfisme bij de mannetjes

Bij observaties van een paar grote, ongestoorde nestaggregaties van de pluimvoetbij tussen de bakstenen van een verlaten weg op de voormalige Vliegbasis Soesterberg (figuur 1), viel ons op dat er inderdaad veel geelgrijze mannetjes zijn, maar dat niet alle bruine exemplaren vrouwtjes zijn; er zijn ook mannetjes die dezelfde kleur bruine beharing hebben als de vrouwtjes. Tussenvormen of overgangen tussen de twee kleurvormen werden niet door ons waargenomen. Elk mannetje is ofwel duidelijk geelgrijs, ofwel donkerbruin behaard (figuur 2). Alleen de beharing van de poten is min of meer gelijk in beide kleurvormen, namelijk vrij donker bruin. Er lijkt geen sprake te zijn van een verschil tussen jong en oud of meer of minder afgevoegen of verschillende generaties. Op verschillende momenten in het jaar werden verse exemplaren van beide kleurvormen naast elkaar aangetroffen. Er is misschien ook enig verschil in gedrag: op gewoon biggenkruid (*Hypochaeris radicata*) vliegen zowel

donkere als lichte mannetjes, maar op muurpeper (*Sedum acre*) werden alleen lichte mannetjes waargenomen. Bestudering van enkele exemplaren met het binoculair bracht geen andere verschillen aan het licht dan de haarkleur. Vorm, sculptuur, bestippeling, beharing en zelfs de genitaliën zijn identiek.

Discussie

We kunnen niet anders concluderen dan dat er bij de populatie op voormalig vliegveld Soesterberg een kleurdimorfisme voorkomt bij de mannetjes van de pluimvoetbij. Bij andere populaties – zoals in enkele stuifzanden van Noord-Brabant – is dit niet het geval (eigen observaties op de Helvoirtse Heide en het stuifzand bij Rosmalen, twee gebieden met grote populaties). Voor zover wij hebben kunnen achterhalen is dit verschijnsel niet eerder gerapporteerd, ook niet in de buitenlandse literatuur. Wel komt het kleurdimorfisme wijder verspreid voor: op internet zijn vrij veel foto's toegankelijk met genoeg detail om de soort te herkennen, en deze omvatten beide kleurvormen. De indruk ontstaat wel dat de grijze vormen vooral of alleen in het laagland van Noordwest-Europa voorkomen, en de bruine vorm overal. Grijze vormen worden afgebeeld uit België, Duitsland, Engeland en Nederland (o.a. Balloërveld). Bruine vormen worden afgebeeld uit België, Duitsland (o.a. Hohe Dünen), Engeland, Frankrijk, Nederland (o.a. Mantingerzand), Rusland en Tsjechoë. Het zou misschien mogelijk zijn, wanneer het aandeel van de verschillende kleurvormen in meerdere populaties bekend is, door patroonanalyse op het spoor te komen van een verklaring.

Over de oorzaak van de kleurdimorfie valt alleen te speculeren. Mogelijk zijn de grijze vormen ontstaan als deficiënte vormen, bijvoorbeeld door een kleine genetische verandering waardoor de bruine kleurstof niet meer wordt gemaakt of niet in de haren wordt opgenomen. Een speculatie over het evolutionaire nut is al helemaal puur fictief. Kleurdimorfie komt wel

meer voor bij bijen, vooral bij hommels (Williams 2007), en is daar wel in verband gebracht met de hogere warmteabsorptie van donkere kleuren, die in relatief koude streken (hoger in de bergen of op hogere breedtegraden) voordelig is voor deze koudbloedige insecten.

Literatuur

Michez D 2002. Discussion morphologique et biogéographique sur le complexe sub-spécifique de *Dasypoda hirtipes*

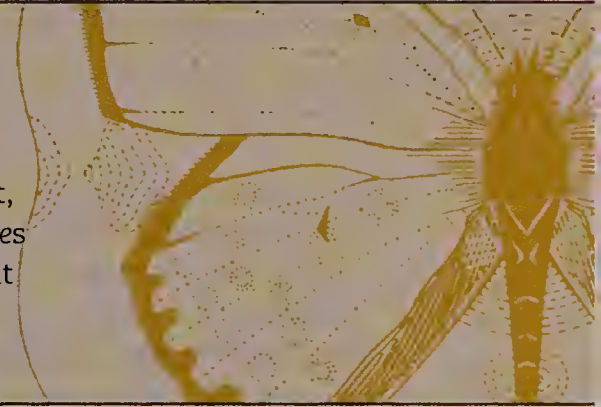
(Fabricius 1793) sensu Warncke (1973).
Notes fauniques de Gembloux 49: 35-45.
Williams PH 2007. The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible

significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. Biological Journal of the Linnean Society 92: 97-118.

Summary

Colour dimorphism in males of *Dasypoda hirtipes* (Hymenoptera: Melittidae s.l.)

In undisturbed populations on a former military airfield in the Dutch province of Utrecht, a marked dimorphism was observed in the colour of the males of the bee *Dasypoda hirtipes* (Fabricius). Fresh grey-haired and brown-haired individuals occur at the same moment at the same place, without any intermediates.



Herman van den Bijtel
Uilenkamp 22
3972 XS Driebergen-Rijsenburg

André Aptroot
Gerrit van der Veenstraat 107
3962 XK Soest
andreaptroot@gmail.com

Generalisten en specialisten op duifkruid: wie bestuift wanneer het beste?

Manja M. Kwak

TREFWOORDEN

Bestuiving, bloembezoek, *Dasypoda argentata*, *Scabiosa columbaria*

Entomologische Berichten 72 (1-2): 94-102

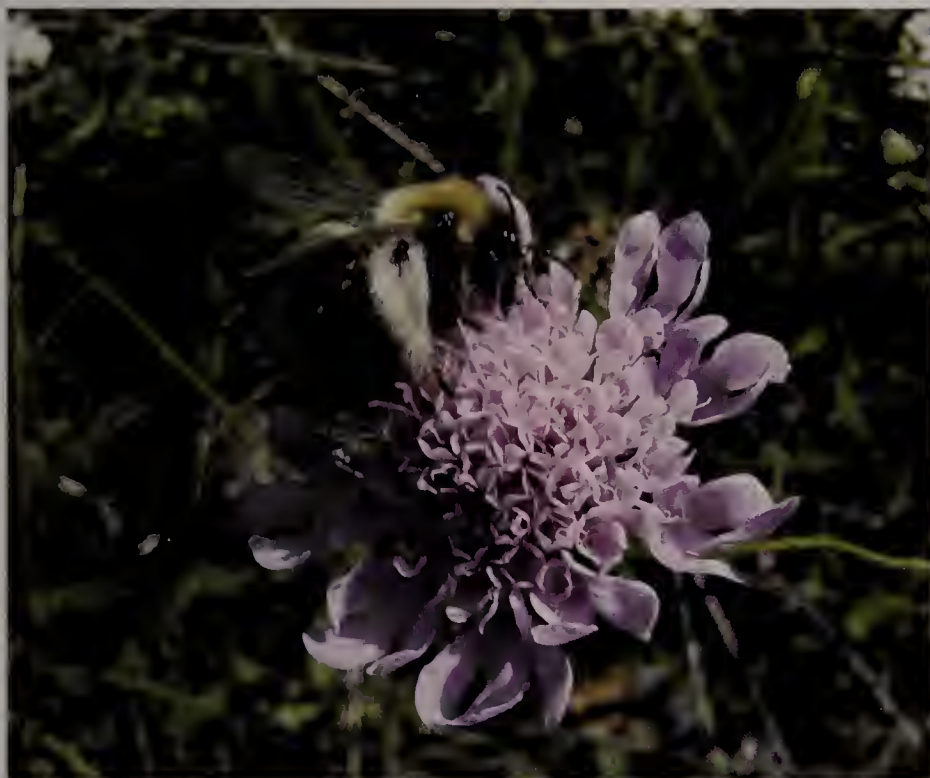
Veel plantensoorten worden door een aantal insectensoorten bezocht. Het gezamenlijke effect van alle bloembezoekers bepaalt de mate van bestuiving van een plantenpopulatie. Elke insectensoort heeft zijn eigen bestuivingsefficiëntie en daarmee een uniek effect op de bestuiving zowel kwalitatief (aantal gedeponeerde korrels met een bepaalde herkomst) als kwantitatief gezien. Specialisten beperken hun bezoeken tot een of enkele plantensoorten en daarom wordt gedacht dat zij vrij zuivere stuifmeelladingen bij zich hebben wat gunstig is voor bestuiving. Duifkruid biedt de mogelijkheid om het effect van verschillende soorten op bestuiving te onderzoeken. De plant is erg aantrekkelijk voor insectensoorten en de stuifmeelkorrels zijn direct na depositie op de stempels met een loep te tellen. Nederlandse en Franse populaties van duifkruid worden door een groot aantal insectensoorten bezocht en bestoven. De bestuivingsefficiëntie is geanalyseerd waarbij verschillende gedragskenmerken onderzocht zijn, zoals de grootte en zuiverheid van de stuifmeellading op het lichaam, de vliegafstanden tussen twee bloembezoeken en het aantal duifkruidkorrels gedeponerd per minuut. De (in Nederland niet inheemse) pluimvoetbij *Dasypoda argentata*, een specialist op duifkruid, scoort voor zowel de vrouwtjes als de mannetjes erg goed op deze kenmerken. De andere insectensoorten – de honingbij, zweefvliegen, hommels en vlinders – waren middelmatige tot slechte bestuivers. Vlinders vlogen als enige groep vrij lange afstanden tussen twee bloembezoeken, maar deponeerden slechts weinig stuifmeel op de stempels. Geen enkele soort bestoof tijdens het bezoek het bloemhoofdje in zijn geheel. Duifkruidbloemhoofdjes moeten meerdere malen bezocht worden om geheel bestoven te worden. Alle insectengroepen dragen bij aan de bestuiving van een populatie planten maar de ene soort per bezoek meer dan de andere. Het bleek dat de verschillen tussen de gegevens verzameld 's morgens en 's middags groot waren. Om tot een goede vergelijking te komen is het belangrijk op hetzelfde moment van de dag voor alle insectengroepen gegevens te verzamelen.

Inleiding

Wanneer je door het veld loopt, zie je allerlei insecten op bloemen. Dat die insecten voor stuifmeel en/of nectar komen weten de meeste mensen wel, maar hebben die insecten ook een verschillend effect op de bestuiving en daarmee de zaadzetting van een plant? Maakt het voor de bestuiving van de plant wat uit of die bezocht wordt door een bij of door een zweefvlieg?

De relaties tussen planten en hun bestuivers laten mooie voorbeelden van co-evolutie zien (Anstett *et al.* 1997). Het merendeel van de zaadplanten wordt echter niet bestoven door één soort dier, maar door vele soorten, meestal insecten die tot verschillende groepen behoren (Waser *et al.* 1996, Memmott 1999, Larsson 2005).

De samenstelling van bezoekers vertoont variatie tussen jaren, seizoenen, van uur tot uur, binnen en tussen populaties (Ramsey 1995, Herrera 1990, 1995, 1996, Fishbein & Venable 1996). Elke bezoeker hoeft nog geen bestuiver te zijn. De ene bezoeker is wat zijn bestuivingsefficiëntie betreft (aantal stuifmeelkorrels per tijdseenheid afgezet op de stempel) veel beter dan de andere en bovendien kan een bezoeker ook soortvreemd stuifmeel op de stempels deponeren. Kwantitatieve aspecten van bestuiving (aantal soorten bezoekers, aantal bezoeken) worden vaker onderzocht dan kwalitatieve aspecten zoals de zuiverheid van de gedeponeerde stuifmeellading, de herkomst van het soorteigen stuifmeel (stuifmeel leidend tot zelf- of kruisbestuiving). Als bestuiver is het cruciaal dat het insect zowel de helmhokken als de stempels aanraakt. Bezoekers



1. De pluimvoetbij *Dasygaster argentata* is een gespecialiseerde bloembezoeker van duifkruid, hier een vrouwtje. Foto: Joop Smittenberg
1. *Dasygaster argentata* is a specialized flower visitor of *Scabiosa columbaria*.

verschillen in vele aspecten zoals in lichaamsgrootte, aantal, activiteitsperiode, bezochte aantal bloemen per minuut, vliegafstanden tussen twee bezoeken, duur van het bezoek, de grootte en samenstelling van de stuifmeellading. Al deze factoren zijn van invloed op de kwaliteit van de bestuiving (Waser 1982, Herrera 1987, 1989, Waser & Price 1990, Kwak & Velterop 1997). Verschillende soorten bezoekers kunnen een verschillend effect hebben op de mannelijke of vrouwelijke kant van de voortplanting van planten (Stanton et al. 1991). Stuifmeelverzamelende bijen zijn goed in stuifmeel verwijderen uit de bloem (Strickler 1979, Cane & Payne 1988, Larsson 2005), maar soms slecht in het deponeren van stuifmeel op de stempel, wat vanuit de plant te beschouwen is als verspilling (Wilson & Thomson 1991). Insecten die goed zijn in stuifmeel verzamelen kunnen een sterke voorkeur vertonen voor bloemen die stuifmeel aanbieden en zelfs bloemen met stempels vermijden (Thomson & Goodell 2001).

Bijensoorten die gespecialiseerd zijn op één of enkele voedselplanten worden mono- of oligolectisch genoemd. Deze specialisatie betreft bijna altijd het verzamelen van stuifmeel door vrouwtjes en zelden van nectar (Wcislo & Cane 1996). Ook werkers van hommels en de honingbij kunnen zich specialiseren op bepaalde voedselplanten, maar de soort is generalistisch. Van specialisten verwacht men dat ze zuivere stuifmeelladingen dragen (zie Blionis & Vokou 2001) met als gevolg dat ze soortzuivere ladingen stuifmeel op de stempels afzetten. Cruden (1972) heeft onderzocht welk stuifmeel er tussen de haren die het stuifmeel vasthouden (scopae) van oligolectische bijen zat en vond juist veel soortvreemd stuifmeel. Zijn verklaring was dat er een stuifmeeltekort was, mogelijk als gevolg van klimatologische omstandigheden. Dergelijke specialisten kunnen ook andere plantensoorten bezoeken op zoek naar nectar (Hoffmann 2005).

Over de bestuivingefficiëntie van oligo- en monolectische bijen (specialisten) in vergelijking met die van generalisten op dezelfde plantensoort is weinig bekend. Verschillende auteurs vinden dat de specialist de beste bestuiver van de bestudeerde plantensoort is, maar deze specialist is niet altijd de meest talrijke bezoeker, waardoor hij toch niet het meest belangrijk is voor de bestuiving van de plantensoort (Cane & Payne 1988, Ashman & Stanton 1991, Larsson 2005). Zo is de zaadzetting in

Claytonia virginica na een bezoek van een specialistische zandbij (*Andrena erigeniae* Robertson) of van een generalistische wolzwever (*Bombylius major* Linnaeus) even groot (Motten et al. 1981).

De bloemhoofdjes van duifkruid (*Scabiosa columbaria*) worden bezocht door vele insectensoorten (tot nu toe 58 geteld), behorende tot verschillende ordes (Hymenoptera, Diptera en Lepidoptera) (Kwak & Velterop 1997) waaronder een specialistische bijensoort: de pluimvoetbij *Dasygaster argentata* Panzer (figuur 1). De plant is aantrekkelijk voor bestuivingsonderzoek door zijn grote aantrekkingskracht op insecten en door het feit dat de stuifmeelkorrels zo groot zijn dat ze met een loep in het veld op de stempels te tellen zijn. In dit artikel wordt de vraag behandeld hoe generalistische en specialistische insecten verschillen in de bestuiving van duifkruid. Deze vraag paste in het onderzoek naar de factoren die van invloed zijn op het voortbestaan van kleine populaties van bedreigde plantensoorten.

Duifkruid

Duifkruid, *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae), is een overblijvende soort, die voorkomt op droge, grazige plaatsen op kalkhoudende grond, bloeiend van juli tot eind september. De blauw-paarse bloemen (3 mm lang) vormen een halfmond bloemhoofdje (diameter 1-3,5 cm), met ongeveer 30-100 bloemen per hoofdje. Per plant worden 10-200 bloemhoofdjes geproduceerd. De bloei begint met 2-6 bloeiende bloemen; elke dag komen meer bloemen in bloei. De bloemen zijn protandrisch dat wil zeggen dat eerst de meeldraden rijp zijn en daarna de stempels. Wanneer alle bloemen van een hoofdje mannelijk zijn geweest gaat de vrouwelijke fase voor alle bloemen tegelijk in, zeven tot negen dagen na het begin van de bloei; de stempels steken dan buiten de bloemen uit. De meeste bloemen hebben dus een tussenfase waarin ze geslachtsloos zijn, een weinig voorkomend verschijnsel in het plantenrijk. In deze tussenfase bevatten de bloemen wel nectar, net als in de mannelijke en vrouwelijke fase. Deze tussenfase voorkomt voor een belangrijk deel zelfbestuiving.

Onderzochte populaties

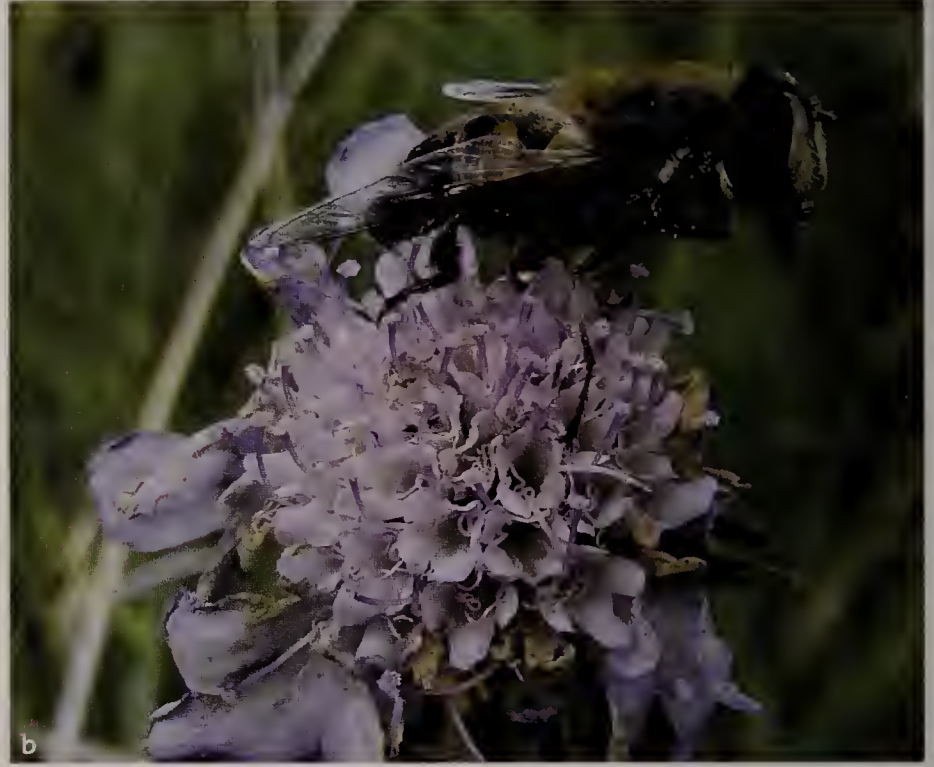
In Nederland is duifkruid een rode lijst soort ('bedreigd'), meestal voorkomend in kleine (minder dan 50 planten) populaties en enkele grotere (Ouborg 1993). De onderzochte Nederlandse populaties liggen in wegbermen of in natuureservaten in het zuiden van Nederland: Wrakelberg, Kruisberg en Wijlre. In twee proeftuinen met populaties, Haren en Assen, zijn ook waarnemingen verricht.

In Frankrijk komt duifkruid in grote populaties voor in verlaten akkers en bermen. In de Franse Alpen zijn waarnemingen verricht in vier populaties in het dal van de Arc: Modane, Bramans grot, Bramans plateau en Bramans electriciteitshuisje (departement Savoie). In het noorden van Frankrijk werden twee populaties bemonsterd, gelegen in een kalkgrasland en langs een verlaten spoorbaan (in de buurt van Colombey-les-Belles, departement Meurthe-et-Moselle).

Bloembezoekers

Gedrag van bloembezoekers op duifkruid

Van de meest talrijke insecten die duifkruid bezoeken (Syrphidae, Hymenoptera en Lepidoptera – zie figuur 2) werden gedragskenmerken genoteerd. Gegevens van elke insectensoort werden binnen twee uur en op dezelfde dag verzameld omdat gegevens verzameld op uiteenlopende momenten, de verschillen tussen soorten zouden kunnen verhullen.



2. Bloembezoekers op duifkruid (*Scabiosa columbaria*). (a) Een vrouwtje pluimvoetbij, *Dasypoda argentata*, met wit duifkruidstuifmeel tussen de lange haren aan de achterpoten en de vleugels uitgespreid tijdens het stuifmeel verzamelen. (b) Een blinde bij, *Eristalis tenax*, op een vrouwelijk bloemhoofdje terwijl ze zich aan het poetsen is. Duifkruidstuifmeel is te zien op de poten. (c) Een distelvlinder, *Vanessa cardui* (Linnaeus), op een bloemhoofdje. Foto's: Joop Smittenberg

2. Insect visitors on small scabious (*Scabiosa columbaria*). (a) A female of *Dasypoda argentata* with white-coloured pollen between the hairs of the hind legs; the wings are spread during pollen collection. (b) The syrphid *Eristalis tenax*, sitting on a female flowerhead and cleaning head and legs. Pollen grains of *Scabiosa* are visible on the legs and eyes. (c) The butterfly, *Vanessa cardui*, on a female flowerhead.

Van de bloembezoekers werden de volgende gedragingen onderzocht: de grootte en de zuiverheid van de stuifmeellading op het lijf, de voorkeur voor de bloeifase van het bloemhoofdje, de vliegafstanden tussen twee bezoeken, de verblijftijd op een bloemhoofdje en de hoeveelheid stuifmeel gedeponerd per bloembezoek.

Grootte en zuiverheid van de stuifmeellading op het lijf

Een bestuiver draagt stuifmeel over dat eerst op zijn lijf zat; zonder die stuifmeellading is een insect wel een bezoeker maar geen bestuiver. De samenstelling van de lading geeft weer welke plantensoorten een insect bezocht heeft over een langere periode dan directe waarnemingen. Wanneer een insect verschillende plantensoorten bezoekt zal de lading op het lijf verschillende soorten stuifmeel bevatten die weer op verschillende stempels kunnen worden afgezet. Soortvreemd stuifmeel kan een nadelig effect hebben op de zaadzetting. In ieder geval neemt soortvreemd stuifmeel plaats in op de stempel.

Van verschillende insectensoorten (meestal tien individuen per soort per populatie) werd de stuifmeellading op de buikzijde verzameld door dit gebied met een sterk plakkende gel schoon te strijken, van deze gel een preparaat te maken door

de gel te smelten (Beattie 1972) en vervolgens het aantal en de soort stuifmeelkorrels te bepalen. Het opnieuw bemonsteren van hetzelfde individu werd voorkomen door de bemonsterde insecten een korte periode in een kooi te bewaren. Het totaal aantal stuifmeelkorrels en het aantal duifkruidkorrels werd geteld.

Vlinders hadden maar weinig stuifmeel bij zich, 19-72 korrels totaal en maar 4-24 duifkruidkorrels (gegevens uit Nederland en Frankrijk gecombineerd). De zweefvlieg blinde bij, *Eristalis tenax* (Linnaeus), en hommels hadden ladingen die ongeveer even groot waren: 940-1280 korrels voor de blinde bij en 780-1760 korrels bij hommels. Werksters van honingbijen, *Apis mellifera* Linnaeus, hadden iets minder korrels bij zich: 470-870. Kijken we naar het aandeel duifkruidstuifmeel dan scoren hommels slecht, 4-96 korrels. Zweefvliegen dragen 150-410 en honingbijen 260-860 duifkruidkorrels bij zich. Vrouwtjes pluimvoetbijen hebben de grootste ladingen, enkele duizenden duifkruidkorrels, maar soms toch ook wat bijmenging van andere soorten stuifmeel: 0-16 % bij de vrouwtjes en 33-49 % bij de mannetjes pluimvoetbij.

Gerangschikt volgens een toenemend aantal duifkruidstuifmeelkorrels op het lijf is de volgorde: vlinders, hommels, blinde bij, honingbij en pluimvoetbij.

Voorkeur voor de bloeifase van het bloemhoofdje

Een sterke voorkeur voor of de vrouwelijke of de mannelijke bloeifase kan resulteren in een geringe stuifmeeldepositie op de stempels en een verlies aan stuifmeel. De voorkeur voor een bepaalde bloeifase is gemeten voor zweefvliegen en bijen in plots met een bekende samenstelling aan mannelijke en vrouwelijke bloemhoofdjes (70-90% van de bloemhoofdjes verkeren in de mannelijke fase). Het totale aantal bloemhoofdjes per plot bedroeg 150 (populatie Assen) en 250-350 (populatie Bramans plateau). Waarnemingen werden 's morgens (11.00-12.00 u) en 's middags verricht (15.30-16.30 u). In totaal zijn voor dit onderzoekje 1532 bezoeken waargenomen in Nederland en 1691 in de Franse populatie.

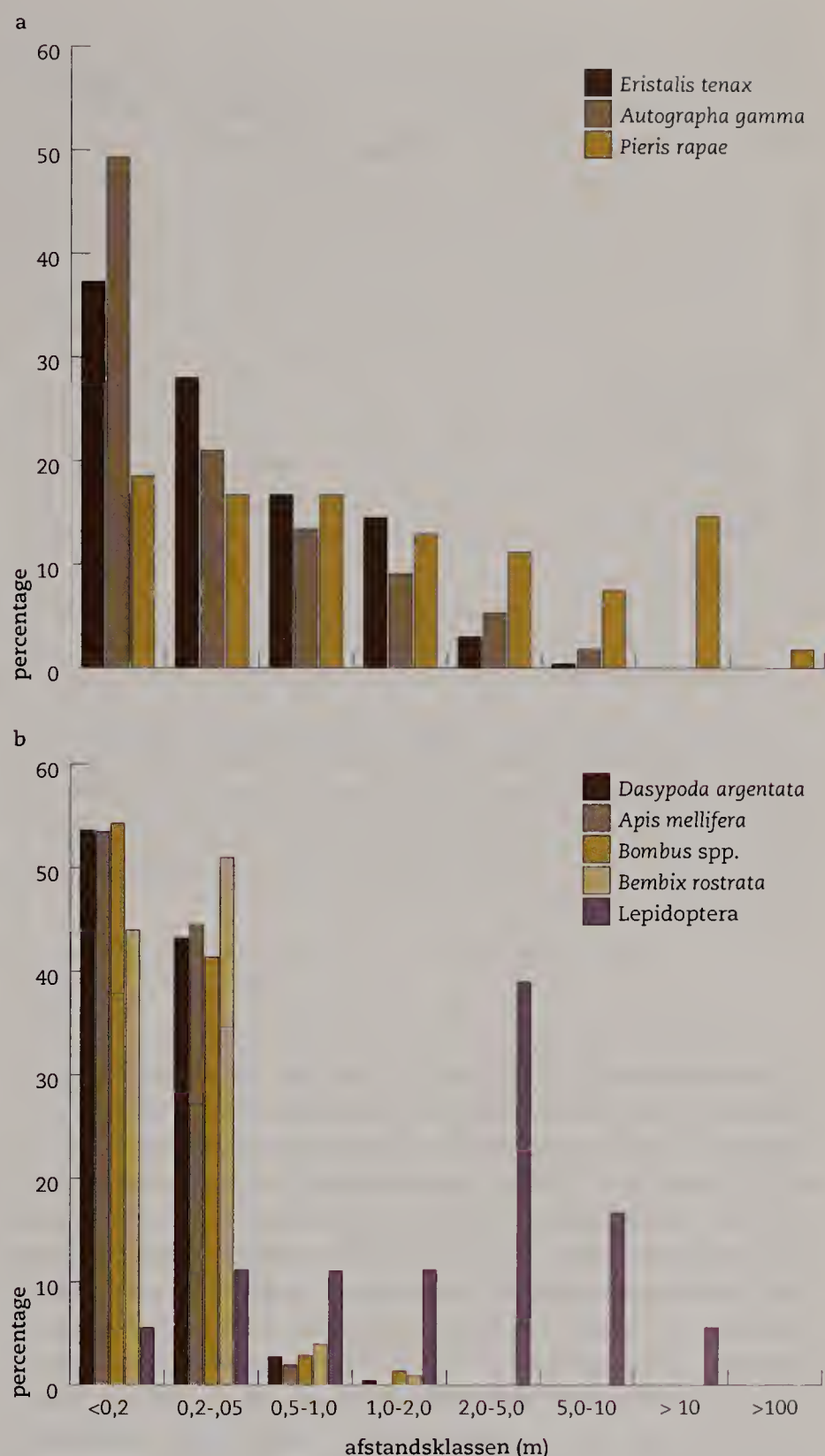
De snorzweefvlieg, *Episyrphus balteatus* (De Geer), heeft een grote voorkeur voor mannelijke hoofdjes, en eet daar stuifmeel uit de helmhokken. Vrouwelijke hoofdjes werden slechts kort aangeraakt zonder dat deze zweefvlieg landde. Waarschijnlijk wordt met dit gedrag de bloeifase vastgesteld. De blinde bij en de kleine bijvlieg, *Eristalis arbustorum* (Linnaeus), hadden een duidelijke voorkeur voor vrouwelijke hoofdjes zowel 's morgens als 's middags (gegevens van 3 september 1999; binomiale verdeling met respectievelijk $Z=3,07$, $P<0,001$ en $Z=2,02$, $P<0,05$). Hommels en vlinders bezochten de bloemhoofdjes zonder voorkeur voor een bloeifase.

De vrouwtjes van de pluimvoetbij hadden zowel 's morgens als 's middags geen voorkeur voor een bepaalde bloeifase. Honingbijen vertoonden wel een voorkeur 's middags voor mannelijke hoofdjes ($Z<3,7$, $P<0,0001$) maar 's morgens juist niet. Deze voorkeur voor mannelijke hoofdjes wordt ook weerspiegeld in het percentage werksters met korfjes gevuld met duifkruidstuifmeel: 's morgens slechts 6% ($n=18$), 's middags 39% ($n=23$). Bloembezoekende insecten op duifkruid verschillen sterk in hun voorkeur voor de bloeifase van een bloemhoofdje. Geen enkele soort vliegt uitsluitend op mannelijke of vrouwelijke bloemhoofdjes.

Vliegafstanden tussen twee bezoeken

Vliegafstanden tussen twee bezoeken zijn gebruikt om de afstanden waarover stuifmeel getransporteerd wordt te schatten. Een grote vliegafstand tussen twee bezoeken betekent dat het stuifmeel van verder weg kan komen en dus een andere genetische samenstelling kan hebben, een kwalitatief aspect van bestuiving. Vliegafstanden geven wel een onderschatting van de afstanden waarover stuifmeel getransporteerd wordt doordat per bezoek lang niet al het stuifmeel van de voorgaande bloemen afgezet wordt (pollen carry-over genoemd). Waarnemingen begonnen altijd in dezelfde vierkante meter.

Vliegafstanden tussen twee bloembezoeken verschilden aanmerkelijk tussen insecten (figuur 3). In de populatie Wrakelberg vlogen de blinde bij en de gammauil, *Autographa gamma* (Linnaeus), korte afstanden: meer dan 90% van de gemeten afstanden was korter dan 2 m. Afstanden langer dan 10 m werden voor deze soorten niet waargenomen. Dat was wel het geval voor het klein koolwitje, *Pieris rapae* (Linnaeus), want daar was 15% van de gemeten afstanden langer dan 10 m en soms zelfs meer dan 100 m (figuur 3a). In de Franse populaties waren bijna alle afstanden gevlogen door Hymenoptera korter dan 1 m. Ook hier vlogen vlinders grotere afstanden: 61,3% van de door vlinders gevlogen afstanden was langer dan 2 m (figuur 3b). Gegevens uit Nederland en Frankrijk samen geven de volgende volgorde in toenemende vliegafstand tussen twee bloembezoeken: bijen (Hymenoptera), zweefvliegen (Syrphidae) en vlinders (Lepidoptera).

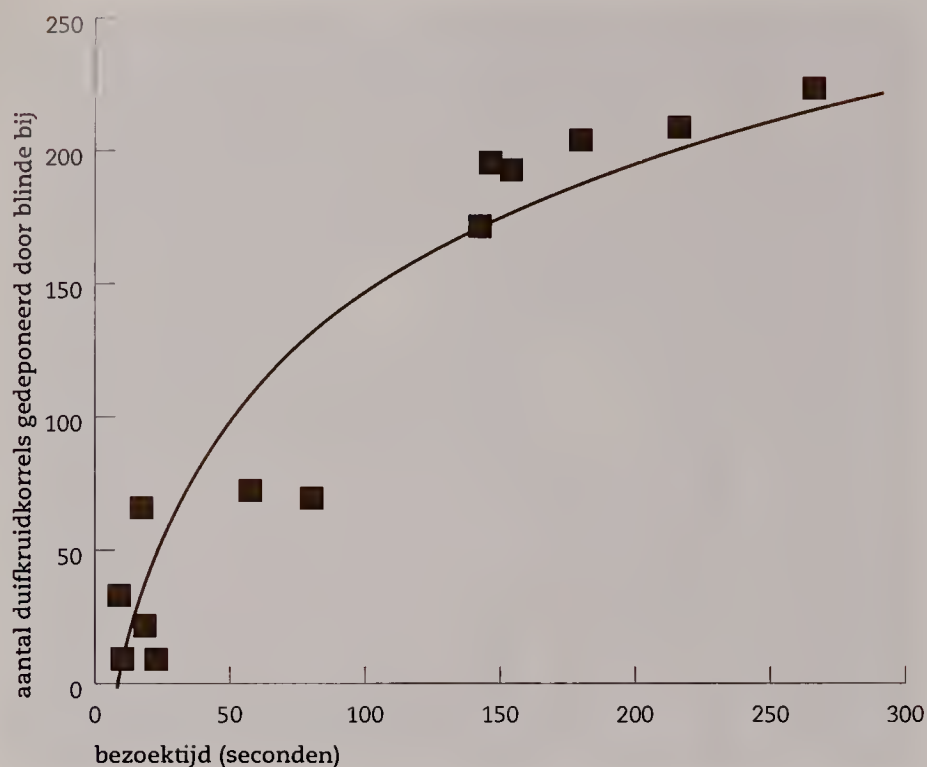


3. Vliegafstanden tussen twee opeenvolgende bezoeken aan duifkruid (*Scabiosa columbaria*). (a) In de Nederlandse populatie Wrakelberg op 9 augustus 1994; blinde bij (*Eristalis tenax*, $n=699$), gammauil (*Autographa gamma*, $n=184$), klein koolwitje (*Pieris rapae*, $n=182$). (b) In de Franse populatie Bramans grot op 4 augustus 1995; pluimvoetbij vrouwtje (*Dasypoda argentata* $n=220$), honingbij (*Apis mellifera* $n=200$), hommels (*Bombus spec.* $n=70$), harkwesp (*Bembix rostrata* $n=100$), vlinders (Lepidoptera $n=18$).

3. Flight distances of insects between two successive flower visits to *Scabiosa columbaria*. (a) In the Dutch population Wrakelberg on the 9th of August 1994; *Eristalis tenax* $n=699$, *Autographa gamma* $n=184$, *Pieris rapae* $n=182$. (b) In the French population Bramans cave on the 4th of August 1995; *Dasypoda argentata* female $n=220$, *Apis mellifera* $n=200$, *Bombus spec.* $n=70$, *Bembix rostrata* $n=100$, Lepidoptera $n=18$.

Verblijftijd en stuifmeeldepositie

De verblijftijd op een bloemhoofdje is een maat voor het kwalitatieve aspect van bestuiving. Een langdurend verblijf op een mannelijk hoofdje kan leiden tot een grote opname van stuifmeelkorrels en een langdurig verblijf op een vrouwelijk hoofdje tot een grote stuifmeeldepositie. Dit proces heeft grenzen omdat op een gegeven moment al het rijpe stuifmeel in de helmhokken op is of doordat al het stuifmeel op de stempels gedeponeerd is. Stuifmeeldepositie is gemeten door insecten foeragerend in een populatie duifkruid, maagdelijke,



4. Stuijmeeldepositie en de verblijftijd van de blinde bij, *Eristalis tenax*, op maagdelijke duifkruidhoofdjes in een Nederlandse situatie (Haren, 11 oktober 1991; lijn geeft een logcurve aan, $R^2=0.94$, $P<0.05$).

4. Relation between pollen deposition and residence time for *Eristalis tenax* foraging for nectar on virgin female flower heads in a Dutch population of *Scabiosa columbaria* (Haren, 11th of October 1991; line is a fitted log curve, $R^2=0.94$, $P<0.05$).

vrouwelijke hoofdjes aan te bieden en de totale duur van het bezoek te meten in seconden en het aantal gedeponeerde duifkruidkorrels per stempel te tellen. Bij maagdelijke, vrouwelijke bloemhoofdjes zijn de stempels rijp maar bevatten nog geen duifkruidstuijmeel en, in vergelijking met open bezochte hoofdjes, meer nectar. De hoofdjes zijn omhuld tot het moment dat ze de insecten aangeboden worden. Nadat het insect het hoofdje had verlaten werd hij gevangen en tijdelijk in een kooi bewaard om te voorkomen dat het insect direct weer bemonsterd werd. Het aantal afgezette stuijmeelkorrels per stempel is geteld met behulp van een loep (20x, afmeting van de korrels van duifkruid is 50-70 μm , G. Romeijn persoonlijke mededeling) en het aantal korrels afgezet per seconde is berekend.

Niet alleen het bezoek op zich maar juist de duur van het bezoek speelt een rol. Je kunt een goede bestuiver zijn door of lang te bezoeken en heel veel af te zetten of juist kort te bezoeken

en tijdens dit korte bezoek toch een aardige hoeveelheid stuijmeel af te zetten. Voor de blinde bij is de duur van het bezoek, de verblijftijd, tegen de duifkruidkorreldepositie uitgezet (figuur 4). Wanneer een insect tijdens een kort bezoek zijn hele stuijmeellading deponeert dan zal een langer verblijf niet resulteren in een grotere depositie. Er zit dus een grens aan dit proces maar een insect moet een behoorlijke tijd op een bloemhoofdje verblijven om deze grens te bereiken. Een blinde bij heeft een duifkruidlading van 140-475 korrels bij zich. Volgens figuur 4 heeft de blinde bij de gehele lading van 140 duifkruidkorrels in ongeveer 90 seconden afgezet.

De ene insectensoort zet meer duifkruidstuijmeel af per bezoek dan een andere. In Nederland was de depositie per bezoek door vlinders gering (gemiddeld 9-10 korrels per bezoek) maar zweefvliegen, hommels en honingbijen deponeerden enkele tientallen korrels per bezoek. 's Middags was het aantal gedeponeerde korrels per bezoek groter dan 's morgens.

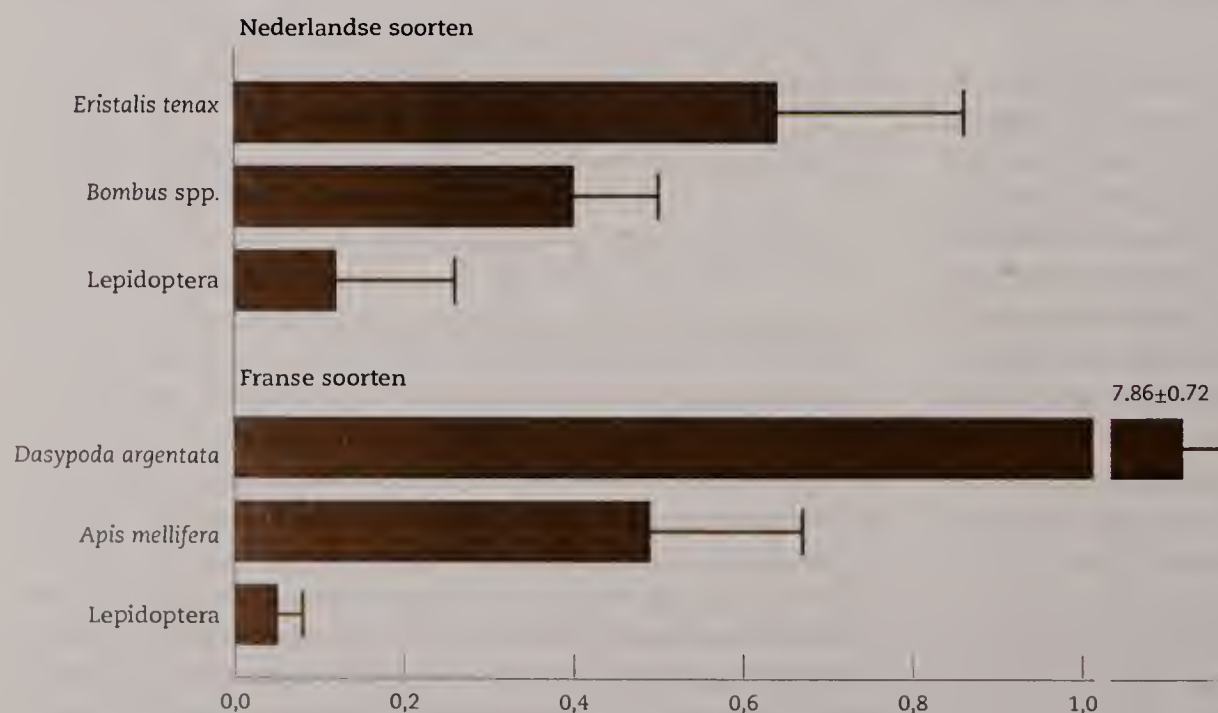
Wanneer de duur van het bezoek verrekend wordt dan neemt voor Nederlandse soorten de depositie per stempel per seconde toe in de volgorde: kleine vlieg, vlinders, hommels en zweefvlieg (= blinde bij) (figuur 5). 's Middags worden per bezoek meer korrels afgezet maar 's morgens worden er weer meer korrels per seconde afgezet (figuur 6).

In Franse populaties is het totale aantal gedeponeerde duifkruidkorrels per bezoek bij vrouwtjes pluimvoetbij 's morgens laag (18 korrels) vergeleken met de mannetjes pluimvoetbij (89 korrels) en honingbij (87 korrels). 's Middags was het aantal gedeponeerde korrels per bezoek van pluimvoetbij vrouwtjes groter, ruim 50 duifkruidkorrels.

Omgerekend naar depositie per stempel per seconde is het beeld anders: vrouwtjes pluimvoetbij zetten 7,9 korrels per seconde af, mannetjes pluimvoet 2,8 en honingbijen slechts 0,5 korrels per stempel per seconde. Vlinders zijn nog minder goede bestuivers: 0.05 korrels per stempel per seconde (figuur 5).

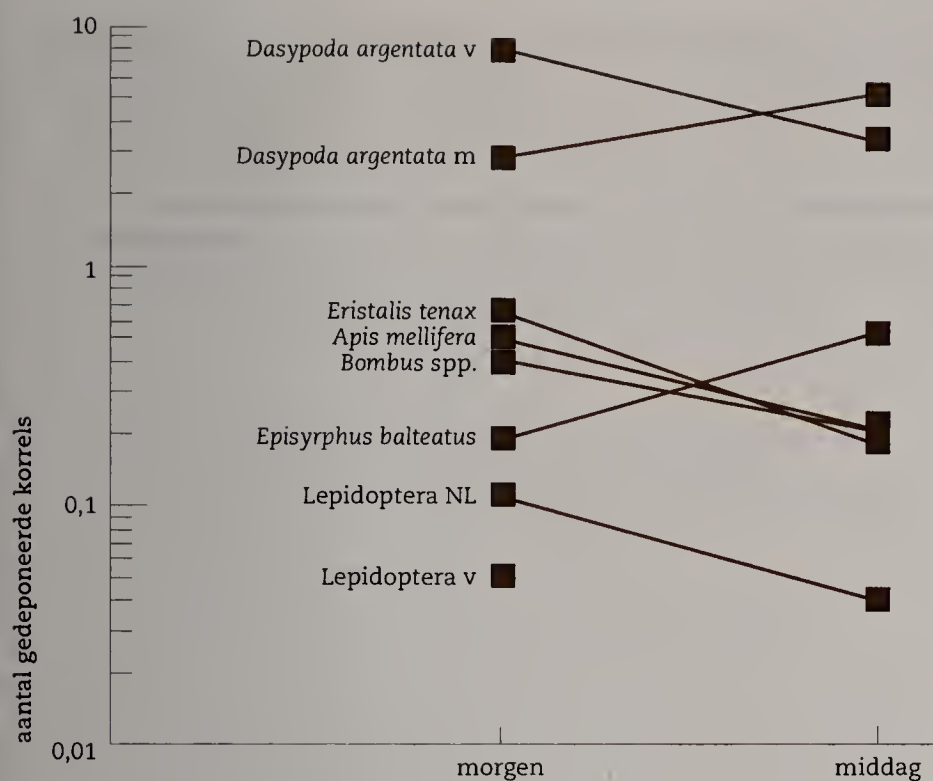
Ook in Franse populaties was de depositie per stempel per seconde 's morgens hoger dan 's middags behalve voor mannetjes pluimvoetbij (figuur 6). De volgorde in toename van aantal korrels per stempel per seconde gedeponeerd in Franse populaties is: vlinders, honingbij, pluimvoetbij.

Stuijmeeldepositie van kleine vliegen, waarschijnlijk *Siphona geniculata* (De Geer), werd gemeten in kooien met daarin 20 vliegen en één mannelijk en zes maagdelijke vrouwelijke hoofdjes. De vliegjes kregen drie uur de tijd om de bloemhoofdjes te bezoeken. Als vergelijk diende de stuijmeeldepositie van vijf blinde bijen in een zelfde soort kooi met evenveel hoofdjes.



5. Aantal duifkruidstuijmeelkorrels per stempel per seconde bezoek (gemiddelde \pm SE) afgezet in de morgen door de belangrijkste bezoekers in Nederland en Frankrijk.

5. Number of *Scabiosa* pollen grains per stigma per second of vistration in the morning by the most frequently visiting insect species in The Netherlands and France.



6. Stuifmeeldepositie per stempel per seconde op maagdelijke bloemhoofdjes van duifkruid, gemeten zowel 's morgens als 's middags in Nederlandse en Franse populaties. v = vrouwtje, m = mannetje, NL = Nederland, F = Frankrijk.

6. Pollen deposition by various insect species in The Netherlands and France given as grains per stigma per second on virgin female heads of *Scabiosa columbaria* during the morning and afternoon. v = female, m = male, NL = The Netherlands, F = France.

De gemiddelde depositie per hoofdje in kooien met kleine vliegen was laag vergeleken met de depositie door zweefvliegen in kooien, respectievelijk $15,0 \pm 3,1$ en $725,1 \pm 202,0$ duifkruidkorrels (getallen zijn gemiddeldes \pm SE). Wanneer hierbij ook het aantal individuen wordt betrokken dan zijn kleine vliegen aanzienlijk slechtere bestuivers dan blinde bijen: een kleine vlieg deponeerde 0,75 korrels en een blinde bij 145,0 korrels per hoofdje. De depositie van één blinde bij komt overeen met die van 200 kleine vliegen.

Discussie

De grote aantrekkelijkheid voor insecten en het gemak waarmee stuifmeel in het veld op de stempels geteld kan worden maken duifkruid een ideale plant voor onderzoek naar wat elke insectensoort, generalist en specialist, bijdraagt aan de kwalitatieve en kwantitatieve aspecten van bestuiving.

De tijd op de dag waarop waarnemingen zijn verricht is een belangrijke factor. Wanneer gegevens niet op hetzelfde moment verzameld zijn kan dit de mogelijke verschillen tussen insecten verhullen (zie ook Aizen 2001, Kandori 2002). Voor de pluimvoetbij geldt dat vrouwtjes 's morgens vooral uit waren op stuifmeel en 's middags op nectar. Bij stuifmeel verzamelen verblijven de vrouwtjes veel korter op een hoofdje dan bij nectar verzamelen, hetgeen de stuifmeeldepositie doet verschillen. Vijf insectensoorten deponerden meer stuifmeel 's morgens dan 's middags en voor twee soorten (pluimvoet mannetje en de snorzweefvlieg) was dit omgekeerd (tabel 1, figuur 6). Bij komkommer en watermeloen is gevonden dat 's morgens insecten erg verschillen in stuifmeeldepositie, maar 's middags was dit verschil er niet (Stanghellini et al. 2002).

Stuifmeeldepositie per stempel per seconde is een maat die goed aangeeft hoe groot de bijdrage aan bestuiving van een bepaalde insectensoort is waardoor onderling vergelijken mogelijk is. Figuur 6 laat de verschillen tussen de waardes verzameld 's morgens en 's middags zien. Op elk moment van de dag kunnen hoofdjes open gaan of geheel de vrouwelijke fase in gaan.

Wanneer is nu het beste moment van de dag voor bestuiving? Stuifmeeldepositie per stempel per seconde is 's morgens hoger dan 's middags voor de twee belangrijkste Nederlandse bestuivers, grote zweefvliegen en hommels. In Franse populaties zetten het vrouwtje pluimvoetbij en de honingbij 's morgens de meeste korrels per stempel per seconde af en het mannetje juist 's middags (figuur 6). Generaliserend kun je zeggen dat 's morgens door de meeste insectensoorten de meeste stuifmeelkorrels per tijdeenheid worden afgezet.

De verdeling van de afgezette duifkruidkorrels is 's middags voor alle Nederlandse en Franse insectensoorten gunstiger voor zaadzetting dan 's morgens behalve voor de honingbij; hier zit de factor tijd niet in verwerkt. De honingbij is 's middags meer uit op stuifmeel en zal daardoor haar lijf misschien beter schoonhouden. Bij goed vliegweer zijn binnen drie uur alle stempels bestoven met tenminste vier stuifmeelkorrels (M.M. Kwak persoonlijke observaties). Om zaad te zetten is een overmaat van vier korrels per stempel nodig (Velterop 2000) hetgeen lang niet bij elk bezoek bereikt wordt, zeker niet door vlinders. Stuifmeeldepositie is één kant, de vrouwelijke, van bestuiving. De andere kant, het opnemen van stuifmeel vanuit de helmhokken, kan natuurlijk ook verschillen tussen de insectensoorten. Indirect is dit meegenomen in de grootte van de stuifmeellading op het insectenlijf.

Aantal bezoeken per minuut, verblijftijd en stuifmeeldepositie

Een groot aantal bezoeken per minuut, een korte verblijftijd en een grote duifkruidstuifmeeldepositie zijn kenmerken die een insect tot de beste bestuiver kunnen maken. Een lange verblijftijd maakt het bezoeken van veel hoofdjes per minuut onmogelijk. Voorbeelden van een lange verblijftijd zijn vlinders en kleine vliegen. Ook honingbijen zijn niet zo snel en besteden een behoorlijke tijd per bloemhoofdje. De pluimvoetbij vertoont het tegenovergestelde: een korte verblijftijd en er worden veel hoofdjes per minuut bezocht. Een lange verblijftijd kan resulteren in een grote stuifmeeldepositie (Thøstesen & Olesen 1996), maar bij heel lange verblijftijden gaat dit niet meer op wanneer de hoeveelheid stuifmeel op het insectenlichaam op is. De lange verblijftijden in figuur 4 leveren niet evenredig meer stuifmeeldepositie op. Een lange verblijftijd komt voor wanneer er veel nectar te halen is zoals 's morgens vroeg. Het insect zit op dat moment ook nog niet onder het stuifmeel. Verblijftijd is geen goede maat om de effectiviteit van insecten met elkaar te vergelijken wanneer dit niet gecombineerd wordt met stuifmeeldepositie.

Wie is wanneer de beste bestuiver?

Gedragskenmerken, besproken in dit artikel zijn van belang om de waarde van de verschillende insectensoorten als bestuivers met elkaar te vergelijken. Dit is gedaan voor zes taxa (tabel 1) die in voldoende aantallen voorkwamen. Deze kenmerken zijn vanuit het gezichtspunt van de plant geëvalueerd: wat draagt bij aan kwalitatieve en kwantitatieve aspecten van bestuiving? Het meest belangrijk is het aantal duifkruidstuifmeelkorrels dat per tijdeenheid wordt gedeponeerd. Is de plantensoort erg gevoelig voor inteelt dan is een grote afstand tussen twee bezoeken van belang (Ellstrand & Elam 1993). De pluimvoetbij, zowel de mannetjes als vrouwtjes, scoort goed op de verschillende gedragskenmerken in relatie tot bestuiving. Vrouwtjes zetten per bezoek weinig korrels af maar door het grote aantal bezochte hoofdjes per minuut betekent dit wel dat de kans op een diverse herkomst van het stuifmeel op de stempels groot is. De lading stuifmeel op het lijf zal zelden een beperkende factor zijn omdat de gemiddelde lading stuifmeel die megedragen wordt,

Tabel 1 Gedragskenmerken van zes insectentaxa als bestuivers van duifkruid zijn gerangschikt. Een 1 betekent dat het taxon voor dit gedragskenmerk het beste scoort van alle zes onderzochte taxa, een 6 betekent de slechtste score.

Table 1 Comparison of behavioural characteristics of six important taxa of visitors of *Scabiosa columbaria*. The marks 1-6 indicate their significance for cross pollination: 1 indicates the best performance, 6 the worst.

insectentaxon	zuiverheid van de stuifmeel-lading op het lijf purity of pollen body load	vliegafstand tussen twee bezoeken flight distances between two visits	aantal duifkruidstuifmeelkorrels op stempels gedeponeerd per tijdseenheid number of <i>S. columbaria</i> pollen per time deposited
pluimvoetbij vrouw <i>D. argentata</i> female	1	3	1
pluimvoetbij man <i>Dasypoda argentata</i> male	2	2	2
vlinder Lepidoptera	4	1	6
grote zweefvlieg Syrphidae (big)	5	4	3
honingbij <i>Apis mellifera</i>	3	6	4
hommel <i>Bombus</i> spp.	6	5	5

afgezien van de korrels tussen de haren van de achterste poten, heel groot is: 4300-6000 duifkruidkorrels (M.M. Kwak persoonlijke observaties). De zuiverheid van de lading op het lijf is bij deze specialistische pluimvoetbijen hoog maar de lading is niet altijd absoluut zuiver, vrouwtjes 84-100% en mannetjes 51-67% duifkruidstuifmeel.

Honingbijen, hommels en zweefvliegen komen wat hun bestuivingefficiëntie betreft dicht bij elkaar. Een verschil kan zijn dat zweefvliegen gemakkelijker van plek naar plek vliegen dan hommels en honingbijen omdat die soorten altijd weer terug moeten naar hun kolonie. Ook uit andere onderzoeken komt naar voren dat de honingbij meestal een gemiddelde bestuiver is (Kwak 1980, Sugden 1986, Herrera 1987, Westerkamp 1991, Willmer et al. 1994, Roubik 1996), maar dankzij de grote aantallen wel verantwoordelijk is voor de meeste bestuivingen (Sugden 1986, Herrera 1989). Een nadeel van zweefvliegen en hommels als bestuivers van duifkruid is dat ze veel soortvreemd stuifmeel meedragen en deponeren en dus minder duifkruidstuifmeel, respectievelijk 15-37% en 0,5-51% duifkruidstuifmeel. Bij honingbijen is dit minder het geval (71-100% duifkruidstuifmeel). Olesen & Warncke (1989a) melden dat zweefvliegen 24-25% soortvreemd stuifmeel bij zich hadden en vlinders (*Zygaena trifolii* Esper, een dagactieve nachtvlinder die ook op duifkruid is waargenomen) zelfs 92%. Veel is er niet bekend over de bloemtrouw van zweefvliegen. Goulson & Wright (1998) stelden een duidelijke bloemtrouw vast voor twee op stuifmeel foeragerende zweefvliegsoorten in een gemengde plantenpopulatie van twee steenbreeksoorten. Overstapjes tussen de soorten werden zelden waargenomen (McGuire & Armbruster 1991). Hunneman et al. (2004) zagen dat zweefvliegsoorten die blauwe knoop (*Succisa pratensis*) bezochten, een familielid van duifkruid, bloemtrouw waren zolang als ze waargenomen konden worden maar dat ze gedurende de dag wel van plantensoort wisselden wat te zien was aan de onzuiverheid van de stuifmeellading op het lichaam.

Hommels, die beschouwd worden als behoorlijk bloemtrouwe bezoekers (Heinrich 1979), hadden stuifmeelladingen op het lijf die maar weinig duifkruidmateriaal bevatten, 0,5-11%; dit is minder dan bij zweefvliegen gevonden werd. Sommige individuen waren mannetjes die misschien minder bloemtrouw zijn dan werksters, maar juist ook werksters droegen slechts 0,5% duifkruidstuifmeel. De zuiverheid van stuifmeelladingen op hommels die andere plantensoorten bezochten bedroeg 72-92% (Petanidou et al. 1995a) en 93% (Petanidou et al. 1995b). Zowel in

natuurlijke als proeftuinpopulaties hebben we geen hommelswerksters gezien die stuifmeel van duifkruid verzamelden in de korfjes, dus de werksters waren uit op nectar.

Vlinders hebben een opvallend gedragskenmerk: ze vliegen de langste afstanden tussen twee bloembezoeken, maar het aantal stuifmeelkorrels dat ze tijdens het bezoek afzetten is zeer beperkt vergeleken met de andere insectentaxa. Schmitt (1980), Herrera (1987) en Olesen & Warncke (1989b) concludeerden dat vlinders belangrijk zijn als lange-afstandsverspreiders van stuifmeel. Een enkele lange vlucht met stuifmeeldepositie kan een groot effect hebben op de toename van uitwisseling van verschillende genetische herkomst (Schmitt 1980, Olesen & Warncke 1989b).

Geen van de insectensoorten heeft het hele bloemhoofdje in een keer bestoven. Afhankelijk van de insectensoort is dit te wijten aan een kleine stuifmeellading, een slecht contact met de stempels of een korte verblijftijd op het bloemhoofdje. Het bloemhoofdje moet dus meerdere malen bezocht worden zowel in de mannelijke als vrouwelijke bloeifase. Om alle bloemen van een hoofdje op de meest gunstige tijd (een grootte van 50 bloemen per hoofdje wordt aangenomen in dit rekenvoorbeeld) zaad te laten zetten moeten hommels in Nederlandse populaties tenminste drie keer 's middags langs geweest zijn of vlinders 's morgens ten minste 500 keer. Voor Franse populaties zou het betekenen dat mannetjes van de pluimvoetbij 's morgens drie keer of vrouwtjes 's middags 125 keer het vrouwelijke hoofdje bezocht hebben. De waargenomen hoeveelheid bloembezoek in Nederlandse populaties bedroeg 2-95 per hoofdje (een foerageerdag van 6 uur aanhoudend, M.M. Kwak persoonlijke observaties). De verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke hoofdjes verandert gedurende de dag, gemiddeld is 20% vrouwelijk. Dat betekent dat de bezoekdruk ten minste vijf keer hoger moet zijn om de vrouwelijke hoofdjes voldoende bestoven te krijgen. Voor Nederlandse populaties zou dit een bezoekdruk van 14,5 bezoeken per hoofdje per dag betekenen. In Nederlandse populaties is een bezoekdruk per hoofdje per dag van maximaal 95 bezoeken gedurende 6 uur waargenomen. In Franse populaties met pluimvoetbijen als bezoekers is een bezoekdruk van 14,5-625 (alleen vrouwtjes) nodig om alle vrouwelijke hoofdjes bestoven te krijgen. Dit laatste getal, 625, is wel erg hoog; het betekent dat een hoofdje elke minuut 1,5 bezoek ontvangt bij een foerageerdag van 6 uur. In werkelijkheid is een bezoekdruk van 22-34 bezoeken per hoofdje per dag in Frankrijk vastgesteld. Duifkruid wordt niet alleen door vrouwtjes

pluimvoetbij intensief bezocht maar ook de mannetjes blijken een belangrijke rol te vervullen bij de bestuiving.

Elke populatie heeft zijn eigen samenstelling aan insectensoorten. De bestuivingefficiëntie van al deze insecten bepaalt of een populatie goed zaad zal zetten. Wat er op de stempels terecht komt, is het resultaat van alle bloembezoekers samen. Voor duifkruid verschilt de samenstelling aan stuifmeel op de stempels enorm afhankelijk van welke insectensoort de belangrijkste bezoeker is. Het maakt dus wel degelijk uit door welk insect de bloem bezocht wordt. Bij het rapunzelklokje (*Campanula rapunculus*) met de grote klokjesbij, *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier) als enige bestuiver (specialist), was 99% van het stuifmeel op de stempel inderdaad van het rapunzelklokje (Schlindwein *et al.* 2005).

Naar aanleiding van de verschillende observaties kan een volgorde bepaald worden van beste naar minst goede bestuiver van duifkruid (als individu). De beste bestuiver is de pluimvoetbij, daaropvolgend en ongeveer gelijkwaardig zijn de honingbij en zweefvliegen. Hommels zijn op duifkruid geen goede bestuivers. Vlinders zijn ook geen geweldige bestuivers hoewel ze als individu opvallen. Kleine vliegen dragen erg weinig bij aan de bestuiving van duifkruid. Voor de bestuiving van de populatie als geheel is ook het aantal individuen per soort belangrijk; in een aantal gevallen, ook bij enkele duifkruidpopulaties, worden

honingbijen dan belangrijker omdat zij met grote aantallen aanwezig zijn (Sugden 1986, Richardson 2004).

Duifkruid is een prachtige plantensoort met veel soorten bezoekers. Iedere geïnteresseerde kan bovenstaande waarnemingen verrichten; je hebt niet meer nodig dan een loep, notitiemateriaal en een stopwatch. Beemd-kroon en blauwe knoop, twee soorten uit dezelfde familie, hebben dezelfde eigenschappen waardoor zij zich ook goed lenen voor bestuivingsonderzoek.

Dankwoord

Bij de start van het onderzoek hebben twee personen mij geholpen, Kasper Reinink en Rob van Treuren, waarvoor mijn dank. Een aantal personen heeft zich zeer verdienstelijk gemaakt in het verzamelen van gegevens. Daarvoor wil ik bedanken: Odilia Velterop, Wim Ozinga, Liesbeth Bakker, Siny ter Borg, Evelien Steingröver, Joop Smittenberg, Iris Smittenberg, Marije Smittenberg, Tineke Schwab-Vos, Marjon Wilmering en studenten van de cursus algemene oecologie van de RUG in september 1996 en 1999. Verschillende natuurbeschermingsinstanties hebben toegang verleend om populaties te onderzoeken. De planten op de proeftuin Haren waren in goede handen bij Sieze Nijdam, Jacob Hogendorf en Willem van Hal.

Literatuur

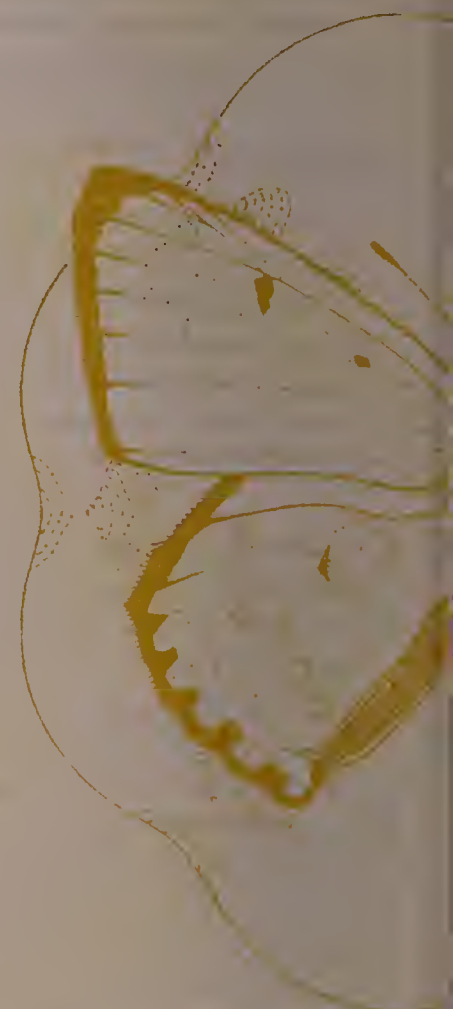
- Aizen MA 2001. Flower sex ratio, pollinator abundance and the seasonal pollination dynamics of a protandrous plant. *Ecology* 82: 127-144.
- Anstett MC, Hossaert-McKey M & Kjellberg F 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 94-99.
- Ashman T-L & Stanton M 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72: 993-1003.
- Beattie AJ 1972. A technique for the study of insect-born pollen. *Pan-Pacific Entomologist* 47: 82.
- Blionis GJ & Vokou D 2001. Pollination ecology of *Campanula* species on Mt Olympos, Greece. *Ecography* 24: 287-297.
- Cane JH & Payne JA 1988. Foraging ecology of the bee *Habropoda laboriosa* (Hymenoptera: Anthophoridae), an oligolege of blueberries (Ericaceae: *Vaccinium*) in the southeastern United States. *Annals Entomological Society America* 81:419-427.
- Cruden RW 1972. Pollination biology of *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae) with comments on the evolution of oligolectic bees. *Evolution* 26: 373-389.
- Ellstrand NC & Elam DR 1993. Population genetic consequences of small population sizes: Implications for plant conservation. *Annual Review Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Fishbein M & Venable DL 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77: 1061-1073.
- Goulson D & Wright NP 1998. Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Dedeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology* 9: 213-219.
- Heinrich B 1979. *Bumblebee economics*. Harvard University Press.
- Herrera CM 1987. Components of pollinator "quality": Comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera CM 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Herrera CM 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58: 277-288.
- Herrera CM 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: Flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.
- Herrera CM 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. In: *Floral Biology: Studies in Animal-pollinated Plants* (Lloyd DG & Barrett SCH eds): 65-87. Chapman and Hall.
- Hoffmann F 2005. Biodiversity and pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Hunneman H, Hoffmann F & Kwak MM 2004. The importance of syrphid flies as pollinators of *Succisa pratensis* (Dipsacaceae). *Proceedings of the Netherland Entomological Society NEV Amsterdam* 15: 53-58.
- Kandori I 2002. Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecological Research* 17: 283-294.
- Kwak MM 1980. The pollination value of honeybees to the bumblebee plant *Rhinanthus*. *Acta Botanica Neerlandica* 29: 597-603.
- Kwak MM & Velterop O 1997. Flower visitation by generalists and specialists: analysis of pollinator quality. *Proceedings of the Netherland Entomological Society NEV Amsterdam* 8: 85-89.
- Larsson M 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia* 146: 394-403.
- McGuire AD & Armbruster WS 1991. An experimental test for reproductive interactions between two sequentially blooming *Saxifraga* species (Saxifrageaceae). *American Journal of Botany* 78: 214-219.
- Memmott J 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.
- Motten AF, Campbell DR, Alexander DA & Miller HL 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology* 62: 1278-1287.
- Olesen JM & Warncke E 1989a. Predation and potential transfer of pollen in a population of *Saxifraga hirculus*. *Holarctic Ecology* 12: 87-95.
- Olesen JM & Warncke E 1989b. Temporal changes in pollen flow and neighbourhood structure in a population of *Saxifraga hirculus* L. *Oecologia* 79: 205-211.
- Ouborg NJ 1993. On the relative contribution of genetic erosion to the chance of population extinction. Proefschrift Rijksuniversiteit Utrecht.
- Petanidou T, Den Nijs HCM & Oostermeijer JGB 1995a. Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 55-74.
- Petanidou T, Den Nijs HCM, Oostermeijer JGB & Ellis-Adam AC 1995b. Pollination ecology and patch-dependent reproductive success of the rare perennial *Gentiana pneumonanthe* L. *New Phytologist* 129: 155-163.
- Ramsey MW 1988. Differences in pollinator effectiveness of birds and insects visiting *Banksia menziesii* (Proteaceae). *Oecologia* 76: 119-124.
- Richardson SA 2004. Benefits and costs of floral visitors to *Chilopsis linearis*: pollen deposition and stigma closure. *Oikos* 107: 363-375.
- Roubik DW 1996. Measuring the meaning of honey bees. In: *The Conservation of Bees* (Mattheson A, Buchmann SL, O'Toole C, Westrich P & Williams IH: eds.) The

- Linnean Society of London and The International Bee Research Association. Academic Press.
- Schindwein C, Wittmann D, Martins CF, Hamm A, Siqueira JA, Schiffler D & Machado IC 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Ecology* 250: 147-156.
- Schmitt J 1980. Pollinator foraging behaviour and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 34: 934-943.
- Stanghellini M, Ambrose JT & Schultheis JR 2002. Diurnal activity, floral visitation and pollen deposition by honey bee and bumble bees on field-grown cucumber and water melon. *Journal of Apicultural Research* 40: 27-34.
- Stanton M, Young HJ, Ellstrand NC & Clegg JM 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution* 45: 268-280.
- Strickler K 1979. Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology* 60:988-1009.
- Sugden EA 1986. Anthecology and pollinator efficacy of *Styrax officinalis* subsp. *redivivum* (Styracaceae). *American Journal of Botany* 73: 919-930.
- Thomson JD & Goodell K 2001. Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. *Journal of applied Ecology* 38: 1032-1044.
- Thøstesen AM & Olesen JM 1996. Pollen removal and deposition by specialist and generalist bumblebees in *Aconitum septentrionale*. *Oikos* 77: 77-84.
- Velterop O 2000. Effects of fragmentation on pollen and gene flow in insect-pollinated plant populations. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Waser NM 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia* 55: 251-257.
- Waser NM & Price MV 1990. Pollination efficiency and effectiveness of bumblebees and hummingbirds visiting *Delphinium nelsonii*. *Collectanea Botanica* (Barcelona) 19: 9-20.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM & Ollerton J 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Wcislo WT & Cane JH 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-286.
- Westerkamp C 1991. Honeybees are poor pollinators- Why? *Plant Systematics and Evolution* 177: 71-75.
- Willmer PG, Bataw AAM & Hughes JP 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology* 19: 271-284.
- Wilson P & Thomson JD 1991. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology* 72: 1503-1507.

Summary

Generalists en specialist on small scabious (*Scabiosa columbaria*): which insect pollinates when and as the best?

Many plant species are visited by a variety of insect species, each with its own pollination efficiency. Plant pollination is the overall result of all visiting insects but the insect's effectiveness may influence the quality of pollination (number of pollen deposited, purity of pollen depositions and chance of cross pollination). Specialist pollinators are expected to refine their plant choice to one or a few plant species with the consequence that their body load may be rather pure but they do not consequently deposit most pollen grains. The unspecialized plant species *Scabiosa columbaria* (small scabious, Dipsacaceae) offers the opportunity to analyze the contributions to pollination of both generalist and specialist insect species in the core (France) and more to edge of its distribution (The Netherlands). Several behavioral characteristics were considered as most important for the quality of pollination: size and purity of the pollen body load, flight distance between two visits, number of *Scabiosa* pollen deposited per head and per stigma per second. *Dasypoda argentata* (a specialist bee species, males and females) scored high for most of the characteristics. The other insect groups (syrphids, honeybee, bumblebees and butterflies) were more moderate to poor pollinators. Butterflies scored only high for flight distances but not for the other variables. No insect species pollinated the head completely during a single visit. Small flies (*Siphona geniculata*) were very poor pollinators. All insect taxa contributed to the pollination of *S. columbaria* but they differed largely in various aspects of the quality of pollination. During the morning most pollengrains per stigma per second were deposited. Differences between data collected during the morning and afternoon were pronounced so it is emphasized to collect comparable data within a short time period.



Manja M. Kwak

voormalig medewerker Rijksuniversiteit Groningen

Community and Conservation Ecology Group

Nijenborgh 7

9747 AG Groningen

M.M.Kwak@pl.hanze.nl

Effecten van honingbijen, *Apis mellifera*, op insecten in natuurterreinen

Erik van der Spek

TREFWOORDEN

Apidae s.l., bloembezoek, concurrentie, natuurbeheer, richtlijnen

Entomologische Berichten 72 (1-2): 103-111

Een analyse van onderzoek in twee Nederlandse heides en op enkele plaatsen in het buitenland leidt tot de conclusie dat er negatieve effecten van honingbijen optreden bij andere insecten, met name wilde bijen. Imkers zijn het hier vaak niet mee eens en dragen andere gedachten uit. Aan de hand van informatie van vele wilde bijensoorten wordt duidelijk gemaakt hoe honingbijen deze dieren kunnen verstoren bij het zoeken naar voedsel. Deze informatie leidt tot een aantal richtlijnen voor de beheerders van natuurterreinen. Honingbijen zouden alleen in gebieden geplaatst mogen worden waar dat van oudsher gebeurt. Deze gebieden moeten dan wel groot genoeg zijn (>50 ha) en plaatsing mag alleen gebeuren als de bloemen massaal bloeien. Wanneer er weinig bloemen zijn zouden er geen kasten neergezet moeten worden. Dichtheden van honingbijkasten voor enkele massaal bloeiende vegetatietypen luiden: 0,75 kasten per ha bij wilgen, 0,5 kasten per ha bij struikheide en 0,25 kasten per ha bij gewone dopheide en bosbes. Bij andere bloemen dient de vuistregel van drie kasten per 100 ha te worden gehanteerd. Indien er volgens de rode lijst ernstig bedreigde bijensoorten in een gebied aanwezig zijn mogen er in een straal van 1,5 km geen honingbijen geplaatst worden. Wilde bijen zijn dermate bedreigd dat deze richtlijnen uit voorzorg geïmplementeerd moeten worden, totdat toekomstig onderzoek meer duidelijkheid geeft over de exacte effecten van honingbijen.

Inleiding

Imkers zeggen vaak dat er geen bewijs is dat honingbijen, *Apis mellifera* Linnaeus (figuur 1), concurreren met andere (wilde) insecten. Terreinbeheerders houden er echter wel degelijk rekening mee dat concurrentie mogelijk is. Natuurterreinen zijn er in het kader van dit artikel in de eerste plaats om insecten (en andere organismen) levensruimte te bieden en het oogsten van honing kan alleen plaatsvinden wanneer het net als andere activiteiten, bijvoorbeeld recreatie, zo gebeurt dat de natuur er geen schade van ondervindt. Dit artikel geeft richtlijnen voor het plaatsen van honingbijkasten in natuurterreinen (figuur 2) die gebaseerd zijn op een samenvatting van gepubliceerde gegevens en ervaringen.

Onderzoek aan concurrentie

Onderzoek op de Strabrechtse en Oirschotse heide

Onderzoek in 2002 in twee natuurterreinen in Noord-Brabant toont aan dat er meer wilde bijen, zweefvliegen, gewone vliegen en vlinders in een heideterrein leven, naarmate het aantal honingbijen dat er rond vliegt lager is. Dit onderzoek vergeleek de aantallen en verhouding van insecten op de Strabrechtse Heide en de Oirschotse heide. Staatsbosbeheer staat het plaatsen van een beperkt aantal volken (namelijk 1,2 per ha) honingbijen toe

op de Strabrechtse Heide, terwijl bij Defensie op de Oirschotse Heide de plaatsing wordt beperkt tot vier volken per honderd hectare bloeiende vegetatie. De diversiteit aan insecten bleek op de Oirschotse Heide groter dan op de Strabrechtse Heide (Smelter 2003). Het bleek dat wanneer per vierkante meter tijdens vijf minuten waarnemen twee of meer honingbijen werden gezien, dat er dan nog maar zelden wilde bloembezoekers werden waargenomen. Op de Strabrechtse Heide bestond op 100 meter vanaf een bijenkast per bloeiwijze struikheide het aantal waargenomen insecten voor 75-95% uit één tot vier honingbijen en nog geen halve andere stuifmeel- en nectarverzamelaar. Op 750 meter vanaf de bijenkast zijn honingbijen minder dominant aanwezig, ca. 0,5 tot 2 individuen. Op de Strabrechtse Heide ging een laag aantal waargenomen honingbijen steeds samen met een hoog aantal andere insecten en omgekeerd. Op de Oirschotse Heide zijn heel weinig honingbijen gezien. Nooit is gezien dat een hoog aantal honingbijen gecombineerd is met een hoog aantal andere insecten.

Op de Strabrechtse Heide mogen geen honingbijen worden geplaatst wanneer er door vorst of aantasting door heidehaantje weinig struikheide bloeit (Jap Smits mondelinge mededeling). In 2009 was dit voor het tweede opeenvolgende jaar het geval. Opvallend is dat juist in 2009 een grote toename van het aantal heizijdebijen, *Colletes succinctus* Linnaeus (figuur 3), en haar nestparasiet de heideviltbij, *Epeolus cruciger* (Panzer) (figuur 4), geconstateerd werd.



1. Honingbij, *Apis mellifera*. Foto: Roy Kleukers
1. Honey bee, *Apis mellifera*.

Onderzoek in het Verenigd Koninkrijk en Israël

In een onderzoek in droge laaglandheide in Zuid-Engeland is een negatieve relatie vastgesteld tussen de aanwezigheid van honingbijen en de aanwezigheid van hommels. Ook in het Verenigd Koninkrijk gaan hommels sterk achteruit. Waar de honingbijen het meest abundant waren, waren er minder hommels en/of fourageerden zij op andere plantensoorten. Dat de lage aantallen hommels tijdens de waarneming van veel honingbijen veroorzaakt worden door de hoge aantallen honingbijen kon in dit onderzoek niet worden aangetoond (Forup & Memmot 2005).

In Schotland werd ontdekt dat in gebieden met honingbijen de werksters van akkerhommel, *Bombus pascuorum* Scopoli, veldhommel, *Bombus lucorum* Linnaeus, steenhommel, *Bombus lapidarius* (Linnaeus), en aardhommelsoorten gemiddeld een significant smallere thorax (een betrouwbare maatstaf voor de

lichaamsgrootte) hebben dan in gebieden zonder honingbijen. Het is redelijk om aan te nemen dat kleinere werksters minder kunnen bijdragen aan het succes van de kolonie dan grote werksters (Goulson & Sparrow 2008).

Israëlische onderzoekers die het effect onderzochten van het plaatsen van tien bijenvolken van 10.000 individuen in reservaten waar geen bijenkasten in de buurt stonden, leverden gedeeltelijk bewijs voor gedragscompetitie tussen honingbijen en wilde bijen. Zij vonden dit voldoende reden om te adviseren om voor het duurzaam voortbestaan van wilde bijen het plaatsen van bijenkasten in alle Israëlische natuurreservaten te verbieden (Shavit et al. 2009).

Onderzoek op kalkgraslanden in Centraal Europa

Bij een onderzoek op kalkgraslanden in centraal Europa werd geen concurrentie tussen honingbijen en wilde bijen vastgesteld (Steffan-Dewenter 1998). Het totaal aantal waargenomen honingbijen bedroeg 244, het aantal hommels 671 en het aantal waargenomen wilde bijen 305 exemplaren. Dat is vergelijkbaar met de situatie die Smelter (2003) voor de Oirschotse Heide beschrijft, een natuurgebied waar weinig, minder dan vier, honingbijkasten per honderd hectare worden toegelaten. In het kalkgraslandonderzoek varieerde de bijenkastdichtheid tussen 0,006 en 0,037 per ha.

Risico's van honingbijen

De uitkomsten van de onderzoeken door Smelter (2003) en Forup & Memmot (2005) sluiten aan bij het onderzoek van Evertz (1993). Ze ondersteunen ook de standpunten van Brugge et al. (1996) en het beleid van Staatsbosbeheer in Strabrecht en op Texel; namelijk dat er goede redenen zijn om in het belang van de insectenrijkdom terughoudend te zijn met het plaatsen van honingbijkasten in natuurreservaten. Het op de Strabrechtse Heide gemeten verschil in effect op 100 en op 750 meter van de plaats waar de kasten staan is dusdanig, dat het bij het beperkt toestaan van het plaatsen van honingbijen aanbeveling verdient om dat aan één kant van het gebied te doen, zoals Staatsbosbeheer op Texel doet. Ondanks het ruime fourageergebied waarbinnen honingbijen stuifmeel en nectar kunnen verzamelen lijkt het er op dat de voorkeur om dit op



2. Honingbijkasten in (a) een natuurgebied bij Heeze (Noord-Brabant) en in (b) De Hamert (Limburg). Foto's: Pieter van Breugel
2. Beehives in (a) a nature reserve close to the town of Heeze (Noord-Brabant) and in (b) De Hamert (Limburg).

Kader 1

Hebben wilde planten honingbijen nodig?

Naar aanleiding van de recente achteruitgang van het aantal honingbijen is gekeken of er wilde planten zijn waarvoor bestuiving door honingbijen essentieel is (Dijkstra & Kwak 2007). Er is geen enkele soort gevonden die niet ook door andere bijen of zweefvliegen wordt bestoven. Wel zijn er tien soorten gevonden die zo vroeg bloeien dat er nog weinig insecten actief zijn en die mogelijk geschaad zouden kunnen worden door afwezigheid van honingbijen. Dit zijn overigens bijna allemaal ingeburgerde soorten, zoals bonte krokus (*Crocus vernus*), winter akoniet (*Eranthis hyemalis*), muurbloem (*Erysimum cheiri*) en blauwe druif-

jes (*Muscari botryoides*), die voornamelijk in tuinen en parken voorkomen. Voor de bestuiving van plantensoorten in natuurterreinen spelen honingbijen dus geen essentiële rol.

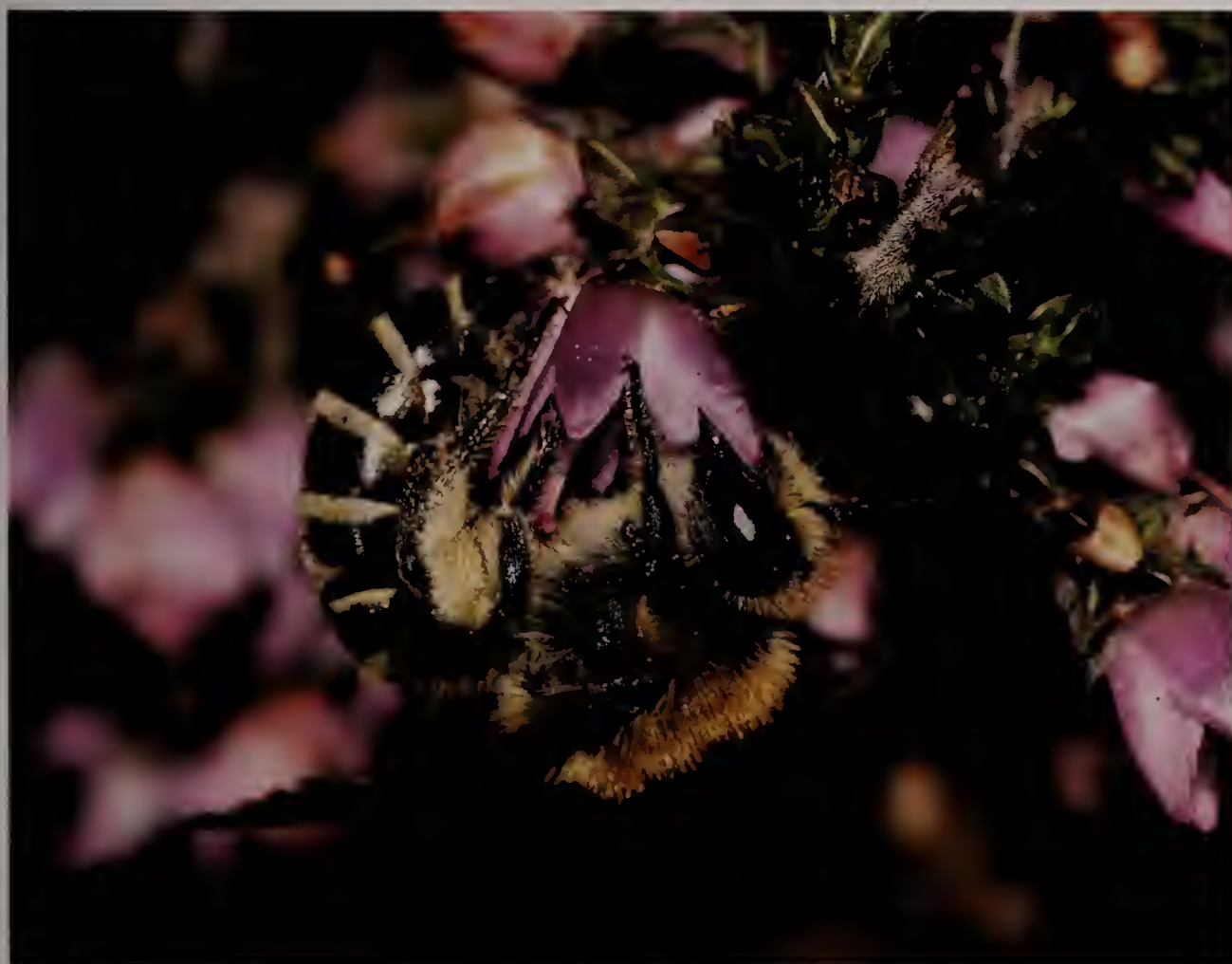
Een vergelijkbare analyse van het Vlaamse Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (Adriaens & Laget 2008) onder 968 inheemse en langdurig ingeburgerde plantensoorten komt tot de conclusie dat: 'Het huidige onderzoek suggereert wel dat honingbijen als pollinatoren van wilde flora veel minder belangrijk zijn dan algemeen aangenomen'.

korte afstand te doen tot een zonering in gebruik van het terrein leidt. Vele insecten, zoals de bijna uit ons land verdwenen heidehommel, *Bombus humilis* Linnaeus, staan inmiddels dusdanig onder druk dat ze dit voordeel wel verdienen.

Dat het aantal volken honingbijen is gedaald van 200.000 in 1850 naar 80.000 nu, wil nog niet zeggen dat de druk per oppervlak bloemen van het aantal honingbijen daalt (Blacquièrre 2009). Het aantal honingbijen per volk is namelijk fors toegenomen van 25.000 in de tijd dat bijen nog in korven gehouden werden tot 50-60.000 per volk nu. Daarbij is de bloemrijkdom zowel wat betreft soorten en aantallen in die periode drastisch afgenomen (bijv. Wallis de Vries et al. 2010). Natuurterreinen zijn ontgonnen en landbouwgrond wordt nu veelal zo geëxploiteerd dat buiten de geteelde cultuurgewassen nauwelijks meer

andere bloeiende planten groeien. Het aantal soorten cultuurgewassen waar honingbijen wat kunnen verzamelen is ook afgenomen.

Daarnaast blijkt dat bloembezoeken van honingbijen voor enkele onderzochte plantensoorten tot relatief weinig bestuiving leiden (Westerkamp 1991), en hommels waren in deze gevallen bijvoorbeeld veel betere bestuivers (Willmer et al. 1994). Voor een effectieve bestuiving van in het bijzonder planten die in kleine aantallen voorkomen is de aanwezigheid van veel andere bestuivers van groot belang. De bestuiver moet tijdens een voedseltocht meerdere bloemen van dezelfde soort treffen waarin nectar aanwezig is, wil dit tot een bloembezoek uitnodigen. Onderzoek toont aan dat er geen wilde planten zijn waarvoor bestuiving door honingbijen essentieel is (kader 1).



3. De heizijdebij, *Colletes succinctus*, bezoekt het liefst struikhei, *Calluna vulgaris*. Foto: Pieter van Breugel
3. *Colletes succinctus* has a preference for heather flowers, *Calluna vulgaris*, to collect food.

Kader 2

Wilde honingbijen in Nederland?

Het is waarschijnlijk dat de honingbij oorspronkelijk ook tot de inheemse fauna heeft behoord. Door het ontbreken van holtes in rotswanden moet het voorkomen dan gekoppeld geweest zijn aan het voorkomen van holle bomen, omdat de westerse honingbij, *Apis mellifera*, in tegenstelling tot enkele Aziatische soorten, niet in de open lucht, zoals aan boomtakken, nestelt. Wanneer de westerse honingbij tot de inheemse soorten gerekend mag worden gaat het wel om de ondersoort *A. mellifera mellifera*, oftewel de zwarte honingbij. Imkers gebruiken meestal andere ondersoorten en kruisingen. Er is een beperkt aantal waarnemingen van langdurig in het wild levende honingbijen uit Nederland. In de Amsterdamse Waterleidingduinen hebben waarschijnlijk een halve eeuw een of meerdere volken van zwarte honingbijen geleefd in holle abelen (*Populus*). In het voorjaar van 2005 zijn deze volken mogelijk door strenge vorst

begin april van dat jaar uitgestorven (De Rond 2005). Waarschijnlijk heeft ook de aantasting door varroamijten, *Varroa destructor* Anderson & Trueman, bij het verdwijnen van de volken een belangrijke rol gespeeld (Jeroen de Rond mondelinge mededeling). De mate van voorkomen en wellicht ook de grootte van de volken zal door de beperkte beschikbaarheid van geschikte nestgelegenheid gelimiteerd zijn geweest. En bij kleine volken is de kans op een succesvolle overwintering in strenge winters minder. In Amerika wordt de omvang van wilde volken op 12.000 tot 20.000 individuen geschat, beduidend minder dan de 40.000-60.000 van honingbijvolken gehouden in kasten (Seeley 1985). Monitoring van in het wild levende honingbijvolken in combinatie met de bepaling van de ondersoort, kan inzicht geven met betrekking tot de overlevingskansen van wilde honingbijvolken in Nederland.

Een ander risico is dat bij een overdaad aan bestuivers door het plaatsen van honingbijen de bloeiperiode op de hei lijkt te worden bekort. Op de Veluwe, in het Gooi en bij Schoorl werd waargenomen dat er veel meer nabloei van struikhei optrad in terreinen met een gering bezoek door honingbijen (Ben Brugge persoonlijke mededeling). De laat bloeiende struikhei is van belang voor enkele gespecialiseerde zweefvliegsoorten en ook voor de heizandbij, *Andrena fuscipes* (Kirby), die tot in de herfst doorvliegt.

Twijfels over concurrentie

Koster (2011) betwijfelt of honingbijen een risico voor de wilde fauna vormen (en zie ook Velthuis dit nummer). Hij stelt dat 15

tot 20 honingbijen per vierkante meter bloeiende planten geen enkel ander insect benadelen. Wat volgens hem betekent dat er onder gunstige omstandigheden 2,5 tot 5 honingbijvolken per ha geplaatst zouden mogen worden. Bij grote volken, vijf kasten van twee lagen raten, zou dit theoretisch 25 honingbijen per vierkante meter kunnen opleveren. Koster gaat er van uit dat dit in de praktijk echter beperkt zal blijven tot tien honingbijen per vierkante meter omdat nooit alle honingbijen tegelijk de kast verlaten. Maar ook tien bijen per vierkante meter is een groot aantal. Ook belangrijk is of de plant met zijn nectarproductie de vraag kan bijhouden; kan de plant de geconsumeerde nectar zo snel aanvullen dat er voor een volgende bloembezoeker ook weer voedsel is? Bij stuifmeel geldt: op is op, totdat weer nieuwe helmhokken opengaan.



4. De heideviltbij, *Epeolus cruciger*, is een nestparasiet van de heizijdebij, *Colletes succinctus*. Foto: Pieter van Breugel
4. *Epeolus cruciger* is a nest parasite of *Colletes succinctus*.

Koster gaat er vanuit dat wanneer er niet meer dan drie volken per hectare bloeiend gewas worden geplaatst en dit niet in de buurt van kolonies wilde bijen gebeurt, de wilde fauna er geen last van kan hebben. Hij betoogt dat er geen overtuigende argumenten zijn dat het plaatsen van bijen in of bij natuurgebieden tot een onacceptabele achteruitgang van wilde bijen leidt (Koster 1998). Hij onderstreept dit onder andere door te melden dat Brugge et al. (1996) de opmerkingen van Van der Goot (1981) over zweefvliegen in relatie tot honingbijen onvolledig citeren. Het daar gebruikte citaat: 'Op struikheide moet men echter de zweefvliegen niet vlak bij een aantal kasten zoeken. Ze zitten verderop in de heide, waar minder honingbijen komen'. Dit wordt volgens Koster als argument voor concurrentie ontkracht door de daarop volgende zin: 'Daar vindt u ze echter ook bij honderden'. Volgens Koster ontbreken de zweefvliegen bij de kasten niet door concurrentie, maar door het intensieve vliegverkeer. Dat zou ondervangen kunnen worden door de kasten achter een scherm van struiken te plaatsen. De honingbijen moeten dan na het uitvliegen direct hoog de lucht in, wat tot snelle verdunning zal leiden. De waarneming van Van der Goot sluit echter duidelijk aan bij de waarneming van Smelter (2003) dat, naar mate de afstand tot de kasten groter wordt, er minder honingbijen en meer andere insecten worden gezien. Het struikenscherm is overigens wel een goede oplossing om overlast voor het publiek te verminderen. Het bevorderen van een bijvriendelijke inrichting en beheer van het openbaar groen verbetert niet alleen de omstandigheden voor honingbijen, maar ook die van andere stuifmeel en/of nectar gebruikende insecten. In dat geval is er minder reden om uit voorzorg voor de wilde bijen een veilige marge te zoeken. De drie volken per hectare bloeiende vegetatie van Koster kunnen er voor zorgen dat ook de wilde bijen kunnen profiteren van een bijvriendelijker openbaar groen.

Oorzaken achteruitgang wilde bijen

Degenen die van mening zijn dat de wilde fauna geen hinder kan ondervinden van de honingbij, stellen dat onderzoek deze concurrentie nog niet heeft aangetoond en dat er vele andere oorzaken zijn voor de achteruitgang van wilde bijen en andere stuifmeel- en nectarverzamelaars. Dat andere oorzaken een belangrijke rol spelen is duidelijk. Reemer (2006) stelt vast dat 56% van de Nederlandse bijensoorten op de rode lijst staat (zie ook Peeters & Reemer 2003) en vat de bedreigingen en knelpunten voor de wilde bijen als volgt samen:

- Verarming van de flora, met name in het agrarisch gebied.
- Afname van variatie in het landschap door grootschalige inrichting, wat verminderde nestelgelegenheid met zich meebrengt.
- Vermesting van de bodem, waardoor kale zandplekjes dichtgroeien.
- Versnippering, die tot gevolg kan hebben dat voedselbron en nestelgelegenheid te ver uiteen komen te liggen.
- Aanwezigheid van grote aantallen bijenkasten, die plaatselijk kan leiden tot een te grote concurrentie met honingbijen.

Dat concurrentie door honingbijen maar één van de factoren is die tot een sterke achteruitgang van de wilde bijenfauna kan leiden mag natuurlijk geen reden zijn om het effect ervan niet te beperken. Overigens zou een specifieke ondersoort van de honingbij ook een oorspronkelijke bewoner kunnen zijn van Nederland, het gaat hierbij om de zwarte honingbij, *Apis mellifera mellifera* (kader 2).

Concurrentie tussen honingbijvolken

In deze discussie is het interessant te weten hoe imkers tegen concurrentie tussen honingbijen onderling aankijken. Een artikel van Kuypers (1997) bespreekt de 'overbegrazing' in de Flevopolders, met voorbeelden van meer dan 30 volken per hectare koolzaad, en dus slechte oogsten. Hier wordt ook een studieclub genoemd die antwoord zoekt op de vraag: 'hoeveel bijenvolken kunnen er zonder gevaar voor een meer dan aanvaardbaar drachtverlies bijeen worden gezet?' Een gemiddelde honingopbrengst van 110 kg per hectare wordt mogelijk geacht. Daarna wordt er van uitgegaan dat 50% hiervan door de honingbijen zelf wordt verbruikt en dat ze de rest als voorraad opslaan; waarvan 80% door de imker als honing is te winnen. Na aftrek van 10 van de 110 kg voor andere insecten dan honingbijen is de uitkomst dat bij een rijk drachtveld vier volken per hectare zouden kunnen staan. Overigens stelt Kuypers dat voor een optimale honingopbrengst je daar nog 40% onder zou moeten gaan zitten, wat dus op 2,6 volk per hectare zou uitkomen. Deze cijfers gaan uit van vier volken per hectare voor rijke drachtvelden als witte klaver (*Trifolium repens*) en *Phacelia* in aaneengesloten velden. Voor minder rijke drachten komt hij tot lagere aantallen. Voor natuurbeheerders zijn de getallen voor wilg (*Salix*) (drie volken per hectare); struikhei (*Calluna vulgaris*) (twee volken); gewone dophei (*Erica tetralix*) en bosbes (*Vaccinium*) (één volk); en bos met resten distel, wilgenroosje en klaver (0,1 volk) van belang (Kuypers 1997). Dit zijn aantallen die het voor imkers nog interessant maken om er hun volken te plaatsen, waarbij minder dan 10% van de nectar voor de fauna van het natuurgebied wordt gereserveerd.

Dat imkers moeite kunnen hebben om de oogst efficiënt met elkaar te verdelen blijkt uit het artikel 'overbegrazing op de heide?' (Van de Veluwe 1996) Op een heideterrein van 30 hectare in De Dellen en het Ambtsbos bij Epe trof hij 460 volken aan. Volgens de norm van Kuypers zou bij deze aantallen volken het heideterrein 230 hectare groot moeten zijn om effectief honing te kunnen winnen. Of hier voor onze wilde fauna, behalve dan voor de bijenwolf, *Philanthus triangulum* (Fabricius), nog wat te halen was valt zeer te betwijfelen.

Draagkracht van een gebied

Voor beheerders van natuurterreinen zijn de getallen die Kuypers (1997) noemt bruikbaar als uitgangspunt bij de berekening van de aantallen volken honingbijen die nog in een terrein worden toegelaten uit overwegingen van cultuurhistorie of recreatief medegebruik. Wanneer in een natuurterrein als uitgangspunt wordt gehanteerd dat minimaal de helft van de nectarproductie beschikbaar moet zijn voor de wilde fauna, worden de genoemde getallen gehalveerd. In natuurterreinen waar veel honingbijen net buiten het gebied zijn geplaatst moet dit aantal vervolgens in ieder geval nog eens worden gehalveerd. Het plaatsen van honingbijen in natuurterreinen zou daarbij beperkt moeten worden tot die gebieden waar dit van oudsher gebeurt en dan alleen tijdens de hoofdbloei van massaal aanwezige drachtplanten. Door de plaatsing tevens te beperken tot één korte zijde van het gebied en dan alleen in gebieden groter dan 50 hectare, kan er ook binnen het gebied enige zonerings in het gebruik van het natuurgebied door honingbijen optreden. Met deze beperkingen is de kans groot dat delen van het terrein slechts beperkt door honingbijen worden geëxploiteerd en de wilde fauna hier in ieder geval niet door voedselconcurrentie geschaad wordt. Voor veel solitaire bijen is een bepaalde plantensoort van groot belang voor de overleving en het plaatsen van kasten bij een groeiplaats van een dergelijk plant kan al snel tot sterke negatieve effecten leiden. Het alleen plaatsen van kasten tijdens de hoofdbloei

Kader 3

Ook wilde bijen hebben veel bloemen nodig

Om voldoende stuifmeel te verzamelen om één larve van een solitaire bij te kunnen voeden moet vaak een groot aantal bloemen (zeven tot 1100) of bloemhoofdjes (0,9 tot 4,5) worden bezocht (Müller *et al.* 2006). Omdat slechts 40% van het in een bloem aanwezige stuifmeel er bij één bezoek door een bezoekende bij uitgehaald kan worden, is het werkelijke aantal te bezoeken bloemen 2,5 maal zo groot. De kleine wolbij, *Anthidium punctatum* Latreille, heeft 562 bloemen van de gewone rolklaver (*Lotus corniculatus*) voor stuifmeel nodig; de klokjesdikpoot, *Melitta haemorrhoidalis* (Fabricius) (figuur 5), 165 bloemen van het grasklokje (*Campanula rotundifolia*); de klimopzijdebij, *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 265 bloemen van klimop (*Hedera helix*) en de knautiabil, *Andrena hattorfiana* Fabricius, heeft acht bloemhoofdjes van beemd-kroon (*Knautia arvensis*) nodig om één larve te kunnen voeden. Niet al het stuifmeel is in één keer beschikbaar. Om de soort in stand te houden zullen veel meer broedcellen van voedsel moeten worden voorzien om verlies in de verschillende levensstadia tot aan de reproductie op te vangen. Tien vierkante meter grasklokje kan misschien genoeg zijn om een kleine populatie klokjesdikpoten in stand te houden, maar wanneer een volk honingbijen mee gaat eten is het de vraag of er voldoende stuifmeel overblijft om een populatie klokjesdikpoten te onderhouden. Ook voor de grasklokjes zelf is bloembezoek door de specialistische klokjesdikpoot van belang. Afwezigheid daarvan heeft een sterk negatief effect op zaadzetting en zaadkieming, wat ook geldt voor de grote wederik (*Lysimachia vulgaris*) bij afwezigheid van de hierop gespecialiseerde gewone slobkousbij, *Macropis europaea* Warncke (Hoffman & Kwak 2005). Dat de op blauwe knoop (*Succisa pratensis*) gespecialiseerde oranje zandbij, *Andrena marginata* Fabricius, uit Nederland verdwenen is, heeft misschien een bijdrage geleverd aan de achteruitgang van deze plantensoort. De bestuiving moet nu verzorgd worden door niet gespecialiseerde soorten, waardoor veel blauwe knoopstuifmeel op andere plantensoorten terecht komt en omgekeerd (Kwak *et al.* 2005).



5. klokjesdikpoot, *Melitta haemorrhoidalis* op grasklokje, *Campanula rotundifolia*. Foto: Erik van der Spek

5. *Melitta haemorrhoidalis* visiting a harebell flower, *Campanula rotundifolia*.

van massaal aanwezige traditionele drachtplanten is van belang omdat wanneer een niet talrijk voorkomende plant door honingbijen wordt bevoogd het concurrerend effect nog veel groter kan zijn. Honingbijen die een gunstige voedselbron hebben gevonden blijven die benutten totdat het rendement te gering wordt en stappen dan op een andere bron over. Wanneer deze bron de voedselplant van een daarop gespecialiseerde (oligolectische) bijensoort is, die in tegenstelling tot de polylectische honingbij niet kan uitwijken naar een andere plantensoort, krijgt die soort te maken met een voedseltekort (kader 3).

Solitaire bijen kunnen maar over een beperkte afstand foerageren. Gathmann & Tschamntke (2002) kwamen voor zestien soorten uit op afstanden van 150-600 meter. Recent onderzoek toont aan dat slechts incidentele dieren een veel grotere afstand kunnen overbruggen (Zurbuchen *et al.* 2010). Zo kon 50% van de lookmaskerbijen, *Hylaeus punctulatus* Smith (figuur 6), de voedselplant niet meer bereiken als die meer dan 250 m ver weg lag, slechts enkele dieren konden de planten vinden op een afstand van 1100 m. Zonnige plaatsen met kale zandige plekken, waaronder ook extensief gebruikte onverharde paden, en

plekken met oud braamstruweel met holle stengels, zijn belangrijke nestelplaatsen voor wilde bijen en honingbijkasten moeten hier zo ver mogelijk vandaan staan.

Richtlijnen voor natuurbeheerders

In een natuurgebied zouden uit voorzorg de volgende richtlijnen gehanteerd kunnen worden:

- Plaats honingbijen alleen in gebieden waar dit tot de terreingeschiedenis behoort.
- Plaats honingbijen alleen tijdens de hoofdbloei van massaal voorkomende traditionele drachtplanten, die op minimaal 50 hectare voorkomen. Dus niet al vanaf het begin van de bloei of nog wanneer al veel planten zijn uitgebloeid.
- Plaats de volken aan één (zo mogelijk de korte) zijde van het gebied, ver van nestgelegenheid voor solitaire bijen of aan de zijde waar de meeste kasten op aangrenzend terrein staan.
- Plaats geen volken in jaren met een beperkte bloei, door bijvoorbeeld aantasting van heidehaantje, *Lochmaea suturalis* (Thomson), in struikhei.



6. De lookmaskerbij, *Hylaeus punctulatissimus* (man, lengte 6-8,5 mm), bezoekt voedselplanten die dicht bij het nest liggen. Foto: Tim Faasen
6. *Hylaeus punctulatissimus* (male, lengte 6-8,5 mm) visits flowers that are in proximity of the nest.

- Beperk bijenkasten tot 25% van het aantal waarboven de honingbijvolken elkaar beginnen te beconcurreren; de geadviseerde hoeveelheden kasten zijn: 0,75 volk/ha bij linde (*Tilia*) en wilg (*Salix*) (een groot deel van de bloeiende wilgen is vaak niet bevliegbaar voor insecten, met name in het vroege voorjaar of bij wind; een goede reden om het wilgenstuifmeel aan solitaire bijen over te laten en geen honingbijen te plaatsen), 0,5 volk/ha bij struikhei, 0,25 volk/ha bij gewone dophei en bosbes, en 0,025 volk/ha bij wilgenroosje (*Chamerion angustifolium*). Voor andere plantensoorten zoals lamsoor (*Limonium vulgare*) en zeeaster (*Aster tripolium*), zou uitgegaan kunnen worden van de aantallen voor struikhei.

De richtlijnen, zoals hierboven genoemd, gaan verder dan het advies van het IKC-landbouw (Smeekens 1998) waarin na moeilijke onderhandelingen tussen natuurbeheerders en imkers het advies op vier volken per hectare bij alle massaal bloeiende planten was gesteld. Het maximum van vier volken is het niveau waarbij onderlinge concurrentie tussen de honingbijvolken werd geacht op te treden. Er is bij dit advies geen rekening gehouden met het voortbestaan van wilde bijensoorten. Onder tusschen is duidelijk dat die grens bij vier volken in natuurterrein te hoog ligt (Kuypers 1997) voor een optimale imkerij, en dus zeker voor de natuur.

De hier voorgestelde richtlijnen gaan echter minder ver dan het advies van Israëlische onderzoekers die adviseren om voor het voortbestaan van de wilde bijen het plaatsen van bijenkasten in alle Israëlische natuurreservaten te verbieden (Shavit et al. 2009). Ik ga er van uit dat in gebieden van voldoende omvang, waar honingbijen al lang hun invloed hebben en het aantal geplaatste volken in aantal en tijd beperkt is, het uitoefenen van de imkerij verantwoord is. Wanneer in een natuurgebied

relictpopulaties van bijensoorten die uit Nederland dreigen te verdwijnen aanwezig zijn, is een totaal verbod van het plaatsen op zijn plaats.

Wanneer toch tot plaatsing in gebieden zonder massaal bloeiende, door imkers benutte drachtplanten, wordt besloten en in het gebied zeldzame wilde bijen leven, is het verstandig het advies van het Vlaamse Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (Adriaens & Laget 2008) in acht te nemen. Zij adviseren dan: 'Het is raadzaam een schutskring van twee tot drie kilometer in acht te nemen voor het plaatsen van bijenkasten rondom natuurreservaten en gebieden waar zeldzame wilde bijen leven'.

Staatsbosbeheer heeft gekozen voor het niet plaatsen van volken binnen 1,5 km van plaatsen waar relictpopulaties van zeldzame bijensoorten voorkomen die uit Nederland dreigen te verdwijnen. Met zeldzaam wordt hier bedoeld de categorie ernstig bedreigde of verdwenen bijen volgens de rode lijst van Peeters & Reemer (2003). Wanneer deze relictpopulaties ontbreken zouden maximaal drie bijenvolken per honderd hectare (Smeekens 1998, Terlouw 2010) geplaatst kunnen worden, een aantal waarbij in kalkgraslanden (Steffan-Dewenter 1998) geen concurrentie is vastgesteld.

Nawoord

De hier gepresenteerde richtlijnen zijn gebaseerd op enerzijds ervaringen en publicaties. Anderzijds gaat het zo slecht met veel wilde bijensoorten in Nederland, dat ze ook zijn geformuleerd vanuit het voorzorgsprincipe. Er blijft nog een groot aantal onderzoeksvragen open staan. Het evalueren van de richtlijnen en het monitoren van honingbijen en populaties van wilde bijen blijven hard nodig.

Dankwoord

Dit artikel heb ik kunnen schrijven dankzij veel mensen die naar aanleiding van een onderzoek of hun ervaringen over dit onderwerp hebben gepubliceerd. Hans Vink (Staatsbosbeheer) wist veel publicaties voor mij bij elkaar te krijgen. Marion Bilius (Staatsbosbeheer) gaf opbouwende kritiek waardoor de structuur van het artikel beter is geworden. Manja Kwak (Community and Conservation Ecology group, Universiteit Groningen) hielp met inhoudelijk commentaar en aanvullende informatie, net als Theo Peeters (Stichting Bargerveen). Ben Brugge (NCB Naturalis) en Jap Smits (Staatsbosbeheer / sectie Thijsse van de NEV) hielpen met aanvullende informatie. Jos Swart (Dienst Vastgoed,

Defensie) gaf informatie over het beleid op de Oirschotse Heide. Jens D'Haeseleer bijenexpert bij Natuurpunt Studie (Vlaanderen) bekeek het manuscript kritisch. Ook alle anderen die mij op een af andere manier hielpen bij de gedachtevorming om tot de hier gepresenteerde richtlijnen te komen, door het stellen van kritische vragen en verwijzingen naar bronnen, droegen bij aan het verhaal. Wanneer ik uit al deze informatie de verkeerde conclusies trok of relevante zaken over het hoofd zag is dat mijn fout. Ik blijf geïnteresseerd in aanvullende informatie, zeker ook in informatie die er op zou kunnen wijzen dat de concurrentie een minder groot risico oplevert dan dat ik aanneem.

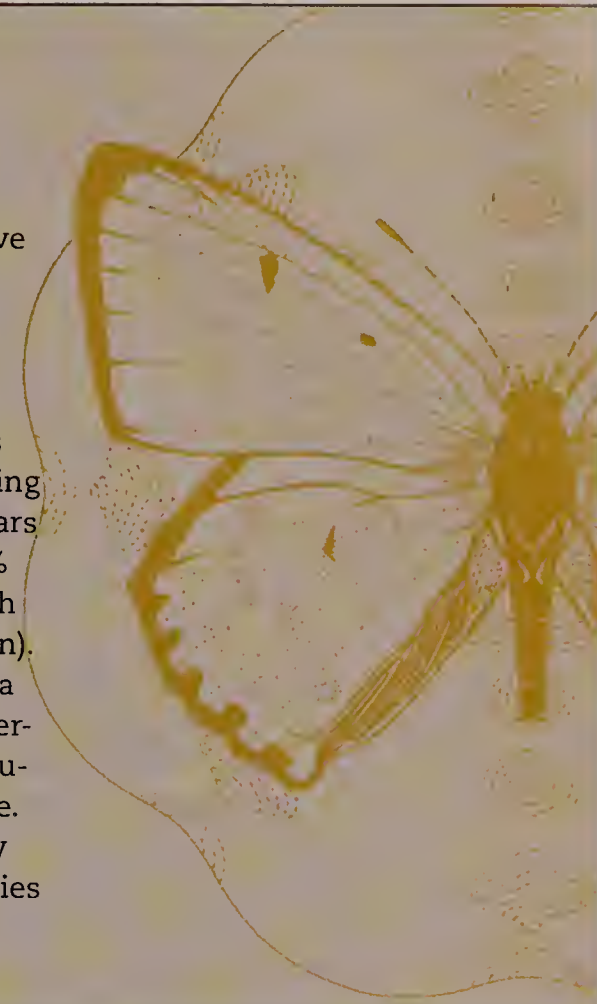
Literatuur

- Adriaens T & Laget D 2008. To bee or not to bee. Mogelijkheden voor het houden van bijenvolken in natuurgebieden: een inschatting. Instituut voor natuur- en bosonderzoek. [zie: www.solitairebijen.ugent.be/publicaties.html]
- Blacquièrre T 2009. Visie Bijenhouderij en Insectenbestuiving, analyse van bedreigingen en knelpunten. Plant Research International WUR. Beschikbaar op: www.documents.plant.wur.nl/pri/bijen/227.pdf
- Brugge B, Van der Spek E & Kwak MM 1996. Honingbijen in natuurgebieden? De Levende Natuur 1996: 71-76.
- Dijkstra JP & Kwak MM 2007. A meta-analysis on the pollination service of the honey bee (*Apis mellifera* L.) for the Dutch flora. Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 18: 79-87.
- Evertz S 1993. Untersuchungen zur interspezifischen Konkurrenz zwischen Honigbienen (*Apis mellifera* L.) und solitären Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). Verlag Shaker
- Forup ML & Memmot J 2005. The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. Ecological Entomology 30: 47-57.
- Gathmann A & Tschamtkte T 2002. Foraging ranges of solitary bees. Journal of Animal Ecology 71: 757-764.
- Goulson D & Sparrow KR 2009. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee workers size. Journal Of Insect Conservation 13: 177-181.
- Hoffmann F & Kwak MM 2005. The vulnerability to pollinator species loss of plant species with various pollination syndromes and degrees of specialisation. In: Biodiversity and pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes (Hoffmann F). Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Koster A 1998. Honingbijen en wilde bijen zijn concurrenten. Bijen 7: 265-269.
- Koster A 2011. www.bijenhelpdesk.nl/Bijen/BinH/BinH11.htm. [Geraadpleegd op: 12.xi.2011]
- Kuypers A 1997. Druk op drachtgebieden. Bijen 6: 3-4.
- Kwak MM, Hoffmann F & Hunneman H 2005. Pollination quantity and quality in relation to plant population size, flower diversity and flower constancy of syrphids in the devil's bit scabious *Succisa pratensis*. In: Biodiversity and pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes (Hoffmann F). Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Müller A, Diener S Schnyder S Stutz K Sedivy C & Dorn D 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. Biological Conservation 130: 604-615.
- Peeters TMJ 2004. Concurrentie tussen honingbijen en andere bijen. http://www.nev.nl/hymenoptera/concurrentie_apis.html. [Geraadpleegd op 12.xi.2011]
- Peeters TMJ & Reemer M 2003. Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Stichting European Invertebrate Survey - Nederland.
- Reemer M 2006. Bijen. In: Diversiteit hoog houden, bouwstenen voor een geïntegreerd natuurbeheer (Weeda EJ, Ozinga WA, Jagers op Akkerhuis GAJM eds). Alterra rapport 1418.
- De Rond J 2005. Vrije bijen in de AWD. Nieuwsbrief Natuuronderzoek Amsterdamse Waterleidingduinen 15: 1-4. (met aanvulling op www.naturalmedia.nl)
- Seeley TD 1985. Honeybee ecology: a study of adaptation in social life. Princeton University Press.
- Shavit O, Dafni A & Ne'eman G 2009. Competition between honeybees and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel - Implications for conservation. Israel Journal of Plant Sciences 57: 171-183.
- Smeeckens C 1998. Concurrentie tussen honingbijen en andere bloembezoekende insecten. Ministerie van LNV, IKC Landbouw.
- Smelter M 2003. De rol van *Apis mellifera* in het veld. Een veldstudie op de Strabrechtse Heide. Doctoraalverslag Community and Restoration Ecology Group, Rijksuniversiteit Groningen.
- Steffan-Dewenter I 1998. Wildbienen in der Agrarlandschaft: Habitatwahl, Sukzession, Bestäubungsleistung und Konkurrenz durch Honigbienen. Verlag Agrarökologie.
- Terlouw S 2010. Honingbijen *Apis mellifera* in de terreinen van Staatsbosbeheer? Intern document Staatsbosbeheer.
- Van der Goot VS 1981. De zweefvliegen van Noordwest-Europa en Europees Rusland, in het bijzonder van de Benelux. KNNV Uitgeverij.
- Van de Veluwe J 1996. Overbegrazing op de heide? Bijen 5: 282.
- Wallis de Vries MF, Van Swaay CAM & Plate CL 2010. Verbanden tussen de achteruitgang van dagvlinders en bloemenrijkdom. De Levende Natuur 111: 125-129.
- Westerkamp C 1991. Honey bees are poor pollinators - why? Plant Systematics and Evolution 177: 71-75.
- Willmer PG, Bataw AAM & Hughes JP 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. Ecological Entomology 19: 271-284.
- Zurbuchen A, Landert L, Klaiber J, Müller A, Hein S & Dorn S 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. Biological Conservation 143: 669-676.

Summary

Effects of honeybees, *Apis mellifera*, on insects in nature reserves

Analysis of studies on heathlands in The Netherlands and other European countries on competition between honeybees and wild pollinators lead to the conclusion that negative effects of honeybees on other insects exist and are a threat to wildlife. Differences in opinion on this topic between beekeepers and nature conservationists are highlighted. Biological information of many wild bee species is provided to illustrate the possible negative effects that honey bees might have on their flower visitation. This information leads to several guidelines for implementation by nature managers. (1) Allow honeybees only where it is part of the cultural heritage of the reserve. (2) Allow honeybees only during mass flowering of plants in an area of at least 50 hectare. (3) Do not place beehives in years with low flowering, for instance when beetles affect heather vitality. (4) Only allow a 25% amount of beehives of the number from which honeybees will start competing with each other (because exact competition effects between honeybees and wild bees are unknown). This makes 0,75 beehives/ha for willow, 0,5 beehives/ha for heather and 0,25 beehives/ha for bellheather and billberry, and 0,025 beehives/ha for fireweed. (5) When no mass flowering occurs a maximum of 3 beehives/100 ha is advised. (6) Around sites with relict populations of endangered bee species, no beehives should be allowed within 1,5 km distance. Many wild bee species are rare and/or threatened in The Netherlands. We should be very cautious with placing honeybees in nature reserves, and hope that future scientific studies will provide more insights in the competition between wild bees and honeybees.



Erik van der Spek
Wilhelminalaan 67
1791 AM Den Burg
Spek-druif@introweb.nl

De knautiabij, *Andrena hattorfiana*: bedreigde kroon op de beemdkroon

Menno Reemer
Ruud Beringen
Wout van der Slikke

TREFWOORDEN

Heuvelland, leefgebiedenbeleid, rode lijst, vegetatiebeheer

Entomologische Berichten 72 (1-2): 112-119

De knautiabij, *Andrena hattorfiana* (Fabricius), is geschikt als embleem voor een bedreigde biotoop. Groot en fraai gekleurd, goed herkenbaar en in zijn voortbestaan afhankelijk van beemdkroon, een opvallende en kenmerkende plant van bloemrijke graslanden. Sinds enkele jaren heeft de knautiabij een officieel plaatsje in het Leefgebiedenbeleid van het Ministerie van LNV, als aandachtsoort voor het Zuid-Limburgse heuvelland. In 2007 zijn de populaties van de knautiabij in het heuvelland in kaart gebracht, met als uiteindelijke doel het opstellen van beheeradviezen voor bloemrijke schrale graslanden. De soort is in 44 kilometerhokken aangetroffen, tegenover 25 in de periode 1980-2006. Rekeninghoudend met de gerichte inventarisatie-inspanning wijzen deze resultaten echter op een achteruitgang met minstens 56%. Met behulp van gegevens over de grootte van populaties van knautiabij en beemdkroon, overige vegetatie en het gevoerde beheer zijn zowel algemene als gebiedsspecifieke adviezen opgesteld.

Inleiding

In 2007 is het Leefgebiedenbeleid van het toenmalige Ministerie van LNV (nu ELI) van start gegaan. Dit beleid richt zich op de bescherming van plant- en diersoorten die een gezamenlijk leefgebied delen (Kalkman 2008). De meest relevante soortgroepen worden in het beleid per leefgebied vertegenwoordigd door enkele 'aandachtsoorten', gekozen uit soorten van de Habitatrichtlijn en soorten die op de Nederlandse Rode Lijsten staan. Voor het leefgebied Heuvelland (het Zuid-Limburgse lössgebied) is de knautiabij, *Andrena hattorfiana*, (Fabricius) als aandachtsoort gekozen (zie kader 1 voor de herkenning van de knautiabij).

De knautiabij staat als bedreigd op de Nederlandse rode lijst (Peeters & Reemer 2003). Binnen het Zuid-Limburgse heuvelland is het een zeer kenmerkende soort voor bloemrijke graslanden. Bloemrijke graslanden en bermen in het heuvelland staan sterk onder druk als gevolg van verruiging en ongunstig beheer. Aan kalkgraslanden wordt binnen andere beleidskaders al veel aandacht besteed (bijv. Bobbink & Willemsse 2001), maar andere typen schrale graslanden staan helaas minder in de belangstelling. Met name schrale hooilanden, bermen, dijktaluds, akker- en bosranden, maar ook randvegetaties van kalkgraslanden, zijn in kwaliteit sterk achteruitgegaan. Deze gebieden worden vaak niet als natuurgebied beheerd en liggen door hun kleinschalige karakter en versnipperde verspreiding buiten de Ecologische Hoofdstructuur. Met relatief eenvoudige aanpassingen in het beheer kan de kwaliteit van deze waardevolle elementen van het heuvelland sterk worden verbeterd. Diverse kenmerkende en bedreigde plant- en diersoorten zullen hiervan profiteren.

De knautiabij is voor haar voedselvoorziening vrijwel geheel afhankelijk van grote groeiplaatsen van beemdkroon (*Knautia arvensis*). Deze bij is zeer gevoelig voor achteruitgang van beemdkroonpopulaties en daardoor bijzonder geschikt als

indicator voor de kwaliteit van de graslanden. Om die reden stond de knautiabij centraal in het opstellen van een plan ter verbetering van de kwaliteit van bloemrijke, schrale graslanden in het Leefgebied Heuvelland, zoals wegbermen en graften. Dit plan werd in 2007 en 2008 opgesteld in opdracht van het Ministerie van LNV. Reemer *et al.* (2008) brengen uitgebreid verslag uit van dit onderzoek. Het huidige 'jaar van de bij' vormt een mooie aanleiding om de resultaten via dit artikel bij een groter publiek onder de aandacht te brengen.

Verspreiding en ecologie van de knautiabij

De knautiabij is grotendeels beperkt tot het zuidoosten van Nederland, met name Limburg (figuur 3). Buiten Limburg is slechts een handjevol vindplaatsen bekend in het rivierengebied en sinds 2002 ook in Zeeland. In het Zuid-Limburgse heuvelland komt de soort op tientallen plaatsen voor. Verder zijn er populaties op bloemrijke rivierdijken langs de Maas (Peeters *et al.* 1999). De knautiabij is in Nederland sterk afgenomen gedurende de afgelopen decennia (Peeters & Reemer 2003). Ook in Duitsland, Zweden en Finland is de soort achteruitgegaan (Franzén & Nilsson 2004, Pekkarinen 1998, Westrich *et al.* 1998).

De knautiabij komt voor in droge, zonnige, min of meer schrale graslanden en kruidenvegetaties met grote groeiplaatsen van beemdkroon. Dit kunnen zowel schrale (kalk)graslanden in natuurreservaten zijn als vegetaties in gebieden die niet primair als natuur beheerd worden, zoals (randen van) weilanden, (spoor)wegbermen, holle wegen, kanaaldijken en bosranden (Peeters *et al.* 1999, Westrich 1989).

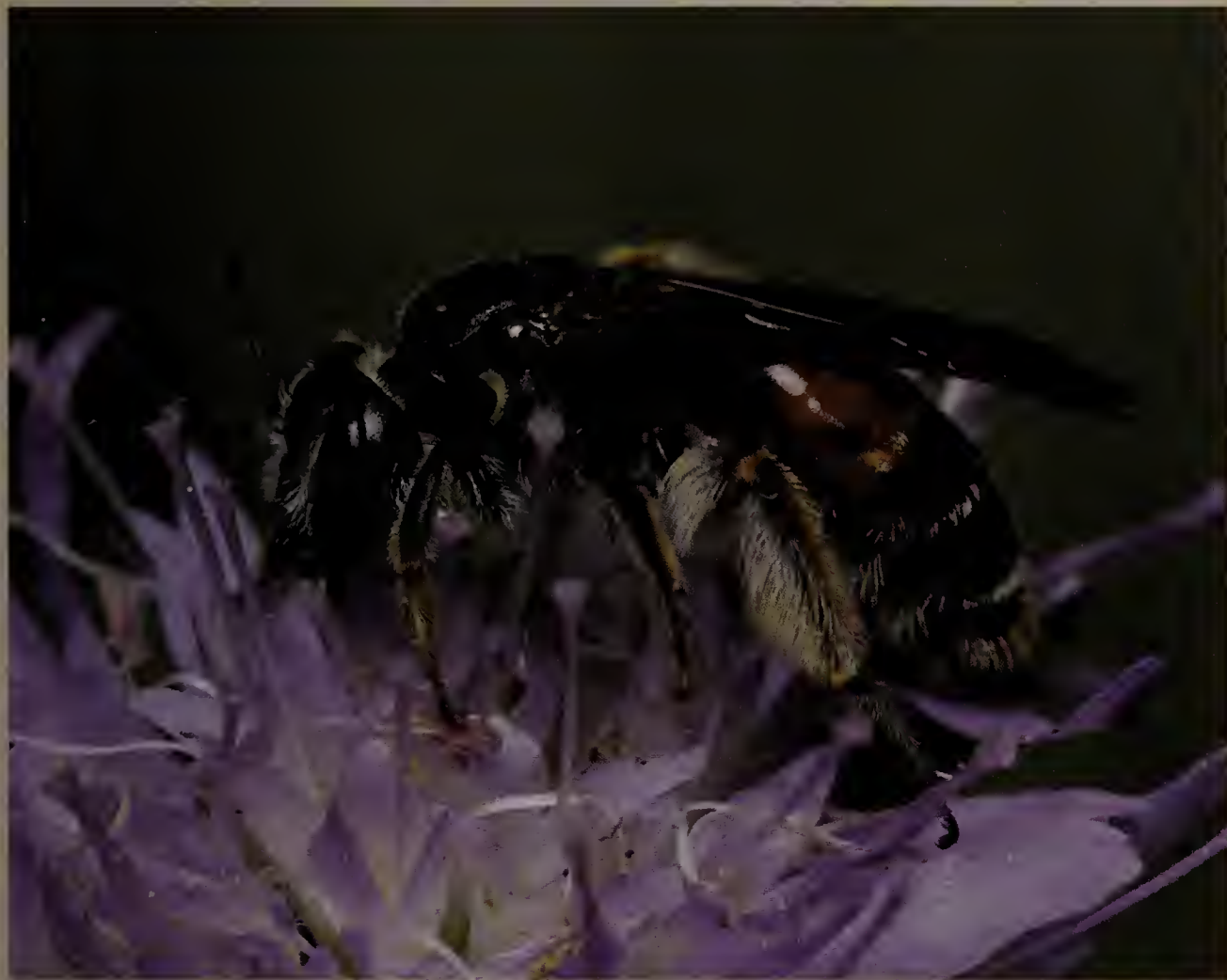
De knautiabij vliegt van eind mei tot half augustus, met de grootste aantallen van half juni tot half juli. Het vrouwtje verzamelt stuifmeel van beemdkroon, waarmee ze haar larven van voedsel voorziet. Sporadisch worden ook wel bloemen bezocht

Kader 1

Herkenning van de knautiabij

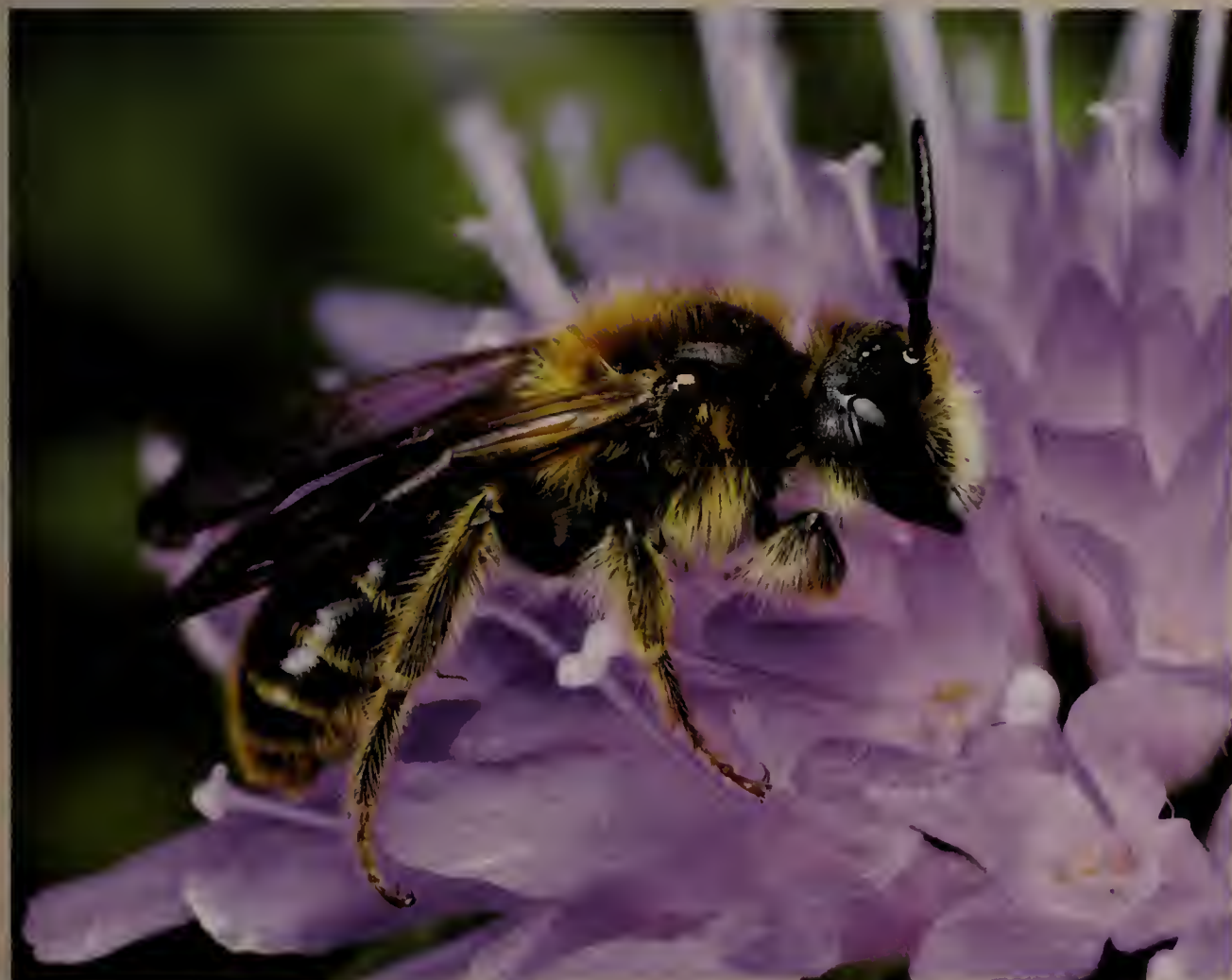
De knautiabij, *Andrena hattorfiana*, is een grote, slanke zandbij van 13-16 mm, met (meestal) een rode basis van het achterlijf. Het vrouwtje (figuur 1) is te herkennen aan de lichte haarbandjes op het achterlijf en de oranjerood behaarde achterlijfspunt. Het mannetje (figuur 2) is slanker, heeft langere antennen en een wit kopschild (kop van voren bekijken). In combinatie met

de uiterlijke kenmerken is de soort gemakkelijk te herkennen aan het bloembezoek: een grote zandbij met een gedeeltelijk rood achterlijf op de bloem van beemdkroon is vrijwel altijd een knautiabij. De vrouwtjes vallen soms extra op door de grote rozerode stuifmeelklompen aan de achterpoten.



1. Vrouwtje knautiabij, *Andrena hattorfiana*, op de bloem van een beemdkroon.
Foto: Tim Faasen

1. Female of *Andrena hattorfiana* on a flower of field scabious.



2. Mannetje knautiabij, *Andrena hattorfiana*, op de bloem van een beemdkroon.
Foto: Tim Faasen

2. Male of *Andrena hattorfiana*, on a flower of field scabious.



3. Vindplaatsen van de knautiabij, *Andrena hattorfiana*, in Nederland in hokken van 5×5 km vóór (vierkantjes) en vanaf 1980 (zwarte stippen). Alleen vondsten daterend van vóór de inventarisatie in 2007 zijn in deze kaart opgenomen.

3. Distribution of *Andrena hattorfiana* in The Netherlands in 5×5 km squares, before (squares) and after (black dots) 1980. Only records known before the 2007 survey are included in this map.

van duifkruid (*Scabiosa columbaria*) en *Centaurea*-soorten, maar in Nederland speelt dit geen rol van betekenis. Ook mannetjes zijn regelmatig op beemdkroon te zien, maar zij bezoeken de bloemen alleen om nectar op te nemen, niet om stuifmeel te verzamelen. Zij vliegen hierbij vaak in snelle patrouillevluchten van bloem tot bloem, op zoek naar vrouwtjes om mee te paren. Ze vliegen dan zo snel, dat ze voor onervaren waarnemers nauwelijks als bij te herkennen zijn.

Het vrouwtje slaat het verzamelde stuifmeel op in zelfgegraven holen in de grond. Deze nesten zijn in Nederland nooit gevonden, maar uit Zweden is bekend dat ze in droge, spaarzaam begroeide, min of meer vlakke bodem gegraven worden. De ingang wordt niet gemarkeerd door een zandhoopje en is vaak aan het oog onttrokken door kruiden. Het nest is circa 30 cm diep en per nest worden gemiddeld zes broedcellen aangelegd, in elk waarvan één ei wordt gelegd. Naar schatting maakt een vrouwtje tijdens haar leven (dat 15-25 dagen duurt) niet meer dan twee à drie nesten (Larsson & Franzén 2007). Dit zou kunnen betekenen dat elk knautiabijenvrouwtje maximaal 12 tot 18 nakomelingen heeft.

Als broedparasiet van de knautiabij is de knautiawespbij, *Nomada armata* Herrich-Schäffer, bekend (Westrich 1989). Deze zeldzame soort legt eitjes op de voedselvoorraad in de broedcellen van de knautiabij.

De knautiabij kan goed vliegen, maar lijkt desondanks een kleine actieradius te hebben. Vrouwtjes leggen voor het verzamelen van stuifmeel een gemiddelde afstand af van 46 m vanaf hun nestelplek. Hierbij vermijden zij stukken land waar geen beemdkroon groeit, zelfs niet als deze slechts 10 meter breed zijn, zoals onverharde wegen, stenen muren en groeiplaatsen van bomen. Slechts 10% van de onderzochte populaties bleek



4. Onderzochte km-hokken in Zuid-Limburg. Symbolen: □: gezocht, maar geen beemdkroon en geen knautiabij gevonden; ○: beemdkroon gevonden, maar geen knautiabij; ●: zowel beemdkroon als knautiabij gevonden.

4. Surveyed km squares in the southern part of Limburg. Symbols: □: investigated, but no field scabious nor *Andrena hattorfiana* found; ○: field scabious found, but no *Andrena hattorfiana*; ●: both field scabious and *Andrena hattorfiana* found.

Tabel 1. Overzicht van onderzochte km-hokken en resultaten. Zie ook figuur 4.

Table 1. Overview of the sampled km squares and results. See also figure 4.

Totaal onderzochte km-hokken	76
Zowel beemdkroon als knautiabij gevonden	44
Wel beemdkroon gevonden, maar geen knautiabij	9
Geen beemdkroon gevonden	23
Km-hokken waaruit knautiabij bekend in 1980-2006	25
Km-hokken waarin knautiabij niet teruggevonden	14
Km-hokken waarin beemdkroon niet teruggevonden	14

zulke landschapselementen over te vliegen (Larsson & Franzén 2007). In de praktijk zal dit bijvoorbeeld kunnen betekenen dat knautiabijen op plekken waar beemdkroon aan beide zijden van een weg groeit slechts aan één zijde zullen foerageren. Ongeveer 2% van de knautiabijen koloniseert andere locaties, op een maximaal waargenomen afstand van 900 meter (Larsson & Franzén 2007). De knautiabij is dus erg plaatstrouw en niet snel geneigd om de habitat te verlaten op zoek naar andere geschikte gebieden.

Het project

In 2007 zijn de populaties van de knautiabij en beemdkroon in het Heuvelland (Limburg ten zuiden van Amersfoortcoördinaat $y = 330$) in kaart gebracht. Hiertoe werden de meest kansrijke locaties bezocht. In mei, juni en juli 2007 zijn alle 25 kilometerhokken bezocht waar de knautiabij sinds 1980 gevonden was (volgens het databestand van EIS-Nederland), evenals alle 34 kilometerhokken waarvan grote groeiplaatsen (>50 planten) van beemdkroon bekend waren (volgens het databestand van FLORON). Deze hokken vertonen enige overlap; samengevoegd gaat het om 43 hokken. Daarnaast zijn ook nog 33 kilometerhokken bezocht die op basis van topografische kaarten en bestaande kennis over bepaalde gebieden kansrijk leken.



5. Wegberm ten noorden van Wahlwiller. De beemdkroon is beperkt tot de niet verhoogde onderrand. De bovenkant van het talud is verhoogd door inspoeling van meststoffen uit de naastgelegen akker. Het instellen van een bufferzone in combinatie met maaien en afvoeren (verschralen) en eventueel begrazing door rondtrekkende schapen levert naar verwachting een kruidenrijkere berm op, waarin onder andere beemdkroon beter kan gedijen. Foto: Menno Reemer

5. Roadside north of Wahlwiller. Field scabious is restricted to the lower margin. The upper margin is encroached due to translocation of nutrients from the adjacent agricultural field. Creating a buffer zone in combination with mowing and removing the vegetation, or possibly grazing by sheep, is expected to result in a species-richer roadside.



6. Berm nabij de Sint-Pietersberg. Fraaie, bloemrijke berm met veel beemdkroon en een grote populatie knautiabijen. Foto: Menno Reemer

6. Roadside near the Sint Pietersberg. Attractive, species-rich roadside with abundant field scabious and a large population of *Andrena hattorfiana*.

In totaal zijn dus 76 kilometerhokken onderzocht (figuur 4). Per locatie zijn gegevens verzameld over aantallen knautiabijen en beemdkroonplanten, mate van isolatie ten opzichte van andere populaties, vegetatie, standplaats en beheer. Een deel van deze informatie werd verzameld tijdens herbezoeken aan de locaties in 2008. Beemdkroonplanten werden tot eenzelfde groeiplaats gerekend wanneer deze minder dan 50 meter uiteen stonden.

Meer vindplaatsen, toch achteruitgang

In 2007 is in totaal in 76 kilometerhokken gezocht naar de knautiabij en beemdkroon (figuur 4, tabel 1). In deze hokken zijn 109 locaties met beemdkroon gevonden. De knautiabij werd in 44 kilometerhokken aangetroffen (in totaal 82 loca-

ties), tegenover 25 in de periode 1980-2006. Bij oppervlakkige beschouwing van deze resultaten lijkt het dus alsof het goed gaat met de knautiabij in Zuid-Limburg. Dit beeld is echter vertekend door de grote, gerichte onderzoeksinspanning in 2007. In dit jaar is intensiever naar de soort gezocht dan ooit en het verspreidingsbeeld is daardoor completer dan ooit. Als we dit in ogenschouw nemen, lijken de resultaten eerder te wijzen op een sterke achteruitgang van de knautiabij: van de 25 hokken waarin de soort in de periode 1980-2006 gevonden is, kon hij er slechts in 11 worden teruggevonden. In de 14 resterende hokken zijn bovendien geen groeiplaatsen van beemdkroon meer gevonden, dus de kans dat de knautiabij hier toch voorkomt is gering. Deze resultaten suggereren dat het leefgebied van de knautiabij in het heuvelland in de laatste 20 jaar met minstens 56% is afgenomen.



7. Julianakanaal nabij Brommelen. Het talud is sterk verruigd en de beemdkroon heeft het hier niet makkelijk. Toch komt de knautiabij er nog voor. Foto: Wout van der Slikke

7. Juliana-canal near Brommelen. The canal bank is heavily encroached by tall herbs, which makes it hard for field scabious to survive. Nevertheless, *Andrena hattorfiana* still occurs here.



8. De voet van de Rensberg bij Wijlre. Op de voorgrond zijn de bloemen van beemdkroon zichtbaar, maar deze komen in de verdrukking door de verruiging en struikopslag. Foto: Menno Reemer

8. Lower part of the Rensberg near Wijlre. In front the flowers of field scabious are visible, but these are suffering from encroachment by tall herbs and shrubs.

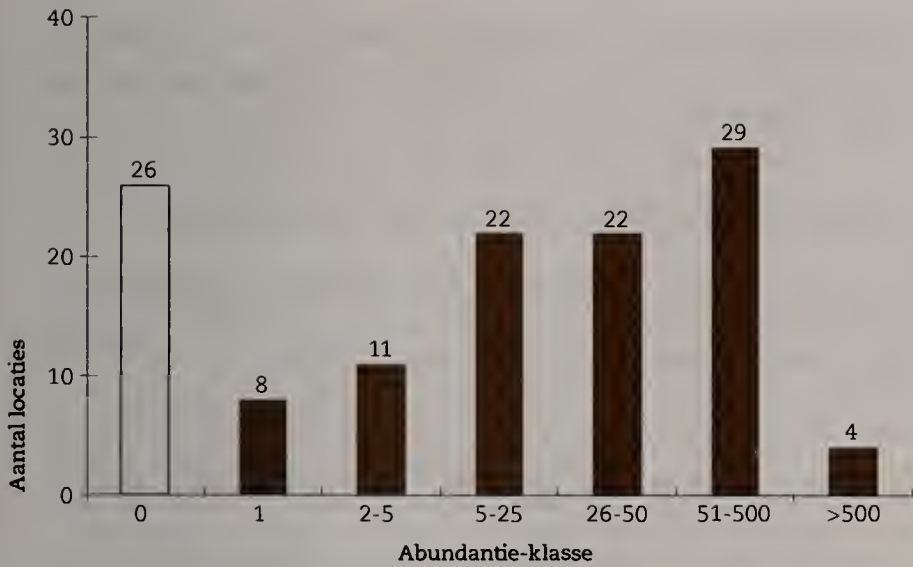
Omgevingseisen

Beemdkroon

Beemdkroon is bij de veldbezoeken in 2007 en 2008 bijna uitsluitend aangetroffen op hellende terreinen zoals taluds, kalkhellinggraslanden, steilranden en holle wegen (fig. 5-8). Figuur 9 geeft per aantalsklasse van beemdkroon weer hoeveel locaties er zijn gevonden. Figuur 10 laat zien hoe de aantallen groeiplaatsen van beemdkroon verdeeld zijn over de verschillende oriëntatierichtingen ten opzichte van de zon. Hieruit blijkt dat beemdkroon een voorkeur heeft voor plaatsen met een zuidelijke expositie.

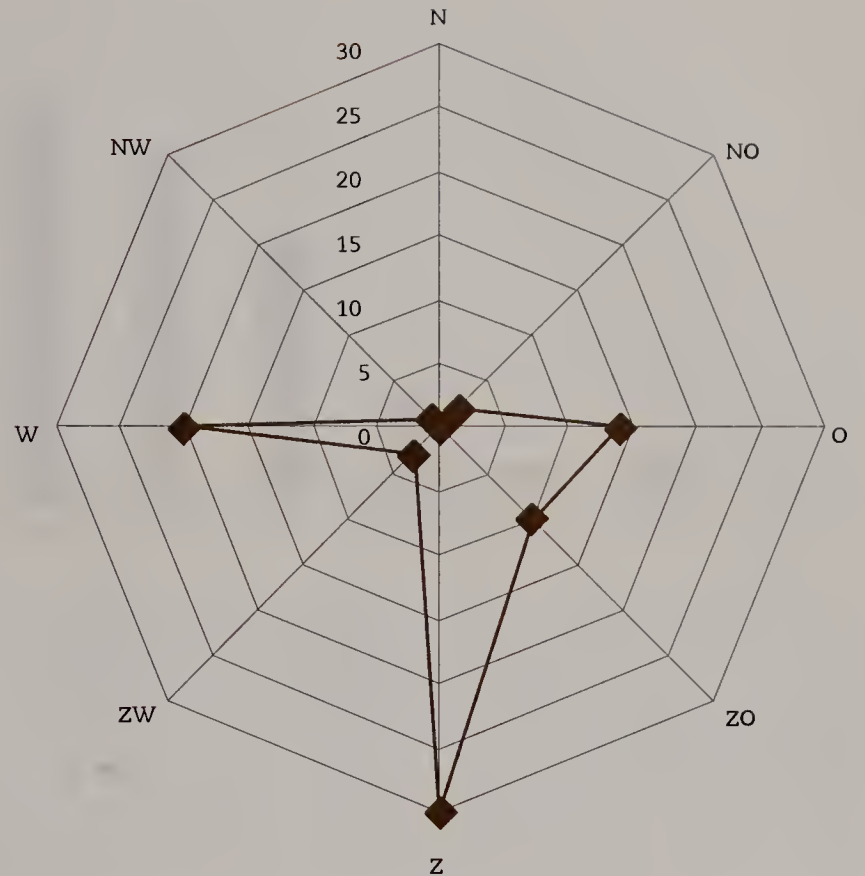
Bij de herbezoeken in 2008 zijn overwegend groeiplaatsen in het agrarisch gebied bezocht. Slechts enkele groeiplaatsen lagen in natuureservaten. De meeste groeiplaatsen

waren gelegen in bermen van wegen en paden, in taluds langs wegen en langs holle wegen. Veel groeiplaatsen bevonden zich op hellingen die aan de bovenzijde grensden aan landbouwpercelen. Door bemestingsinvloeden was de bovenrand van de helling vaak verruigd en niet meer geschikt als groeiplaats voor beemdkroon. De belangrijkste groeiplaatsen, buiten de reservaten, waren hellingen die aan de bovenzijde grensden aan gronden die niet of weinig bemest werden zoals boomgaarden, schietbanen, tuinen of wegen en paden. Hoge hellingen waren meestal alleen lokaal aan de bovenzijde verruigd; lage hellingen binnen het agrarisch gebied waren vaak van boven tot beneden verruigd. Bij deze totaal verruigde hellingen wisten de laatste beemdkroonplanten hun bestaan te rekken in de gemaaide zone vlak naast de weg, waar de vegetatie lager en opener was.



9. Het aantal locaties per abundantieklasse van beemdkroon. Boven de staven in de grafiek is het aantal in 2007 onderzochte groeiplaatsen per abundantieklasse vermeld. Locaties met 51-500 exemplaren beemdkroon komen het meest voor, op de voet gevolgd door locaties met 5-25 en 26-50 planten. Locaties met meer dan 500 exemplaren van beemdkroon zijn zeldzaam en slechts vier maal aangetroffen.

9. The number of locations per abundance class of field scabious. Above the bars, the number of visited populations in 2007 is mentioned. Locations with 51-500 plants of field scabious are most abundant, followed by locations with 5-25 and 26-50 plants. Locations with more than 500 field scabious plants are rare and only found four times.



10. Expositie van de groeiplaatsen van beemdkroon. Per windrichting is het aantal groeiplaatsen aangeduid.

10. Exposition of the sites where field scabious grows. The number of locations with field scabious is indicated in each direction with the brown symbols.

Knautiabij

Figuur 11 laat zien dat de aanwezigheid van de knautiabij afhangt van de populatiegrootte van beemdkroon. Hieruit blijkt dat de knautiabij op minder dan 30% van de plekken met minder dan 25 beemdkroonplanten aanwezig is. Daarna loopt de presentie snel op: bij meer dan 50 planten is de knautiabij al op 90% van de groeiplaatsen present. Dit duidt er op dat de populatiegrootte van beemdkroon waarschijnlijk de bepalende factor is in het voorkomen van de knautiabij in Zuid-Limburg. Nestelgelegenheid speelt in het heuvelland blijkbaar geen sterk beperkende rol. Dit maakt het aantal factoren waarmee rekening gehouden moet worden bij het opstellen van adviezen vrij overzichtelijk: bij voldoende aanbod van beemdkroonplanten is de kans dat de knautiabij zich handhaaft groot.

Beheer

Een beheer dat gericht is op behoud van beemdkroon- en knautiabijenpopulaties zal naar verwachting gunstig zijn voor vele andere kenmerkende planten- en insectensoorten van bloemrijke graslanden. De voornaamste bedreiging voor de knautiabij is de voortschrijdende achteruitgang van beemdkroon. Ook als er voldoende voedselplanten aanwezig zijn kan een verkeerd maaibeheer een serieuze bedreiging vormen. Bij maaien tijdens de vliegtijd van de knautiabij komt er een abrupt einde aan de voedselvoorziening, wat direct het aantal nakomelingen nadelig beïnvloedt. De knautiabij blijkt verder gevoelig voor concurrentie om stuifmeel: hoe meer de beemdkroonbloemen door andere insecten bezocht worden, hoe kleiner de populatie knautiabijen (Larsson & Franzén 2007). In de praktijk is dit geen factor waarmee in het natuurbeheer rekening gehouden kan worden, op één uitzondering na: de honingbij, *Apis mellifera* Linnaeus. Grote aantallen bijenkasten in de buurt van groeiplaatsen van beemdkroon kunnen serieuze concurrentie voor de knautiabij betekenen (Steffan-Dewenter & Tschardt 2000).

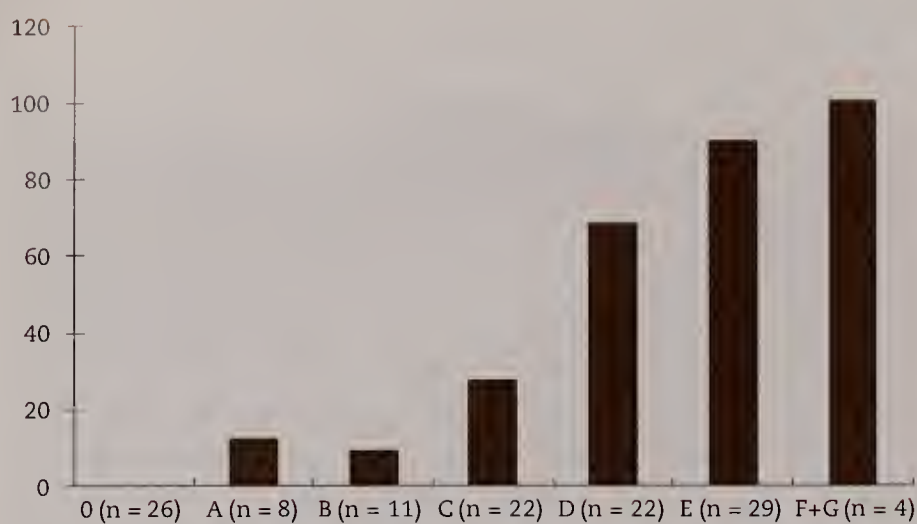
Maaien

Maaien en afvoeren is op voedselrijke, productieve standplaatsen de meest geschikte beheervorm. Met deze beheervorm worden nutriënten afgevoerd. Glanshavergraslanden op voedselrijke standplaatsen worden eind juni / begin juli voor de eerste keer gemaaid en in september voor de tweede keer (Schaminée et al. 1996). Voor de knautiabij zijn deze maaitijdstippen eigenlijk te vroeg. Juist in de vliegtijd van de bij gaat dan hun voedselbron verloren. Dit kan ondervangen worden door stroken grasland over te laten staan (met minimaal 50 beemdkroonplanten). Deze stroken kunnen in het najaar of het volgende jaar alsnog gemaaid worden. Een vroege maaibeurt is voor beemdkroon niet nadelig; frequent maaien wel. Na enkele weken tot een maand komt de plant weer in bloei en als er pas in september weer gemaaid wordt heeft de plant tijd genoeg om zaad te zetten. Tijdens de veldbezoeken werd in enkele bermen zelfs geconstateerd dat er in de twee keer per jaar gemaaide bermstrook vlak langs de weg meer beemdkroon stond dan in de één keer per jaar gemaaide ruigere delen verder van de weg af. De twee keer per jaar gemaaide stroken waren meer verschaald en de vegetatie was daar lager en opener.

Minder productieve glanshavergraslanden worden eind juli / begin augustus gemaaid en eventueel in het najaar nabeweid. Voor schrale kalkgraslanden is de eerste helft van augustus de beste tijd voor maaien en afvoeren. Bij dit maaitijdstip worden nog veel nutriënten afgevoerd en wordt het overheersen van gevinde kortsteel onderdrukt (Schaminée et al. 1996).

Voor het in stand houden van zoomvegetaties kan worden volstaan met een incidentele maaibeurt (waarschijnlijk niet ieder jaar nodig) in het najaar om de opslag van houtige gewassen tegen te gaan.

Een 'goedkope' vorm van maaibeheer is klepelen. Hierbij wordt de vegetatie stukgeslagen en blijft het 'maaisel' liggen. Deze vorm van beheer is buitengewoon ongeschikt voor het ontwikkelen of in stand houden van kruidrijke vegetaties.



11. Aanwezigheid (in percentage) van de knautiabij per aantalsklasse van beemdkroon. 0 = 0 planten; A = 1 plant; B = 2-5 planten; C = 6-25 planten; D = 26-50 planten; E = 51-500 planten; F+G = >500 planten. Tussen haakjes is het aantal (n) onderzochte groeiplaatsen per aantalsklasse vermeld.

11. Presence (in percentage) of *Andrena hattorfiana* per abundance class of field scabious. 0 = 0 plants; A = 1 plant; B = 2-5 plants; C = 6-25 plants; D = 26-50 plants; E = 51-500 plants; F+G = >500 plants. Between brackets the number (n) of studied sites per abundance class is given.

Uit het maaisel vrijkomende nutriënten verrijken de bodem. Klepelen leidt tot het ontstaan van soortenarme ruige graslanden waarin soorten als kweek en gewone berenklauw de boven- toon voeren.

Begrazen

Kalkgraslanden en bermen werden met name in voorjaar en voorzomer en in het late najaar en winter door rondtrekkende schaapskudden begraasd (Schaminée et al. 1996). Deze traditionele vorm van begrazing pakt waarschijnlijk goed uit voor beemdkroon omdat er tijdens bloei en vruchtzetting geen begrazing is. Doordat bij beweiding de graszode wordt opengetrapt en er meestal geen gesloten moslaag aanwezig is, zijn bij beweiding de mogelijkheden voor succesvolle kieming en vestiging beter dan bij een maaibeheer. Rondtrekkende grazers dragen bovendien bij aan de verspreiding van zaden. Omdat er bij begrazing minder nutriënten worden afgevoerd dan bij maaien en afvoeren, is begrazing vooral geschikt voor relatief voedselarme situaties die niet (meer) verschaald hoeven te worden.

Enkele in 2008 bezochte groeiplaatsen lagen in bermen en perceelsranden die vanuit aangrenzende weilanden intensief begraasd werden. Door de hoge graasdruk vanuit de weilanden kwamen maar weinig planten in bloei. Door tijdens bloei en vruchtzetting het raster terug te plaatsen (d.m.v. een flexraster) zouden meer planten tot bloei en zaadzetting kunnen komen.

Nogal wat kleine groeiplaatsen van beemdkroon liggen in smalle bermen en steilrandjes langs onverharde paden in het agrarisch gebied. Deze smalle stroken zijn vaak te smal om te maaien en worden ook niet vanuit de aangrenzende weilanden begraasd. Door het ontbreken van beheer verruigen deze stroken, terwijl zij in potentie van betekenis kunnen zijn voor de flora. Begrazing met rondtrekkende schaapskudden in voor en/of najaar (als er geen gewas op de eventueel aanwezige akkers staat of als de akkers uitgerasterd zijn) zou de kwaliteit van deze stroken kunnen verbeteren.

Voor het in stand houden van zoomvegetaties is incidentele of zeer extensieve begrazing waarschijnlijk al voldoende. Als binnen grote aaneengesloten oppervlakten natuurgebied

graslanden met Beemdkroon in mozaïek voorkomen met struweel en bosranden, kan mogelijk een beheer van extensieve begrazing toegepast worden.

Beknopt overzicht richtlijnen en maatregelen

Hieronder worden enkele algemene richtlijnen en mogelijke beheersmaatregelen voor de beherende instanties samengevat (voor meer informatie zie Reemer et al. 2008).

Algemene richtlijnen:

- Streven naar groeiplaatsen van minimaal 50 (bloeiende) exemplaren beemdkroon.
- Groeiplaatsen onderling verbinden indien mogelijk.
- Iedere vorm van bemesting weren.
- In de regel niet maaien voor augustus (voor andere insectenfauna is het zelfs beter om pas in oktober te maaien).
- Maaien in juni-juli alleen gefaseerd of gezoned en alleen bij grote populaties.
- Bloemrijke ruigten en zoomvegetaties maaien (en afvoeren) in oktober.
- In bloeitijd bij voorkeur niet begrazen, of alleen (grote populaties beemdkroon) extensief.
- Geen bijenkasten binnen een straal van 500 m rond groeiplaatsen van beemdkroon.

Mogelijke extra maatregelen:

- Bufferzones creëren om de groeiplaatsen van beemdkroon te vrijwaren van meststoffen en gewasbeschermingsmiddelen (met name insecticiden) vanuit agrarische percelen.
- Verruigde, voedselrijke standplaatsen verschrallen door maaien en afvoeren.
- Op verruigde, voedselrijke standplaatsen kleinschalig en gefaseerd plaggen.
- Schaduwgevende bomen en jonge opslag bomen en struiken verwijderen.
- Groeiplaatsen langs randen intensief begraasde percelen in bloeitijd tijdelijk uitrasteren (flexraster).
- Kleine populaties op kansrijke, maar geïsoleerde, standplaatsen eventueel versterken door 'doorzaaien', bij voorkeur door opbrengen van maaisel van graslanden uit de directe omgeving.

Overige opmerkingen:

- Buiten de bloeitijd schept begrazing goede voorwaarden voor kieming en vestiging (een korte vegetatie met een opengetrapte zode).
- Rondtrekkende schaapskudden dragen mogelijk bij aan verspreiding van zaden.

Hopelijk draagt uitvoer van bovenstaande maatregelen ertoe bij dat veel beemdkroonplanten hun bedreigde 'kroon' weer mogen opzetten.

Dankwoord

Frank van der Meer en Ivo Raemakers voerden grote delen van het veldwerk uit, waarvoor onze hartelijke dank. Aanvullende waarnemingen van de knautiabij zijn aangeleverd door Pieter van Breugel, Anne Jan Loonstra, Theo Peeters en Erik van der Spek. Daarnaast is gebruik gemaakt van het databestand van EIS-Nederland, waarin recente gegevens van knautiabijen zijn opgenomen van Bob van Aartsen, H. Leerschool, Virgilius Lefebber, Peter Megens, Harry Pijfers, Jan Smit, John Smit en Pierre Thomas. Tevens danken wij alle floristen en instanties die verspreidingsgegevens van beemdkroon aan Stichting FLORON

hebben doorgegeven. Onze dank gaat uit naar Leo Kramer van de Gemeente Gulpen-Wittem, die ons in Gulpen ontving om uitgebreid de wensen en mogelijkheden ten aanzien van beemd-kroon en de knautiabij te bespreken. Voorts danken wij Patrick Kloet van Staatsbosbeheer, die ons in het Gerendal te woord stond.

Literatuur

- Bobbink R & Willemse JH 2001. OBN preadvies kalkgraslanden. Expertisecentrum LNV.
- Franzén M & Nilsson SG 2004. Vädssandbiets *Andrena hattorfiana* och andra hotade vildbins (Hymenoptera, Apoidea) landskapsutnyttjande i Stenbrohult, Linnés hembygd. Entomologisk Tidskrift 125: 1-10.
- Kalkman VJ (ed.) 2008. De soorten van het leefgebiedenbeleid. EIS-Nederland. Beschikbaar op www.repository.naturalis.nl/document/95258
- Larsson M & Franzén M 2007. Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). Biological Conservation 134: 405-414.
- Peeters TMJ & Reemer M 2003. Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. EIS-Nederland.
- Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). EIS-Nederland.
- Pekkarinen A 1998. Oligolectic bees in Northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). Entomologica Fennica 8: 205-214.
- Reemer M, Beringen R & Van der Slikke W 2008. De Knautiabij: kroon op de Beemd-kroon. Beheeradviezen voor bloemrijke graslanden in het Heuvelland. EIS-Nederland & Stichting FLORON.
- Schaminée JHJ, Stortelder AHF & Weeda EJ 1996. De Vegetatie van Nederland. Deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden. – Opulus Press.
- Steffan-Dewenter I & Tschamtker T 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. Oecologia 122: 288-296.
- Westrich P 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Spezieller Teil. Eugen Ulmer Verlag.
- Westrich P, Schwenninger HR, Dathe HH, Riemann H, Saure C, Voith J & Weber K 1998. Rote Liste der Bienen (Hymenoptera: Apidae). Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 119-129.

Summary

***Andrena hattorfiana*: a threatened flagship for a threatened habitat**

The mining bee *Andrena hattorfiana* (Fabricius) is a suitable flagship species for a threatened habitat. It is large and attractively coloured, and for its survival it depends on field scabious (*Knautia arvensis*), a conspicuous and characteristic plant of species-rich grasslands. Recently, this bee has officially become part of Dutch national nature policy, as a key species for the limestone hills in the southern part of the province of Limburg. In this area, the populations of *Andrena hattorfiana* were surveyed in 2007, in order to use this information in a plan for habitat management of species-rich grasslands. The bee was found in 44 kilometer-squares, compared to 25 in the years 1980-2006. Taking into account the intensity of the recent survey, however, it is argued that the range of *Andrena hattorfiana* has declined with at least 56%. With the aid of data on population size of both the bee and the plant, and information on vegetation and site management, recommendations are given for conservation measures improving the quality of species-rich grasslands in this area.



Menno Reemer

EIS-Nederland

Postbus 9517

2300 RA Leiden

menno.reemer@ncbnaturalis.nl

Ruud Beringen & Wout van der Slikke

Stichting FLORON

Postbus 9010

6500 GL Nijmegen

Bijen in en rond de stad; een literatuurstudie

A.C.M. (Bram) Cornelissen

TREFWOORDEN

Apidae s.l., stadsecologie, verstedelijking, wilde bijen

Entomologische Berichten 72 (1-2): 120-124

Ondanks dat verstedelijking een negatief effect heeft op de samenstelling en grootte van bijenpopulaties ten opzichte van meer natuurlijke gebieden, kan het stedelijk gebied fungeren als leefgebied voor wilde bijen. In vergelijking met het boerenland is het stedelijk gebied zelfs relatief rijk aan soorten. Uit dit literatuuronderzoek blijkt dat tussen de 13 en 40% van het aantal bijensoorten in 'natuurlijke' referenties ook wordt aangetroffen in tuinen, wegbermen, parken en industrieterreinen. Bloemenrijkdom en -diversiteit zijn de belangrijkste factoren die het voorkomen van wilde bijen in de stad verklaren. Het effect van het aanbieden van nestgelegenheid is niet of nauwelijks onderzocht. Met aangepast beheer van bijvoorbeeld het openbaar groen, is het mogelijk bijenpopulaties in het stedelijk gebied te faciliteren en zelfs te ontwikkelen.

Introductie

Meer en meer rijst het besef dat bestuiving als ecosysteemdienst van onvervangbare waarde is en dat de achteruitgang van bestuivers dus een urgent probleem is (Blacquièrre *et al.* 2009, Winfree 2010). Toch wordt een groot aantal bijensoorten in hun voortbestaan bedreigd, in een tijd waarin vanuit de wetenschap, overheid en publieke opinie geroepen wordt om een betere bescherming en behoud van deze soortgroep. Belangrijke knelpunten zijn de kwaliteit en kwantiteit van het leefgebied en de mate van versnippering. Maar er zijn ook kansen. Er zijn steeds meer initiatieven om het stedelijk gebied duurzaam te ontwikkelen en te beheren. Hebben wilde bijen hier baat bij?

De meeste studies naar het voorkomen van wilde bijen concentreren zich op natuurlijke en halfnatuurlijke leefgebieden, die als optimale en suboptimale habitats fungeren. Het areaal aan geschikt leefgebied gaat achteruit en de toename van menselijke invloed op leefgebieden wordt als belangrijke factor gezien in de achteruitgang van deze insecten (Potts *et al.* 2010, Klein *et al.* 2007). Tegelijkertijd neemt het areaal aan stedelijk of verstedelijkt gebied toe. Deze (nieuwe) leefomgeving biedt kansen voor flora en fauna omdat urbane gebieden een hogere mate van heterogeniteit hebben dan het grootschalig en intensief gebruikt agrarisch landschap dat het vervangt. Daarnaast is in de laatste 30 jaar het beheer van de groene ruimte in de stedelijke omgeving veranderd. De adviesgroep vegetatiebeheer introduceerde in de jaren 1980 het ecologisch groenbeheer, wat positieve effecten sorteerde op de entomofauna in de stad (Koster 2000a). Daarnaast is momenteel landelijk veel publieke aandacht voor bijen en worden in veel steden initiatieven op poten gezet om bijen in de stad te faciliteren. Dit gebeurt bijvoorbeeld door het aanbieden van nestgelegenheid en door middel van ecologisch groenbeheer. Dit heeft twee effecten tot gevolg. Het maakt biodiversiteit zichtbaar, bestuiving als ecosysteemdienst tastbaar en creëert daardoor publieke betrokkenheid, maar daarnaast levert het ook een bijdrage aan het behoud van onze soortenrijkdom. Dat bijenpopulaties zich kunnen handhaven in een stedelijke omgeving wordt ondersteunt

door een aantal langlopende studies naar bijenpopulaties in het stedelijk gebied (Koster 2000a, Banaszak-Cibicka & Zmihorski 2011, Matteson *et al.* 2008). Het voorkomen van bijen op deze locaties wordt vooral verklaard door lokale factoren waarvan vrijwel zonder uitzondering uit alle studies blijkt dat de diversiteit en abundantie van voedselplanten de belangrijkste zijn.

De urbane biotoop

Het leefgebied van bijen in de stedelijke omgeving wordt gevormd door tuinen, parken, braakliggende terreinen, bermen, plantsoenen, en soms ook muren, 'bouwhout' en allerlei beschutting en afdichtingsmateriaal (zie figuur 1). Deze leefgebieden worden gekenmerkt door een grote mate van fragmentatie en een grote variatie in inrichting, gebruik (functie), verstoring en beheer. Het is daarom niet eenvoudig om de karakteristieken van deze leefgebieden samen te vatten. Daar komt nog bij dat de meeste bijensoorten specifieke eisen stellen aan hun leefgebied. Vaak spelen lokale factoren een rol bij het voorkomen van bijen. Toch is er een gedeelde noemer. Het voorkomen en de verscheidenheid van voedselplanten en de beschikbaarheid van nestplekken zijn verreweg de belangrijkste factoren. Matteson & Langelotto (2010) onderzochten de bijenpopulaties in tuinen en parken in New York en vonden een sterke positieve relatie tussen de oppervlakte van bloemen en de soortenrijkdom van bijen. Daarnaast werd een relatie gevonden met de hoeveelheid zonlicht. In een extreem stadsgebied als New York kan hoogbouw door schaduwwerking een ongunstig microklimaat genereren voor bijen en voedselplanten.

Niet alleen plantensoorten, maar ook andere karakteristieken van het natuurlijke biotoop kunnen dus van belang zijn. In Phoenix (USA) en het omliggende woestijnlandschap waar een grote verscheidenheid aan bijensoorten voorkomt, werd in een studie een onderscheid gemaakt tussen tuinen met een droog woestijnachtige inrichting (vergelijkbaar met het natuurlijke leefgebied) en tuinen met een nattere, 'gematigde' inrichting (McIntyre & Hostetler 2001). Tuinen met een droge structuur hadden een grotere diversiteit en abundantie van bijen dan

Tabel 1. Soortenrijkdom van bijen in urbane leefgebieden.
Table 1. Diversity characteristics of bees found in urban habitats.

Studie	Locatie	Referentie	Onderzoekperiode	% bijensoorten in de stad t.o.v. referentie
Study	Location	Reference	Study period	% bee species found in towns compared to reference
Banaszak-Cibicka & Zmihorski (2011)	Poznan (PL)	West-Polen	2006 – 2008	40% (n=104)
Koster (2000a)	26 gemeenten in Nederland	Nederland	1997 – 1998 ¹⁾	33% (n=117)
Lefeber (1983b)	Maastricht (NL)	Nederland	1953, 1963 – 1982	40% (n=140)
Matteson et al. (2008)	New York (USA)	New York State	2003 - 2006	13% (n=54)

¹⁾ Enkele soorten voor onderzoeksperiode waargenomen.

tuinen met natte inrichting klimaat. Naast gunstige omstandigheden voor inheemse voedselplanten is dit waarschijnlijk ook een reflectie van de geschiktheid als nestplaats voor wilde bijen, een onderdeel van het leefgebied dat in de meeste studies onderbelicht is. Zo werd bij het ecologisch groenbeheer in de stad Ede wel degelijk rekening gehouden met het aanbieden van natuurlijke nestmogelijkheden, maar toetsing werd niet uitgevoerd (Koster 2000b). In een studie naar het voorkomen van wilde bijen in wegbermen werd hier wel naar gekeken (Hopwood 2008). Het percentage open grond kon worden geïdentificeerd als een belangrijke factor in relatie tot het voorkomen van bijen.

Effect van verstedelijking op bijen

Verstedelijking wordt in de meeste gevallen gemeten als de hoeveelheid bebouwing en vervolgens vertaald naar structuurkenmerken zoals openheid, isolatie en de mate van doordringbaarheid van een omgeving. Over het algemeen wordt gesteld dat naar mate de verstedelijking toeneemt de diversiteit en de abundantie van bijen achteruit gaat ten opzichte van een (half)natuurlijk leefgebied dat als referentie gebruikt wordt (Ahrne et al. 2009, Bates et al. 2011, McIntyre & Hostetler 2001, Banaszak-Cibicka & Zmihorski 2011, Matteson et al. 2008). Ahrne et al. (2009) onderzochten het voorkomen van hommels in vergelijkbare bloemrijke leefgebieden langs een gradiënt met een toenemende mate van verstedelijking in en rond Stockholm (Zweden). De diversiteit nam af naar mate de verstedelijking toenam. Als belangrijke factor hierbij werd genoemd de mate van ondoordringbaarheid van het landschap. Hiermee wordt het voorkomen van barrières zoals gebouwen, wegen en industriegebieden bedoeld. Per locatie werd de soortensamenstelling en het voorkomen van hommels echter vooral verklaard door het voorkomen en de soortenrijkdom van voedselplanten. Een recent verschenen studie van Bates et al. (2011) volgt een vergelijkbare methodiek. Er werd een bewuste keuze gemaakt om bijen te monitoren in vergelijkbare habitats, te weten begraafplaatsen, om variatie in belangrijke lokale factoren zoals voedselplanten te minimaliseren. Het merendeel van de bijensoorten die in de studie werden geobserveerd vertoonde een negatieve relatie met een toename van verstedelijking. Verder vond men aanwijzingen dat zelfs een beperkte mate van verstedelijking een drempel opwerpt die de soortenrijkdom van bijengemeenschappen beperkt (zie ook Banaszak-Cibicka & Zmihorski 2011). Overigens moet van beide studies opgemerkt worden dat ze over een zeer korte onderzoeksperiode zijn uitgevoerd. De Zweedse studie werd over een periode van twee maanden uitgevoerd, terwijl de studie van Bates werd uitge-

voerd over vijf observatiedagen van juni tot augustus in 2009 (3 observatiedagen) en 2010 (2 observatiedagen). Daardoor valt de invloed van lokale standplaatsfactoren en de variatie daarin niet uit te sluiten. Daarnaast is het moeilijk om deze studies naar een Nederlandse situatie te vertalen. Een voornamere reden is dat de kansen voor wilde bijen in het Nederlandse agrarische landschap rond steden waarschijnlijk niet vergelijkbaar zijn met de (half)natuurlijke referenties in deze studies. Het is waarschijnlijk dat door het grootschalige, monofunctionele karakter en intensief gebruik van het agrarische landschap in Nederland een selectie heeft plaatsgevonden onder bijenpopulaties waarbij gevoelige bijensoorten al verdwenen zijn (Ahrne et al. 2009). Als dat het geval is zijn de kansen voor bijenpopulaties in en rond steden in Nederland beter of ten minste vergelijkbaar met het omliggende agrarische landschap.

Stadsbijen

In tabel 1 is een overzicht gemaakt van de soortenrijkdom van bijen in leefgebieden in en rond de stad (zie ook figuur 2). Ten opzichte van het aantal bijensoorten in 'natuurlijke' referenties werd tussen de 13 en 40% ook in het stedelijk gebied teruggevonden (tabel 1). Het kan hierbij gaan om relictpopulaties, maar net zo goed om hervestiging (na aangepast beheer). De beperkingen die verstedelijking opwerpt, vertalen zich naar het voorkomen van relictief veel generalistische polylectische soorten in de stad ten opzichte van meer natuurlijke leefgebieden. De kans dat het stedelijk gebied aan de habitateisen van gespecialiseerde soorten voldoet is klein. De aanplant van uitheemse planten in tuinen, parken en plantsoenen bijvoorbeeld is niet ongewoon. Polylectische soorten kunnen ook deze voedselbronnen aanwenden, terwijl oligolectische soorten op enkele plantensoorten zijn aangewezen. Dit betekent overigens niet dat specialisten niet voorkomen. Hetzelfde geldt voor koekoeksbijen. Deze soorten worden beperkt door de aan- of afwezigheid van gastheersoorten. Daarnaast zijn populaties van bijen in de stad over het algemeen kleiner dan in referentiegebieden wat beperkend kan werken voor koekoeksbijen (Cane 2005).

In Maastricht (Lefeber 1983a, 1983b) werd gedurende de tweede helft van de vorige eeuw de bijenfauna in kaart gebracht op drie locaties in de stad. De locaties werden gekenmerkt door de aanwezigheid van wilde flora en verschillende natuurlijke elementen zoals oude struiken, rotsterrassen, maar ook oude muren. Van het aantal bijensoorten dat in Nederland voorkomt werd 40% ook in Maastricht waargenomen. In vergelijking met de lokale bijenfauna is dit percentage nog hoger, omdat een deel van de Nederlandse bijenfauna hier niet voorkomt. Opvallend was het grote aandeel holtebewoners ten opzichte van de



1. Enkele stedelijke habitats in Nederland. (a) Een bloemrijke greppel en bosrand in de stad Ede. (b) Bloemrijk en extensief gemaaid grasland op een industrieterrein in Ede. (c) Talrijke nesten van gewone franjegroefbijen, *Lasioglossum sexstrigatum* (Schenck), op een parkeerplaats. Foto's: Bram Cornelissen (a en b) en Pieter van Breugel (c)



grondbewoners (zie ook Hernandez et al. 2009). In een vier jaar durende studie observeerde Matteson et al. (2008) de bijen in stadstuinen in New York. Er werden 54 soorten waargenomen. Dit is 13% van het aantal soorten dat in de hele staat New York voorkomt. Er werd een relatief laag aantal grondbewonende bijen waargenomen, en dat wordt waarschijnlijk verklaard door de mate van verstoring van de bodem in de tuinen en het type substraat. In Poznan (Polen) werd het tegendeel waargenomen (Banaszak-Cibicka & Zmihorski 2011). De grondbewoners waren hier in aantal individuen en soorten beter vertegenwoordigd dan de holtebewoners. Hier werd een verband gevonden tussen de grondbewoners, voornamelijk Andrenidae en hun waardplanten die voornamelijk in het voorjaar bloeien. De auteurs suggereren dat het gebrek aan voorjaarsbloeiërs in andere steden mogelijk beperkend is voor deze familie, die een groot deel van de grondbewoners vertegenwoordigt. In Poznan werd ook vastgesteld dat het voorkomen van kleine bijensoorten toenam met een toenemende urbanisatie. Hier kon niet direct een verklaring voor gevonden worden, hoogstens een zwak verband met de grootte van de tuinen en parken.

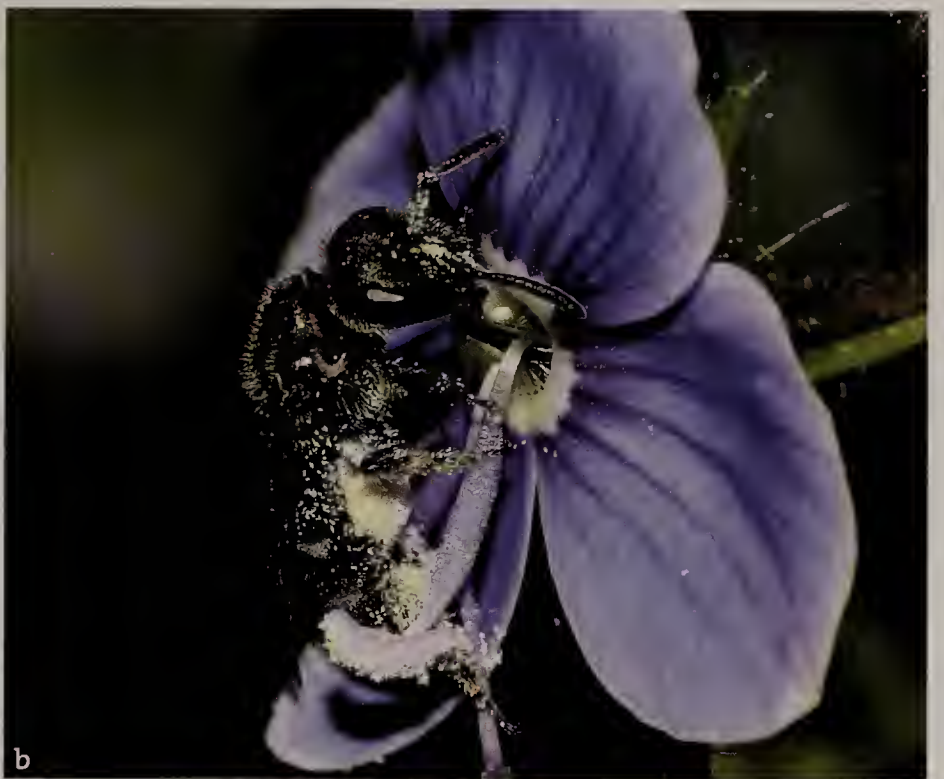
Een andere opvallende waarneming is dat er in urbane gebieden relatief veel uitheemse bijensoorten worden waargenomen. Dit geldt in ieder geval voor een aantal studies in Noord-Amerika (Matteson et al. 2008). In hoeverre dat in West-Europa speelt is niet bekend. Het is aannemelijk dat thermofiele

(zuidelijke) soorten beter gedijen in een stedelijke omgeving, vanwege de relatieve hoge temperatuur ten opzichte van de omgeving (Kratowich & Klatt 1989). Dit kon overigens niet aangetoond worden voor Nederlandse wegbermen (Noordijk et al. 2009).

Beheer en inrichting voor bijen

Als nooit te voren worden er initiatieven op poten gezet om wilde bijen in het stedelijk gebied te faciliteren. Maaibeheer wordt aangepast, drachtplanten aangeplant en bijenhôtels getimmerd. Maar heeft dit effect?

De meest omvangrijke studie naar het effect van beheermaatregelen op bijen is uitgevoerd door Arie Koster (2000a). Door vangstgegevens uit het begin van de tachtiger jaren te vergelijken met vangsten aan het einde van de jaren negentig onderzocht hij de ontwikkeling van bijenpopulaties op bepaalde plekken in verschillende steden na de invoering van ecologisch groenbeheer. Op basis van de frequentie waarmee bijensoorten werden waargenomen en het voorkomen van specialisten zoals klokjesbijen (*Chelostoma*) en de heggerankbij, *Andrena florea* Fabricius, die pas na vestiging van de waardplant in het openbaar groen werden waargenomen, kon worden vastgesteld dat ecologisch groenbeheer gunstige effecten heeft op bijen. Deze studie toont tevens de flexibiliteit van bijen aan, waarbij bepaalde soorten schijnbaar eenvoudig het stedelijk groen koloniseren.



2. Algemene bijensoorten in de stad: (a) het vosje, *Andrena fulva* (Müller), (b) de langkopsmaragdgroefbij, *Lasioglossum morio* (Fabricius), (c) de roodpotige groefbij, *Halictus rubicundus* (Christ) en (d) het geeltipje, *Nomada sheppardana* (Kirby). Foto's: Pieter van Breugel
2. Common bee species in Dutch cities: (a) *Andrena fulva* (Müller), (b) *Lasioglossum morio* (Fabricius), (c) *Halictus rubicundus* (Christ) and (d) *Nomada sheppardana*.

Naast aanpassingen in het beheer uit te voeren, is het ook mogelijk om de inrichting met behulp van natuurtechnische maatregelen te manipuleren, zoals bijvoorbeeld het aanplanten van nectarkroegen en plaatsen van bijenhôtels (zie Van Breugel dit nummer). Matteson & Langellotto (2011) onderzochten het effect van het aanbrengen van zeven inheemse plantensoorten, als tegenhangers van een grotendeels exotische flora op insectenpopulaties in New Yorkse tuinen gedurende twee jaar. Er kon geen effect op het voorkomen van bijen worden vastgesteld. Vrijwel alle bijensoorten in de tuinen waren generalisten die niet afhankelijk waren van inheemse wilde plantensoorten voor hun voedselvoorziening. Ondanks de grote interesse in bijenhôtels zijn er nog geen wetenschappelijke studies gedaan die het effect ervan op bijen hebben onderzocht. Nestmuren bedienen vaak maar een beperkt deel van de bijensoorten, namelijk de holtebewoners. Deze groep vertegenwoordigt 5-10% van het aantal soorten dat in Nederland voorkomt. Een manier om nestgelegenheid aan te bieden aan grondbewoners is door middel van het aanleggen van een zandhoop (Raemakers 2001) of op een andere wijze de bodem geschikt te maken. Inrichten en beheer van nestgelegenheid en de effecten ervan op bijenpopulaties verdienen nader onderzoek.

Tot slot

Het stedelijk gebied, in al zijn facetten, herbergt een diverse melange aan bijensoorten die met het juiste beheer een belangrijke plaats kan innemen in het behoud van biodiversiteit. Daarbij is het sturen op geschikte waardplanten de belangrijkste factor. Niet alle bijensoorten zijn hiermee gediend. De stadse bijen zullen, uitzonderingen daargelaten, altijd een marginale vertegenwoordiging zijn van populaties die in (half)natuurlijke leefgebieden kunnen voorkomen. Anderzijds is de potentie van de stad als leefgebied nog niet volledig zichtbaar, omdat ecologisch groenbeheer nog maar vrij recent is geïntroduceerd. Er is dus nog ruimte voor verbetering. Daarnaast zijn bepaalde plantensoorten in tuinen en openbaar groen beter vertegenwoordigd dan in (half)natuurlijke leefgebieden, waardoor de kansen voor sommige bijensoorten in de stad zelfs toenemen (Raemakers 2001). Zoals gezegd vindt stadsuitbreiding of ontwikkeling van infrastructuur vaak plaats op voormalige landbouwgrond. Vanuit deze 'nulsituatie' is het juist mogelijk om stedelijk of industrieel gebied dusdanig te ontwikkelen dat de aanwezigheid van bijen juist wordt gestimuleerd.

Dankwoord

Deze literatuurstudie werd mede gefinancierd vanuit het kennisbasisprogramma 'Duurzame ontwikkeling in de groen blauwe ruimte' van het ministerie EL&I.

Literatuur

- Ahrne K, Bengtsson J & Elmqvist T 2009. Bumble bees (*Bombus* spp.) along a gradient of increasing urbanization. *PLoS one* 4(5): e5574, doi: 10.1371/journal.pone.0005574.
- Banaszak-Cibicka W & Zmihorski M 2011. Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of insect conservation*, doi: 10.1007/s10841-011-9419-2.
- Bates AJ, Sadler JP, Fairbrass AJ, Falk SJ, Hale JD & Matthews TJ 2011. Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLoS one* 6(8): e23459, doi: 10.1371/journal.pone.0023459.
- Blacquièrre T, Van der Steen JJM & Cornelissen ACM 2009. Visie bijenhouderij en insectenbestuiving. *Plant Research International*, rapport 227.
- Cane JH 2005. Bees, pollination, and the challenges of sprawl. In: *Nature in fragments: the legacy of sprawl* (Johnson EA & Klemens MW eds): 109-124. Columbia University Press.
- Hernandez JL, Frankie GW & Thorp RW 2009. Ecology of urban bees: a review of current knowledge and directions for future study. *Cities and the Environment* 2(1): article 3.
- Hopwood JL 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation* 141: 2632-2640.
- Klein AM, Vaissiere B, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C & Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 303-313.
- Koster A 2000a. Wilde bijen in het stedelijk groen. Alterra, rapport 048.
- Koster A 2000b. Wilde bijen in relatie tot het groenbeheer in de stad Ede. Alterra, rapport 019.
- Kratochwil A & Klatt M 1989. Apoide Hymenopteren an Ruderalstellen der Stadt Freiburg i. Br. (BRD) – Submediterrane Faunenelemente an Standorten kleinräumig hoher Persistenz. *Zoologische Jahrbücher für Systematik* 116: 379-389
- Lefebvre V 1983a Bijen en wespen (Hymenoptera, Aculeata) binnen de stedelijke bebouwing van Maastricht I. *Natuurhistorisch Maandblad* 72(8): 143-146.
- Lefebvre V 1983b Bijen en wespen (Hymenoptera, Aculeata) binnen de stedelijke bebouwing van Maastricht II. *Natuurhistorisch Maandblad* 72(12): 253-255.
- Matteson KC, Asscher JS & Langellotto GA 2008. Bee richness and abundance in New York city urban gardens. *Annals of the Entomological society of America* 101: 140-150.
- Matteson KC & Langellotto GA 2010. Determinates of inner city butterfly and bee species richness. *Urban Ecosystems* 13: 333-347.
- Matteson KC & Langellotto GA 2011. Small scale additions of native plants fail to increase urban beneficial insect richness in urban gardens. *Insect Conservation and Diversity* 4: 89-98.
- McIntyre NE & Hostetler ME 2001. Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. *Basic and Applied Ecology* 2: 209-218.
- Noordijk J, Raemakers IP, Schaffers AP & Sýkora KV 2009. Arthropod richness in roadside verges in the Netherlands. *Terrestrial Arthropods Reviews* 2).
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O & Kunin WE 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 345-353.
- Raemakers I, 2001 Stadsbijen. Bzzz, nieuwsbrief van de sectie Hymenoptera van de NEV 13: 9-12.
- Winfrey R 2010. The conservation and restoration of wild bees. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1195: 169-197.

Summary

Bees around and about the city

The urban landscape offers a potential habitat or refuge to many different species. Wild bees are amongst those seeking a safe haven in our back gardens, roadside verges and industrial sites. With public attention in the bag, many initiatives are deployed to make bees feel at home in urban settings. But do they? In the literature studies discussed here, between 13 - 40 % of the bee species found in natural references were also found living in (peri-)urban settings. As urbanization increases the diversity and size of bee populations grow smaller. This is mainly explained by the proportion of impervious surface, although the presence of bees in general is explained by local factors such as flower abundance, diversity and sun exposure. Furthermore, management is of great importance and long-term management programs are needed to maintain and improve the urban habitat for bees. It is unclear if bee populations benefit from facilitating nests with bee hotels and research is needed on this aspect of the urban habitat. In all, cities and per-urban areas like roadside verges are capable of housing a diverse and rich bee diversity, albeit often a marginal representation of natural ones. Nonetheless, the development of urban habitat from intensive farmland as is common in The Netherlands offers an opportunity for bees. With the right management, conditions in urban settings are likely to be favourable when compared with intensively used farmlands.



Nesthulp voor solitaire bijen en wespen

Pieter van Breugel*

TREFWOORDEN

Apoidae, Hymenoptera, natuurbescherming, nesthulp, Vespoidea

Entomologische Berichten 72 (1-2): 125-140

De belangstelling voor het aanbieden van nesthulp aan insecten is aanleiding om hier een overzicht te bieden van de mogelijkheden met betrekking tot angeldragende vliesvleugeligen (aculeate Hymenoptera), met name solitaire bijen en wespen. Bijenhotel, insectenmuur, bijenkroeg; het zijn allemaal benamingen die de populariteit van nesthulp onderstrepen. In dit artikel worden de voorwaarden genoemd waaraan nesthulp voor bovengronds nestelende soorten moet voldoen. De uitvoering kent een grote diversiteit aan mogelijkheden, maar niet alle varianten zijn even succesvol. Wat de mogelijkheden zijn, en hun voors en tegens, komt aan de orde. Gepleit wordt voor nesthulp in betrekkelijk kleine eenheden, hier nestblokken genoemd, die eenvoudig te vervangen of aan te vullen zijn. Daarnaast is er aandacht voor steile wanden van leem of zand die eveneens goede mogelijkheden bieden voor een aantal soorten bijen en wespen en eventueel in combinatie met andere vormen van nesthulp kunnen worden aangeboden. Vanzelfsprekend profiteren, naast de beoogde soorten, ook hun parasieten en commensalen van het nestaanbod.

Inleiding

Wil je ooit de inspirerende ontdekking doen dat klokjesbijen (*Chelostoma*), metselbijen (*Osmia*), tronkenbijen (*Heriades*) of behangersbijen (*Megachile*) je tuin hebben uitverkoren om er voedsel te zoeken en te nestelen dan moet er aan twee belangrijke voorwaarden worden voldaan. Ten eerste dienen er natuurlijk geschikte bloeiende planten aanwezig te zijn, want veel bijen bezoeken uitsluitend bepaalde soorten bloemen (oligolectisch). Ze zijn voor de voedselvoorziening van hun larven afhankelijk van stuifmeel en nectar en verzamelen dat op hun voorkeursplanten (zie bijv. de website Wildebijen.nl). De larven van solitaire wespesoorten zijn afhankelijk van dierlijk voedsel, zoals insecten en spinnen. De tweede voorwaarde betreft hun behuizing. Ondergronds nestelende soorten (endogeïsch) maken hun eigen nestgangen. Bovengronds nestelende (hypergeïsche) soorten zoeken vaak bestaande gangen om te bewonen. Van nature zijn dat vraatgangen van kevers of houtwespen in (dood) hout (figuur 1). Kieren, spleten, muren met zachte mortel, rottend hout, oude weipalen, riet, bloemrijke hooilanden en ongemaaide ruigtes waren vroeger – meestal noodgedwongen door armoede of tijdgebrek – in ruime mate voorhanden en boden geschikte mogelijkheden voor insecten om er te nestelen (figuur 2-3). Verbeterde bouwwijzen hebben de nestmogelijkheden in de menselijke omgeving sterk beperkt. Schaalvergroting en mechanisatie in de landbouw hebben geleid tot bloemloze monoculturen, verlies van overhoeken, versnippering van natuurterreinen, overbemesting en verdroging. De hierdoor ontstane verarming van de flora heeft op veel soorten insecten een zeer verarmend effect (zie bijv. Peeters & Reemer 2003).

In dorpstuinen en extensief beheerde buitengebieden of bermen en dijken kunnen we echter nog een redelijke variatie aan bloemplanten aantreffen. Stilaan zijn de tuinen in dorpen

en steden de laatste wijkplaatsen geworden voor een aantal soorten bijen (figuur 4-5). Sommige solitaire bijen en wespen zouden inmiddels het predicaat ‘cultuurvolgers’ kunnen krijgen. Een zeer nuttige vorm van nesthulp bestaat uit het aanbieden van nagebootste vraatgangen in hout. Hieronder wordt daar nader op ingegaan. Een positief effect van het aanbieden van deze vorm van nesthulp is, dat mensen (en in het bijzonder kinderen) insecten in hun activiteiten onbevreesd kunnen gadeslaan en juist deze mogelijkheid maakt dat de educatieve waarde groot is. Het betreft immers nuttige insecten – bijen die wilde planten en gewassen bestuiven en wespen die potentiële plaaginsecten wegvangen – met een bijzondere levenscyclus. Dat blijkt vaak zo te boeien, dat de insectenvrees er aanzienlijk door vermindert en de waardering voor deze dieren en insecten in het algemeen toeneemt. Alleen al het feit dat de wespen en bijen die in de nesthulp komen wonen ons niet willen steken, maar vluchten als we te dichtbij komen, vormt een drempelverlagende geruststelling.

Voorwaarden

Nesthulp kan solitaire bijen en wespen ten goede komen. Hieronder volgt een reeks van mogelijkheden waarop dat kan. De meeste aandacht gaat daarbij naar solitaire bijen en wespen in de stedelijke omgeving. Van de solitaire bijen inclusief hun koekoeksbijen maakt ongeveer 9% gebruik van bovengrondse nesthulp, voor solitaire wespen bedraagt dit getal 12% (enkele voorbeelden in figuur 5). Belangrijke randvoorwaarden zijn:

- De nestlocatie wordt een flink deel van de dag door de zon beschenen.
- Er is een groot aanbod aan bestaande gangen (in hout, stengels of steen) en mogelijkheden om de gangen zelf uit te knagen (vermolmd hout, stengels/takken met merg).

* Alle foto's in dit artikel zijn van de auteur



1. Gangen van houtetende insecten vormen natuurlijke nestplaatsen voor veel solitaire bijen en wespen.

1. The holes of wood eating insects are natural nesting places for many solitary bees and wasps.

- Steilwanden van leem of klei om de bodembewonende (endogeiische) soorten hulp te bieden.
- De aanwezigheid van leem of klei zodat de dieren nestgangen kunnen afdichten of lemen behuizingen kunnen maken.
- Er zijn in voldoende mate geschikte drachtplanten voor de wilde bijen aanwezig.
- Er is voldoende ruigte en struweel voor de insecten en spinnen die als buit dienen voor solitaire wespen, waarvan de larven carnivoor zijn.

Een aantal zaken is hieronder nader toegelicht.

Boorgangen in nestblokken

Onder nestblokken verstaan we stukken hout waarin gaten zijn geboord van diverse diameters (figuur 6-7). Deze voorziening zal het beste resultaat geven omdat sommige soorten al snel van deze nestholtes gebruik maken. Zorg er wel voor dat het blok niet in de wind op en neer kan schommelen.

Een dergelijke voorziening is eenvoudig te maken. De boorgaten moeten zo glad mogelijk zijn met diameters van 1,5 tot 12 mm met het accent op 3 tot 8 mm. Ze mogen nooit door en door geboord worden. Bij zorgvuldig werken in hard hout met scherpe boren en naschuren van het oppervlak heeft het boren dwars op de draad de voorkeur omdat het hout dan niet gauw radiaal scheurt. Kops geboorde gangen, dus met de draad van het hout mee, geven de snelste resultaten. Het beste in gebruik blijken houtblokken van eik of beuk. Andere soorten (tropisch) hardhout zijn ook geschikt. Afvalhout van kozijnen wordt vaak opgestookt, maar kan heel goed dienen als nestblok (zie figuur 6). Ook boomschijven van bijvoorbeeld eiken, beuken en essen kunnen worden gebruikt (zie figuur 7), hoewel ze nogal snel radiaal kunnen scheuren.

De diepte van de gangen hangt af van de diameter en de daarmee in verhouding staande lengte van de beschikbare boor. Van elke diameter zijn verlengde boren te koop. Bij 1,5 mm is een boordiepte van minstens 2 cm aan te bevelen, oplopend tot een diepte van minstens 6 cm bij 8 mm doorsnede. Als regel geldt hoe dieper de gang hoe meer broedcellen er in kunnen.



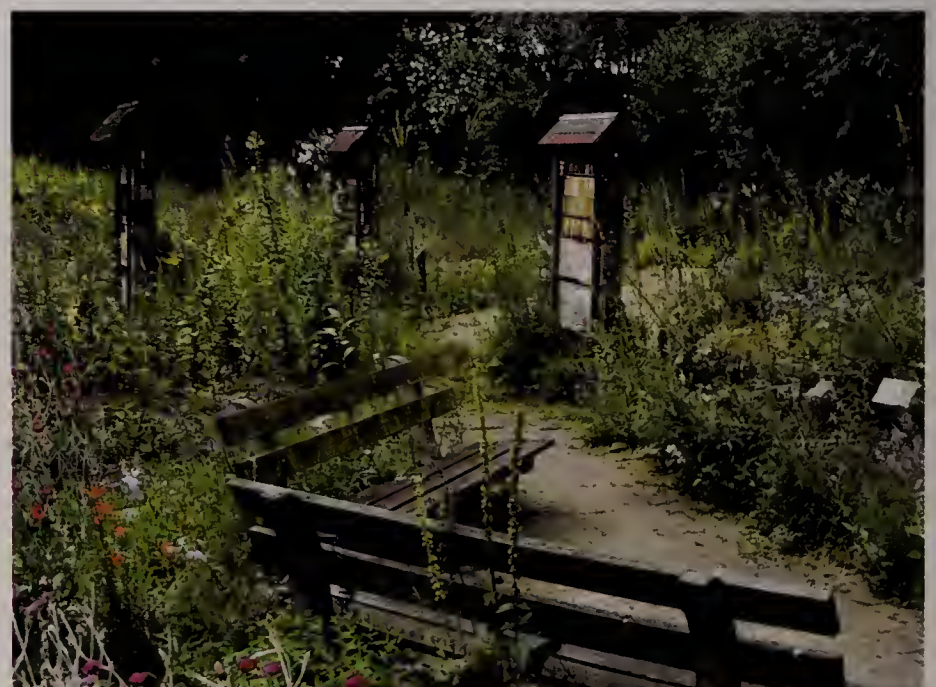
2. Oude gebouwtjes met leem en vermolmd hout vormen geschikte onderkomens voor bijen en wespen.

2. Old sheds with loam and mouldy wooden bars are appropriate accommodations for bees and wasps.



3. Deze oude schansmuur in Geldrop is gemetseld met kalkspecie en biedt nestplaats voor diverse soorten bijen en wespen.

3. This old entrenchment wall in Geldrop was constructed with lime mortar and offers nesting sites for a diversity of species of bees and wasps.



4. Bloementuinen, zoals in dit geval de insectentuin in Veghel, vormen steeds meer de laatste wijkplaatsen voor een aantal soorten bijen en wespen.

4. Flower gardens, such as this insect garden in Veghel, increasingly form the last refuges for some species of bees and wasps.



5. Enkele bijen- en wespensoorten die relatief makkelijk geholpen kunnen worden door het maken van nestgangen. Bovenste rij van links naar rechts: wormkruidbij, *Colletes daviesanus* Smith; resedamaskerbij *Hylaeus signatus* (Panzer) en tuinbladsnijder, *Megachile centuncularis* (Linnaeus). Tweede rij: grote bladsnijder, *Megachile willughbiella* Kirby; lathyrusbij, *Chalicodoma ericetorum* (Lepeletier) en rosse metselbij, *Osmia bicornis* (Linnaeus). Derde rij: *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis), *Passaloecus corniger* Shuckard en *Discoelius zonalis* (Panzer).

5. Several bee and wasp species that can easily be facilitated by making artificial nesting holes. Upper row, from left to right: *Colletes daviesanus* Smith, *Hylaeus signatus* (Panzer), *Megachile centuncularis* (Linnaeus) and *Osmia cornuta* Linnaeus. Second row, from left to right: *Megachile willughbiella* Kirby, *Chalicodoma ericetorum* (Lepeletier) and *Osmia bicornis* (Linnaeus). Third row: *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis), *Passaloecus corniger* Shuckard en *Discoelius zonalis* (Panzer).

Veel teleurstellingen met betrekking tot aangeboden nesthulp komen voort uit verkeerd geboorde gangen en/of verkeerd gekozen hout. De gangen moeten glad zijn omdat de bijen en wespen er dan zowel vooruit als achteruit doorheen kunnen kruipen. Voor hun broedcellen geven ze de voorkeur aan holtes die bijna hun eigen lichaamsdiameter hebben. Aan opstaande houtvezels scheuren ze hun vleugels en dus gaan ze in dergelijke gangen niet nestelen. Dat betekent dat zacht hout (den, populier, berk, wilg) vaak ongeschikt blijkt, zeker als het niet kops geboord is. Het neemt ook veel vocht op en schimmelt daardoor eerder. Bovendien richten de houtvezels zich door het vocht op, ook in gangen die wel glad leken toen het hout nog droog was. Alleen zorgvuldig boren en op een zonnige en droge plek aanbieden, kan bij zacht hout bevredigende resultaten geven.

Nestblokken zijn in allerlei varianten te verzinnen, zowel in uitvoering als in omvang, met of zonder waterafscherming. In de praktijk blijken 'verzorgde' nestblokken met een mooi

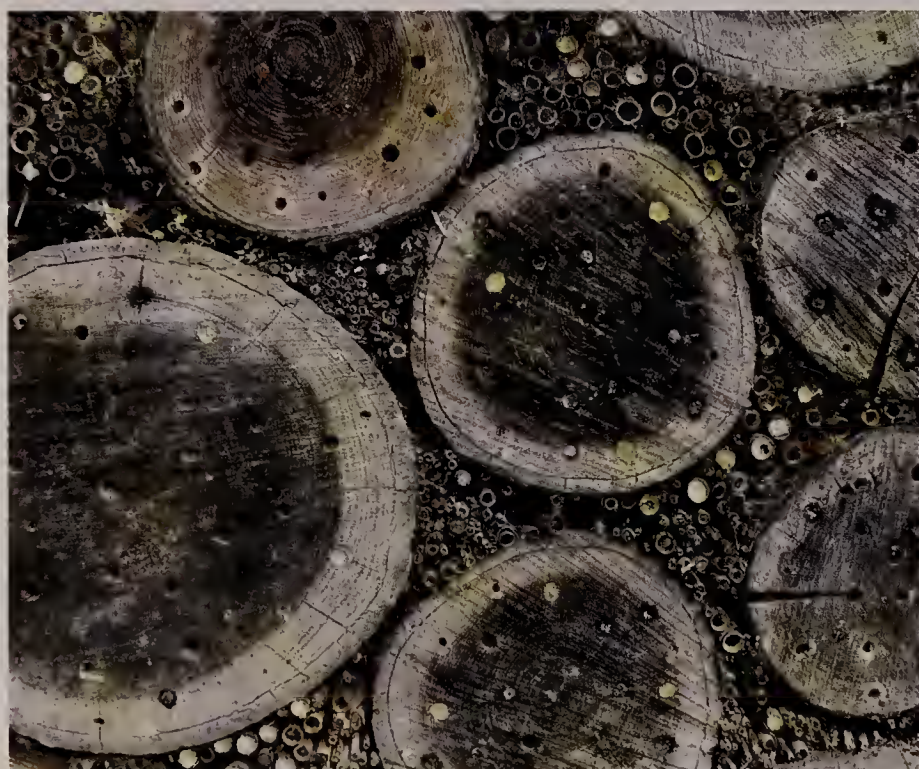
dakje voor mensen de laagste drempel te hebben en de meeste nieuwsgierigheid op te wekken. Ze zijn ook prima op ooghoogte op te hangen en misstaan niet, zelfs niet op een balkon van een flat. Het blijkt dat bijen verbazend snel dergelijke nestblokken vinden en er in gaan nestelen, zelfs op meer dan tien meter hoogte.

Onderhoud

In principe vragen nestblokken geen onderhoud. De bijen en wespen die er voedsel in brengen voor hun larven zijn daar in het voorjaar of in de zomer mee bezig, afhankelijk van de soort. Hun nageslacht dient er dan vrijwel een jaar lang in alle rust in te kunnen doorbrengen tot in het nieuwe jaar hun tijd is aangebroken om uit te komen. Het opboren van oude nestgangen is daarom onverstandig. Er kunnen bovendien dieren in overwinteren, ook al is de voorkant niet afgesloten.



6. Voorbeelden van nestblokken, waarbij ook een combinatie met bamboe of andere buisjes mogelijk is.
6. Examples of nesting blocks that can be combined with bamboo or other tubes.



7. Boomschijven kunnen ook worden gebruikt voor nesthulp.
7. Discs of wood are also suitable for nesting aid.

Meestal zijn bewoonde gangen keurig dichtgemaakt aan de voorkant. Oude gangen worden vaak weer schoongemaakt en opnieuw gebruikt. Maar veel soorten geven de voorkeur aan niet te oude of zelfs nieuwe gangen. In oude gangen kunnen soms schimmels en andere ongerechtigheden een negatieve rol spelen. Ook kunnen ze gaan scheuren. Daarom neemt het succes van een nestblok in de loop van de tijd af. De eerste twee jaren gaat het gewoonlijk nog heel goed, daarna wordt het vaak wat minder. Tronkenbijen, *Heriades truncorum* Linnaeus (figuur 8), blijken gewoonlijk de meest persistente bewoners van nestblokken.

Een deel van de populatie van de bijen of wespen is altijd uit op het bevolken van nieuwe plaatsen. Zeker als het broedsucces groot was, is er behoefte aan uitbreiding. Het is daarom aan te bevelen om oude nestblokken, waar niet veel gebruik meer van wordt gemaakt, te vervangen door nieuwe. De oude kunnen dan op een beschaduwde plek worden gelegd, zodat de laatste dieren er wel uit kunnen komen, maar er niet meer in gaan nestelen.



8. (a) Tronkenbijen, *Heriades truncorum* Linnaeus, hebben grote schoonmaak gehouden. (b) Een tronkenbij aan de ingang van haar nest.
8. (a) Daisy carpenter bees, *Heriades truncorum* Linnaeus, had their spring cleaning. (b) A daisy carpenter bee at the entrance of her nest.

Andere nestgangen

Holle buisvormige gangen met binnendiameters tot ongeveer 10 mm worden ook graag aangenomen. Te denken valt aan bamboe, riet, holle of merghoudende takjes, kartonnen buisjes, glasbuisjes of zelfs plastic rietjes en slangen van kunststof. Voorwaarde is dat één kant dicht is. Ze kunnen makkelijk worden gebundeld, of in een houder, bijvoorbeeld een blik, worden gestopt. Hoe strakker ze vast zitten hoe beter, omdat vogels ze graag open pikken als het materiaal dunwandig is.

Bamboe

Hoewel het moeilijker wordt, is het nog steeds mogelijk om een houtig gras als bamboe in diverse binnendiameters aan te schaffen. Dit materiaal is heel geschikt om solitaire bijen en wespen in te laten nestelen (figuur 9 en 10). Bamboe bevat soms wat los mergweefsel, maar dat is gewoonlijk geen beletsel en dient voor sommige wespensoorten zelfs als nestwandmateriaal. Het moet op lengte worden gezaagd (tussen 10 en 20 cm). Dan kunnen er veel stukjes bij zijn die een open buis vormen, dus zonder afsluiting. Een knoop is vanzelf een afscheiding, maar daar waar die ontbreekt, is het verstandig om bijvoorbeeld leem in één uiteinde te stoppen. Een kurkje of een wattenpropje wil ook wel werken. Het is zelfs aardig om de knoop in bamboe in het midden van een stuk te hebben. Bijen gaan er dan van twee kanten in wonen. Bamboe heeft als nadeel dat het na verloop van tijd over de lengte kan gaan scheuren. Dan wordt het niet meer gebruikt.

Een alternatief voor bamboe kan bestaan uit stengels van Japanse duizendknoop. Als ze 's winters worden geoogst zijn ze voldoende uitgewassen en kunnen dan op de gewenste lengte worden geknipt en gedroogd. Ze blijven in droge toestand jaren lang goed.

Riet

Een rieten dak is een ideale plaats voor solitaire bijen en wespen, zeker als het nog vrij nieuw is (figuur 11). Er kunnen dan wel duizenden dieren op rondvliegen. Rietbundels (figuur 12a) of kleine rieten dakjes zijn heel geschikt om in de tuin aan te brengen. Ook zijn cassettes te maken, waarin het riet strak kan worden vastgezet en die van twee kanten kunnen worden aangevlogen. Het betreft platte houten dozen die aan de invliegkanten open zijn en waarin riet is geklemd door als laatste het 'deksel' erop te schroeven (figuur 12b). Natuurlijk moet het riet goed gesneden worden, zodat de toegangen open zijn. Rietbundels en rietmatten zijn aantrekkelijk voor mezen, die er van alles aan doen om de inhoud te verschalken, juist omdat ze riet goed open kunnen pikken. Rietmatten als zonwering of als afscheiding worden vanzelf bewoond door allerlei solitaire bijen en wespen; ook daarvan weten mezen vaak bewoonde stengels open te pikken (figuur 13).

Merghoudende twijgen

Er zijn soorten bijen en wespen die er de voorkeur aan geven om zelf in merghoudende stengels gangen uit te knagen en daar dan hun broedcellen in aan te leggen. Alle planten die merg hebben zijn geschikt. Te denken valt aan twijgen van vlier, vlinderstruik, braam, framboos, toortssoorten (stalkaars, koningskaars), enzovoort. Ook deze kunnen gebundeld worden aangeboden. Over het algemeen is het aantal gebruikers van deze twijgen niet groot.



9. Een bundel bamboestukjes biedt geliefde nestplaatsen.
9. A bundle of bamboo pieces offers beloved nesting places.



10. Bamboe in combinatie met riet als succesvolle nesthulp.
10. Bamboo combined with reed as successful nesting aid.



11. Een rieten dak biedt voor kleine bijen en wespen jaren lang geschikte nestplaatsen zonder dat er schade wordt aangericht.
11. A reed roof offers proper nesting sites to small bees and wasps for many years.



12. (a) Een bundel stevig riet wordt al snel bevolkt. (b) Een rietcassette.
12. (a) A bundle of firm reeds is populated in a short time. (b) A reed box.



13. (a) Rietmatten kunnen ook goede nestplaatsen bieden. (b) Mezen pikken graag rietstengels open om er insecten uit te halen.

13. (a) Reed mats can offer good nesting places. (b) Tits like to pick open reeds to eat the insects.

Gangen in steen

In stenen of in gipsbeton worden ook wel gangen geboord (figuur 14). Er zijn enkele bijensoorten, met name zijdebijen, *Colletes*-soorten, die in mergel of zandsteen gangen uitknagen, maar in ons land zijn die mogelijkheden beperkt. Daarom is het succes van boorgangen in gesteente meestal niet groot. Als er veel nakomelingen zijn van eerder broedsucces in hout of bamboe en die dieren kunnen daar niet allemaal meer in terecht, dan ontstaat acute woningnood. In zo'n geval kunnen dergelijke gangen toch wel goed worden bezet.

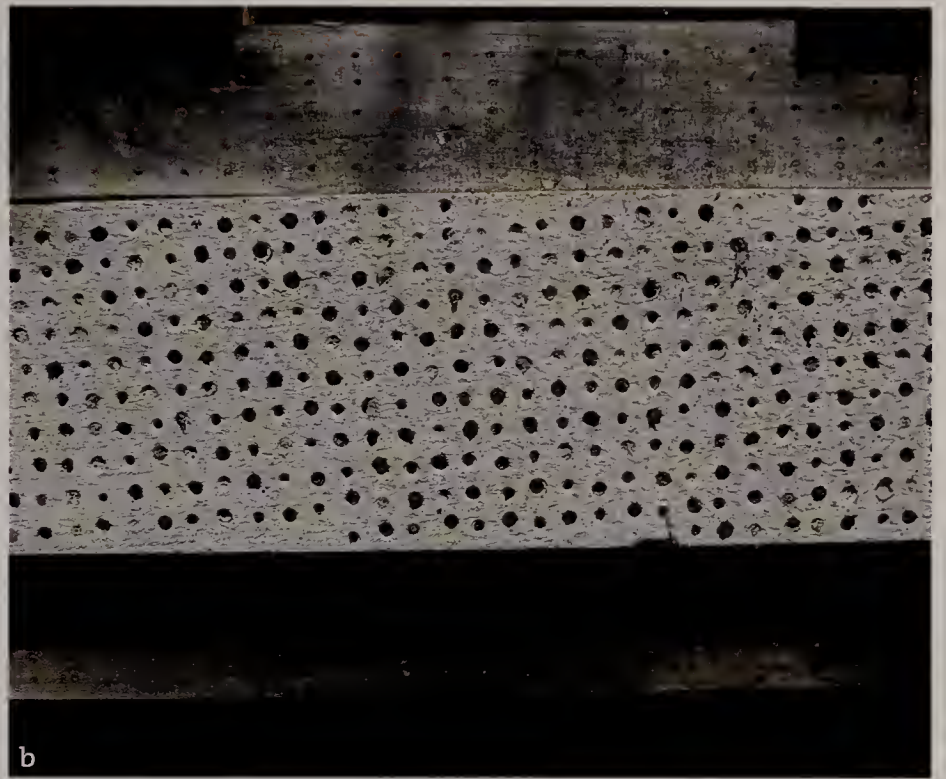
Dood hout

Voor insecten is dood hout zeer geschikt als rustplaats en uitkijkpost, maar ook om er te komen opwarmen in de zon (figuur 15). In afgestorven hout leven veel soorten insecten en er hangt een hele samenleving mee samen.

Bijzonder interessant is vermolmend (rottend) hout, omdat in dit hout vele bijen en wespen hun nestgangen uitknagen. Een groot aantal soorten van de graafwespgenera *Ectemnius* en *Cros-*

socerus is zelfs geheel afhankelijk van dergelijk hout om er ondermeer verlamde vliegen in te stoppen, die ze als voedsel voor hun larven vangen. Ook sommige behangersbijen, *Megachile*, maken graag hun nest in zacht geworden hout. De blauwzwarte houtbij, *Xylocopa violacea* (Linnaeus), en de andoornbij, *Anthophora furcata* (Panzer), nestelen uitsluitend in dergelijk dood hout. Met name vermolmde takken van den, eik, populier en wilg zijn geliefd, ook als ze droog worden opgehangen, mits het materiaal maar vrij gemakkelijk met de kaken te verpulveren is.

Afgestorven bomen zijn zeer geschikt, het beste nog staande als stam, maar ook liggend kunnen ze goede nestgelegenheden gaan bieden. Eiken, beuken, gerooide (knot)wilgen en populieren vormen al snel heerlijke minbiotopen. Natuurlijk moeten voor het geschikt worden één tot enkele jaren worden uitgetrokken. Ook stukken van stammen van deze houtsoorten, bieden goede mogelijkheden, mits ze niet te droog worden bewaard, liggend of staan. Indien boktorren of houtwespen hierin gangen maken, vormen die later ook goede nesthulp voor graafwespen en bijen.



14. (a) Door rosse metselbijen, *Osmia bicornis*, bewoonde gangen in steen. (b) Bewoonde gangen in gipsbeton.
14. (a) Holes in brick occupied by red mason bees, *Osmia bicornis*. (b) Inhabited holes in gypcrete.



15. Dood hout kan goed dienen als nestplaats voor bijen en wespen. (a) Deze dode beuk blijkt een prima nestplaats te zijn. (b) Een houtstapel in een insectentuin als nesthulp voor bijen en wespen die in vermolmd hout hun nestgangen maken. (c) Een simpel stuk boomstam blijkt al snel bewoond te worden door wespen die er zelf hun gangen in uitknagen.
15. Dead wood can provide very suitable nesting sites for bees and wasps. (a) This dead beech proved to be an excellent nesting place. (b) A pile of wood in an insect garden as nesting aid for bees and wasps that make their nests in decaying wood. (c) A simple tree trunk is quickly occupied by wasps that gnaw their holes in the wood.



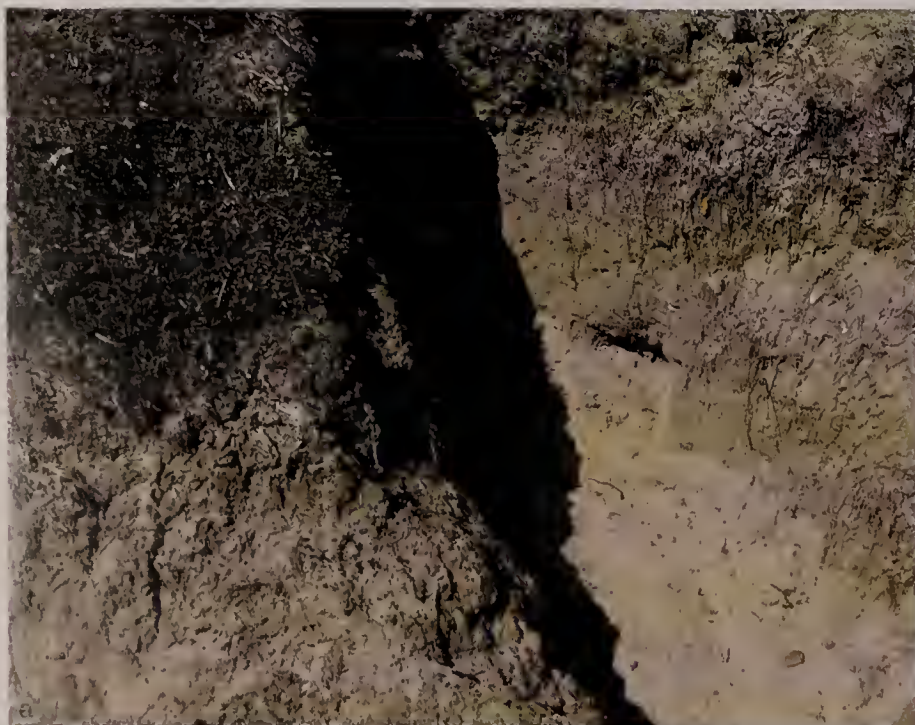
16. (a) De hoge wanden van deze groeve bieden ongestoorde mogelijkheden voor bijen en wespen. (b) In deze lössberg bij een Limburgs grindgat nestelen duizenden bijen en wespen.

16. (a) The high slopes of this quarry offer undisturbed possibilities to bees and wasps. (b) Thousands of bees and wasps nest in this loess hill near a gravel quarry in Limburg.



17. (a) Deze steilwand in een heideterrein vormt een ideale nestplaats voor bijen en wespen. (b) De lösswand achter deze schapenrustplaats in Limburg vormt een eldorado voor insecten.

17. (a) This steep slope on heath land is an ideal nesting place for bees and wasps. (b) The loess wall behind this sheep's berth in Limburg is an eldorado for insects.



18. (a) De zijkanten van een konijnenhol bieden grote mogelijkheden voor grondbewonende insecten. (b) Zonnig gelegen wortelkluiten zijn ideale nestplaatsen.

18. (a) The sides of a rabbit burrow offer great possibilities to mining insects. (b) Root clods that are exposed to the sun are ideal nesting places.



19. (a) Een succesvolle steilwand van ijzerhoudend zand in een achtertuin. (b) Dakpannen met daartussen leemlagen kunnen prima nestgelegenheid bieden voor onder andere sachembijen (*Anthophora*) en zijdebijen (*Colletes*). (c) Een insectenwand die voornamelijk bestaat uit riet en leem biedt een grote variëteit aan nesthulp.

19. A successful wall of ferruginous sand in a backyard. (b) Tiles with layers of loam may offer excellent nesting places to amongst others flower bees (*Anthophora*) and plasterer bees (*Colletes*). (c) An insect wall that is mainly composed of reed and loam offers a great variety of nesting aid.

Steilwanden

Onder dit thema verstaan we alle min of meer verticale, weinig begroeide randjes of hellingen (figuur 16-18). Zeer veel soorten dieren hebben een sterke voorkeur voor het bewonen van dergelijke plekjes. Het zijn van nature biotopen van een dynamisch rivierenlandschap met afkalvende oevers, stuifduinen, kale steile hellingen, open mergelwanden en holle wegen. Helaas zijn ze op zeer veel plaatsen uit ons land verdwenen. Zowel leemwanden als zandwanden blijken aantrekkelijk. Er zijn zelfs bijen en wespen die in mergelwanden hun nestgangen uitgraven. Ook oude muren met kalkspecie, zoals bij historische boerderijen en oude kerkhofmuren werden graag bewoond. Onder andere zijdebijen (*Colletes*), zandbijen (*Andrena*), groefbijen (*Lasioglossum* en *Halictus*), sachembijen (*Anthophora*), metselbijen (*Osmia*) en een groot aantal soorten graafwespen (*Crabronidae*) maken graag gebruik van de geboden gelegenheid.

De simpelste aanleg van een steilwand bestaat uit het recht weggraven van zand, klei of leem op een plek waar de ontstane wanden van de kuil of de greppel gedurende een groot deel van de dag in de zon liggen. Een hoogte van 10 cm is al zeer geschikt, maar een hogere wand biedt meer variatie. Zo worden wanden

van konijnenholen veel gebruikt door gravende insecten (figuur 18a). Een wortelkluit met veel aarde eraan vormt eveneens een simpele steilwand, mits hij een deel van de dag aan de zon is blootgesteld (figuur 18b).

Een steilwand is ook goed zelf te maken door achter een eenvoudige bekisting tegen een schutting of muur ijzerhoudend ('rood') zand in te wateren of vochtige klei of leem aan te stampen (figuur 19a). Na wat indrogen kan de bekisting aan de zonnige kant worden verwijderd. Leem en ijzerhoudend zand blijven staan omdat ze hechten. De meeste andere soorten zand zakken snel. Een dakje boven de wand is gewenst tegen verregenen.

Dakpannen met daartussen lagen van leem zijn gemakkelijk te realiseren (figuur 19b). In een grootsere opzet kunnen wanden van leem op wilgentenen en riet worden geconstrueerd (figuur 19c). Vooral de gewone sachembij, *Anthophora plumipes*, reageert goed op bakken van 15 cm of meer die gevuld worden met leem en daarna op hun kant worden geplaatst (figuur 20). Het aanbrengen van enkele gaten door er bijvoorbeeld met een dikke schroevendraaier in te steken kan helpen bij het lokken van bewoners. Niet altijd levert dit al het eerste jaar veel resultaat op.



20. (a) Succesvolle kleine leemwanden in een achtertuin. (b) Op hun kant geplaatste bloembakken met leem kunnen goede nestmogelijkheden bieden.

20. (a) Successful small loam walls in a backyard. (b) Flower boxes filled with loam offer good nesting sites, when placed on their sides.



21. Een stapelmuur met leem tussen de stenen vormt een mooie nestplaats.

21. A drywall with loam in between the stones is a good nesting place.

Stapelmuur

Uit (natuur)stenen is een muur op te trekken, die in essentie zijn stevigheid door simpel stapelen verkrijgt. Bij dit stapelen kan er speciaal op worden gelet, dat er achter en onder de stenen holtes ontstaan. Hagedissen, salamanders en ook een aantal bijen en wespen maken van de spleten en gaten graag gebruik. Bovendien is een dergelijke muur aantrekkelijk voor diverse soorten bijzondere planten. De muur wint aanzienlijk aan kwaliteit als er op veel plaatsen leem tussen de stapelstenen wordt verwerkt (figuur 21). Het aanbrengen van wat mergel of mergelpap maakt dat wat kalkrijkere en minder zure plekken ontstaan waar weer specifieke planten en dieren zich thuis kunnen voelen. Het geheel kan als een rotspartij worden opgevat en is daarom voor oppervlakkig wortelende planten geschikt. Onder andere sachembijen (*Anthophora*) kunnen hier hun nestplaats vinden.

Nestvoorzieningen te koop

Er zijn inmiddels veel varianten op nesthulp voor bijen en wespen te koop (figuur 22-23). Veelal gebaseerd op geboorde gaten of gebundelde stukjes houtig gras, niet zelden in combinatie met een vogelnestkastje of een vlinderwinterverblijf. Ook zijn er blokken van betonachtig materiaal met gaten. Maar met het huidige aanbod is in veel gevallen het resultaat teleurstellend. Het hout dat gebruikt wordt om gaten in te boren is gewoonlijk te zacht, niet kops geboord en de gangen zijn ondiep. Soms wil zelf opboren wel wat helpen.

Ook de gebundelde open stengelstukjes voldoen zelden aan de minimale eisen. Vele ervan hebben een erg grote binnendiameter, zijn niet aan één kant dicht, of sluiten niet met één van de twee open kanten goed aan tegen de achterkant. Wees dus kritisch bij de aanschaf.

De kartonnen nestbuisjes (nesttubes) die tegenwoordig in de handel zijn, blijken wel heel goed resultaat te geven (figuur 23a), zie bijvoorbeeld www.vivara.nl of www.bienenhotel.de. Hier moet er eveneens voor gezorgd worden dat één kant dicht is. Dat kan met leem of een wattenpropje of iets dergelijks. Ze kunnen ook worden gekocht met een afsluitend plastic dopje erin. Hier is het eveneens zaak ze goed strak te bundelen of ergens in te steken, want mezen trekken ze wel eens naar buiten, maar kunnen de inhoud niet aan. Deze kartonnen buisjes kunnen aan de binnenkant worden voorzien van een opgerold papiertje. Dat papieren kokertje maakt het mogelijk om de inhoud naar buiten te trekken en te bekijken. Maar dat kan dan alleen als alle dieren zich hebben ingesponnen en er uitsluitend cocons in zitten, anders worden de nesten onherstelbaar verstoord. Het is een handige manier voor onderzoekers om cocons te oogsten.

Kijkkastjes

Doorzichtige buisjes

Uit educatieve overwegingen en ook wel voor onderzoek en voor het maken van nestfoto's worden soms demonstratiekastjes gemaakt, waarbij te zien is hoe de solitaire bijen of wespen nestelen (figuur 24-25). De dieren die in glasbuisjes of plastic



22. (a) Nestblokken die in de handel zijn worden soms gecombineerd met andere vormen van hulp voor dieren. (b) Bij deze combinatie van nesthulp is het misschien wel de kat op het spek binden. 22. (a) Commercial nesting aids are often combined with other aids for animals. (b) In this combination it may set the fox to watch the geese.



23. (a) Kartonnen buisjes zijn goede nesthulp als ze aan één kant zijn dichtgemaakt. (b) Nestgangen van karton en bamboe kunnen op simpele wijze droog gehouden worden. (c) In de handel verkrijgbare houder met kartonnen buisjes. 23. (a) Cardboard tubes offer good nesting aid if closed at one side. (b) Holes of cardboard and bamboo may be kept dry in a simple way. (c) Commercially obtainable container with cardboard tubes.



24. Kijkkasten met glasbuisjes. 24. Observation facilities with glass tubes.



25. Een doorboorde kurk maakt het mogelijk om een glasbuisje uit een gang te trekken.

25. A drilled cork makes it possible to pull out a glass tube.



26. (a) Door hafronde gangen te frezen kunnen nestgangen worden gemaakt die te openen zijn. (b) Door een deel van een nestgang weg te schaven kunnen ook nestblokken worden gemaakt waarbij inkijk mogelijk is, als de delen worden losgeschroefd.

26. (a) By milling half round furrows one can make nest tubes to be opened. (b) By planing part of a nesting hole, one can look into the tubes, when the screws are loosened.

buisjes hun cellen maken, doen dat vol ijver. Maar het resultaat van hun inspanningen is vaak weinig succesvol, waarschijnlijk omdat de vochthuishouding in deze buisjes niet goed is, zeker als de zon er op staat te bakken. Er treedt schimmelvorming op of het nageslacht gaat om een andere reden ten gronde (zie Moenen dit nummer). Ervaring leert dat zeker de dieren die vanaf eind mei in deze buizen nestelen weinig resultaat boeken. Bijen die in het voorjaar hun nesten maken hebben wel veel succes, omdat de cocons al gevormd zijn voordat het te heet wordt. Dat betreft meestal de rosse metselbij, *Osmia bicornis*, of de gehoorde metselbij, *Osmia cornuta*. Deze soorten zijn ook vrij groot en goed te observeren en komen niet zelden in flinke aantallen voor, zijn erg bedrijvig en zien er 'aibaar' uit. Om de nestresultaten te zien en daarbij ook de nieuwsgierigheid te bevredigen, of om foto's te maken, zijn kastjes met glasbuisjes of heldere plastic buisjes wel geschikt. Binnendiameters van 6 tot 9 millimeter zijn het meest succesvol. Glasbuisjes zijn vaak wat lastig te verkrijgen, maar soms via een middelbare school of laboratorium wel aan te komen. Reageerbuisjes tot een binnendiameter van 9 mm zijn ook bruikbaar.

In plaats van glas worden ook wel polyacrylaatbuisjes gebruikt of doorzichtige slangetjes. Beide hebben voor de bijen dezelfde nadelen als glas en ze zijn sneller bekrast of ze zijn of worden enigszins troebel.

Gefreesde plankjes

Er kunnen ook op elkaar passende plankjes op de groef worden ingeboord, of elk half rond ingefreesd (figuur 26a). Op die manier is het mogelijk ze van elkaar te halen en de inhoud te bekijken. Een nadeel is dat het weer goed terugplaatsen lastig is. Zeer vaak gaan de tussenschotjes van de cellen kapot en de brokstukjes vervuilen dan de broedcellen. Het maakt de diertjes ook kwetsbaarder voor parasieten en weersinvloeden.

Een variant hierop kan worden gemaakt door gangen in hard hout te boren die precies in één vlak liggen. Daarna wordt één kant weggeschaafd, zodat een gang voor klein deel open ligt. Op die kant kan door een transparant plastic plaatje of een plankje alles worden afgedekt. Ook dan is inkijk enigszins mogelijk (figuur 26b).

Vervuiling van kijkkastjes

Al deze inkijkvoorzieningen hebben al snel te lijden van vervuiling door bewoning en schimmelvorming. Er zijn veel initiatieven genomen tot het maken van kijkkastjes, maar er wordt weinig of geen onderhoud gepleegd en dan zijn jaren lang dezelfde vervuilde en verschimmelde buisjes te 'bewonderen' als demonstratie van niet geslaagde nesthulp. Zeker als daar zomerbijtjes in hebben genesteld. In de meeste gevallen moeten jaarlijks nieuwe buisjes worden aangebracht. De oude buisjes met eventueel succesvol broed kunnen dan elders worden neergelegd om de dieren uit te laten komen.

Bijehotel, bijenflat en insectentoren

Naarmate de belangstelling voor nesthulp in de laatste jaren is gegroeid, is ook het aantal namen voor de onderkomens toegenomen. Zo bestaan woorden als bijenflat en bijehotel. In feite worden daarmee groter uitgevallen nestvoorzieningen bedoeld (figuur 27). Hoewel de initiatieven zeer te prijzen zijn, hebben veel fraaie, soms kunstzinnig uitgevoerde bijenflats, bijenhôtels of insectentorens als nadeel dat geen enkel deel ervan te vervangen is zonder hele stukken af te breken. In een aantal gevallen is alles verlijmd om vandalisme door jeugd of diefstal van riet door vogels te voorkomen. Soms zijn de boor-



27. Bijenhôtels.
27. Bee hotels.



28. Vier insectenmuren. (a) Insectenmuur in de botanische tuin Fort Hoofddijk te Utrecht. (b) Insectenmuurstraatje in de natuurtuin 't Loo in Bergeijk. (c) Insectenmuur in de Immenhof te Cranendonck. (d) Insectenmuur in natuurcentrum De Specht te Handel.
28. Four insect walls. (a) Insect wall in the botanic garden Fort Hoofddijk in Urecht. (b) Insect wall lane in the nature garden 't Loo in Bergeijk. (c) Insect wall in the Immenhof in Cranendonck. (d) Insect wall in nature centre De Specht in Handel.

gaten slordig en ondiep aangebracht. Door veroudering wordt de bewoning snel minder of er blijven maar zeer weinig soorten over.

Het woord bijenhotel is ook al in gebruik voor flinke zandbulten met een leemdijkje er omheen, die door Rijkswaterstaat in de Zeeuwse kustgebieden zijn aangebracht om met name aan de schorzijdebij, *Colletes halophilus* Verhoeff, in de buurt van bloeiende zulte geschikte nesthulp te bieden. In feite betreft het dus insectenheuvels.

Insectenwand

Insectenmuren of -wanden vormen nog eens een extra opschaling vergeleken met de hotels en combineren zoveel mogelijk elementen van nestvoorzieningen teneinde voor publiek de activiteiten van de dieren wat meer zichtbaar te maken. Ook studie aan het gedrag van de dieren wordt erdoor vergemakkelijkt. Hierop bestaan vele variaties (figuur 28).

Ontwerp van een insectenwand

Figuur 29 en 30 tonen een opzet die naar believen kan worden aangepast en gevarieerd. Het hier gepresenteerde concept gaat uit van een op het zuiden geëxponeerde wand waaraan nesthulp kan worden opgehangen. De hoogte bedraagt ongeveer 2,50 m en de breedte 1,5 tot 3 m. Bij metselwerk is een fundering aan te bevelen. Ingemetselde nesthulp is niet of moeilijk te vervangen en is in deze voorbeelden daarom niet opgenomen. De panelen of planken maken het ophangen van losse elementen mogelijk. In het onderste deel kan leem en/of zand worden verwerkt tot steilwandjes. De specie kan bestaan uit ouderwetse kalkcement. Daardoor krijgen meer organismen kans om vat te krijgen op de muur. Door met een rond stokje of schroevendraaier gaten te prikken in de specie worden ook nestgangen gecreëerd. De muur zou wat onregelmatig gemetseld kunnen worden, met uitsteeksels en kapotte stenen van verschillende steensoorten, eventueel aan de zonkant schuin oplopend of met terrasjes voor vetplanten. Hoe ruiger, hoe groter het oppervlak, des te meer kans voor leven. Ook kunnen onderin eventueel kamers voor hommels, amfibieën, egels of marters worden aangebracht. Een uitsluitend van hout vervaardigde variant kan goedkoper in uitvoering zijn.



29. Insectenwand met gemetseld onderstuk in ecologische volkstuin De Driehoek in Utrecht).
29. Insect wall on a brickwork base in ecological allotment garden De Driehoek in Utrecht).

Het dak kan bestaan uit riet dat goed gesneden is, want dat biedt dan meteen nestgelegenheid. Omdat zulke korte dakjes moeilijk op een goede wijze met riet te dekken zijn, zijn ze wel verweringsgevoelig. Bovendien kunnen vogels er een aanslag op doen. Natuurlijk kan ook gedacht worden aan een dakje van planken of latten met daarop golfplaten, shingels of pannen. Aan de onderkant van het dakje zouden dan rietcassettes kunnen worden aangebracht zoals hiervoor beschreven.

De wanden zijn geschikt om vormen van nesthulp op te hangen, zoals nestkasten voor vogels, hommels en zelfs hoor-naars, *Vespa crabro* Linnaeus. Ook overwinteringskasten voor vlinders en lieveheersbeestjes of vleermuiskasten behoren tot de mogelijkheden. Maar natuurlijk zijn deze vlakken met name bedoeld om er nestblokken aan te bevestigen met boorgaten van diverse diameters (figuur 6) of andere varianten met holle buisjes, zoals hierboven beschreven. Het aardige is dat ook aan de niet zonnige (achter)kant van de panelen deze voorzieningen kunnen worden opgehangen, waarbij zal blijken dat ook die worden benut. Het is zelfs interessant om na te gaan welke soorten voor welke plaatsen voorkeur hebben.

Rond de muur is bestrating te overwegen. Aan te bevelen zijn kinderkopjes of klinkers met vrij ruime voegen ertussen in een ondergrond van ten minste 30 cm geel zand, zodat graaf-wespen en bijvoorbeeld zandbijen ertussen kunnen nestelen. De meeste kans op bewoners ontstaat door grassen en mossen zoveel mogelijk te weren.

Informatieborden met daarop enige uitleg over het doel en de aard van de bewoners van de insectenmuur zijn aanbevelenswaardig. Daarbij moet goed worden overwogen voor welke uitvoering wordt gekozen, want veel materiaal is vandaalgevoelig of niet voldoende weersbestendig.

Nadelen van nesthulp

Er is een aantal denkbare nadelen verbonden aan nesthulp. Veel soorten doen er in natuurlijke omstandigheden lang over om een geschikte nestplaats te vinden en hebben dan relatief weinig tijd over voor het maken van de broedcellen. Bij een overweldigend aanbod aan nestmogelijkheden is ook het broedsucces groot en kan een soort zich explosief uitbreiden. Daardoor kan het zo druk worden dat andere soorten worden verdrongen.



30. Insectenwand gemaakt van hout.
30. Insect wall constructed of timber.



31. Nesthulp is zeer in het voordeel van parasitaire insecten, zoals in dit geval gewone knotswespen, *Sapyga clavicornis* Linnaeus, die leven ten koste van ranonkelbijen, *Chelostoma florissomne* Linnaeus.
31. Nesting aid is very much to the advantage of parasitic insects, such as *Sapyga clavicornis* Linnaeus, that live at the cost of *Chelostoma florissomne* Linnaeus.

Kader 1

Websites over het bevorderen van bijen in eigen omgeving

Van de auteur van dit artikel verschijnt een uitgebreide digitale publicatie over nesthulp voor solitaire bijen en wespen. Deze zal te raadplegen zijn op de website: www.jaarvandebij.nl.

Overige nuttige websites:

www.bijehotel.nl

www.drachtplanten.nl

www.tierundnatur.de/wildbienen

www.tuinwild.nl/

www.wildebijen.nl

Gelukkig volgen veel soorten elkaar op, zo zijn er soorten die in het voorjaar vliegen, terwijl andere in de voorzomer of alleen in de late zomer vliegen. Een ander mogelijk nadeel is dat die nesthulp veel dieren uit de omgeving aantrekt om er te komen wonen. Of deze aanzuigende werking negatieve gevolgen heeft voor de populatiedichtheid in de omgeving is niet bekend. Alleen als er veel geboorteoverschot is, werkt nesthulp vermeer-

derend voor een soort. Soms is het voedselaanbod beperkend en moeten er dieren uitwijken naar andere plekken en kan het succes van nesthulp helpen bij de verspreiding van een soort.

Naast de reguliere bewoonsters komen ook zeer veel parasieten op de nesthulp af (figuur 31 en zie Moenen dit nummer). Voor hen is het helemaal kaasje. Zij verdoen normaal veel tijd aan het opsporen van de (nieuwe) nestplaatsen van hun gastsoorten. Nu kost het ze geen tijd om op de goede plek te zijn. Daarom is het succes van parasieten bij nesthulp waarschijnlijk groter dan in de vrije natuur het geval zou zijn.

Conclusie

Het is de moeite waard om nesthulp voor solitaire bijen en wespen in de eigen omgeving aan te bieden. Al is het maar omdat het drempelverlagend werkt voor mensen met insectenvrees. De snelheid waarmee kolonisatie plaatsvindt is meestal erg bemoedigend. Allerlei variaties voor nesthulp zijn denkbaar en er worden er hier vele besproken. Daarnaast zouden de publicaties van Hintermeier (1997) en Günzel (2011) geraadpleegd kunnen worden. Wie de bijen in de tuin beter wil leren kennen kan de boeken van Westrich (1989, 2011) en Bellmann (1998) raadplegen. Ook zijn er verscheidene goede websites over bijen beschikbaar (zie kader 1). De intrigerende leefwijze en variatie aan gedrag maken het een ontzettend leuke bezigheid om deze prachtige dieren in de eigen omgeving te bevorderen met nesthulp.

Literatuur

Bellmann H 1998. Gids van bijen, wespen en mieren. Tirion.

Hintermeier HM 1997. Bienen, Hummeln, Wespen im Garten und in der Landschaft. Obst- und Gartenbauverlag.

Günzel WR 2011. Das Insectenhotel. 7. Auflage. Pala-Verlag

Peeters TMJ & Reemer M 2003. Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. EIS-Nederland.

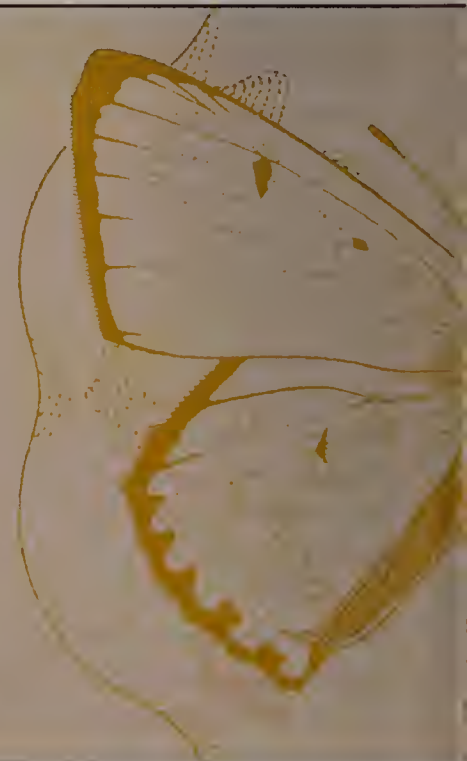
Westrich P 1989. Die Wildbienen Baden Württembergs. Eugen Ulmer Verlag.

Westrich P 2011. Wildbienen. Die anderen Bienen. Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Summary

Nesting aid for solitary bees and wasps

The interest in offering nesting aid to insects is the reason to present a survey of the possibilities in relation to solitary aculeate Hymenoptera. Bee hotel, insect wall, bee pub: they are all expressions that emphasize the popularity of nesting aid. In this article the conditions are formulated to which nesting aid for hypergeic species has to meet. A great variety of nesting aid can be thought off, but not all are equally successful. The application of relatively small units, so called nesting boxes, that can easily be renewed or added is pleaded for. Insect walls are proposed to fix these nesting boxes on. The latter consist of wooden blocks with drilled holes which need to be smooth. A combination with tubes is favourable. In addition to this, some attention is given to steep slopes of loam or sand, offering good possibilities to some endogeic species of solitary bees and wasps. These slopes may be applied in combination with insect walls. Obviously apart from the intended species of solitary bees and wasps their parasites and commensals take also advantage of the nesting aid offered.



Pieter van Breugel

Plevierdonk 3

5467 CT Veghel

p.v.breugel@kpnmail.nl

Synthese

Bijenonderzoek in Nederland

Theo M.J. Peeters
Jinze Noordijk

TREFWOORDEN

Apidae s.l., bedreigingen, bescherming, diversiteit, levenscyclus, symbiose

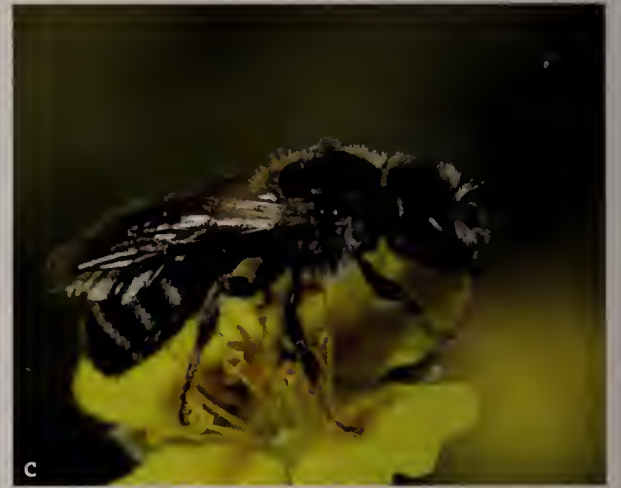
Entomologische Berichten 72 (1-2): 141-145

Het Jaar van de Bij is een mooie gelegenheid om het vele bijenonderzoek dat in Nederland plaats vindt voor het voetlicht te brengen. In dit themanummer presenteren bijenonderzoekers recente bevindingen. Van de 355 bijensoorten die Nederland kent, staat een aanzienlijk deel op de rode lijst van bedreigde soorten. Enkele soorten zijn zelfs al verdwenen, en over het algemeen kan gezegd worden dat de groep als geheel sterk onder druk staat. Belangrijke oorzaken hiervoor zijn de intensivering van het landgebruik (waardoor er minder ruimte is voor natuur, terwijl de overblijvende natuur van relatief lage kwaliteit is), het gebruik van bestrijdingsmiddelen en klimaatverandering. Aan de andere kant zijn er enkele soorten die het wél goed doen. Vrijwel altijd betreft dit soorten die positief reageren op de opwarming van het klimaat. Er kan veel gedaan worden aan de bescherming van bijen. Belangrijke zaken hierbij zijn het bevorderen van bloemaanbod, het tegengaan van vermessing, een gefaseerde uitvoering van beheer en het behouden van en creëren van specifieke micro-biotopen. In de achtertuin of op andere plekken in het stedelijke gebied is er veel voor bijen te doen door het instellen van een ecologisch groenbeheer en het aanbieden van bijenhotels. Essentieel voor een goede bescherming van bijen is kennis over de ecologie en biologie van de verschillende soorten. Hoewel van de meeste soorten nog weinig bekend is, zijn inmiddels van diverse soorten de leefwijze en bijzondere samenlevingsverbanden met andere soorten goed beschreven. Bijen zijn zeer geschikte ambassadeurs voor het behoud van biodiversiteit. Niet alleen komen ze voor in relatief soortenrijke leefgebieden, maar ze bieden zelf ook de bestaansvoorwaarden aan tal van symbiotische soorten.

In Nederland zijn, inclusief de honingbij, *Apis mellifera* Linnaeus, 355 bijensoorten bekend. Met name de genera *Andrena*, *Bombus*, *Hylaeus*, *Lasioglossum* en *Nomada* zijn in Nederland soortenrijk, elk met meer dan twintig vertegenwoordigers (figuur 1). De diversiteit in uiterlijke kenmerken en favoriete biotopen tussen bijensoorten is groot. In een enkel geval kunnen ook binnen een bijensoort uiterlijke verschillen bestaan, zoals een kleurdimorfisme (VAN DEN BIJTEL & APTROOT). Wat betreft de leefwijze zijn er enkele overeenkomsten (VELTHUIS). Alle bijensoorten moeten bloemen bezoeken om voedsel voor henzelf en voor hun larven te verzamelen. Sommige bijensoorten zijn polylectisch: ze bezoeken allerlei bloemen waar ze stuifmeel en nectar verzamelen dat grotendeels als voedsel voor hun larven dient. Andere soorten zijn oligolectisch, hetgeen wil zeggen dat ze voor hun larvenvoedsel specifiek een of enkele bloemensoorten bezoeken (KWAK, REEMER ET AL.). Daarnaast hebben alle bijen gemeen dat ze een nest maken met broedcellen waarin de eieren worden gelegd, altijd met een voedselvoorraad. Het overgrote deel van de bijensoorten in ons land bouwt zelf een nest of maakt gebruik van andermans nest en leeft solitair. Nadat een vrouwtje een of enkele nesten heeft gemaakt, hierin per broedcel een voedselvoorraad bij elkaar heeft verzameld en haar eieren heeft gelegd, sterft ze. Iets meer dan tien procent van de bijensoorten in ons land zijn sociale soorten die leven in een primitief of in

een meer complex samenlevingsverband. Daarnaast kennen we ook nog enkele bijensoorten die een gezamenlijke nestingang gebruiken, maar waarvan de verschillende vrouwtjes binnen het nest hun eigen broedcellen verzorgen, bijvoorbeeld de meidoornzandbij, *Andrena carantonica* Pérez, de eikenzandbij, *Andrena ferox* Smith, de blauwe zandbij, *A. agilissima* (Scopoli), en de kleine roetbij, *Panurgus calcaratus* (Scopoli). Over de exacte sociale structuur van deze communale soorten is weinig bekend. Diverse groefbijsoorten (*Halictus*, *Lasioglossum* spp.) en hommels, *Bombus* spp., leven samen in kleine of grotere groepen of volkeren met een eenjarige levenscyclus. Een geïnsemineerd vrouwtje (koningin) overwintert alleen of met enkele soortgenoten, en produceert in het voorjaar werksters die haar helpen met voedsel zoeken en de nestbouw, tot op een gegeven moment weer nieuwe koninginnen en mannetjes worden geproduceerd. De honingbij is onze meest sociale bij. Deze soort leeft altijd in een meerjarige kolonie met een koningin en werksters (figuur 2).

De honingbij is tevens de soort waar het meest over bekend is. Dit komt natuurlijk omdat het een soort is die door de mens gehouden wordt en een economisch belang vertegenwoordigt. Over onze wilde bijen is een stuk minder bekend. Pas sinds de publicatie van de twee volumineuze boeken van Paul Westrich (1989a, b) heeft het onderzoek naar en de kennis over de bijen



1. Vertegenwoordigers van de vijf soortenrijkste Nederlandse bijengenera: (a) gewone rozenzandbij, *Andrena fucata* Smith, (b) gewone maskerbij, *Hylaeus communis* Nylander, (c) glanzende bandgroefbij, *Lasioglossum zonulum* (Smith), (d) vierkleurige koekoekshommel, *Bombus sylvestris* (Lepeletier) en (e) geelzwarte wespbij, *Nomada succincta* Panzer. Foto's: Tim Faasen

1. Representatives of the five most species-rich bee genera in The Netherlands: (a) *Andrena fucata* Smith, (b) *Hylaeus communis* Nylander, (c) *Lasioglossum zonulum* (Smith), (d) *Bombus sylvestris* (Lepeletier) and (e) *Nomada succincta* Panzer.

in Europa een enorme boost gekregen. In allerlei landen zijn er nu studiegroepen die zich met faunistiek en onderzoek aan de biologie van deze insecten bezighouden (kader 1). In Nederland is er ook een behoorlijk aantal personen dat zich serieus met de studie van onze bijen bezig houdt, onder andere binnen de sectie Hymenoptera van de Nederlandse Entomologische Vereniging (zie laatste pagina in dit nummer) en bij EIS-Nederland. In dit themanummer worden enkele recente onderzoeken uitgebreid gepresenteerd.

Trends en bedreigingen

Het gaat slecht met bijen. Een aanzienlijk aantal staat op de rode lijst van bedreigde soorten. Er zijn vele mogelijke oorzaken, maar belangrijk lijken met name de intensivering van het landgebruik, het gebruik van bestrijdingsmiddelen en de verandering van het klimaat (BIESMEIJER). Al deze factoren kunnen een negatief effect hebben op de bijendiversiteit, en ze versterken elkaar waarschijnlijk ook. KLEIJN & RAEMAKERS tonen aan dat hommelse soorten die achteruit zijn gegaan in Nederland, veelal stuifmeel verzamelden op plantensoorten die ook achteruit zijn gegaan (zie ook Biesmeijer *et al.* 2006). Hommelse soorten die geen negatieve trend vertonen, zijn niet gespecialiseerd in het verzamelen van stuifmeel van bepaalde planten, maar kunnen een overstap maken naar andere plantensoorten.

Nogal eens wordt het plaatsen van honingbijkasten in natuurgebieden als een van de oorzaken aangewezen voor de achteruitgang van wilde bijen. VELTHUIS beargumenteert dat voedselconcurrentie tussen verschillende bijensoorten een onbekend proces is, maar dat het niet waarschijnlijk is dat de aanwezigheid van honingbijen een groot effect zal hebben op populaties van wilde bijen. VAN DER SPEK somt argumenten op aan de hand waarvan hij veronderstelt dat honingbijen wel degelijk een negatieve invloed op wilde bijen kunnen hebben. Deze discussie speelt al ongeveer vijftien jaar, maar nog steeds zijn er geen wetenschappelijke studies in Nederland uitgevoerd om het pleit te beslechten. Het is een zeer valide richtlijn om in een natuurgebied de wilde bijen vanuit het voorzorgsprincipe alle ruimte te geven en voorzichtig om te gaan met het plaatsen van

honingbijkasten. Natuurgebieden zijn er immers in de eerste instantie voor de natuur. Commerciële of hobby-activiteiten zijn hier natuurlijk ondergeschikt aan. Daarnaast is het echter van veel groter belang dat 'wilde-bijen-mensen' en imkers juist één stem zouden moeten laten horen tegen de vernietiging en achteruitgang van de kwaliteit van het landschap. Dat is natuurlijk de échte bedreiging voor alle bijen in ons land. Een poging om hier gezamenlijk iets aan te doen is van groot belang.

Overigens gaat het niet met alle bijensoorten slecht. Zoals bij alle diergroepen zijn er ook onder de bijen soorten die profiteren van klimaatverandering en die het goed doen in Nederland (zie ook Kalkman *et al.* 2010). Voor de knautiawespbij, *Nomada armata* Herrich-Schäffer, en de grote wespbij, *Nomada sexfasciata* Panzer, wordt verondersteld dat de (her)kolonisatie van nieuwe gebieden een gevolg is van klimaatverandering (SMIT). Hiernaast zijn er nog andere bijensoorten die in Nederland hun areaal naar het noorden uitbreiden, zoals de kleigroefbij, *Lasioglossum pauxillum* Schenck, gehoornde maskerbij, *Hylaeus cornutus* Curtis, en de tweekleurige zandbij, *Andrena bicolor* Fabricius. Door de opwarming van het klimaat konden ook nieuwe soorten voor de Nederlandse fauna gemeld worden, zoals de driedoornige metselbij, *Osmia tridentata* Dufour & Perris, in 1993, de waaiergroefbij, *Lasioglossum pallens* (Brullé), in 1997, kortsnuitbloedbij, *Sphcodes majalis* Pérez, in 2003 en de beemd-zandbij, *Andrena fulvata* Stoeckhert, in 2010.

Levenscycli

Gedegen inzichten in de bedreigingen van bijen en handvatten voor bescherming zijn alleen te verkrijgen als we weten hoe deze vaak toch kwetsbare dieren leven. De biologie van een soort, de interacties met andere soorten, en de samenhang met het leefgebied op micro-, meso- en macroschaal zijn daarom essentiële zaken om te weten hoe beschermingsmaatregelen efficiënt ingezet kunnen worden (Bink 2010). Helaas zijn we verre van het compleet 'begrijpen' van onze bijen. Toch zijn er voor enkele soorten prachtige intieme inblikjes in hun leven voorhanden. Het nestgedrag en de ontwikkelingsbiologie van de algemene gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Pallas),



2. Honingbijwerksters op een raat in het nest. Foto: Jap Smits
2. Workers of honey bees on a comb in the nest.

is zeer gedetailleerd beschreven (LOONSTRA). Dit biedt inzicht in de bijzondere leefwijze van deze bijen. Van de schorzijdebij, *Colletes halophilus* Verhoeff, is ook de ontwikkeling van ei naar imago in beeld gebracht. Dit levert waardevolle kennis op over het leven van deze zeldzame bijensoort (SOMMEIJER ET AL.). Voor een andere soort – de donkere rimpelrug, *Andrena bimaculata* (Kirby) – is het onderzoek naar de nesten nog in volle gang (KÜHNEN). Het toekomstige werk aan de donkere rimpelrug zal ongetwijfeld bijdragen leveren aan het formuleren van beheeradviezen voor de bijzondere biotoop op de Duivelsberg waar deze soort en tal van andere bijensoorten talrijk voorkomen.

Buiten het nest begint het leven van de imago's. De bijen bezoeken bloemen en zijn dan het meest zichtbaar voor ons. Naast het bezoek aan bloemen zijn er ook nog andere gedragingen die opvallen. Van de honingbij zijn fascinerende groepsprocessen bekend, zoals het recruterende van meer werksters als een goede nectarbron gevonden is, het afkoelen van het nest door tegelijkertijd de vleugels te bewegen en voor luchtcirculatie te zorgen, en zwermgedrag dat leidt tot een nieuwe nestplek. Van de wilde bijen in ons land kennen we niet zulke ingewikkelde samenspel van vele individuen. Toch komen wilde bijen vaak in aggregaties voor, simpelweg omdat de juiste voedselbronnen of geschikte nestplekken slechts lokaal voorkomen (KÜHNEN). Dit kan ook leiden tot het wonderbaarlijke gezamenlijk 'slapen' van veelal mannelijke bijen op planten (PEETERS), of gevechten van vele mannetjes om met een vrouwtje te kunnen paren (SOMMEIJER ET AL.).

In het vliegseizoen worden de eieren gelegd waarna de volwassen bijen dood gaan, met uitzondering van de honingbij en de geïnsemeneerde groefbij- en hommelmwoutjes. Het verborgen leven van de onvolwassen levensstadia in de nesten gaat echter door en het volgende jaar zijn alle soorten weer waar te nemen.

Symbioten

Omdat alle bijensoorten nesten maken en vervolgens voedsel opslaan, worden gunstige omstandigheden gecreeërd voor allerlei kleine dieren om zich te vestigen en samenlevingsverbanden met bijen aan te gaan. Enkele van deze symbiotische relaties worden in dit themanummer besproken. Sommige medebewoners zijn uitermate schadelijk voor de bijen.

Het drosophilide vliegje *Cacoxenus indagator* Loew legt eieren in de broedcel. De larven ontwikkelen zich snel en vreten de voedselvoorraad op (MOENEN). Het wespje *Melittobia acasta* (Walker) parasiteert op larven en poppen van bijen. De soort is zeer polyfaag en kan naast wilde bijen en honingbijen ook als parasiet optreden bij jonge stadia van wespen, vliegen, vlinders en kevers (MOENEN). De larven of triungulinen van de sachembijenoliekever, *Sitaris muralis* (Forster), parasiteren op het broed van de gewone sachembij, en ze eten ook de voedselvoorraad op die in het nest aanwezig is (BELGERS & TEUNISSEN, LOONSTRA). Dat medebewoners niet altijd een negatieve invloed hebben, illustreert de bijenmijt *Anoetus alicola* (Dujardin). Deze mijt voedt zich met afval en micro-organismen in bijennesten. Waarschijnlijk zijn ze dus zelfs voordelig voor de bijen (HEITMANS & LOONSTRA). Dergelijke mijten verspreiden zich van bijennest naar bijennest door zich vast te klampen aan de bijen. Omdat ze voordelig kunnen zijn, hebben enkele bijensoorten een morfologische aanpassing aan het lichaam waar de mijten zich bevinden tijdens transport – deze wordt een acarinarium of mijtenkamer genoemd.

Bescherming

De bescherming van bijen is urgent. Omdat de grootse bedreiging wordt gevormd door de grootschalige achteruitgang van de ecologische kwaliteit van het landschap, is het zeer moeilijk om het tij te keren. Grote projecten als natuurontwikkeling, de aanleg van de ecologische hoofdstructuur en het verminderen van vermessing en verzuring kunnen goed uitwerken voor de soorten.

Lokaal kan er in natuurgebieden, half-natuurlijke landschapselementen, parken en tuinen echter al heel veel voor bijen gedaan worden. Bloemrijkdom – zowel in aantallen als diversiteit – is heel belangrijk. Voor polylectische, minder gespecialiseerde soorten, die vaak een wat langere vliegperiode hebben, is het van belang dat er gedurende langere tijd bloemen bloeien. Voor gespecialiseerde bijen is juist een grote hoeveelheid bloemen van één soort nodig. Zo kon voor de knautiabij, *Andrena hattorfiana* (Fabricius), aangetoond worden dat, als er meer dan vijftig knautiaplantjes groeiden, de bij in 90% van de gevallen voorkwam (REEMER ET AL.). Gespecialiseerde bijen zijn daarnaast ook meestal voor de plant in kwestie de beste bestuiver (KWAK). Terreinbeheerders moeten daarnaast oog hebben voor belangrijke micro-milieus. Vooral op het zuiden gelegen plekken – zoals steilrandjes, kale zandige plekken, zeer schrale begroeiingen, oude braamstruwelen en dood hout – kunnen belangrijke woonplaatsen zijn voor bijen. Ook dient beheer altijd gefaseerd in ruimte en tijd plaats te vinden. Dit geldt voor maaien, bos dunnen, wilgen knotten, plaggen, etc. Vooral ook bij langgerekte smalle terreinen zoals berm- en padranden en bosranden is het faseren van maai- en graasbeheer van groot belang. Alleen een gefaseerde werkwijze garandeert dat allerlei bestaansvoorwaarden, zoals voldoende nectar, stuifmeel en heterogene vegetatiestructuur, altijd in een gebied aanwezig zijn (bijv. Brugge 1989, Noordijk et al. 2009).

In de stedelijke omgeving kunnen verrassend goede bijenbiotopen aanwezig zijn (CORNELISSEN). Tuinen liggen bijvoorbeeld vaak beschut, zijn zongeëxponerd en bezitten vaak een ruime hoeveelheid bloemen. Ook voor stadsparken kan dit gelden. Vanwege het uitermate vijandige karakter van het agrarisch gebied – en dus tweederde van het Nederlandse landoppervlak – is het stedelijk gebied momenteel van groot belang geworden voor bijen. Hier moet dan ook breed ingezet worden op de bevordering van bijen door ecologisch berm- en stadsparkbeheer. Het zelf maken en/of aanbieden van bijenhôtels in allerlei vormen kan een bron van verwondering vormen en de bijenstudie stimuleren (VAN BREUGEL, figuur 4). Als we straks

Kader 1

Nieuwsbrieven en tijdschriften uit ons omringende landen

Theo M.J. Peeters & Jan Smit

In de ons omringende landen zijn diverse groepen en eenlingen zeer actief met de bestudering van angeldragende wespen en bijen. Daaruit is een aantal nieuwsbrieven, tijdschriften en web-sites voortgekomen die we hier onder de aandacht brengen.

BWARS staat voor de groep die op de Britse Eilanden actief is in de 'Bees, Wasps and Ants Recording Society' (zie ook www.bwars.com). Twee keer per jaar publiceren zij voor leden een laagdrempelige nieuwsbrief (figuur 3) met een veelheid aan waarnemingen, foto's, berichten, plannen, artikelen, soort-besprekingen, verspreidingskaartjes, etc. Ook organiseren ze jaarlijks bijeenkomsten en excursies. Een belangrijke uitgave waaraan gezamenlijk wordt gewerkt is het publiceren van verspreidingsatlassen, waarvan er tussen 1997-2009 zeven, met daarin 403 soorten, verschenen. De groep heeft 505 leden, waaronder ook een groot aantal liefhebbers uit andere delen van Europa.

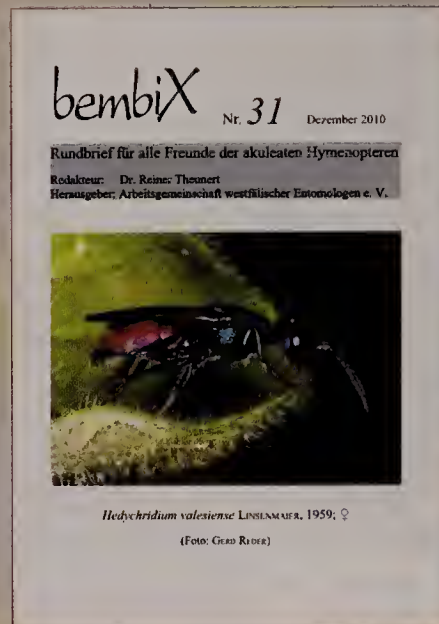
BembiX is de naam van de nieuwsbrief van de Duitstalige groep van 'Freunde der akuleaten Hymenopteren'. Ook zij publiceren jaarlijks twee keer een nieuwsbrief (figuur 3) met artikelen, literatuuroverzichten, boekbesprekingen, oproepen, tabellen, etc. Deze nieuwsbrief startte in juni 1993 onder redactie van Christian Schmid-Egger en Heinrich Wolf. De nieuwsbrief groeide uit tot meer dan 600 abonnementen, wereldwijd verspreid over meer dan 25 landen. Alle negentien nummers zijn te downloaden van BembiX online: www.bembix.de/index.php/de. Vanaf nummer 20 (maart 2005) is Reiner Theunert de redacteur en is de nieuwsbrief iets meer verschoven naar een tijdschrift. Korte waarnemingen, berichten, tips, eigenaardigheden, etc. die duiden op een actieve uitwisseling tussen een groep liefhebbers verschijnen niet meer op papier, maar zijn verschoven naar e-mails en websites. De nieuwsbrief verschijnt (nog) niet op internet. Christian Schmid-Egger startte in 2010 het nieuwe internet-tijdschrift Ampulex.

Ampulex is een internettijdschrift voor onderzoek aan aculeate hymenopteren. Christian Schmid-Egger startte in 2010 samen met Eckhart Stolle en Rolf Witt dit nieuwe tijdschrift dat tot op heden tweemaal per jaar verschijnt. In dit tijdschrift verschijnen allerlei artikelen over onderzoek aan angeldragende wespen en bijen in Europa. Ook oproepen, rode lijsten, boek-

in onze tuin of op ons balkon allemaal één of meerdere bijen-hotels hebben hangen, en ook de voedselplanten voor de verschillende soorten bijen niet vergeten, kunnen we makkelijk 5 tot 10% van onze wilde bijenfauna aan huis krijgen. Een mooiere start voor het Jaar van de Bij kunnen wij ons niet wensen!

Bijen en biodiversiteit

Slechts een gering aantal bijensoorten is zeer algemeen en weinig kieskeurig in hun biotoopvoorkeur. De meeste soorten bewonen specifieke leefgebieden die rijk zijn aan bloemen, gedurende een aanzienlijk deel van de dag in de zon liggen en bijzondere micro-biotopen kennen zoals schraal begroeide grond of dood hout om in te nestelen. Veelal komen deze meer gespecialiseerde



3. Twee tijdschriften over aculeate hymenopteren: BembiX 31 uit december 2010 en BWARS Newsletter uit het voorjaar van 2011.

3. Two journals on Hymenoptera Aculeata: BembiX 31 from December 2010 and BWARS Newsletter from spring 2011.



besprekingen en andere berichten zijn opgenomen. Voor meer informatie zie www.ampulex.de/index.php/de.

Eucera is het internettijdschrift dat verschijnt op de website van Paul Westrich. Hij was in Europa dé pionier die wilde bijen in 1989 met de publicatie van zijn prachtige boeken over de bijen van Baden-Württemberg onder de aandacht van een grote groep mensen bracht. Hieruit groeide een grote groep liefhebbers die zich in bijen ging verdiepen. Vanaf 2008 onderhoudt Westrich een eigen website met daarop het tijdschrift Eucera, waarvan inmiddels drie nummers zijn verschenen. Voor meer informatie zie www.wildbienen.info.

Osmia is de franstalige groep liefhebbers van wilde bijen. Sinds Nicolas Vereecken in 2007 het initiatief nam met de publicatie van het internettijdschrift Osmia, zijn de activiteiten in het franstalige deel groeiende. Osmia verschijnt eenmaal per jaar. Er zijn tot op heden vier nummers verschenen. De activiteiten van deze zeer actieve groep is te volgen op <http://homepages.ulb.ac.be/~nvereeck/OSMIA/OSMIA.html>. Deze groep heeft een sterke binding met de groep rond Pierre Rasmont aan de universiteit van Mons met de zeer informatieve website <http://zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/>.

soorten voor in natuurgebieden of waardevolle half-natuurlijke elementen als bermen, dijkwalen of houtwallen. In het algemeen kan gesteld worden dat waar meerdere soorten bijen aanwezig zijn, er ook andere relatief hoge natuurwaarden aanwezig zijn, zoals een hoge rijkdom aan planten en de aanwezigheid van voor andere insecten gunstige micro-biotopen. Zoals hierboven staat, bieden bijen daarnaast ook de gelegenheid aan tal van symbiotische soorten om in een gebied voor te kunnen komen.

Met dit themanummer wordt veel informatie over bijen ontsloten. We hopen dat meer mensen zijn gestimuleerd om zich te verdiepen in deze uiterst fascinerende insectengroep. Bijen zijn voortreffelijke ambassadeurs van onze biodiversiteit en verdienen het om veel aandacht te krijgen van onderzoekers en natuurbeschermers!



4. Een bijenhotel in een achtertuin. Foto: Dick Belgers
4. A bee hotel in a back garden.

Literatuur

Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.

Bink F 2010. Ruimte voor insecten. Een nieuwe visie op insectenbescherming. KNNV Uitgeverij.

Brugge B 1989. Onderhoud en beheer van de Zandkuil (Texel) ten behoeve van graafbijen- en -wespenfauna. In: *Insectenbeheer*

en natuurbeheer (Ellis WN ed). Wetenschappelijke Mededeling KNNV 192: 139-150.

Kalkman VJ, Van Duuren L, Gmelig Meyling AW & Odé B 2010. Veranderingen in de Nederlandse biodiversiteit. In: *De Nederlandse biodiversiteit* (Noordijk J, Kleukers RMJC, Van Nieuwerkerken EJ & Van Loon AJ eds): 339-354. NCB Naturalis & EIS-Nederland.

Noordijk J, Delille K, Schaffers AP & Sýkora KV 2009. Optimizing grassland management for flower-visiting insects in roadside verges. *Biological Conservation* 142: 2097-2103.

Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). EIS-Nederland.

Peeters TMJ & Reemer M 2003. Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. EIS-Nederland.

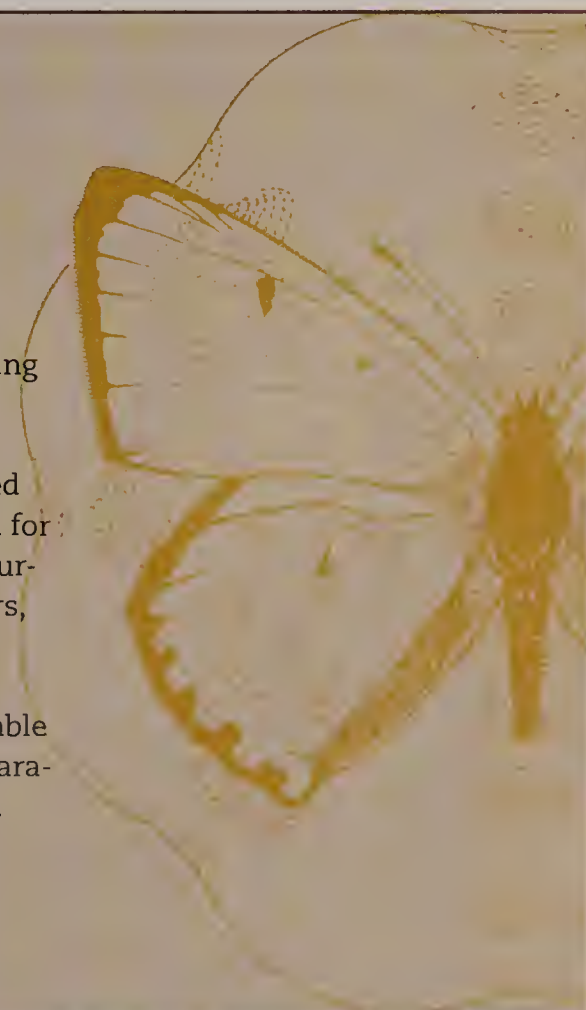
Westrich P 1989a. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Allgemeiner Teil. Eugen Ulmer Verlag.

Westrich P 1989b. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Spezieller Teil. Eugen Ulmer Verlag.

Summary

Research on bees in The Netherlands

In this special issue of *Entomologische Berichten* a number of recent studies on bees (Apidae s.l.) is presented. A significant part of the 355 Dutch bee species is threatened, according to the national red list. A number of species has even disappeared from The Netherlands. Important causes for the decline are the intensification of the land use (resulting in less protected areas and a reduction in ecological quality of the remaining natural areas), the use of pesticides, and climate change. Some species, however, show a positive trend – mainly species with a more southern distribution that do profit from climate change. Bees have an intriguing life-cycle. Gradually more and more is discovered on the nesting biology, symbiotic species and behaviour. This is all essential information for effective conservation of bees. A lot can be done to protect and stimulate bees. The encouragement of an abundance of flowers, the reduction of the effects of agricultural fertilizers, rotational vegetation management schemes, and the creation of micro-biotopes are all important for bees. In our own back-gardens and other places in urban areas, ecological management of the vegetation and the installation of bee nesting blocks can prove valuable for many species. These blocks not only promote bees but also their parasitoids, brood parasites and commensals, and other species that find suitable nesting sites here like wasps. Bees occur in relatively rich ecosystems, and in their turn bees and their nests provide the basic needs of many symbiotic species. Therefore, they are excellent ambassadors of biodiversity and deserve a lot of attention from researchers and conservationists.



Uitgelezen

Paul Westrich 2011

Wildbienen, die andere Bienen

Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 168 pp.
ISBN 978-3-89937-136-9. € 23,50

Voor de determinatie van bijen in Europa is de afgelopen 15 jaren een flink aantal bruikbare tabellen verschenen. Wie echter meer wil weten over de biologie, het nestgedrag of bloembezoek van deze interessante groep, is aangewezen op een stoffig bibliotheekexemplaar van *Die Europäischen Bienen* (Friese 1923) of losse artikelen ver uit de vorige eeuw, die onder andere zijn verschenen in bladen als *De Levende Natuur*. Of, als je daar met veel geluk de hand op hebt weten te leggen, de twee prachtige delen van *Die Wildbienen Baden-Württembergs* van Paul Westrich uit 1989. Helaas zijn deze twee bijenbijbels van bijna duizend pagina's al vele jaren uitverkocht en alleen nog in bibliotheken te vinden.

Nu is er dan een kleine pleister op de wonde: Paul Westrich heeft zijn enorme kennis en ervaring samengebald in een toegankelijk 'boekje' van bijna 170 pagina's. Met behulp van een groot aantal prachtige foto's van zijn eigen hand beschrijft hij het gedrag en de biologie van zo'n 90 soorten.

In korte hoofdstukken beschrijft Westrich wat solitaire en sociale bijen zijn, de kleptoparasitaire levenswijze van koekoeksbijen, de biotopen waar men bijen vindt, slaapgezelschappen, nestbouw en verschillende nestgelegenheden. Verder behandelt hij bloembezoek en specialisatie op verschillende soorten bloemen en pollen en geeft hij nuttige lijstjes van plantensoorten om bijen te helpen.

Ook gaat hij in op de bedreigingen van bijen en de mogelijkheden om in eigen tuin hulp te bieden aan bijensoorten. Uit zijn jarenlange ervaring put hij tips voor de meest geschikte vormen van nesthulp. Daarbij gaat hij stevig te keer tegen allerlei zinloze en ongeschikte 'insectenhotels' zoals die in bezoekerscentra en tuincentra te koop zijn of waarvan beschrijvingen op internet circuleren. Zelden hebben de makers daarvan zich verdiept in de werkelijke eisen en behoeften van de bewoners die men claimt te willen helpen. Veel onzin wordt gekopieerd en overgeschreven en goede voorbeelden worden onzorgvuldig nagemaakt. Origineel is zijn tabel en foto-overzicht van de verschillende soorten nestafsluiting waaraan men de groepen bewoners van een nestblok kan herkennen. In mooie fotoportretten worden



negen algemene soorten bewoners van nestblokken geportretteerd.

Al tien jaar kijk ik met verlangen uit naar het deel uit de serie *De Nederlandse Fauna* dat onze ruim 350 inheemse bijensoorten zal beschrijven. Tot het zo ver is, kan de hier beschreven publicatie van een grote deskundige op dit terrein mijn wachttijd aangenaam vullen.

Literatuur

Friese H (ed.) 1923. *Die europaeischen Bienen (Apidae): das Leben und Wirken unserer Blumenwespen*. Verlag Walter de Gruyter.
Westrich P 1989. *Die Wildbienen Baden-Württembergs. Allgemeiner Teil & Spezieller Teil*. Eugen Ulmer Verlag.

Frans van Alebeek

Dave Goulson 2010

Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation

Oxford University Press, Oxford. paperback, 317 pp. ISBN 978-0-19-955307-5. € 37,-

Engeland heeft een grote traditie op het gebied van onderzoek aan hommels. Sladen (1912, herdruk in 1989) schreef het eerste boek over hommels en daarna volgden hommelsboeken van Free & Butler (1959), Alford (1975), Goulson (2003) en Benton (2006). In *Bzzz* 30 (nieuwsbrief van de sectie Hymenoptera van de Nederlandse Entomologische Vereniging van november 2009) besprak ik de eerste druk van het hommelsboek van Dave Goulson uit 2003. In 2010 verscheen een tweede druk van deze uitgave.

Hommels staan enorm in de belangstelling bij wetenschappers, entomologen en personen in de agrarische sector en er wordt veel onderzoek aan gedaan. Dit boek vat die onderzoeken samen in veertien hoofdstukken. In vergelijking met de eerste druk uit 2003 is de hoeveel-

heid informatie in de tweede druk fors toegenomen. Cijfermatig zien we dat terug als we beide boeken naast elkaar leggen: het totaal aantal bladzijden is van 235 naar 317 gegaan, de lengte van de literatuurlijst is van 51 naar 70 pagina's gegaan en het aantal figuren in het boek is verdubbeld. Een verschil met 2003 is ook dat nu Mark Brown, Juliet Osborne en Ben Darvill co-auteur zijn van drie hoofdstukken.

Toch moet dit hommelsboek het niet hebben van zijn uitstraling. Als je er snel doorheen bladert komt het saai over en slechts een zestiental kleurenfoto's in het midden van het boek streelt het oog. Nee, kenmerkend voor dit boek zijn de samenvattingen in compacte teksten – soms met tabellen en diagrammen – over vele onderzoeken aan hommels die in de thematische hoofdstukken bij elkaar zijn gebracht. Naast veel eigen onderzoek komen onderzoeken verspreid over het gehele areaal (graag even hier tussen haakjes toevoegen, bijv: Holarctisch) van het genus *Bombus* aan bod. Nagenoeg alle ethologische en ecologische informatie die je kunt bedenken over hommels passeert de revue. Om er een stel te noemen: thermoregulatie, sociale organisatie en conflicten, het vinden van een partner, natuurlijke vijanden, voedselplekken, -menu's en -keuzes, actieradius, communicatie, competitie en niche-differentiatie. Of zoals Bernd Heinrich (2003) in zijn kritische bespreking van de eerste druk van dit boek opmerkt: 'hommels zijn steeds meer model gaan staan voor dierstudies over voedselgedrag, co-evolutie, fysiologische mechanismen van thermoregulatie, sociale biologie, leergedrag en niche-theorie'. En in deze druk is er, zoals de titel en de bedreigde gele hommels, *Bombus distinguendus*, op de kaft al doen vermoeden, ook meer aandacht voor hommels als bestuivers en hun bedreigingen en bescherming in een globaliserende wereld met stedelijk-industriële landschappen. Het boek besluit met een enorme literatuurlijst en een register.

Een determinatietabel en een hoofdstuk over het verzamelen of het kweken van hommels ontbreken, maar daar duidt de titel ook niet op en daarvoor zijn er andere boeken. Wel is in deze druk een plaat opgenomen met afbeeldingen van alle hommels in Verenigd Koninkrijk. Wat echt nog ontbreekt in dit boek – en wat toch van groot belang is voor bijvoorbeeld de bescherming van hommels – zijn studies van de overwinteringsplekken, nestbouw, nestdichtheid en populatieopbouw van de verschillende (bedreigde) hommelssoorten. Nesten van hommels zijn vaak moeilijk te vinden, maar met



voldoende investeringen in veldwerk en inzet van moderne technieken in de juiste biotopen, moet het in de nabije toekomst toch mogelijk zijn ook op dit gebied een inhaalslag te maken.

Deze publicatie is om van te smullen voor diegene die zonder al te veel plaatjes kan blijven lezen; niet voor de leek dus, maar voor de liefhebber in hart en nieren!

Literatuur

- Alford DV 1975. Bumblebees. Davis-Poynter.
Benton T 2006. Bumblebees, the natural history & identification of the species found in Britain. Collins.
Free JB & Butler CG 1959. Bumblebees. Collins.
Goulson D 2003. Bumblebees: their behaviour and ecology. Oxford University Press.
Heinrich B 2003. New buzz on the humble-bee. Science 302: 395-396.
Peeters T 2009. Boekbespreking: Bumblebees: their behaviour and ecology. Bzzz, Nieuwsbrief sectie Hymenoptera van de NEV 30: 74-75.
Sladen FWL 1989. The humble bee. Its life-history and how to domesticate it. Logastron Press.

Theo M.J. Peeters

F. Amiet, M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeyer 2011

Fauna Helvetica 26. Apidae 6. *Andrena*, *Melitturga*, *Panurginus*, *Panurgus*

Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft [2010]. 316 pp. ISBN 978-2-88414-039. € 65,-

In januari 2011 verscheen het zesde en laatste deel van de boekenserie over de bijenfauna van Zwitserland (in het boek staat 2010 als verschijningsdatum maar

dat is niet gehaald, F. Amiet, schriftelijke mededeling). Een bijzondere serie die we hier bespreken omdat het de meest recente, maar voor ons op dit moment tevens de meest complete en beste serie determinatiegidsen voor vrijwel alle bijen in ons land is.

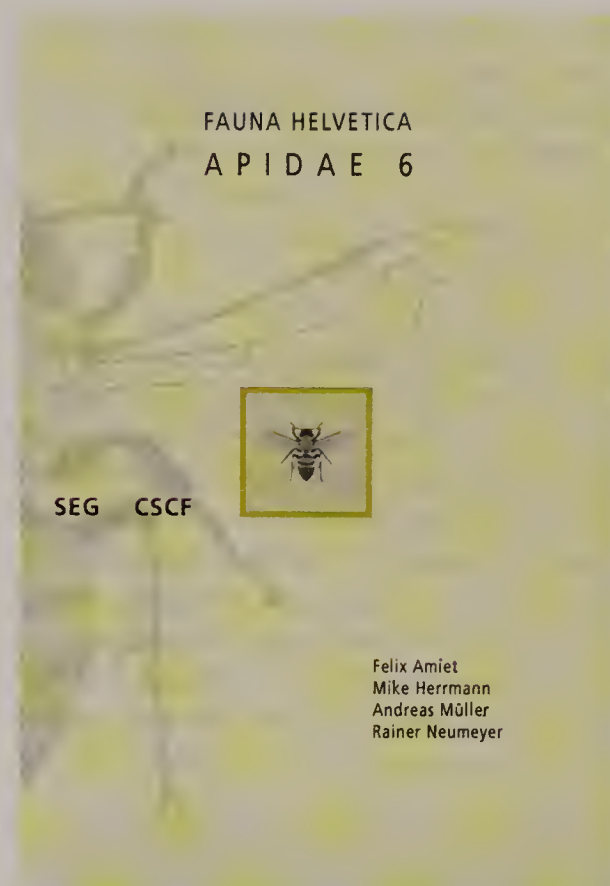
Deel zes in de serie is grotendeels geschreven in de Duitse taal, maar op het eind is tevens een Franse vertaling van de determinatietabellen toegevoegd. Na een inleidend hoofdstuk met een overzicht van de bewerkte collecties en de bouw en technische termen van het bijenlijf, volgt per genus een hoofdstuk. Per genus wordt een algemene inleiding, een kort stukje over de biologie, een determinatietabel tot de soorten en een naamlijst van de soorten gegeven. Per soort worden synoniemen gegeven en volgt een bespreking van de morfologie van vrouw en man, de verspreiding (areaal plus verspreiding in Zwitserland), de vliegtijd, de koekoeksbijen. Opmerkingen over taxonomie, biologie en biotoop van de soort complementeren het geheel.

Voor de verspreidingskaartjes is een achtergrondkaart van Zwitserland gebruikt met daarop de grote rivieren en meren en zicht op de belangrijkste hoogteverschillen. Op de kaarten zijn drie soorten stippen gezet, namelijk waarnemingen van voor 1970, van de periode 1970-1989 en vanaf 1990. De stippen staan voor vijf-bij-vijf kilometerhokken.

De determinatietabellen zijn goed en voorzien van eenvoudige doch duidelijke tekeningen. Daar waar twijfels mogelijk zijn over de keuzepad in de tabel, zijn deze soorten meestal in beide routes opgenomen. Het boek is stevig ingebonden en wordt en besloten met een literatuurlijst en index.

Alle delen van de serie volgen ongeveer hetzelfde stramien. Het eerste deel over hommels verscheen in 1996 en is geheel geschreven door Felix Amiet, de initiatiefnemer van de tabellen. Dat deel was nog volledig in de Duitse taal geschreven en bevat ook een determinatiesleutel tot 44 genera, waarvan 41 genera met 585 soorten in Zwitserland zijn aangetroffen. Bij de meeste genera staan er veel meer soorten in de tabellen dan bij ons voorkomen. Van de Nederlandse bijenfauna ontbreken slechts drie soorten namelijk: *Colletes halophilus*, *Epeolus tarsalis* en *Hylaeus annularis* [= *spilotus*]. Denk echter niet dat je met deze tabellen de Zuid-Europese of zelfs maar de Zuid-Franse soorten op naam kunt brengen; daarvoor ontbreken er te veel bijensoorten in Zwitserland.

Na het eerste deel in 1996 volgden delen in 1999, 2001, 2004 en 2007. En nu, zo'n 15 jaar na de start, ligt er onder



leiding van Amiet, bijgestaan door drie andere apidologen, het zesde en laatste deel van deze prachtige boekenserie. In de literatuurlijst hieronder staat aangegeven welke genera er per deel zijn behandeld.

De serie is een aanrader voor iedereen die echt geïnteresseerd is in bijen, en voor diegene die hun vakantie in de Zwitserse bergen wil doorbrengen en precies op de hoogte wil zijn van de bijen die daar kunnen rondvliegen.

Literatuur

- Amiet F 1996. Hymenoptera Apidae 1. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. Schweizerische Entomologische Gesellschaft. Insecta Helvetica Fauna 12: 1-98.
Amiet F, Müller A & Neumeyer R 1999. Apidae 2. *Colletes*, *Dufourea*, *Hylaeus*, *Nomia*, *Nomioides*, *Rhophitoides*, *Rophites*, *Sphecodes*, *Systropha*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft. Fauna Helvetica 4: 1-219.
Amiet F, Herrmann M, Müller A & Neumeyer R 2001. Apidae 3. *Halictus*, *Lasioglossum*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft. Fauna Helvetica 6: 1-208.
Amiet F, Herrmann M, Müller A & Neumeyer R 2004. Apidae 4. *Anthidium*, *Chelostoma*, *Coeioxys*, *Dioxys*, *Heriades*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Osmia*, *Stelis*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune und Schweizerische Entomologische Gesellschaft. Fauna Helvetica 9: 1-273.
Amiet F, Herrmann M, Müller A & Neumeyer R 2007. Apidae 5. *Ammobates*, *Ammobatoides*, *Anthophora*, *Biastes*, *Ceratina*, *Dasypoda*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Eucera*, *Macropis*, *Melecta*, *Melitta*, *Nomada*, *Pasites*, *Tetralonia*, *Thyreus*, *Xylocopa*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft. Fauna Helvetica 20: 1-356.

Theo M.J. Peeters & Jan Smit

Tjeerd Blacquièrre, Nico M. van Straalen & Rob Bouter (eds.) 2010

Bijen – fascinerend, essentieel en bedreigd

Bio-Wetenschappen en Maatschappij, 29^e jaargang, cahier 4. Stichting BWM, Den Haag. 84 pp. ISBN 978-90-73196-60-5. € 6,-

Honingbijen zijn momenteel populair onder het brede publiek, bij beleidsmakers die onderzoeksgelden mogen verdelen, en af en toe zelfs binnen het bedrijfsleven. Honingbijen hebben ook een economische waarde, niet in de eerste plaats als leveranciers van honing en was, maar voornamelijk als bestuiver van gewassen. In Nederland zijn het dan ook echte 'landbouwhuisdieren', die af en toe de neiging hebben om uit te zwermen of 'niet te temmen zijn', zoals het in dit boek wordt genoemd. Als velen zich gaan mengen in discussies over het belang van bepaalde soorten en over bedreigingen voor diezelfde soorten, dan worden feiten vaak te zwart-wit weergegeven. Redenen genoeg voor de Stichting Bio-Wetenschappen en Maatschappij om een boekje aan de honingbij te wijden, dat op wetenschappelijk onderzoek berust, maar begrijpelijk is opgeschreven.

Naast Tjeerd Blacquièrre hebben de volgende personen bijgedragen aan de hoofdstukken: Koos Biesmeijer, Willem Boot, Johan Calis, Marcel Dicke, Jaap Kerkvliet, Huib Koel, Kim Meijer, Pieter Oomen, Bart Pannebakker en Sjef van der Steen. Met deze heren wordt erg veel



wetenschappelijke kennis gebundeld. De gepresenteerde informatie is dan ook meestal prima.

In zeven hoofdstukken wordt van alles verteld over het superorganisme dat een bijenvolk is, imkers van vroeger en nu, de evolutie van bloembezoek, de productie van honing, de genen van de honingbij en de bedreigingen waaraan deze insecten bloot staan. Slechts een paar belangrijke wetenschappers of hun publicaties worden in de tekst genoemd. Af en toe wordt er een kort uitstapje gemaakt naar de solitaire bijen om bepaalde eigenschappen van de honingbij inzichtelijker te maken. Eigenlijk was een betere titel voor dit boekje dan ook 'Honingbijen' geweest. Overigens worden de taken van de honingbij als bestuiver van wilde planten op een aantal plekken wel

erg overdreven, dat is jammer en had juist in dit boekje zo waarheidsgetrouw weergegeven moeten worden. De taakverdeling van de werksters en het zwermgedrag om nieuwe nestelplaatsen te vinden zijn natuurlijk zeer boeiende onderwerpen, waarmee de honingbij zich enerzijds van heel veel andere insectensoorten onderscheidt, en anderzijds meer inzicht kan geven over andere sociale kolonievormers als mieren en termiten.

In het boek wordt er alles aan gedaan om het onderwerp te populariseren. Het geheel is mooi geïllustreerd, de hoofdstukken en paragrafen hebben lollige titels gekregen en naast de tekst worden vragen gesteld die aan het eind van elk hoofdstuk beantwoord worden. De informatie is soms diepgravend, maar altijd begrijpelijk opgeschreven. Het boek eindigt met een begrippenlijst en een stel nuttige websites voor imkers. Al met al dus een toegankelijke en door iedereen te begrijpen publicatie. Om een breed bereik te verkrijgen is de publicatie ook als pdf op de website <http://bwm.trefcon.nl/media/pdf/Bijen.pdf> beschikbaar.

Natuurlijk zijn er uitputtendere en wetenschappelijkere werken geschreven over de honingbij. Maar wie in twee uur-tjes helemaal bijgelezen wil zijn over dit insect, zit met deze uitgave helemaal goed.

Jinze Noordijk & Theo M.J. Peeters

De sectie Hymenoptera van de Nederlandse Entomologische Vereniging; een werkgroep voor bijen en wespen

In 1990 ontstond binnen de Nederlandse Entomologische Vereniging (NEV) de 'Aculeatenwerkgroep', vooral gericht op de Hymenoptera Aculeata, oftewel angel-dragende vliesvleugeligen. De nadruk lag op de bijen en wespen. In januari 1995 werd besloten om de Aculeatenwerkgroep over te laten gaan in een 'sectie Hymenoptera', waarbij ook de liefhebbers van bladwespachtigen en sluipwespachtigen zich zouden kunnen aansluiten. Inmiddels houdt deze sectie zich bezig met het publiceren van een halfjaarlijks nieuwsbrief, het organiseren van excursies en studiedagen, het voorbereiden van verschillende determinatietabellen en is zij actief op het gebied van natuurbehoud voor Hymenoptera.

Doelstellingen

- Het bevorderen van het uitwisselen van kennis over de Nederlandse Hymenoptera (m.u.v. de mieren, waarvoor een aparte werkgroep bestaat) tussen de leden door middel van het twee maal per jaar rondzenden van de nieuwsbrief 'HymenoVaria' (voorheen 'Bzzz') en het houden van twee excursies per jaar.
- Het bevorderen van de soortenkennis over de Nederlandse Hymenoptera door middel van een jaarlijkse determinatiedag en het maken van Nederlandstalige determinatietabellen.
- Het samenwerken met European Invertebrate Survey Nederland (EIS-NL) op het gebied van het verzamelen van verspreidingsgegevens en het meewerken aan beschermingsmaatregelen.
- Het stimuleren van concrete maatregelen die instellingen, particulieren of gemeenten nemen op het gebied

van bescherming zoals advisering met betrekking tot Hymenoptera en beheer, nestgelegenheid, goede drachtplanten.

Het bestuur

Momenteel is het bestuur als volgt samengesteld: de voorzitter is Jan Smit, en hij vertegenwoordigt de sectie naar buiten. De secretaris is Erik van der Spek en hij onderhoudt de contacten met de NEV, instellingen over vergunningen en met buitenlandse zusterverenigingen. Verder is hij verantwoordelijk voor het archiefbeheer en, samen met de webmaster, de website. De penningmeester is Hans Nieuwenhuijsen, hij beheert de financiën en voert de ledenadministratie.

Lidmaatschap van de sectie

Iedereen die geïnteresseerd is in de Hymenoptera kan lid worden van de sectie. Het is gewenst, maar niet verplicht, ook lid te zijn van de NEV. U wordt lid door uw post- of e-mailadres door te geven aan Hans Nieuwenhuijsen (hnieuwenhuijsen@zonnet.nl) en 10 euro over te maken op postgiro 6435909 t.n.v. H. Nieuwenhuijsen, Alkmaar, onder vermelding van 'sectie Hymenoptera'. Vanuit het buitenland moeten ook nog twee codes ingevuld worden: IBAN: NL 47 PSTB 0006435909 en BIC: PSTBNL21.

Nieuwsbrief

De sectie geeft twee maal per jaar voor haar leden de nieuwsbrief 'HymenoVaria' uit. De redactie kan bereikt worden via Jan Smit (smit.jan@hetnet.nl). Deze nieuwsbrief wordt gevuld met artikelen, determinatietabellen, inventarisatieverslagen, boekbesprekingen en

aankondigingen van bijeenkomsten. Alle nieuwsbrieven worden ook gepubliceerd op de website van de sectie: www.nev.nl/hymenoptera/bzzz.html.

Website

Allerlei informatie die van belang is voor de studie van de Hymenoptera verschijnt op onze website: www.nev.nl/hymenoptera. Reeds gepubliceerde nieuwsbrieven staan op de site, evenals aankondigingen van studiedagen en excursies. Vanwege het jaar van de bij in 2012 heeft de sectie een folder uitgegeven over bijen. Deze folder is ook te downloaden vanaf de website. Er zijn diverse links naar andere sites. De webmaster is Raymond Broersma.



De sectie Hymenoptera in actie. Foto's: Raymond Broersma

Entomologische Berichten

72 (1-2) 2012

- 1 **Peter Koomen:** Einsteins bij
- 2 **Roy Kleukers, Kai Waterreus, Aat Rietveld, Jaap Molenaar, Rien Cardol, Jinze Noordijk, Theo M.J. Peeters** Het Jaar van de Bij
- 6 **Hayo H.W. Velthuis** Diversiteit en concurrentie bij bijen
- 14 **J.C. (Koos) Biesmeijer** Oorzaken van de achteruitgang van wilde bijen in Noordwest- Europa
- 21 **David Kleijn, Ivo P. Raemakers** Waardplantvoorkeur van hommels: terugkijken in de tijd
- 36 **Jan Smit** Verwacht en uiteindelijk gevonden in de Gelderse Poort: de broedparasieten *Nomada armata* en *Nomada sexfasciata* (Hymenoptera: Apidae)
- 41 **Anne Jan Loonstra** Het ondergrondse leven van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae)
- 52 **Marinus J. Sommeijer, Jos Neve, Chiel Jacobusse** The typical development cycle of the solitary bee *Colletes halophilus*
- 59 **Jochem Kühnen** Nesten van de donkere rimpelrug, *Andrena bimaculata*, in een geploegde akker – enkele observaties
- 63 **Rosita Moenen** De broedparasiet *Cacoxenus indagator* (Drosophilidae) en de parasitoïden *Melittobia acasta* (Eulophidae) en *Coelopencyrtus* sp. (Encyrtidae) bij solitaire bijen in kunstmatige nestgelegenheid
- 71 **J. Dick M. Belgers, A.P.J.A. (Dré) Teunissen** Zonder de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae), geen *Sitaris muralis* (Coleoptera, Meloidae) in Nederland
- 76 **Wijnand R.B. Heitmans, Anne Jan Loonstra** *Anoetus alicola*: bodyguard van de kleine bandgroefbij, *Lasioglossum quadrinotatum*, nieuw voor Nederland
- 85 **Theo M.J. Peeters** Slaapgedrag en slaapgezelschappen van solitaire bijen (Apidae s.l.)
- 91 **Herman van den Bijtel, André Aptroot** Kleurdimorfisme bij mannelijke pluimvoetbijen, *Dasygaster hirtipes* (Hymenoptera: Melittidae s.l.)
- 94 **Manja M. Kwak** Generalisten en specialisten op duifkruid: wie bestuift wanneer het beste?
- 103 **Erik van der Spek** Effecten van honingbijen, *Apis mellifera*, op insecten in natuurterreinen
- 112 **Menno Reemer, Ruud Beringen, Wout van der Slikke** De knautiabij, *Andrena hattorfiana*: bedreigde kroon op de beemd-kroon
- 120 **A.C.M. (Bram) Cornelissen** Bijen in en rond de stad; een literatuurstudie
- 125 **Pieter van Breugel** Nesthulp voor solitaire bijen en wespen
- 141 **Theo M.J. Peeters, Jinze Noordijk** Synthese, bijenonderzoek in Nederland
- 146 Uitgelezen
Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38
8447 EC Heerenveen
06-524 783 39
secretaris@nev.nl
www.nev.nl

Adreswijziging

ten behoeve van NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de ledenlijst-on-line.

Publicaties

correspondentie met betrekking tot publicaties van de NEV:
Administratie NEV, [p.a. Artis Bibliotheek],
Plantage Middenlaan 45, 1081 DC Amsterdam



ISSN 0013-8827

EVT
2012

entomologische berichten

MCZ
LIBRARY

JUN 18 2012

72 (3) juni 2012
FAF
UNIVERSITY



In dit nummer onder meer

Entomofauna van de Gooi- en Vechtstreek

Nieuwe vondsten van Laboulbeniales

De insectenfauna op bitterzoet



Richtlijnen voor auteurs

Algemeen

Entomologische Berichten bevat, naast het verenigingsnieuws, onderzoeks- en/of thematische artikelen, korte mededelingen, boekbesprekingen, nieuwtjes, enzovoort voor zover het voorhanden is en de ruimte dit toelaat. Soortenlijsten kunnen bij uitzondering worden geplaatst.

Voor de acceptatie van artikelen wordt advies van een of meer referenten buiten de redactie gevraagd. Auteurs wordt verzocht hun manuscript zoveel mogelijk af te stemmen op een recent nummer van *Entomologische Berichten*. Enkele specifieke aanwijzingen volgen hieronder:

- lever het manuscript elektronisch aan in platte tekst;
- geef de volledige titel van het artikel;
- vermeld van alle auteurs de naam en het volledig adres en desgewenst van de eerste auteur ook het e-mailadres;
- een in het Nederlands geschreven artikel begint met een korte Nederlandse en eindigt met een lange Engelse samenvatting, de laatste inclusief een vertaling van de titel; een in het Engels geschreven artikel begint met een korte Engelse samenvatting en eindigt met een lange Nederlandse samenvatting, inclusief de vertaling van de titel. Ook korte mededelingen worden afgesloten met een korte samenvatting (in de andere taal);
- vermeld maximaal vijf trefwoorden (key words); gebruik daarbij geen woorden die ook al in de titel staan;
- wetenschappelijke namen van dieren worden de eerste keer in de hoofdtekst voorzien van de voluit geschreven auteursnaam, waar nodig tussen haakjes geplaatst. Het jaar van beschrijving wordt alleen toegevoegd als dat in de (taxonomische) context noodzakelijk is. Aan Nederlandse plantennamen wordt bij eerste gebruik de wetenschappelijke naam toegevoegd. Nederlandse namen krijgen geen hoofdletters (sint-jansvlinder, krimlinde);
- figuurbijzchriften zijn altijd tweetalig; probeer een figuur met bijzchrift zo begrijpelijk mogelijk te maken zonder verwijzing naar de tekst;
- zet in tabellen één tab tussen de kolommen;
- plaats bijzchriften en tabellen niet in de tekst maar achter de literatuurlijst;
- figuren (foto's, dia's, tekeningen) worden tegelijk met de eerste versie van het artikel aan de redactie opgestuurd. Figuren kunnen als 'hard copy' of digitaal worden aangeleverd. In het laatste geval wordt de auteurs verzocht contact op te nemen met de redactie;
- verwijs niet naar ongepubliceerde artikelen (in prep., in voorb.), tenzij het manuscript ervan geaccepteerd is (in press);
- verwijzingen naar figuren: figuur 8, (figuur 8), figure 8, (figure 8); verwijzingen naar de literatuurlijst: Van der Beek (1991b), (Kempen & Begeer 1955), (Nelson et al. 1972), (Zwakhals 1965c, 1973, Valkemade 1991, Brongersma 1999);
- geef in de literatuurlijst bij boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;

- gebruik bij het noteren van titels van boeken en artikelen alleen hoofdletters wanneer de taal (bijvoorbeeld Duits) dat voorschrijft; geef bij verwijzing naar boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;
- geef mannetje(s) (♂) weer als #m#, vrouwtje(s) (♀) als #v#.

Enkele voorbeelden van de literatuurlijst

Baaijens AM 2001. *Lithophane leautieri* gevestigd in Nederland (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologische Berichten* 61: 153-156.

De Jong H 2000. The types of Diptera described by J.C.H. de Meijere. Biodiversity Information Series from the Zoölogisch Museum Amsterdam 1: 1-271.

Docherty MD, Salt T & Holopainen JK 1997. The impact of climate change and pollution on forest pests. In: *Forests and insects* (Watt AD, Stork NE & Hunter MD eds): 229-247. Chapman & Hall.

Hering M 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa: einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. Junk.

Janzen DH 2001. Ethical aspects of the impacts of humans on biodiversity. <http://darwin.eeb.uconn.edu/document-list.html>. Biodiversity documents online.

Richardson IBK 1978. Aquifoliaceae. In: *Flowering plants of the world* (Heywood VH ed): 182-183. Oxford University Press.

Witte JPM 1998. National water management and the value of nature. PhD thesis, Wageningen University.

Thematische artikelen

Het onderwerp dient een breed publiek te interesseren en zodanig geschreven te zijn dat het begrijpelijk is voor amateur- en professionele entomologen. Deze artikelen worden bij voorkeur in het Nederlands gepubliceerd. Thematische artikelen worden rijk geïllustreerd; het wordt op prijs gesteld als de auteur hoogwaardige illustraties (in zwart-wit of kleur) en/of lijntekeningen aanlevert.

Onderzoeksartikelen

Onderzoeksartikelen zijn publicaties waarin originele resultaten worden gepresenteerd. Auteurs wordt verzocht te streven naar optimale leesbaarheid, zodat een brede groep entomologen de artikelen kan begrijpen. Onderzoeksartikelen kunnen in de Engelse of de Nederlandse taal geschreven worden.

Korte mededelingen

In de rubriek Korte mededelingen kunnen korte notities van bijzondere waarnemingen betreffende de fauna van Nederland of elders in Europa worden gepubliceerd. Korte mededelingen bedragen bij voorkeur maximaal 450 woorden. Indien het om niet-Nederlandse fauna gaat wordt de mededeling in het Engels geschreven. Ook korte mededelingen kunnen worden geïllustreerd.

Nieuwtjes

Deze rubriek kan een keur aan onderwerpen bevatten, bijvoorbeeld opmerkelijke gebeurtenissen betreffende de Nederlandse fauna, entomologische websites van speciaal belang of aankondigingen van academische promoties op entomologisch onderzoek. In dit laatste geval kan, naast de naam van promovendus en universiteit en de titel van het proefschrift, een korte samenvatting van het proefschrift worden gegeven.

Uitgelezen

Hier staan recensies of aankondigingen van nieuwe boeken die verondersteld worden interessant te zijn voor een breed publiek binnen de NEV. Spontaan aangeleverde recensies zijn van harte welkom.

Verenigingsnieuws

Het verenigingsnieuws wordt verzorgd door de secretaris. Voor opname van bijvoorbeeld aankondigingen dient met hem contact te worden opgenomen.

Overdrukken

De eerste auteur ontvangt een elektronische overdruk (PDF), die naar believen verspreid en/of afgedrukt kan worden. Indien gewenst kan de vereniging tegen kostprijs zorgen voor hoogwaardige kleurenafdrukken van het artikel.

Colofon

Entomologische Berichten is een uitgave van de Nederlandse Entomologische Vereniging en verschijnt zesmaal per jaar.

Entomologische Berichten publiceert bij voorkeur originele artikelen die betrekking hebben op de entomologie en het resultaat zijn van onderzoek of eigen waarnemingen. Bijdragen van zowel leden als niet-leden zijn welkom.

Website <http://www.nev.nl>. Hier zijn onder meer actuele informatie over de vereniging, publicaties van de secties en richtlijnen voor auteurs te vinden.

Redactieadres Redactie Entomologische Berichten, Roghorst 118, 6708 KR Wageningen. jinzenoordijk@hotmail.com

Redactie Ron Beenen, Jan Bruin, Peter Koomen, Jinze Noordijk (hoofdredacteur) & Renate Smallegange

Ontwerp en vormgeving Maria Schilder, BNO

Foto omslag De kokerjuffer *Glyphotaelius pellucidus*, Karding (Groningen), 14 mei 2010. Foto: Cathy Bosscher, www.frenetiek.nl



JUN 18 2012

HARVARD
UNIVERSITY

Column

Marcel Dicke

Het geheim van de doodshoofdvlinder

Aardappeleters, zonnebloemen en irissen: wereldwijd zijn de schilderijen van Vincent van Gogh bekend en beroemd. Maar wist u dat Vincent ook insecten geschilderd heeft? Ik ken negen schilderijen waarop hij insecten heeft afgebeeld. Hij heeft ze allemaal in zijn laatste levensjaar geschilderd. Op één na zijn het allemaal vlinders. In het Van Gogh Museum in Amsterdam kunt u een klein schilderij vinden dat Van Gogh de titel *De doodshoofdvlinder* heeft meegegeven. Vincent schrijft in een brief aan zijn broer Theo hoe mooi de vlinder is.

vlinders en één gele vlinder, meestal zonder veel detail, soms zelfs moeilijk zichtbaar. Het schilderij *Het luchten van de gevangenen* biedt een goed aanknopingspunt voor Vincents fascinatie voor vlinders in het algemeen, en voor de doodshoofdvlinder in het bijzonder. Het schilderij laat de binnenplaats van een gevangenis zien, waar de gevangenen gelucht worden. Het biedt een trieste aanblik. De gevangenen, al even groengrijs gekleurd als de stenen waarop ze lopen en de muren die de ruimte omgeven, lopen met gebogen hoofd achter elkaar in een cirkel. Eén gevangene kijkt je aan. Het lijkt Vincent van Gogh zelf te zijn. Daarmee trekt hij de kijker in die tredmolen. Hij loopt mee in de troosteloze tred der gevangenen.



Foto: Jankie (creative commons)

... Vincent van Gogh heeft op de vlinder inderdaad een doodshoofd afgebeeld, hoewel de vlinder voor de rest sprekend op de grote nachtpauwoog lijkt ...

Hij vond de vlinder in de tuin van de inrichting in Saint-Rémy-de-Provence waar hij verbleef, en hij schrijft: 'Om hem te schilderen had ik hem moeten doden en dat was jammer, zo mooi was het dier.' Vincent heeft op de vlinder inderdaad een doodshoofd afgebeeld, hoewel de vlinder voor de rest sprekend op de grote nachtpauwoog (*Saturnia pyri*) lijkt, met zijn groengrijze kleur, de vier in het oog springende 'ogen' op de vleugels en de witte rand van de vleugels. De doodshoofdvlinder bestaat wel, maar ziet er anders uit. Waarom zou Vincent van Gogh dan toch de nachtvlinder met dat doodshoofd getooid hebben? Misschien dat het patroon op het exemplaar van de grote nachtpauwoog dat hij had gedood toch wel wat op een doodshoofd leek? Ook de witte aronskelken op de achtergrond zijn geassocieerd met de dood. De overige vlinders die Vincent schilderde zijn witte

Alleen wie verder dan de gevangenen kijkt en de blik omhoog richt, ziet plotseling twee om elkaar heen fladderende, baltsende koolwitjes. Zij kunnen deze troosteloze omgeving verlaten, de vrijheid tegemoet vliegen. Deze vlinders, vaak onopgemerkt door de toeschouwers, zijn de sleutel voor het begrijpen van dit werk en mogelijk voor het afbeelden van vlinders in andere werken in zijn laatste levensjaar.

Vlinders, en vooral witte vlinders, zijn al eeuwenlang het symbool van de ziel die voortleeft na dit aardse leven, gesymboliseerd door het rupsenstadium dat voorafgaat aan de vlinder. Vincent verbeeldt zo de uitweg uit zijn uitzichtloze, depressieve bestaan. De vlinders symboliseren de vrijheid. Dit schilderij zou wel eens een weergave kunnen zijn van de gevoelens van Vincent van Gogh voordat hij zelfmoord pleegde.



... de grote nachtpauwoog met de vier in het oog springende 'ogen' op de vleugels ...

Foto: Nico & Co (creative commons)

De doodshoofdv�inder vinden we ook terug in de aangrijpende film *The Silence of the Lambs*. De politieagente Clarice Starling onderzoekt een aantal moorden, begaan door een psychopaat. Deze stroopt de huid van de rug van vermoorde vrouwen af en laat bij zijn slachtoffers een pop van een doodshoofdv�inder in de keel achter. Zij komt er via aanwijzingen van psychopatische ex-psychiater Hannibal Lecter achter dat de seriemoordenaar een travestiet is die is afgewezen voor een transseksuele operatie. Als op deze manier zijn wens om een metamorfose te mogen ondergaan geblokkeerd wordt, legt de psychopaat zich er op toe om de huid van vrouwen te verzamelen en tot een mantel te maken. Zo wil hij alsnog in de huid van een vrouw kruipen. De doodshoofdv�inder staat ook hier symbool voor een metamorfose, zij het een andere dan bij Vincent van Gogh en met heel andere gevolgen. De makers van de film hebben bijzonder veel oog gehad voor details. De poster van de film laat een doodshoofdv�inder zien en wie oppervlakkig kijkt ziet ook een doodshoofd op het borststuk van de vlinder, terwijl de tekening van de vleugels bij de doodshoofdv�inder (*Acherontia atropos*) hoort. Wie echter preciezer kijkt, valt het op dat het doodshoofd veel gedetailleerder is dan bij de echte doodshoofdv�inder. Het bestaat uit de lichamen van naakte vrouwen die in de vorm van een doodshoofd liggen. Dat maakt deze doodshoofdv�inder wel heel toepasselijk voor het thema van de

film. Dit idee is echter niet oorspronkelijk afkomstig van de ontwerpers van de poster, maar van de kunstenaar Salvador Dalí. In 1951 liet hij zich fotograferen met zeven naakte vrouwen die samen een doodshoofd uitbeelden. Dalí was immers ook gefascineerd door vrouwen, zij het niet met transseksuele neigingen. Ook de makers van de poster van de film *The Silence of the Lambs* gebruikten dus een oud beeld opnieuw.

Dalí was ook zelf veel met de dood bezig. En insecten speelden daarbij een belangrijke rol. In zijn dagboeken beschrijft hij dat hij gefascineerd was door de aanblik van een dode muis die door mieren in kleine stukjes naar het mierennest gedragen werd. Ik ken 154 werken van Salvador Dalí waarin insecten figureren. 74 daarvan beelden mieren af! Maar de angst voor de dood die Dalí had, is waarschijnlijk het beste te illustreren aan de hand van zijn schilderij *De hallucinogene torero*, waarin een jongetje in een arena staat waar de stier weliswaar gedood is maar een zwerm vliegen recht op het jongetje afvliegt. Dat jongetje is waarschijnlijk Salvador Dalí zelf. Bij mijn weten heeft Dalí de doodshoofdv�inder echter nooit afgebeeld.

Marcel Dicke werkt bij het Laboratorium voor Entomologie van Wageningen University. Deze tekst is in licht gewijzigde vorm eerder verschenen in het boek 'Blij met een dooie mug' (2011, uitgeverij Bert Bakker).

Entomofauna van de Gooi- en Vechtstreek

Verslag van de 165^e zomerbijeenkomst te Naarden

Samenstelling
Jan G.M. Cuppen

TREFWOORDEN

Ankeveense Plassen, faunistiek, Gooimeerkust, het Gooi, inventarisatie, Naardermeer

Entomologische Berichten 72 (3): 151-174

De 165^e zomerbijeenkomst van de NEV vond plaats van 4 tot en met 6 juni 2010 te Naarden in de provincie Noord-Holland. Hierbij werd enerzijds aandacht besteed aan de op zandgronden gelegen bos- en heidegebieden van het Gooi en de Gooimeerkust, anderzijds aan de oostelijke delen van de laagveenmoerassen Naardermeer, Ankeveen en Laegieskamp. Gedurende het weekend werden 1393 taxa van 20 ordes waargenomen (Isopoda, Diplopoda, Chilopoda en 17 ordes binnen de Hexapoda). Slechts twee soorten werden als nieuw voor de Nederlandse fauna gemeld: de tripsen *Anaphothrips badius* en *Haplothrips minutus*. Het aantal nieuwe soorten voor de provincie Noord-Holland bedroeg 41, voor het merendeel Coleoptera (36 soorten). De springstaart *Spatulosminthurus flaviceps* is nieuw voor de provincie Utrecht. Sommige ordes werden vrijwel uitsluitend in het Gooi onderzocht (bodemdieren, Lepidoptera), voor de andere groepen was de verdeling over zand- en laagveengebieden evenwichtiger. Zeer opvallend is het ontbreken van waarnemingen van de bij amateur-entomologen zeer geliefde groepen Odonata en Orthoptera, terwijl ook de Diptera slechts weinig soorten kenden.

Inleiding

De 165^e zomerbijeenkomst van de NEV werd van 4 – 6 juni 2010 gehouden te Naarden in de provincie Noord-Holland. Aan de bijeenkomst werd deelgenomen door in totaal 42 leden waarvan de meesten (36) ook een of beide nachten verbleven in het ‘Vakantiehuis Amsterdam-Zuid 25’ (figuur 1). Deze uitstekende accommodatie is prachtig gelegen te midden van de bossen en

heidevelden van het Gooi en was zonder meer een geschikt vertrekpunt voor onze entomologische excursies.

Er waren vergunningen aangevraagd bij Staatsbosbeheer (Gooimeerkust), Natuurmonumenten (Naardermeer, Laegieskamp en Ankeveen) en het Goois Natuurreservaat (groot aantal meest kleinere terreinen in het noordelijke deel van het Gooi). Deze instanties worden van harte bedankt voor het verlenen



1. Entomologen aan het werk in vakantiehuis Amsterdam Zuid 25 in de avondelijke uren. Foto: Jap Smits
1. Entomologists at work in our accommodation Amsterdam Zuid 25 during the evening.



2. Naardermeent (Gooimeerkust), graslanden met dominantie van *Ranunculus acris* (scherpe boterbloem) en *Rumex acetosa* (veldzuring). Foto: Bert Vierbergen
2. Naardermeent (Gooimeerkust), meadows dominated by *Ranunculus acris* and *Rumex acetosa*.

van de aangevraagde vergunningen. Voor de terreinen van Natuurmonumenten golden restricties in verband met het broedvogelseizoen en de kwetsbaarheid van het terrein, voor de overige terreinen werden geen bijzondere voorwaarden gesteld. Door deze terreinkeuzen waren er voldoende mogelijkheden voor onderzoekers van zowel terrestrische als aquatische fauna. Buiten deze natuurgebieden werd op extensieve wijze elders verzameld, bijvoorbeeld bij de pier van Huizen.

De weersomstandigheden tijdens het weekend waren uitstekend. Zowel vrijdag als zaterdag waren zonovergoten dagen met temperaturen van ongeveer 25°C overdag, terwijl de nachten ook niet echt koud waren; daarbij was het nagenoeg windstil. Zondag volgde een weeromslag waarbij de temperatuur nog wel opliep naar 25°C, maar het was zwaar bewolkt en benauwd door de hoge luchtvochtigheid. In de loop van de middag begon het te miezeren, waarna pas in de avond de echte buien volgden.

De gebruikelijke vangsttechnieken werden veelvuldig toegepast zoals kloppen van boomtakken en struiken in loof-, naald- en moerasbos, houtwal en bremstruweel, slepen van graslanden, heide- en rietvelden, het zeven van bodemmon-

sters, en natuurlijk handvangsten. Vanglampen, in het bijzonder voor macro- en microlepidoptera stonden opgesteld in de directe omgeving van het vakantiehuis en bij de Gooimeerkust. De vangsten waren vooral op de tweede avond redelijk van omvang. Daarnaast heeft er nog gedurende twee weken een malaiseval gestaan bij het Naardermeer.

De gebieden

Gooimeerkust (codes: gmk, zan)

De huidige Gooimeerkust is eigenlijk het strand en de duinen van de voormalige Zuiderzee. Het gereedkomen van de Afsluitdijk in 1932 leidde een periode van verzoeting in in het door de werkzaamheden ontstane IJsselmeer. Bij de ontwikkeling van Zuidelijk Flevoland bleef nog een smalle strook water gehandhaafd tussen vasteland en polder: het Gooimeer. Een smalle strook grond direct langs het Gooimeer (met een oppervlakte van 179 ha) wordt beheerd door Staatsbosbeheer. Het gebied omvat de reliëfrijke graslanden van de Naardermeent (figuur 2) met daarin enkele sloten en nieuw aangelegde poelen.



3. Bussummerheide met bloeiende *Cytisus scoparius* (brem) in droge heide. Foto: Jap Smits

3. Bussummerheide with flowering *Cytisus scoparius* in dry heathland.



4. Zandverstuiving in de Limitische Heide, vindplaats van de zeer zeldzame wants *Phimodera humeralis*. Foto: Jap Smits

4. Blowing sands at the Limitische Heide, sampling locality of the very rare bug *Phimodera humeralis*.

De uitgestrekte rietlanden langs het ondiepe Gooimeer zijn be-trekkelijk soortenarm, op enkele plekken met kwel vanuit het Gooi duidelijk soortenrijker. Bij de Zanddijk, een oude Zuider-zeedijk, zijn nog enige herinneringen op te halen aan de eertijds zilte vegetatie. De matig schrale hooilanden van de Wolfskamer bij Huizen zijn begroeid met onder andere *Rhinanthus* (ratelaar) en *Dactylorhiza praetermissa* (rietorchis).

Goois Natuurreservaat (codes: bee, bik, blh, cra, gom, hbh, ijz, lim, lon, nbh, taf en wes)

Een groot aantal meest vrij kleine terreinen op de hoger gelegen zandgronden van het Gooi wordt beheerd door het Goois Na-tuureservaat, een samenwerkingsorgaan van de gemeenten Blari-cum, Bussum, Hilversum, Huizen en Naarden. Het landgoed Oud Naarden is privé-bezit. In het algemeen zijn het droge gebieden met weinig oppervlaktewater, slechts in de groeve Oostermeent werden aquatische organismen bemonsterd. De bosgebieden wor-den op grote schaal gedomineerd door *Quercus* (eik), *Betula* (berk) en plaatselijk *Fagus sylvatica* (beuk), daarnaast ook aanplanten van *Pinus sylvestris* (grove den), *Picea abies* (fijnspaar) en *Larix decidua*

(lariks). Zeer karakteristiek zijn de uitgestrekte door *Calluna vulga-ris* (struikheide) gedomineerde heidevelden, vochtige heide met *Erica tetralix* (dopheide) is slechts op enkele plekken aanwezig. *Cy-tisus scoparius* (brem), een belangrijke voedselplant voor kevers en wantsen, kleurt in de bloeiperiode stukken van de hei in een aan-genaam gele kleur (figuur 3). De natuurlijke graslanden zijn vrij schraal met veel *Rumex acetosella* (schapenzuring), *Deschampsia flexuosa* (bochtige smele) en *Agrostis* (struisgras). Aan de oostzijde van de Limitische Heide is een kleine zandverstuiving (figuur 4) overgaand in een open vegetatie met *Carex arenaria* (zandzegge), *Corynephorus canescens* (buntgras) en *Polytrichum* (haarmos). Een gedeelte van de terreinen wordt begraasd door runderen.

Laagveengebieden (codes: ank, lae, nam)

In Europees verband is behoud en bescherming van laagveenge-bieden van zeer groot belang aangezien dit soort natuur elders in Europa nauwelijks voorkomt. Natuurmonumenten beheert in het westen van het land grote laagveenreservaten als het oudste natuurgebied van Nederland, het Naardermeer (aange-kocht in 1906), en de Ankeveense Plassen. Tegen de rand van

5. Recent aangelegd mesotroof poeltje met *Hypericum elodes* (moerasherts-hooi), *Hydrocotyle vulgaris* (waternavel), *Phragmites australis* (riet) en *Sphagnum* (veenmos) in de Laegieskamp. Foto: Oscar Vorst

5. Newly dug mesotrophic pond with *Hypericum elodes*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Phragmites australis* and *Sphagnum* at the Laegieskamp.



Hilversum ligt het veel kleinere Laegieskamp. Tijdens de zomerbijkomst konden alleen plekken onderzocht worden die te voet bereikbaar waren, zodat de centrale kernen van Ankeveen en Naardermeer niet bezocht zijn; de Laegieskamp was wel volledig toegankelijk.

Schoon kwelwater, ondergronds afstromend van het Gooi, zorgt in de Laegieskamp (33 ha) en aan de zandige oostzijde van het Naardermeer en Ankeveen voor voedselarme situaties. Het belangrijkste natuurelement in de Laegieskamp zijn blauwgraslanden met *Cirsium dissectum* (Spaanse ruiter) en schrale hooilanden die verder ontwikkeld worden. Daarnaast zijn er

stukjes moerasbos, houtwallen, sloten en poelen (figuur 5). Het landschap in het Naardermeer (1049 ha) en Ankeveen (598 ha) heeft vooral vorm gekregen door vervening, het afgraven van turf. Het Naardermeer is een natuurlijk meer, de overige grote plassen en petgaten, vaarten en sloten in beide gebieden zijn te danken aan de vervening. De terrestrische milieus bestaan uit uitgestrekte moerasbossen met dominantie van *Alnus glutinosa* (zwarte els), berk en wilg, op hoger gelegen stukken ook eik, daarnaast rietlanden in diverse stadia van verlanding en samenstelling (veenmos- en moerasvarenrietland), en natte, voedselarme hooilanden en trilvenen.

Vindplaatsen

Op één uitzondering liggen alle vindplaatsen in de provincie Noord-Holland. Het is gebruik om alle vindplaatsen binnen een kilometerhok van dezelfde code te voorzien. Aangezien met name in de gebieden van het Goois Natuurreservaat soms meerdere natuurgebiedjes met een verschillende naam in hetzelfde kilometerhok liggen, is er ten behoeve van de beheerder voor gekozen om voor deze natuurgebiedjes aparte coderingen te gebruiken, met andere woorden binnen een kilometerhok kunnen meerdere coderingen gebruikt zijn. De kilometerhokken met meerdere coderingen worden voorafgaand aan de lijst van vindplaatsen opgevoerd.

AC 138-477: lae1 en nam6

AC 141-479: gmk2 en zan

AC 142-478: lim2 en nbh1

AC 142-479: gmk3, lim1 en lon1

AC 142-380: gmk4 en lon2

AC 143-476: blh en taf

AC 143-478: lim4 en nbh2

AC 143-479: lim3 en lon3

ank1 's-Graveland, Ankeveen, Ankeveense Plassen, handvangst, AC 134-474.

ank2 's-Graveland, Ankeveen, Ankeveense Plassen, Dammerkade, open plekken in veenplassen, handvangst, AC 135-475.

ank3 's-Graveland, Ankeveen, Ankeveense Plassen, AC 135-474.

bee1 Naarden, De Beek, handvangst, AC 141-477.

bee2 Naarden, De Beek, handvangst, AC 141-476.

bik Huizen, Bikbergen, handvangst, AC 142-477.

bik2 Huizen, Bikbergen, handvangst, AC 142-478.

blh Blaricum, Blaricummerheide, heideveld, bosrand, handvangst, AC 143-476.

bob Naarden, Binnendijksche Overscheensche Berger- en Meentpolder, boerderij, lichtval, AC 137-480.

cra Blaricum, Crailo, afgezaagde boomstronken, AC 142-476.

gmk1 Naarden, Gooimeerkust, Naardermeent, gespoeld oever plas,

gesleept weiland, geklopt loofbomen (*Quercus*, *Crataegus*), sloot, AC 140-479.

gmk2 Naarden, Gooimeerkust, Naardermeent, Zanddijk en Oostdijk, gesleept *Phragmites* langs sloot, gesleept hooiland, gezeefd uit hooi, geklopt loofbomen, weilandpoel, handvangst, AC 141-479.

gmk3 Naarden, Gooimeerkust, Oud Valkeveen, gesleept *Rumex*, geklopt *Quercus* en bloeiende *Prunus* en *Rhamnus catharticus*, gesleept *Urtica dioica*, sloot, gezeefd uit oud hooi, AC 142-479.

gmk4 Naarden, Gooimeerkust, Wolfskamer, broeiende hoop houtsnippers, gesleept zandig grasland en bosrand, op licht, handvangst, AC 143-480.

gmk5 Naarden en Huizen, Gooimeerkust, Wolfskamer, boomsingel, gesleept in plas/dras hooiland, sloot, moerasje, geklopt bloeiende *Prunus serotina* en *Cytisus scoparius*, handvangst, AC 144-480.

gom1 Blaricum, groeve Oostermeent, ondiepe poel met *Eleocharis palustris*, gespoeld zandige oever, gesleept vergraste heide, AC 146-476.

gom2 Blaricum, groeve Oostermeent, AC 146-477.

gom3 Blaricum, groeve Oostermeent, AC 145-477.

hbh1 Hilversum, Hoomseboegsche Heide, geklopt, handvangst, AC 139-467.

hbh2 Hilversum, Hoornseboegsche Heide, geklopt, handvangst, AC 140-468.

hbh3 Hilversum, Hoornseboegsche Heide, geklopt, handvangst, AC 140-467.

hue Huizen, Huizer Eng, AC 144-477.

hud Huizen, dorp, AC 145-479.

hup1 Huizen, Huizerpier, handvangst, AC 145-481.

hup2 Huizen, Huizerpier en Newport, op struiken, handvangst, AC 145-480.

ijz Huizen, IJzeren Veld, bosrand rond roggeakker, geklopt *Rubus*, gesleept *Urtica dioica*, handvangst, AC 143-477.

lae1 Hilversum, Hilversumse Meent, sportvelden Z Laegieskamp, geklopt struiken en bomen, gesleept schraal

hooiland met *Cirsium dissectum*, gesleept oever sloot, hoop oud maaisel in bos, AC 138-477.

lae2 Hilversum, Hilversumse Meent, Laegieskamp, sloot met anaerobe bagger, rijk begroeide sloot op veen en zand, rundermest, geklopt divers struikgewas en bosrand, gesleept droge graslanden, slootoevers en vochtig loofbos, onder water trappen oevers sloot, handvangst, AC 138-476.

leg Bussum, Legerkamp, AC 140-474.

lim1 Huizen, Limitische Heide, heide, zandverstuiving, rundermest, geklopt *Pinus sylvestris*, handvangst, nest *Formica*, AC 142-479.

lim2 Huizen, Limitische Heide, rundermest op zandverstuiving en heide, geklopt bloeiende *Cytisus scoparius*, geklopt bosrand, geklopt *Betula*, *Quercus robur* en *Pinus sylvestris*, gesleept, onders schors, nestingang *Lasius fuliginosus*, zwammen op stam *Betula*, handvangst, AC 142-478.

lim3 Huizen, Limitische Heide, handvangst, AC 143-479.

lim4 Huizen, Limitische Heide, handvangst, AC 143-478.

lon1 Naarden, landgoed Oud Naarden, Naarder Eng, geklopt bomen en struiken, gesleept wegberm, stam oude *Fagus sylvatica*, op elfenbankjes, ondiepe sloot met *Glyceria*, *Sparganium* en *Acorus*, grasland, lichtval, handvangst, AC 142-479.

lon2 Naarden, landgoed Oud Naarden, Naarder Eng, Eukenberg, handvangst, AC 143-480.

lon3 Naarden, landgoed Oud Naarden, vakantiehuis AZ25, Eukenberg, Flevo-oord, geklopt diverse struiken en bomen, bosrand, handvangst, AC 143-479.

muiden, Muiderberg, Koggerbosch, handvangst, AC136-481.

naa Naarden, AC 138-478.

nam1 Naarden, Naardermeer, Visserij, veensloot, handvangst, AC 135-480.

nam2 Naarden, Naardermeer, De Elshof, broekbos, malaiseval, AC 136-479.

nam3 Naarden, Naardermeer, AC 137-479.

- nam4 Naarden, Naardermeer, AC 137-478.
 nam5 Naarden, Naardermeer, AC 137-477.
 nam6 Naarden, Naardermeer, AC 138-477.
 nbh1 Huizen, Nieuw Bussummer Heide, geklopt bloeiende *Cytisus scoparius*, gesleept vergraste heide, handvangst, AC 142-478.
 nbh2 Huizen, Nieuw Bussummer Heide, handvangst, AC 143-478.
 spa Hilversum, Spanderswoud, onder schors *Picea abies*, geklopt bomen en struiken (o.a. *Quercus robur*), oever plas (*Eleocharis*, *Typha*), runder- en paardenmest, nest *Formica rufa*, handvangst, AC 139-473.
 spi Wijdemeren, Nederhorst den Berg, Spiegelplas, gesleept moeras en wegberm. AC 131-474.
 taf Huizen, Tafelbergheide, vergraste heide, gemengd bos, onder boomstam, achter schors, in mierennest, geklopt *Cytisus scoparius* en *Rubus*, lichtval (laken), handvangst, AC 143-476.
 val Naarden, Valkeveen, wegberm, AC 142-479.
 vas Provincie Utrecht, Eemnes, Valse Bosjes, AC 146-476.
 wes Hilversum en Laren, Westerheide, AC 141-473.
 zan Naarden, Zanddijk, begraasd terrein, handvangst, AC 141-479.
 zui Laren, Zuiderheide, handvangst, AC 143-471.

Lijst van deelnemers

W. Arp, B. Aukema, M.P. Berg, L.H.M. Blommers, P. Boer, P.-p. Chen, J.G.M. Cuppen, E.G.M. Dijkstra, M.B.P. Drost, G. van Ee, H.T. Edzes, M. Eysker, K.M. Gigengack, C.G.M.L. van Haagen, C. van Ham, Th. Heijerman, G.R. van Hengel, J. Huijbregts, R.P. Jansen, M.S.M. de Keijzer, J.H. Kuchlein, C.M. Kuchlein-Nijsten, L.A. Langoya, R. Liefing, B. van Maanen, M.M.E. van den Munckhof, N. Nieser, F. van Nunen, F.A. Peetoom, H.J. Prijs, L.E.N. Sijstermans, J. Smit, J.A.H. Smits, A.S.W. Span, E. van der Spek, A.J. Threels, H.J. Vallenduuk, G. Vierbergen, O. Vorst, A. van Wely, J.B. Wolschrijn en N. Wolschrijn.

Gebruikte symbolen en afkortingen

- NL nieuw voor Nederland
 NH nieuw voor de provincie Utrecht
 NH66 eerste waarneming voor de provincie Noord-Holland na 1966
 UT nieuw voor de provincie Utrecht
 P onvolwassen stadia, mijnen of zakken (bij Microlepidoptera)
 r rups (bij Macrolepidoptera)
 N nimf

- Dn deutonimf
 LI larve I
 LII larve II
 ♂ mannetje
 ♀ vrouwtje

Soortenlijst

ISOPODA - pissebedden

M.P. Berg, met een kleine bijdrage van P. Boer

- Armadillidium vulgare*: bee1, hup2, lon1
Haplophthalmus danicus: bee1, gmk2, lon 3, vas
Ligidium hypnorum: vas
Oniscus asellus: bee1, lim2, lim4, lon1, lon3, vas
Philoscia muscorum: bee1, gmk2, gmk5, hup2, lim2, lim4, lon1, vas
Platyarthrus hoffmannseggii: gmk2, zan
Porcellio scaber: bee1, gmk2, gmk5, hup1, hup2, lim1, lim2, lim4, lon1, lon3, vas
Trachelipus rathkii: gmk2
Trichoniscus provisorius: gmk2
Trichoniscus pusillus: gmk2
Trichoniscus pusillus s.l.: bee1, gmk2, lim4, vas

In Oud-Valkeveen en omgeving bestaat de bodem vooral uit zand. Dit vertaalt zich meestal in een relatief laag aantal soorten landpissebedden, ondanks de aanwezigheid van veel bos. Dat klopt ook; er zijn tijdens het weekend maar tien soorten waargenomen. Alle waargenomen soorten zijn in heel Nederland algemeen tot zeer algemeen en waren reeds bekend uit deze omgeving (Berg et al. 2008). *Platyarthrus hoffmannseggii* is een leuke pissebed omdat deze soort alleen bij mieren voorkomt, waar ze leven van afval in het mierennest. Interessant is het ook voorkomen van *Trichoniscus provisorius*. Deze kleine soort is nog niet zo lang geleden afgesplitst van *T. pusillus* en we weten daardoor niet goed waar in Nederland *T. provisorius* voorkomt en waarin de ecologie van beide soorten verschilt. Probleem is dat alleen de mannetjes van deze twee soorten zijn te determineren, en aangezien bij *T. pusillus* maar 1-3% van de populatie uit mannetjes bestaat is het in kaart brengen van de verspreiding van soorten uit dit geslacht niet makkelijk.

DIPLOPODA – miljoenpoten

M.P. Berg, met kleine bijdrage van P. Boer

- Brachydesmus superus*: vas
Brachyiulus pusillus: gmk2, vas
Cylindroiulus caeruleocinctus: lim4
Cylindroiulus punctatus: bee 1, gmk2, gmk5, lim2, lim4, lon1, lon 3, vas
 NH*Glomeris marginata*: lon1, lim4
Julus scandinavicus: bee1, gmk2, lim2, lim4, lon3, vas

- Ommatoiulus sabulosus*: gmk2, leg, lon3
 NH*Polydesmus angustus*: lim4, lon1, lon3
Polydesmus denticulatus: gmk2, hup2
 NH*Polydesmus inconstans*: lim2
Polyxenus lagurus: bee1
Proteroiulus fuscus: bee1, lim2, lim4, lon3, vas

Met twaalf soorten waren de miljoenpoten dit weekend relatief goed vertegenwoordigd. En er zijn zowaar drie nieuwe soorten voor Noord-Holland te melden. Meest opvallend was het voorkomen van *Glomeris marginata*, de oprol-miljoenpoot. Op twee locaties werden exemplaren waargenomen, aan de rand van bos, onder hout op zandgrond. Dit zijn de meest westelijke waarnemingen van deze soort in ons land. De dichtstbijzijnde vindplaatsen liggen in de buurt van Wageningen (Berg et al. 2008). Ook nieuw voor Noord-Holland is *Polydesmus angustus*. Meerdere exemplaren van deze grote, afgeplatte miljoenpoot werden op dezelfde locaties aangetroffen als *G. marginata*, onder vergelijkbare omstandigheden. *Polydesmus angustus* heeft een overwegend oostelijke verspreiding, met verder een groepje opvallende waarnemingen uit de duinen bij Den Haag (Berg et al. 2008). Vermoedelijk komen beide soorten ook elders op de Utrechtse heuvelrug voor. De derde nieuwe soort is *Polydesmus inconstans*. Onder hout op de Limitische Heide werden twee exemplaren verzameld. Deze soort is zeldzaam, met een in Nederland zeer onregelmatige verspreiding (Berg et al. 2008). Alle andere waargenomen soorten miljoenpoten zijn in Nederland algemeen tot zeer algemeen en waren reeds uit deze regio bekend.

CHILOPODA – duizendpoten

M.P. Berg

- Cryptops hortensis*: bee1, lim2, lon3, lim4, vas
Geophilus carpophagus: lim4
Geophilus flavus: gmk2
Geophilus truncorum: bee1, lim2, lim4, vas
Lithobius calcaratus: lim2
Lithobius forficatus: bee1, gmk2, hup1, lim2, lim4, lon1, lon3, vas
Lithobius melanops: lim4
Lithobius microps: bee1, gmk2, lim4, vas

Duizendpoten zijn predatoren. De beste vindplaatsen zijn gebieden met veel prooien, zoals pissebedden en springstaarten. Bossen met veel dood hout zijn meestal goed voor meerdere soorten. Tijdens het weekend zijn meerdere oude bossen bezocht, wat acht soorten opleverde. Twee daarvan zijn het vermelden waard. *Lithobius calcaratus* is een overwegend oostelijke soort, met verder enkele verspreid gelegen waarnemingen afkomstig uit de kalkarme duinen van Noord-Holland en de Waddeneilanden (Berg et al. 2008). Op de Utrechtse



6. De springstaart *Entomobrya nivalis* is een wijd verbreide soort. Foto: Theodoor Heijerman
6. The widely distributed springtail *Entomobrya nivalis*.

heuvelrug is deze duizendpoot zeer zeldzaam. Er was tot nu toe maar één waarneming bekend. Op de Limitische Heide werd een tiental exemplaren gevangen, in en onder mos groeiend op een dikke strooisellaag, gelegen onder bremstruiken. Vermeldenswaardig is verder de vangst van *Geophilus carpophagus*. Deze duizendpoot wordt veel binnenshuis waargenomen, vaak 's nachts in de slaapkamer. Hij valt dan op omdat hij vaak zwak, geelgroen licht uitstraalt. Daarnaast zijn er veel waarneming gedaan onder schors van plataan (*Platanus*), esdoorn (*Acer*) en taxus (*Taxus*) (Berg et al. 2008). Op de Limitische Heide vond ik een groot exemplaar onder schors van een staande, dode eik. De overige waargenomen duizendpooten zijn in heel Nederland algemeen tot zeer algemeen en alle acht soorten waren reeds bekend van Noord-Holland.

COLLEMBOLA – springstaarten

M.P. Berg, met een kleine bijdrage van P. Boer

Allacma fusca: vas
Bourletiella viridescens: gom1
Cyphoderus albinus: lim2, zan
Entomobrya albocincta: bee1, hup1, lim2
Entomobrya corticalis: bee1, lim2, vas
Entomobrya lanuginosa: hup1
Entomobrya multifasciata: hup1
Entomobrya nivalis: gmk2, hup1, lim2 (figuur 6)
Isotoma anglicana: hup1
Isotoma viridis: lim2, lim4

Isotomurus palustris: gmk2
Lepidocyrtus cyaneus: gmk2
Lepidocyrtus lignorum: lim4, vas
Neanura muscorum: bee1
Orchesella cincta: bee1, gmk2, lim2, lim4
Orchesella villosa: lim4
Parisotoma notabilis: bee1
Podura aquatica: gmk2, gom1
Sminthurus nigromaculatus: gmk2, gom1, lim4
Sminthurus viridis: gmk2
^{UT}*Spatulosminthurus flaviceps*: vas
Tomocerus vulgaris: bee1, lim4, vas
Vertagopus cinereus: bee1
Willowsia platani: hud
Xenylla maritima: hud

Het weekend was, met 25 soorten, relatief rijk aan springstaarten. Zeker als we bedenken dat er alleen handvangsten zijn gedaan. De waargenomen soorten zijn dan ook relatief groot, voor springstaarten dan. Een soort, *Spatulosminthurus flaviceps*, is volgens de database Werkgroep Collembola EIS-Nederland nieuw voor de provincie Noord-Holland en bovendien zeer zeldzaam in de rest van Nederland. Er is een gepubliceerde waarneming uit Berlicum (Buitendijk 1930). In Eemnes, in de Valse Bosjes, is een dertigtal individuen verzameld. Het betreft een matig vochtig tot droog essenbroekbos op veen met een ondergroei van brandnetel (*Urtica*) en braam (*Rubus*). Individuen werden verzameld van onder hout. De overige soorten zijn veelvuldig in Nederland waargenomen, met de uitzondering van

Bourletiella viridescens, *Entomobrya lanuginosa* en *Sminthurus nigromaculatus*. Deze meer zeldzame soorten zijn wel eerder in de regio gevangen en hebben met elkaar gemeen dat ze redelijk droogte-tolerant zijn.

BLATTODEA – kakkerlakken

P. Boer & G. Vierbergen

BLATTELLIDAE

Ectobius sylvestris: lim1, lim2

DERMAPTERA – oorwormen

J.G.M. Cuppen, K. Gigenack & P. Boer

FORFICULIDAE

Apterygida media: gmk3, gmk5, lim2
Forficula auricularia: gmk3, gmk5, ijs

THYSANOPTERA – tripsen

G. Vierbergen

AEOLOTHRIPIDAE

Aeolothrips intermedius: lim2 (2 ♀, 2 ♂)

THRIPIDAE

^{NL}*Anaphothrips badius*: lae2 (1 ♀, 1LII ♀)
Anaphothrips obscurus: gmk2 (1 ♀), gmk5 (1 ♀), lae2 (2 ♀)
Aptinothrips rufus: gmk2 (9 ♀, 2LII ♀), gmk5 (16 ♀), lae2 (1 ♀, 1LII ♀), nam5 (6 ♀, 1LII ♀, 1LI ♀),



7. Vrouwtje van *Anaphothrips badius* (Thysanoptera), verzameld in de Laegieskamp bij het kloppen van *Pedicularis sylvatica* (moeraskartelblad).

Een nieuwe soort voor de Nederlandse fauna. Foto: Bert Vierbergen

7. Female *Anaphothrips badius* (Thysanoptera), sampled at the Laegieskamp by beating *Pedicularis sylvatica*.

A new species for The Netherlands.

niet worden getraceerd (Andrea Hastenpflug-Vesmanis, Senckenberg Institut, Frankfurt am Main, Duitsland, 8-xii-2010, in litt.). Vermoedelijk betreffen deze dieren geen *A. badius*, omdat deze bij Priesner goed bekend moet zijn geweest, maar zonder het collectiemateriaal is dit niet met zekerheid vast te stellen. In Polen wordt *A. badius* vermeld op een lijst van bedreigde tripsensoorten (Kucharczyk & Kucharczyk 2008). De Laegieskamp is door soorten als *Bolothrips dentipes* (Reuter) en *Hoplothrips fungi* (Zetterstedt) en deze bedreigde soort een bijzonder natuurgebied, waarbij het vrij toegankelijk zijn voor het publiek goed gecombineerd wordt met de grote natuurwaarde van het terrein. Bijzonder is tevens dat het terrein grenst aan intensief gebruikte sportvelden.

Op de *Hedera* (klimop) aan een beschutte muur van één van de gebouwen van Vakantiehuis Amsterdam Zuid 25 werden twee bijzondere tripsensoorten gevonden. De nog maar zeer weinig verzamelde *Dendrothrips eastopi* Pitkin & Palmer werd tijdens de NEV zomervergadering van 2008 voor het eerst in Nederland gevonden (Vierbergen 2009) en bleek hier in grote aantallen voor te komen. Tijdens het verzamelweekend werden 15 vrouwelijke dieren op de bladeren van de plant gevonden. Om tweede stadium larven te verzamelen werd op 25-vi-2010 een additioneel aantal van 26 vrouwelijke dieren op dezelfde plant gevonden en werden helaas geen larven van *D. eastopi*, maar wel één vrouwtje van *Hoplothrips minutus* (Uzel) van de plant geklopt (leg. G. Vierbergen & N.N.S. Vierbergen). *Hoplothrips minutus* is een Europese soort, die niet eerder in Nederland gevonden is. De soort wordt gemakkelijk verward met andere *Hoplothrips*-soorten, zoals de zeer algemene *H. subtilissimus* Haliday (Priesner 1928). *Hoplothrips minutus* staat vermeld op de lijst van bedreigde tripsensoorten van Duitsland (Schliephake & Zur Strassen 1998) en is recent voor Groot-Brittannië van de soortenlijst afgevoerd (Collins 2010). Mogelijk predeerde de soort hier op de spintmijt *Bryobia kissophila* Van Eynhoven.

Aptinothrips stylifer: gmk5 (1 ♀)
Ceratothrips ericae: lim2 (2 ♀)
Chirothrips manicatus: gmk2 (29 ♀), gmk5 (4 ♀), lae2 (4 ♀), nam5 (1 ♀)
Dendrothrips eastopi: lon1 (41 ♀)
Euchaetothrips kroli: gmk2 (1 ♀)
Frankliniella intonsa: gmk2 (1 ♂, 1LII ♀), lae2 (3LII ♀)
Oxythrips ajugae: lim2 (4 ♀, 6LII² ♀, 4 ♂)
Oxythrips bicolor: lim2 (8LII³ ♀, 5 ♂)
Platythrips tunicatus: gmk5 (1LII ♂)
Thrips albopilosus: lae2 (3 ♀)
Thrips angusticeps: gmk5 (1 ♀)
Thrips brevicornis: gmk2 (4 ♀), lae2 (1 ♀), lim2 (1 ♀)
Thrips fuscipennis: gmk2 (1 ♂, 1 ♀, 1LII ♀), gmk5 (1 ♂), lae2 (4 ♀, 2 ♂), nam5 (3 ♀, 3 ♂, 1LII ♀),
Thrips latiareus: nam5 (5LII⁴ ♀, 1 ♂)
Thrips major: gmk2 (12 ♀, 5 ♂, 2LII ♀, 1LI ♀), gmk5 (55 ♀, 49 ♂), lae2 (18 ♀, 5 ♂, 2LII ♀), lim2 (11 ♀, 10 ♂, 1LII ♂), nam5 (4 ♀, 1 ♂)
Thrips minutissimus: gmk2 (5LII ♀, ♂), gmk5 (1LII ♀), nam5 (1 ♀, 4LII³ ♀, 1 ♂)
Thrips nigropilosus: gmk5 (4 ♀)
Thrips physapus: lae2 (♀)
Thrips roepkei: nam5 (2 ♀)
Thrips tabaci: lim2 (3 ♀)
Thrips trehernei: gmk5 (1 ♀), lae2 (2 ♀)
Thrips urticae: gmk2 (4 ♀, 3 ♂, 2LII ♀)
Thrips validus: lae2 (10 ♀)
Thrips vulgatissimus: gmk2 (2 ♀), nam5 (2LII ♀)

PHLAEOTHIRIPIDAE

Bolothrips dentipes: lae2 (1 ♂)
Hoplothrips distinguendus: gmk5 (28 ♀, 9 ♂)
^{NL}*Hoplothrips minutus*: lon1 (1 ♀)
Hoplothrips niger: gmk5 (1 ♀), nam5 (9 ♀),
Hoplothrips subtilissimus: gmk2 (2 ♀), lae2 (1 ♀), nam5 (2 ♀)
Hoplothrips fungi: lae2 (2 ♀, 2 poppen)
Hoplothrips pedicularius: gmk2 (1 ♀)

De van grasachtigen levende *Anaphothrips badius* Williams (figuur 7) werd in de Laegieskamp geklopt uit een vegetatie met *Pedicularis palustris* (moeraskartelblad) en is niet eerder in Nederland gevonden. De waardplant is nog steeds niet met zekerheid bekend (vermoedelijk *Carex*, *Scirpus* en/of *Phragmites*) (Kudo 1989, Mound et al. 1976). *Anaphothrips badius* is een palaearticke soort, die bekend is van Engeland en Spanje tot Japan (Hokkaido). Vrijwel altijd wordt deze trips in kleine tot zeer kleine aantallen gevonden. Er zijn geen waarnemingen van de larven bekend. De waardplant van de hier gemelde tweede stadium larve (figuur 8) kon echter door de wijze van verzamelen (kloppen van soortenrijke vegetatie) ook niet bepaald worden. Een vergelijkbare vegetatie als bij de Laegieskamp kennen we van de Bennekomse Meent bij Ede. Hier zijn veel tripsen verzameld, waaronder twee vrouwelijke dieren van een *Anaphothrips* sp., die ondanks verificatie van Dr. H. Priesner niet tot op soort gebracht konden worden (Franssen & Mantel 1961). Dit materiaal kon uiteindelijk

HETEROPTERA – wantsen

B. Aukema, P.-p. Chen, J.G.M. Cuppen, G. van Ee, R.Ph. Jansen & N. Nieser

De nomenclatuur en volgorde van de taxa zijn gebaseerd op de naamlijst van de Nederlandse wantsen (Aukema et al. 2005) en de aanvullingen daarop (Aukema & Hermes 2009). Uitgangspunt voor nieuwe waarnemingen uit de provincie Noord-Holland is het waarnemenbestand van de Wergroep Heteroptera van EIS-Nederland (coördinator B. Aukema).

NEPIDAE

Nepa cinerea: ank3, gmk1, gmk2, gmk3, gmk5
Ranatra linearis: gmk1, gmk5, nam1



8. Een tweede stadium larf van *Anaphothrips badius* (Thysanoptera). Foto: Bert Vierbergen
8. A second instar larva of *Anaphothrips badius* (Thysanoptera).

CORIXIDAE

- Corixa punctata*: gmk2, lae1
Hesperocorixa linnaei: gmk2, gmk3
Hesperocorixa sahlbergi: gmk2, gmk3, gmk5, lae1
Sigara limitata limitata: gmk2
Sigara semistriata: gmk2
Sigara striata: ank3, gmk2, lae1

NAUCORIDAE

- Ilyocoris cimicoides cimicoides*: ank3, gmk1, gmk3, gmk5, lae1, lae2, spi

NOTONECTIDAE

- Notonecta* sp.: gmk1, gmk2, gmk5
Notonecta viridis: gmk2

PLEIDAE

- Plea minutissima minutissima*: gmk1, gmk5, lae1, lae2, nam1

HEBRIDAE

- Hebrus pusillus pusillus*: ank3, gmk5, lae2
Hebrus ruficeps: ank3, gmk1, gmk3, gmk5, lae2

HYDROMETRIDAE

- Hydrometra gracilentata*: lae1, nam1
Hydrometra stagnorum: naa, gmk1, gmk3, gmk5, spi

VELIIDAE

- Microvelia buenoi*: gmk3, nam1, spi
Microvelia reticulata: ank3, gmk1, lae2, nam1

GERRIDAE

- Gerris argentatus*: ank3
Gerris lacustris: ank3, lae1, naa,
Gerris odontogaster: lae1
Gerris thoracicus: gmk2

SALDIDAE

- Chartoscirta cincta cincta*: gmk5
Saldula saltatoria: gmk2, naa

TINGIDAE

- Acalypta parvula*: naa
Dictyla convergens: ank3, gmk1, gmk2, gmk5, lae1, naa
Dictyla humuli: ank3
Physatocheila smreczynskii: naa
Tingis ampliata: ank3, gmk2, lae1

MICROPHYSIDAE

- Loricula bipunctata*: ank1, gmk2
Loricula pselaphiformis: ank3, bee1, gmk2
Loricula exilis: gmk2, naa

MIRIDAE

- Deraeocoris flavilinea*: lim1, naa
Deraeocoris ruber: naa
Deraeocoris lutescens: gmk3, gmk4, spa
Capsus ater: gmk2, gmk5, lae1, naa
Capsus wagneri: lon3, naa
Closterotomus fulvomaculatus: gmk4
Closterotomus norwegicus: gmk2, lae1, lon1, naa
Dichrooscytus rufipennis: nbh1

Liocoris tripustulatus: ank3, gmk1, lae1, lon3, spi

Lygocoris pabulinus: lae1

Lygus pratensis: ank3, gmk5, lae1, naa

Miris striatus: ank3, gmk1, gmk4, gmk5, lim1, lim2, naa

Orthops basalis: spi

Orthops campestris: lon3

Pinalitus cervinus: ank1, lae1

Rhodomiris striatellus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, lim2, lon3, naa

^{NH}*Tropidosteptes pacificus*: naa

In klein aantal op es (*Fraxinus*) in houtwallen bij het Naardermeer. Een Noord-Amerikaanse soort die in 2007 voor het eerst in Nederland werd waargenomen in Noord-Brabant (Aukema et al. 2009). De vijfde vindplaats in ons land van deze mogelijk invasieve soort, die inmiddels ook in België bij Antwerpen werd waargenomen (Aukema 2011a, 2011b).

Acetropis carinata: nbh1

Acetropis gimmerthalii: lae1, naa

Leptopterna dolabrata: lim1

Leptopterna ferrugata: gmk2, nbh1

Notostira elongata: naa

Pithanus maerkelii: gmk1, gmk2

Stenodema calcarata: ank1, ank3, gmk1, gmk2, gmk5, lae1, naa, spi

Stenodema laevigata: gmk2, lon3, naa, spi

Teratocoris antennatus: ank1

Trigonotylus caelestialium: lim1, naa

Orthocephalus coriaceus: nbh1

Pachytomella parallela: ank1, gmk1, gmk2, lae1, naa

Cyllocoris histrionius: gmk1, gmk4, lim2, lon3, spa, spi

Dryophilocoris flavoquadrimaculatus: gmk1, gmk2, naa

Heterocordylus tibialis: lim2

Orthotylus flavosparsus: naa

Orthotylus tenellus: gmk2

Pilophorus cinnamopterus: nbh1

Amblytulus nasutus: gmk2, lon3

Chlamydatus pulicarius: gmk2

Chlamydatus pullus: gmk2, naa

Conostethus roseus: lim1, nbh1

Harpocera thoracica: naa

Phylus melanocephalus: naa, gmk4, lim1, lon3, nbh1, nbh2

Plagiognathus chrysanthemi: gmk2

Plesiodema pinetella: nbh1, nbh2

Psallus albicinctus: lim1, naa, nbh2

Psallus ambiguus: naa

Psallus betuleti: naa

Psallus perrisi: ank1, ank3, naa, gmk2, gmk4, gmk5, lim1, lim2, lon1, lon3, nbh1

Psallus quercus: lim1

Psallus variabilis: naa

Psallus varians: ank1, gmk2, gmk3, gmk4, lim2, lon3, naa, spi

Psallus wagneri: gmk4, naa

Psallus montanus: nbh2

NABIDAE

- Himacerus mirmicoides*: gmk2, gmk4, lon3, naa



9. Een vrouwtje *Elasmucha grisea grisea* bewaakt haar eieren op een boomblad. De soort is een van de weinige wantsen met broedzorg. Foto: Theodoor Heijerman

9. A female *Elasmucha grisea grisea* guards her eggs on a treeleaf. The species is one of the few bugs with parental care.

Himacerus apterus: ank3, lae1, naa, nbh1

Nabis ferus: gmk2

Nabis rugosus: lon3

ANTHOCORIDAE

Anthocoris confusus: lae1, lim1, naa

Anthocoris nemoralis: gmk4

Anthocoris nemorum: ank1, ank3, gmk3, lae1, lon3, naa, spi

Anthocoris simulans: naa

^{NH}*Elatophilus nigricornis*: lim1, nbh1

Een zeldzame soort, die lokaal voorkomt op de hogere zandgronden en in de duinen. Ze leeft zoöfaag op de schors van dennen – incidenteel ook op sparren – van schildluizen (Aukema & Hermes 2006).

Orius laticollis laticollis: ank1, naa

Orius majusculus: ank3

Orius cf minutus: ank1

Temnostethus pusillus: bee1, gmk2, lim2, naa

LYGAEIDAE

Nysius thymi: lim1, nbh1

Kleidocerys privignus: ank1, ank3

Kleidocerys resedae: ank1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae1, lim1, lim2, lon1, lon3

Cymus clavicolus: ank3, gmk2, gmk5, naa

Cymus glandicolor: ank1

Cymus melanocephalus: ank3, gmk1, gmk2, gmk5, lae1, naa

Ischnodemus sabuleti: ank1, ank3, gmk1, gmk3, gmk5

Chilacis typhae: ank3

Heterogaster urticae: ank1, naa

Oxycarenum modestus: ank3, nbh1

Drymus ryeii: gmk4, lim2

Eremocoris abietis: lim1

Gastrodes grossipes: lim1, nbh1

Ischnocoris angustulus: nbh1

Scolopostethus affinis: lon3

Scolopostethus decoratus: gmk5, lim1, nbh1

Scolopostethus pictus: ank1

Scolopostethus thomsoni: ank1, gmk3, gmk4, gmk5, lae1, lon1, lon3, spa, spi

Pterotmetus staphyliniformis: nbh1

Megalonotus dilatatus: lim2, nbh1

Plinthinus brevipennis: nbh1

Peritrechus geniculatus: gmk5, naa

Stygnocoris fuliginus: nbh1

RHOPALIDAE

Chorosoma schillingii: nbh1

Myrmus miriformis: nbh1

COREIDAE

Coreus marginatus: ank3, gmk5, lae1, lon3, naa

CYDNIDAE

Legnotus limbosus: spi

Tritomegas bicolor: gmk2

ACANTHOSOMATIDAE

Acanthosoma haemorrhoidale haemorrhoidale: gmk2, naa

Elasmostethus interstinctus: gmk4, lim1, spa

Elasmucha grisea grisea: nbh1 (figuur 9)

SCUTELLERIDAE

Phimodera humeralis: lim1

Een kleine populatie op het stuifzand van de Limitische Heide. Voor het eerst sinds 1941 weer in Nederland waargenomen (Aukema 2010). Leeft ondergronds op stuifzanden aan de wortels van zandzegge. Bij warm, zonnig weer ook bovengronds actief en zuigend aan de bloeiwijzen van de waardplant waargenomen. Uit Noord-Holland alleen bekend van een vondst in 1934 op de laatste duinenrij bij Bergen aan Zee.

PENTATOMIDAE

Arma custos: lim1, naa

Rhacognathus punctatus: nbh1

Aelia acuminata acuminata: gmk1, gmk2, lon3

Aelia klugii: lim1, nbh1

Dolycoris baccarum: nbh1

Palomena prasina: naa, nbh1

Pentatoma rufipes: ank3, gmk1, lim1, lim2, naa

Piezodorus lituratus: lim2

Eurydema oleracea: lon3, naa

In totaal werden 137 soorten wantsen waargenomen, waarvan *Tropidosteptes pacificus* en *Elatophilus nigricornis* nieuw zijn voor de provincie Noord-Holland. Meest opvallende

NEPTICULIDAE – dwergmotjes

Stigmella tityrella: gmk3
Stigmella samiatella: gmk3
Stigmella roborella: bob
Ectoedemia albifasciella: gmk3

ADELIDAE – langsprietjes

Nematopogon swammerdamella: gmk3, lim3, nbh1, taf
Nemophora degeerella: gmk3, ijl, lim3, taf, wes
Adela reaumurilla: gmk3
Cauchas rufimitrella: wes

INCURVARIIDAE – bladsnijdertjes

Incurvaria masculella: gmk3

TISCHERIIDAE – vlekmijsmotjes

Tischeria ekebladella: gmk3, gmk3 (P)
Tischeria dodonaea: gmk3
Coptotriche marginea: gmk3

TINEIDAE – tineamotjes

Haplotinea insectella: bob
Triaxomera parasitella: bob, lim3
Nemaxera betulinella: gmk3
Nemapogon variatella: gmk3
Tinea semifulvella: gmk3, lim3
Niditinea fuscella: bob, gmk3
Monopis laevigella: gmk3

BUCCULATRIGIDAE – dwergmijn-
motjes

Bucculatrix ulmella: taf
Bucculatrix demaryella: gmk3

GRACILLARIIDAE – vouwmijnmotjes

Caloptilia alchimiella: gmk3
Caloptilia robustella: gmk3
Phyllonorycter harrisella: gmk3, taf
Phyllonorycter saportella: taf
Phyllonorycter ulmifoliella: taf
Phyllonorycter sorbi: taf

YPONOMEUTIDAE – spinselmotten

Swammerdamia caesiella: gmk3
Cedestis subfasciella: gmk3, taf
Prays ruficeps: gmk3
Argyresthia glabrata: gmk3
Argyresthia dilectella: bob
Argyresthia trifasciata: bob
Argyresthia spinosella: bob, gmk3
Argyresthia conjugella: gmk3, lim3, taf

PLUTELLIDAE – plutellamotjes

Plutella xylostella: bob, gmk3, lim3, taf
Acrolepia autumnitella: gmk3

GLYPHIPTERIGIDAE – vleugel-
wippertjes

Glyphipterix thrasonella: bob, gmk3, lim3, taf
Glyphipterix simpliciella: wes

OECOPHORIDAE – prachtvleugeltjes

Agonopterix arenella: gmk3
Pleurota bicostella: nbh1, taf, wes

Hofmannophila pseudospretella: gmk3
Oecophora bractella: gmk3
Crassa tinctella: gmk3, taf
Denisia stipella: gmk3, taf

ELACHISTIDAE – grasmineerdertjes

Elachista maculicerusella: bob

COLEOPHORIDAE – kokermotjes

Coleophora serratella: gmk3 (P), wes (P)
Coleophora spinella: gmk (P), wes (P)
Coleophora laricella: gmk3, taf
Coleophora caespititiella: bob, gmk3
Coleophora alticolella: gmk3

GELECHIIDAE – palpenmotten

Monochroa tenebrella: nam3
Teleiodes luculella: gmk3, lim3, taf
Teleiopsis diffinis: taf
Pseudotelphusa scalella: taf
Neofaculta ericetella: taf, wes
Brachmia inornatella: bob

TORTRICIDAE – bladrollers

Gynnidomorpha minimana: bob
Eupoecilia ambiguella: gmk3, taf
Cochylis nana: gmk3, taf, wes
Tortrix viridana: lon2
Capua vulgana: taf
Choristoneura hebenstreitella: gmk3, taf
Ptycholoma lecheana: gmk3, gmk5, lim3, nbh1, taf, wes
Pandemis cerasana: gmk3
Syndemis musculana: gmk3, lim3, wes
Clepsis spectrana: bob, taf
Bactra lancealana: bob
Hedya pruniana: bob
Hedya nubiferana: bob, gmk3
Argyroplote lacunana: bob, gmk3, taf
Olethreutes arcuella: gmk5, taf, wes
Ancylis mitterbacheriana: bob, gmk3, taf
Ancylis obtusana: wes
Ancylis upupana: gmk3
Epinotia signatana: bob
Epiblema cynosbatella: gmk3
Epiblema uddmanniana: bob, gmk3, lim3, wes
Lathronympha strigana: wes (P)
Pammene splendidulana: gmk3
Pammene argyrana: bob, gmk3
Cydia fagiglandana: taf
Cydia nigricana: hup2
Cydia pomonella: bob1
Cydia compositella: hup2
Dichrorampha acuminatana: hup2

CHOREUTIDAE – dagvliegertjes

Anthophila fabriciana: gmk5

PYRALIDAE – lichtmotten

Ortholepis betulae: taf
Ephestia elutella: gmk3
Anerastia lotella: bob, taf
Scoparia ambigualis: gmk3, lim3, nbh1, taf, wes
Chrysoteuchia culmella: bob, lon2
Crambus pratella: bob

Crambus lathoniellus: bob, gmk3, gmk5, lon2, nam3, nbh1, taf, wes
Chilo phragmitella: bob
Schoenobius forficella: gmk3
Cataclysta lemnata: bob, hup2
Parapoynx stratiotata: bob
Evergestis forficalis: lim3
Eurrhynx hortulata: gmk3
Udea prunalis: gmk3
Udea olivalis: bob

Het totale aantal van 102 soorten micro's ligt niet ver van het gemiddelde voor de zomerbijeekkomsten. Het weer tijdens de bijeenkomst in het Gooi was niet optimaal voor het inventariseren, maar de oogst van overdag ijverig zoeken naar de vlinders en de resultaten van de lichtvangsten, inclusief twee lichtvallen, gevoegd bij de schrale opbrengst van het speuren naar bladmijsen hebben tot dit gemiddelde geleid. Onder de gevonden soorten bevindt er zich geen, die niet eerder in de provincie Noord-Holland is gevonden. Dit resultaat steekt wel erg ongunstig af tegen dat van de vorige zomerbijeekkomst, toen zich op het schamele totaal van 68 soorten niet minder dan 26 nieuw voor de provincie Flevoland bleken te bevinden (Kuchlein et al. 2010). Als belangrijkste oorzaak voor dit succes is toen aangegeven, dat, hoewel er diverse grondige inventarisaties in die provincie zijn uitgevoerd, deze nooit in het voorjaar hebben plaatsgevonden. Grote delen van de provincie Noord-Holland zijn echter in alle seizoenen goed onderzocht en dat geldt met name voor het Gooi. Daar zijn sedert de jaren dertig van de vorige eeuw achtereenvolgens vooral C. Doets, J.B. Wolschrijn en A. van Tuyl actief geweest. Aan het resultaat van hun inventariserend werk kon door ons dus kwalitatief niets worden toegevoegd.

Twee soorten van de lijst verdienen nadere aandacht, beide zijn expansief. De eerste is de bladroller *Epinotia signatana*. Deze soort is in 1997 voor 't eerst in ons land gevonden en wel in de Achterhoek (Kuchlein & Naves 2002), daarna op de Veluwe (in 2000) gevangen en vervolgens noordwaarts tot in de provincie Groningen gezien. Naar het westen toe gaat het wat langzamer: in 2006 zowel in de provincie Flevoland als in het Gooi aangetroffen, maar daar is het bij gebleven. In het Gooi was *E. signatana* door A. van Tuyl te Muiderberg gevonden; de Binnendijksche Overscheense Bereger- en Meentpolder is dus voor deze soort de tweede locatie in het Gooi (en in de provincie Noord-Holland). De rups van *E. signatana* leeft op houtachtige Rosaceeën. De andere soort, het treuzeltje *Argyresthia spinosella*, geeft een iets andere ontwikkeling te zien. Sedert de eerste vondst in ons land in 1869 (De Graaf & Snellen, 1870) is de soort alleen aangetroffen in het zuidoostelijk kwart van Nederland. In de afgelopen decennia is dat beeld drastisch veranderd: noordwaarts is het Lauwersmeer-gebied bereikt en naar het westen toe is de

soort tot in de provincie Zeeland en in de duinen van Noord-Holland doorgedrongen. Uit het Gooi waren evenwel nog geen gegevens bekend; de vlinder komt uit de lichtval op dezelfde locatie, waar *E. signatana* werd gevonden. De rups van *A. spinosella* leeft op sleedoorn. Voor de samenstelling van dit commentaar op de soortenlijst hebben wij gebruik kunnen maken van het gegevensbestand van de stichting Tinea.

COLEOPTERA – kevers

J.G.M. Cuppen, O. Vorst, Th. Heijerman, F. van Nunen, R.P. Jansen, M.B.P. Drost, G. van Ee & A.J. Threels, met een kleine bijdrage van M. Berg, P. Boer, K. Gigenack & L.A. Langoya

De volgorde van de families en de soorten is, op enkele uitzonderingen na, gebaseerd op de catalogus die gebruikt wordt in het programma Klasse. De naamgeving van de keverfamilies en de soorten is gebaseerd op de 'Catalogus van de Nederlandse kevers' (Vorst et al. 2010), welke behoudens een enkele uitzondering dezelfde is als die in het computerprogramma Klasse. Afhankelijk van de gebruikte versie van Klasse kunnen er aanzienlijke verschillen bestaan in de volgorde van de families, en soms ook in de volgorde van de genera binnen families (Staphylinidae, Curculionidae) tussen de Catalogus en het computerprogramma.

De 'Catalogus van de Nederlandse kevers' vermeldt 4163 keversoorten uit Nederland, waarvan 2707 uit de provincie Noord-Holland. Van deze soorten werden er 1997 na 1966 in Noord-Holland verzameld. De onderstaande lijst vermeldt 816 soorten kevers (ca. 20% van de Nederlandse soorten), waarvan er 37 nog niet uit Noord-Holland gemeld zijn op basis van de catalogus. Echter, *Bolitophagus reticulatus* wordt door Moraal et al. (2007) nieuw gemeld voor Nederland met enkele vindplaatsen in Noord-Holland. De soort is voorzien van het label ¹ in de marge van onderstaande lijst. Het aantal uit de provincie Noord-Holland bekende keversoorten neemt derhalve toe tot 2744. 710 Keversoorten uit Noord-Holland zijn uitsluitend van waarnemingen van voor 1966 bekend. Tijdens de zomerbijeenkomst werden 49 soorten uit deze groep verzameld, waardoor het aantal soorten dat uitsluitend voor 1966 werd verzameld is gedaald tot 661.

Verrassend groot is het aantal soorten dat nog niet eerder in Noord-Holland werd waargenomen, zeker wanneer we dit vergelijken met het aantal nieuwe soorten voor de provincie Noord-Holland dat tijdens eerdere zomerbijeenkomsten werd waargenomen (Egmond 2000: 22 en Texel 2004: 0 – resp. Cuppen et al. 2001, 2005). Ook het aantal herontdekte soorten is groot. Wanneer we de betreffende soorten in beide categorieën bekijken vallen twee dingen op. Een grote groep van deze

nieuwe en herontdekte soorten zijn kleine of zeer kleine kevers met name ook in families die traditioneel weinig bestudeerd zijn in Nederland, bijvoorbeeld Ptiliidae, Nitidulidae, Cryptophagidae, de subfamilie Aleocharinae binnen de Staphylinidae en Scolytinae binnen de Curculionidae. Een tweede groep van nieuwe soorten betreffen bewoners van dood hout en paddestoelen, welke vooral in de oudere bosgebieden (onder andere Spanderswoud) werden verzameld. Gewijzigde inzichten in het bosbeheer, waarbij dood hout niet of minder wordt opgeruimd en dode bomen nog mogen blijven staan, leiden kennelijk tot een verrijking van de keverfauna. In traditioneel goed onderzochte kevergroepen, zoals de Carabidae en de waterkevers, werd vrijwel geen enkele nieuwe soort waargenomen.

Leeswijzer bij de keverlijst:

- Bij sommige kevers staan enkele codes van vindplaatsen tussen haakjes. In dat geval is de determinatie van de soort op die locatie onzeker (ondetermineerbare vrouwtjes, onzekere larven).
- Bij nieuwe en herontdekte soorten voor de provincie Noord-Holland staan achter de lijst van vindplaatscodes tussen haakjes de initialen van de verzamelaar(s). Indien er van dezelfde soort ook materiaal uit de provincie Noord-Holland bekend is van voor de zomerbijeenkomst 2010 dan staan de initialen van de determinator en het jaar van determinatie hier weer achter. Deze initialen zijn direct af te leiden uit de auteurslijst bij de Coleoptera.

GYRINIDAE – schrijvertjes

Gyrinus marinus: ank2
Gyrinus substriatus: ank2, gmk2

HALIPLIDAE – watertreders

Peltodytes caesus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5, gom1, lae2
Haliplus ruficollis: gmk1, (gmk2), gmk3, gmk5, gom1, lae2, nam1
Haliplus heydeni: lae2
Haliplus immaculatus: gmk3
Haliplus flavicollis: lae2

NOTERIDAE – diksprietwaterkevers

Noterus clavicornis: ank2, gom1, lae2, nam1
Noterus crassicornis: ank2, gmk1, gmk3, gmk5, lae2, nam1

PAELOBIIDAE – pieptorren

Hygrobia hermanni: gmk2, gom1

DYTISCIDAE – waterroofkevers

Hyphidrus ovatus: ank2, gmk5, nam1
Hydroglyphus geminus: gmk2, gom1, lae2
Bidessus grossepunctatus: lae2

Een vrouwtje van deze vrij zeldzame soort, een bewoner van vennen en kwelsloten en -poelen, werd verzameld in een poel in de Laegieskamp (figuur 5).

Hydrovatus cuspidatus: gmk3, lae2
Hygrotus impressopunctatus: gmk1, gmk2
Hygrotus inaequalis: gmk1, gmk2, gmk3, lae2, nam1
Hygrotus decoratus: gmk1, gmk5, lae2, nam1
Hydroporus scalesianus: gmk5
Hydroporus angustatus: gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae2
Hydroporus umbrosus: gmk5, lae2
Hydroporus tristis: gmk5, lae2
Hydroporus gyllenhali: gmk5, gom1
Hydroporus palustris: ank2, gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae2
Hydroporus striola: gmk5
Hydroporus erythrocephalus: gmk2, gmk5, gom1
Hydroporus planus: gmk1, gmk2, gmk5, gom1, lae2
Hydroporus pubescens: gom1
Hydroporus memnonius: gom1
Hydroporus melanarius: gom1
Graptodytes pictus: ank2, gmk1, gmk3, nam1
Laccornis oblongus: gmk5

Deze zeldzame soort werd in aantal waargenomen in een kwelsloot in De Wolfskamer bij Huizen.

Laccophilus minutus: gmk2, gom1, nam1
Laccophilus hyalinus: ank2
Liopterus haemorrhoidalis: gmk5, gom1
Platambus maculatus: ank2
Eertijds voornamelijk bekend uit stromende wateren met een goede waterkwaliteit. De laatste jaren wordt deze kever vrij frequent waargenomen in plassen en vaarten in laagveengebieden, mogelijk ten gevolge van een verbetering van de waterkwaliteit.

Agabus bipustulatus: gmk1, gmk2, gom1
Agabus uliginosus: gmk2
Agabus unguicularis: gmk5
Agabus labiatus: gom1
Door meerdere deelnemers verzameld in een poeltje met veel *Eleocharis palustris* in de groeve Oostermeent. Een kenmerkende soort van met *Sphagnum*-begroeide vennen met een minerale ondergrond.

Ilybius ater: gom1, lae2, nam1
Ilybius guttiger: gmk5, lae2
Rhantus grapii: gmk3, gmk5
Rhantus suturalis: gmk1, gmk2, lae2
Hydaticus transversalis: nam1
Graphoderus cinereus: gmk2, gmk3, gmk5
Cybister lateralimarginalis: ank2, gmk1, lae2, nam1

CARABIDAE – loopkevers

Cicindela hybrida: blh, lim1, lim2
Cicindela campestris: blh, spa
^{NH66}*Calosoma inquisitor*: blh, gmk1, gmk2, gmk4, lim2, lon1, lon3, naa, spa (JC, TH, RJ, FN, OV)

Tot voor enkele jaren werd deze imposante loopkever (figuur 10) nauwelijks in Nederland waargenomen. Recent is de soort van een groot aantal vindplaatsen in de (eiken)bossen op de zandgronden bekend. De uitbreiding van deze soort wordt gerelateerd aan het uitbreken



10. De boombewonende loopkever *Calosoma inquisitor* is een predator van rupsen. Foto: Jap Smits
10. The tree-inhabiting carabid *Calosoma inquisitor* is a predator of caterpillars.

van rupsenplagen van *Tortrix viridana* (eikenbladroller) en *Operophtera brumata* (kleine wintervlinder), belangrijke prooisoorten voor *Calosoma* (Turin 2000).

Leistus rufomarginatus: blh, lim1
Nebria brevicollis: ank2, gmk1, gmk3, gmk5, lon1
Notiophilus aquaticus: gom1, lim2
Notiophilus rufipes: lim1
Notiophilus biguttatus: spa
Omophron limbatum: gom1
Elaphrus cupreus: lae2
Elaphrus riparius: gmk1, gmk2
Loricera pilicornis: ank2
Dyschirius thoracicus: gmk1, gom1
Dyschirius globosus: gom1
Bembidion properans: gmk3
Bembidion obliquum: gmk2
Bembidion quadrimaculatum: gmk1
Bembidion articulatum: gmk1, gmk2
Anisodactylus binotatus: lae2
Harpalus affinis: hup1, gmk2, gmk3
Harpalus latus: lae2
Harpalus rufipalpis: lim2
Stenolophus teutonius: gmk1, lae2
Stenolophus mixtus: gom1, lae1, lae2, spa
Bradycellus ruficollis: lim2
Bradycellus harpalinus: lim2
Acupalpus flavicollis: gmk1, gmk2, gom1
Acupalpus parvulus: gom1, lae2
Acupalpus dubius: gom1, lae2
Acupalpus exiguus: gmk2, gmk4, gmk5, lae1, lae2
Poecilus cupreus: gmk2
Poecilus versicolor: ank2, lae2
Pterostichus strenuus: gmk1, lae1

Pterostichus diligens: ank1, gmk1, gmk2, gmk5, lae1, lae2
Pterostichus vernalis: gmk2, lae2
Pterostichus nigrita: ank3, gmk2, lae2, nam4
Pterostichus rhaeticus: gom1, lae2
Pterostichus anthracinus: lon1
Pterostichus minor: gmk2, lae1, lae2
Pterostichus oblongopunctatus: lim2
Laemostenus terricola: lon3
Agonum sexpunctatum: gmk1, gmk2
Agonum marginatum: gmk1
Agonum viduum: gmk1, lae2
Agonum fuliginosum: lae2
Agonum thoreyi: spa
Oxypselaphus obscurus: gmk1, gom1, lae1
Amara plebeja: gmk2, gmk5
Amara similata: ank3
Amara ovata: gmk1, naa
Amara communis: gmk2
Amara familiaris: gmk2
Oodes helopioides: ank3, gmk3, gmk5, lae1, lae2
Badister dilatatus: lae2
Odacantha melanura: ank1, gmk3, gmk5, nam1
Demetrias monostigma: ank1, gmk3, gmk4
Demetrias imperialis: gmk2
Dromius quadrimaculatus: gmk1, lim2, lon1, nbh1
Paradromius longiceps: gmk1
Een minder algemene moerasbewoner.
Paradromius linearis: gmk1, lae2, nbh1
Calodromius spilotus: lim2
Syntomus foveatus: hup1, lim1, lim2
Syntomus truncatellus: ank3, hup1

HYDROPHILIDAE – spinnende waterkevers

Helophorus nubilus: gmk5
Helophorus grandis: gmk2, gmk5
Helophorus aequalis: gmk1, gmk2, gmk3, gom1, lae2, nam1
Helophorus brevipalpis: gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, gom1, lae2
Helophorus obscurus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5, lae2
Helophorus minutus: gmk1, gmk2, gmk3, gom1, lae2
Hydrochus angustatus: gom1, lae2
Spercheus emarginatus: gmk5, lae2
Coelostoma orbiculare: ank2, gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae1, lae2, lon1, spa
Sphaeridium bipustulatum: gom1, lae2, lim1, lim2
Sphaeridium scarabaeoides: lae2, lim2
Sphaeridium lunatum: gom1, lae2, lim1, lim2, spa
Cercyon ustulatus: gmk3, gmk5, lae1, lae2
Cercyon impressus: lae2
Cercyon haemorrhoidalis: lae2, spa
Cercyon melanocephalus: lae2, spa
Cercyon marinus: lae2
Cercyon lateralis: gmk2, gmk3, gmk4, lae2, lim1, lim2, spa
Cercyon unipunctatus: spa
Cercyon pygmaeus: lae2, lim2, spa
Cercyon convexiusculus: gmk5
Cercyon sternalis: gmk5, lon1
Cercyon analis: gmk3, lae1, lae2, lon1
Cercyon castaneipennis: lae2, lim2, spa
Een van de paratypen van deze mestbewonende invasieve soort, zeer recente

beschreven door Vorst (2009), werd in 2004 verzameld in het Amsterdamse Bos (NH). Dit is inmiddels een van de algemeenste mest-bewonende *Cercyon*-soorten.

Megasternum concinnum: gmk3, lae1, lim2
Cryptopleurum minutum: gmk2, gmk3, lae2, lim1, lim2, spa
Hydrobius fuscipes: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5
Anacaena globulus: ank2, gmk1, gmk3, gmk5
Anacaena limbata: ank2, gmk1, gmk2, gmk3, gmk5, gom1, lae2, nam1, spa
Anacaena lutescens: gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae2, nam1
Laccobius bipunctatus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5
Laccobius minutus: gmk1, gom1
Helochares lividus: gmk1, gmk2
Helochares obscurus: gmk1, gmk3, lae2, nam1
Helochares punctatus: gmk5, gom1, lae2
Enochrus ochropterus: gmk5, gom1
Enochrus testaceus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5, lae2, nam1
Enochrus affinis: gom1, lae2
Enochrus coarctatus: gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae2, nam1, spa
Cymbiodyta marginellus: gmk1, gmk5, lae2
Chaetarthria seminulum: lae1
Chaetarthria simillima: gom1
Hydrophilus piceus: gmk1, gmk3, lae2, nam1

HISTERIDAE – spiegelkevers

Saprinus semistriatus: ank3
Kissister minimus: gmk1
Paromalus flavicornis: lon1, spa
Paromalus parallelepipedus: lim1, lon1, spa
Onthophilus striatus: spa
Margarinotus ventralis: lae2, lim1, lim2, spa
Hister unicolor: gmk3, lae2, lim2, spa

HYDRAENIDAE – waterkruipers

Hydraena palustris: gmk5
Hydraena testacea: gmk1
Ochthebius minimus: gmk2
Limnebius crinifer: gmk3
Limnebius aluta: lae2

PTILIIDAE – veervleugelkevers

Ptenidium pusillum: gmk2, lae1, lae2, lim2
Ptenidium nitidum: gmk4, lae2, lim2
^{NH}*Oligella foveolata*: lae2 (OV)
 Een zeldzame bewoner van hooihopen e.d.
^{NH}*Ptiliola kunzei*: spa (OV) (OV2009)
Nephanes titan: spa
Acrotrichis grandicollis: spa
^{NH}*Acrotrichis sanctaehelenae*: spa (OV)
 Invasieve soort die sinds 2001 uit ons land bekend is (Vorst 2007).
Acrotrichis montandonii: gmk2, lae1
Acrotrichis dispar: spa
^{NH}*Acrotrichis nana*: spa (OV) (OV2010)
 Een zeldzame soort, die tot voor kort niet werd onderscheiden van *A. dispar* (Vorst & Sörenson 2005).
Acrotrichis cognata: lae2
Acrotrichis atomaria: lae2

Acrotrichis sitkaensis: gmk3, gmk5, lae1
Acrotrichis fascicularis: lae1, lae2

LEIODIDAE – truffelkevers

Nargus anisotomoides: lae1, lim1
Leiodes ciliaris: gmk4
 Een exemplaar van deze zeldzame soort werd op licht verzameld. Vrijwel alle bekende vindplaatsen liggen in de duinen.
Anisotoma humeralis: bee1, lon1
Agathidium varians: lon1
^{NH}*Agathidium confusum*: spa (OV)
 Een van de zeldzamere soorten *Agathidium*. Hier in aantal op de liggende stam van een dode beuk.
Agathidium atrum: lae1

SCYDMAENIDAE – valse knotskevers

Cephennium thoracicum: spa
Neuraphes elongatulus: gmk4
Stenichnus scutellaris: lon1
Euconnus rutilipennis: ank3, lae2
Scydmaenus tarsatus: gmk2, gmk3, lae1, lae2

SILPHIDAE – aaskevers

^{NH66}*Aclypea opaca*: naa (TH)
Silpha carinata: ijz, lon1, lon3, nbh1
 Opvallende soort, die vrijwel beperkt is tot de hogere zandgronden van het Gooi, Utrechtse Heuvelrug en Veluwe.
Silpha tristis: gmk5
Phosphuga atrata: lon1, lon3

STAPHYLINIDAE – kortschildkevers

Scaphidium quadrimaculatum: lon1
Scaphisoma agaricinum: lim1, lim2
Phloeocharis subtilissima: spa
Metopsia clypeata: gmk5
Megarathrus prosseni: spa
Megarathrus denticollis: lae2
^{NH66}*Proteinus laevigatus*: gmk4 (OV)
^{NH66}*Micropeplus fulvus*: lae1 (OV) (OV1985)
Eusphalerum torquatum: gmk5
Phyllodrepa ioptera: gmk4
Phloeonomus punctipennis: lon1
Anthobium unicolor: lim2
Olophrum piceum: lim1
Lesteva sicula heeri: gmk3, gmk5
Carpelimus cf rivularis: (gmk2)
Carpelimus obesus: gmk2
^{NH66}*Carpelimus impressus*: gmk2 (OV) (OV2010)
Carpelimus corticinus: gmk3
Thinodromus arcuatus: gmk1, gmk2, gmk5
Oxytelus sculptus: gmk2
Oxytelus laqueatus: gmk4, lae2, lim2, spa
Anotylus rugosus: gmk4
Anotylus sculpturatus: lim2, spa
Anotylus tetracaratus: gmk2, lae2, lim1, lim2, spa
Platystethus arenarius: lae2, lim1, lim2
Bledius opacus: gmk4
Stenus comma: gmk1
Stenus junio: gmk5, lae1
Stenus clavicornis: gmk2, (lae1), lim2
Stenus bimaculatus: gmk5

Stenus boops: gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae2
Stenus incrassatus: gmk1, gom1, lae2
^{NH66}*Stenus formicetorum*: (gmk1), lae2 (OV)
Stenus latifrons: gmk1, gmk5, gom1, lae2, spa
Stenus fulvicornis: lae2
Stenus tarsalis: lae2
Stenus solutus: gmk3
Stenus cicindeloides: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5, gom1, lae2, nam1, spa
Stenus binotatus: gmk1, gmk5, lae2, nam1
Stenus flavipes: lae2
Stenus nitidiusculus: gmk1, gmk5
Stenus impressus: lae1
Euaesthetus laeviusculus: gmk5
Paederus riparius: ank1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5
Rugilus orbiculatus: gmk3
Rugilus erichsonii: gmk2, gom1, lae1
Lithocharis nigriceps: gmk2, lae2
Tetartopeus terminatus: lae2
Lathrobium brunnipes: lae2
Leptacinus intermedius: lae1, lae2
Gyrophypnus punctulatus: lae2, lim2, spa
Gyrophypnus fracticornis: gmk2, gmk3, lae2
Gyrophypnus angustatus: lae1, lim2
Xantholinus linearis: hup1
Xantholinus longiventris: gmk2, gmk5
Erichsonius cinerascens: lae2
Philonthus nigrita: lae2
Philonthus albipes: gmk3
Philonthus alpinus: lim1
Philonthus tenuicornis: gmk3
Philonthus decorus: gmk2
Philonthus nitidicollis: lae2
 Een minder algemene soort, hier aan de oever van een plasje.
Philonthus varians: lae2, lim1, lim2, spa
Philonthus splendens: lae2, spa
Philonthus quisquiliarius: gmk2, lae2
Philonthus discoideus: spa
Bisnius fimetarius: gmk3, lae1, spa
Gabrius splendidulus: spa
Gabrius piliger: gmk2
Gabrius breviventer: gmk2
Gabrius appendiculatus: gmk1
Ontholestes murinus: lim2
Ocypus brunnipes: lon1
^{NH66}*Quedius brevis*: lim2
 Een bewoner van mieren nesten. Hier verzameld bij de nestingang van *Lasius fuliginosus*.
Quedius cruentus: lae1
Quedius cinctus: lae1
Quedius molochinus: lae1
Quedius maurorufus: lae2
^{NH66}*Quedius scintillans*: lae1
 Een zeldzame soort, met relatief weinig recente vindplaatsen.
Quedius semiobscurus: lae2
Quedius nitipennis: gmk1
Quedius boopoides: lae1
Lordithon lunulatus: spa
Sepedophilus testaceus: gmk1
Sepedophilus immaculatus: lae1, spa
Tachyporus nitidulus: gmk1, lae1
Tachyporus obtusus: gmk1

Tachyporus solutus: lae2
Tachyporus hypnorum: gmk1
Tachyporus transversalis: lae2
Tachinus lignorum: spa
Tachinus proximus: spa
Tachinus rufipes: gmk1
Myllaena intermedia: lae2
^{NH66}*Oligota granaria*: spa (OV)
 Bij de bewerking van museummateriaal voor de kevercatalogus (Vorst et al. 2010) kon voor deze kortschild geen bewijsexemplaar gevonden worden voor de provincie Noord-Holland. De soort wordt wel genoemd in Brakman (1966).
^{NH}*Oligota parva*: lae1, lae2 (OV)
Oligota pusillima: lae2
Oligota pumilio: lae2
^{NH}*Holobus apicatus*: spa (OV)
Encephalus complicans: spa
 Een minder algemene soort.
Gyrophaena manca: lon1
Agaricochara latissima: lon1
Leptusa pulchella: lon1
Leptusa fumida: spa
Bolitochara obliqua: gom1, lon1, spa
^{NH}*Bolitochara bella*: lon1 (OV)
Autalia rivularis: lae2, lim2, spa
Falagria sulcatula: gmk5, lae2
Tachyusa coarctata: gmk1
Thinonoma atra: gmk2
Gnypeta rubrior: gmk2
Amischa analis: gom1, lae2
Amischa decipiens: gmk4
Lyprocorrhe anceps: lim2
Geostiba circellaris: lae1
Dinaraea aequata: spa
Dadobia immersa: spa
 Een zeldzame bewoner van dood hout, hier onder de schors van een dode beuk.
Plataraea brunnea: spa
Atheta amicula: lae1
Atheta nigra: lae1, lae2
Atheta canescens: lae2
Atheta sordidula: lae2, lim2, spa
Atheta celata: lae2
Atheta coriaria: lae1
Atheta macrocera: lim1, lim2
Atheta laevana: lim2, spa
Atheta nigripes: lae2, lim1, lim2, spa
Atheta atramentaria: lim1, lim2, spa
Atheta longicornis: lae1, lae2, lim2, spa
^{NH66}*Acrotona exigua*: gom1 (OV)
 Een typische bewoner van heischrale graslanden e.d.
^{NH}*Acrotona pseudotenera*: lae1 (OV)
Acrotona aterrima: lae1, lae2, lim1, lim2, spa
Acrotona fungi: gmk4, gmk5, lae1
Acrotona orphana: lae1
Pachnida nigella: gmk5
Trichiusa immigrata: gmk2, lae2
Drusilla canaliculata: lim2
Zyras funestus: lim4
Parocyusa longitarsis: gmk4
^{NH66}*Ocyusa picina*: gmk5 (JC)
 Bij de bewerking van museummateriaal voor de kevercatalogus (Vorst et al. 2010) kon voor

deze kortschild geen bewijsexemplaar gevonden worden voor de provincie Noord-Holland. De soort wordt wel genoemd in Brakman (1966).
Ocyusa maura: gmk5
Oxypoda opaca: lae1, spa
Oxypoda vittata: lim4, lim2
 Deze soort is vaak te vinden in de nabijheid van mieren. Op beide locaties nabij de nestingang van *Lasius fuliginosus*.
Oxypoda haemorrhoea: lae1
Thiasophila angulata: lim1, lim2, spa
Tinotus morion: lim1, lim2, spa
Aleochara lanuginosa: lim1, lim2, spa
Aleochara bipustulata: lim1
^{NH}*Bibloporus bicolor*: spa (RJ)
Bibloporus minutus: spa
^{NH}*Euplectus punctatus*: spa (OV)
Bythinus macropalpus: lon1
Brachygluta fossulata: lae1

GEOTRUPIDAE – mesttorren
Typhaeus typhoeus: lim2

SCARABAEIDAE – bladsprietkevers
Onthophagus nuchicornis: lim2
 Een mestkever met een voorkeur voor terreinen met kaal zand. Hier op een zandverstuiving.
Onthophagus similis: gom1, lae2, lim1, lim2, spa
Onthophagus coenobita: lae2, spa
Oxyomus sylvestris: lae2
Aphodius fossor: gmk1, gom1, lae2, lim1, lim2, spa
Aphodius haemorrhoidalis: gom1, lae2, lim1, lim2
Aphodius depressus: gom1, lae2, lim2, spa
Aphodius pusillus: lae2, lim1, lim2
Aphodius coenosus: lim1, lim2
Aphodius sticticus: spa
 Een minder algemene soort, voornamelijk bekend van het kustgebied.
Aphodius fimetarius: lim2
Aphodius ater: gmk3, gom1, lae2, lim1, lim2, spa
Aphodius ictericus: lim2
Aphodius rufus: gom1, lim2, spa
Aphodius granarius: lim2
Melolontha melolontha: gmk1, gmk3, gmk4, lim2, lon3, spa
Phyllopertha horticola: ank1, blh, gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, ijz, lim2, lon1, nbh1, spa
Protaetia metallica: blh, lim2, spa
 Op de Limitische heide werden meerdere exemplaren vliegend nabij een grote nestkoepe van bosmieren (*Formica* sp.) waargenomen.

CLAMBIDAE – oprolkogeltjes
Clambus pubescens: lae2
Clambus punctulum: lae1
^{NH}*Clambus simsoni*: lae1 (OV)
 Een Australische immigrant die, na de ontdekking in Nederland (Cuppen & Vorst 2001), tegenwoordig veelvuldig in grashopen kan

worden aangetroffen. Hier in aantal in een hoop maaisel in het bos.

SCIRTIDAE – moerasweeckschilden
Microcara testacea: ank3, lae1, lae2, naa
Cyphon coarctatus: ank3, gmk1, gmk2, lae2, naa
^{NH66}*Cyphon variabilis*: lae2 (OV)
Cyphon laevipennis: ank3, gmk1, gmk2, gmk4, lae2, lon1, spa
Cyphon pubescens: lae2
Cyphon padi: gmk4, gmk5, lae2
Cyphon hilaris: lae2
Scirtes hemisphaericus: ank1, ank2, ank3, lae2, nam4

BUPRESTIDAE – prachtkevers
Agrilus laticornis: naa

DRYOPIDAE – ruighaarkevers
Dryops ernesti: gom1
Dryops luridus: gmk1, gmk3, gmk5, gom1, lae2, nam1, spa

HETEROGERIDAE – oevergraafkevers
Heterocerus fenestratus: gmk2
Heterocerus fuscus: gmk1

EUCNEMIDAE – schijnknijptorren
Melasis buprestoides: lon1
^{NH}*Microrhagus lepidus*: gmk4 (TH)
 Deze van slechts enkele vindplaatsen bekende kever werd geslept langs de bosrand nabij de Wolfskamer. Wordt recent vaker waargenomen.

THROSCIDAE – dwergknijptorren
Trixagus dermestoides: ank1, bee1, gmk1, gmk3, gmk4, gom1, lae1, lae2, lim1, lim2, lon1, naa, nam4, spa
^{NH66}*Trixagus carinifrons*: lim2 (BD)
^{NH66}*Trixagus obtusus*: gmk4 (OV)

ELATERIDAE – knijptorren
^{NH66}*Ampedus balteatus*: gmk2, lim2, spa (RJ, OV)
Ampedus sanguineus: lim1, lim2, lim4, nbh1, spa
Ampedus pomorum: gmk3, lae2
^{NH66}*Ampedus nigroflavus*: lim1, lim4 (JC, TH)
 Op de Limitische Heide werd deze weinig waargenomen knijptor door meerdere deelnemers geklopt van *Pinus sylvestris*.
Ampedus elongatulus: spa
Sericus brunneus: lim1
Dalopius marginatus: ank3, gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, lae2, lim2, lim4, lon1, naa, nam4, spa
^{NH}*Agriotes pallidulus*: ank1 (TH)
Agriotes lineatus: ank1, gmk2, lae2
Agriotes obscurus: gmk1, gmk2, nam4
Ectinus aterrimus: gmk2, gmk3, lae2, lon3
Melanotus villosus: ank3, gmk2, gmk3, gmk4, lae2, lon1, lon2, spa
Melanotus punctolineatus: gmk2, lae2
 Beide waarnemingen van deze vrij zeldzame



11. De spitshalskever *Silvanus bidentatus* werd verzameld met een 'Autokescher', een nog weinig gebruikte techniek in Nederland. Foto: Theodoor Heijerman

11. *Silvanus bidentatus* was collected by car netting, a sampling method hardly used in The Netherlands.

soort werden gedaan langs de oevers van een poel. De soort is vooral bekend uit de duinen.
Agrypnus murinus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, lim2, naa
Actenicerus sjaelandicus: lae2, nam4
Prosternon tessellatum: gmk1, gmk2, gmk4, gmk5, lim1, lim2, nbh1
Denticollis linearis: ank1, ank3, gmk3, gmk4, lon1, nam4
Cidnopus aeruginosus: lim1, lim2
Limonius minutus: gmk1, gmk3, gmk4, gmk5, lae1, naa
Hemicrepidius niger: ank2, ank3, gmk2, lae2, naa
Athous haemorrhoidalis: ank1, ank3, gmk1, gmk2, gmk3, lae2, lim1, lim2, naa, nbh1
Athous subfuscus: ank3, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae2, lim2, lon1, lon3, nam4, spa
Dicronychus cinereus: ank3, gmk2, gmk4, gmk5, lae2, naa

CANTHARIDAE – soldaatjes

Cantharis fusca: ank3, gmk2, gmk3, gmk5, lae2, lim2
Cantharis pellucida: ank3, gmk1, gmk2, lae2, lon3, spa
Cantharis obscura: gmk2, gmk3, lim2, spa
^{NH}*Cantharis paradoxa*: lon3 (JC)
 Van Wielink (1998) meldde deze sterk op *Cantharis obscura* lijkende soort voor het eerst uit Nederland. Een mannetje werd verzameld op de parkeerplaats bij de accommodatie. Inmiddels is de soort uit meerdere provincies bekend.

Cantharis lateralis: gmk1, gmk2, naa
Cantharis nigricans: gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae2
Cantharis decipiens: gmk1, gmk4, gmk5
Cantharis livida: ank3, gmk5
Cantharis rufa: gmk2, gmk5, lae2
Cantharis cryptica: ank3
Cantharis pallida: gmk5, lae2, naa
Cantharis figurata: ank3, gmk2, lae2
Rhagonycha fulva: gmk1
Rhagonycha testacea: ank3, lae1
Rhagonycha nigriventris: gmk2, lae2
Rhagonycha lignosa: gmk1, lim1, lim2, lon1, spa
Silis ruficollis: nam4
Malthinus flaveolus: gmk5

DERMESTIDAE – spektorren

Megatoma undata: hbh2

ANOBIIDAE – klopkevers

^{NH66}*Ptinus rufipes*: spa (OV)
Ptinus dubius: lim1
Hedobia imperialis: lon1, naa
^{NH}*Dryophilus pusillus*: spa (FN)
Ochina ptinoides: gmk4, lon1, naa
Xestobium rufovillosum: gmk1
Ptilinus pectinicornis: bee1, lon1, lon3
Dorcatoma minor: spa

TROGOSSITIDAE – schorsknaagkevers

^{NH}*Nemozoma elongatum*: lim1, lim4, nbh1 (TH)

Recent is het aantal vindplaatsen van deze soort sterk toegenomen.

CLERIDAE – mierkevers

Thanasimus formicarius: lim2, lim4

DASYTIDAE – bloemweeckschilden

Dasytes caeruleus: gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae2, lim2, nbh1
Dasytes plumbeus: ank1, gmk1, gmk2, lae1, lae2, nam4, spa
Dasytes aeratus: ank1, gmk4, gmk5, lae2, lon1, naa, spa
Dolichosoma lineare: gmk5, gom1, nbh1
Malachius aeneus: gmk2
Malachius bipustulatus: ank3, gmk4, lae2, lon2
Cordylepherus viridis: gmk2
Cerapheles terminatus: ank1, gmk1, gmk2, naa, nam4, spa

SPHINDIDAE – slijmzwamkevers

Sphindus dubius: lon1
 Een zeldzame zwambewoner.
Aspidiphorus orbiculatus: bee1, spa

KATERETIDAE – bastaardglanskevers

Kateretes pedicularius: gmk2, gmk5, lae2
Kateretes rufilabris: ank1, ank3, gmk5, lae1, lae2
Brachypterus urticae: ank1, gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae2, lon3, naa, spa
Brachypterus glaber: gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae2

NITIDULIDAE – glanskevers

- Pria dulcamarae*: gmk2
Meligethes flavimanus: gmk5
^{NH66}*Meligethes coracinus*: lae2 (OV)
Meligethes aeneus: gmk1, naa
^{NH66}*Meligethes viridescens*: gmk3, gmk4, gmk5, lae2, lim2, nbh1 (JC, BD, TH, FN, OV)
^{NH66}*Meligethes difficilis*: lon1 (OV)
^{NH66}*Meligethes ochropus*: lae2 (FN)
Meligethes morosus: lon1
Epuraea pallescens: lae2
Epuraea marseuli: lim1
Epuraea distincta: ank1
Epuraea biguttata: gmk3
Epuraea aestiva: gmk1, gmk3, gmk4, gmk5
^{NH66}*Amphotis marginata*: gmk5
Cychramus luteus: gmk3
^{NH}*Cryptarcha strigata*: lon1 (TH)
 Een minder algemene bewoner van lekkend boomsap.
^{NH66}*Pityophagus ferrugineus*: lim1 (TH)

MONOTOMIDAE – kerkhofkevers

- ^{NH66}*Monotoma spinicollis*: lae1 (OV)
Monotoma quadricollis: lae1, lae2
^{NH}*Monotoma testacea*: lae2 (OV)
Monotoma longicollis: lae2
^{NH66}*Rhizophagus depressus*: lim1, lim4 (TH)
Rhizophagus ferrugineus: lim1, lon1
Rhizophagus dispar: lim1, lim2, spa
Rhizophagus bipustulatus: bee1, lon1, spa

SILVANIDAE – spitshalskevers

- Ahasverus advena*: lae1
^{NH}*Silvanus bidentatus*: lon1 (TH)
 Op een bospad werd tijdens het rijden met de auto toekescher een exemplaar verzameld (figuur 11).
^{NH}*Silvanoprus fagi*: lon1 (TH)
Psammoecus bipunctatus: gmk2, gmk5
Uleiota planata: bee1, lon1, spa

LAEMOPHLOEIDAE – dwergschorskevers

- ^{NH}*Cryptolestes spartii*: lim2, nbh1 (BD, FN, OV)
^{NH}*Leptophloeus alternans*: lim4, nbh1 (TH)

PHALACRIDAE – glanzende bloemkevers

- Olibrus aeneus*: gmk1
Olibrus millefolii: nbh1
Olibrus affinis: lim2, lon1
Olibrus cf liquidus: (nbh1)
Stilbus testaceus: lae1

CRYPTOPHAGIDAE – harige schimmelkevers

- Telmatophilus caricis*: ank1, ank3
Telmatophilus brevicollis: lae2
Telmatophilus typhae: ank3, lae2
Cryptophagus dentatus: lon1
^{NH}*Cryptophagus puncticollis*: lae1 (OV)
^{NH}*Cryptophagus dorsalis*: gmk4 (OV)
 Een naaldhoutbewoner, sinds enige tijd uit ons land bekend (Vorst & Johnson 2008). Inmiddels algemeen.

- ^{NH}*Cryptophagus reflexus*: lae1, lim4 (PB)
Cryptophagus punctipennis: lae1
Cryptophagus setulosus: gmk3
Micrambe woodroffeii: lim2
Antherophagus pallens L. nec auct.: lae2
Antherophagus similis (= *A. pallens* auct.): lae2, spa
Atomaria fuscata: gmk2, gmk3, gmk4, lon1
Atomaria lewisi: gmk2, gmk3, gmk4, lae2
Atomaria basalis: gmk3, gmk5
Atomaria rubella: lim2
Atomaria apicalis: lae2
Atomaria testacea: gmk3, lae1, lae2
^{NH66}*Ootypus globosus*: lim2 (OV)
Ephistemus globulus: gmk2, gmk3, lae2

EROTYLIDAE – prachtzwamkevers

- ^{NH}*Cryptophilus integer*: lae1, spa (OV) (OV2007, 2009)
^{NH66}*Tritoma bipustulata*: lim3, lon1 (PB, OV)

BYTURIDAE – frambozenkevers

- Byturus tomentosus*: ank1, gmk3, gmk4, gmk5, lae2
Byturus ochraceus: gmk4, lae2, lon1

CERYLONIDAE – dwerghoutkevers

- Cerylon histeroides*: lae2, lim2, lon1, spa
Cerylon ferrugineum: bee1, lon1, spa

COCCINELLIDAE – lieveheersbeestjes

- Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*: gmk5
Coccidula scutellata: ank3, gmk4, lae2
Coccidula rufa: ank3, gmk1, gmk2, gmk4, gmk5, gom1, lae2, nam4, spa
Rhizophagus chrysolomoides: gmk4, lim2, lon3, nbh1
Scymnus auritus: ank3, gmk2
Scymnus suturalis: lim1, lim2
Chilocorus renipustulatus: ank3
Exochomus quadripustulatus: ank1, lim1, lon3
Exochomus nigromaculatus: nbh1
Anisosticta novemdecimpunctata: ank1, ank3, gmk1, gmk3, gmk5
Tytthaspis sedecimpunctata: gmk1, gmk2, gmk5, nbh1
Adalia decempunctata: ank1, lim1, naa, nbh1
Adalia bipunctata: spa
Coccinella septempunctata: ank3, gmk1, gmk2, gmk4, lae2, lim1, lim2, naa, nam4, nbh1
^{NH66}*Coccinella magnifica*: lim2
Harmonia quadripunctata: gmk1, lim2
Harmonia axyridis: ank1, ank2, ank3, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae2, lim1, lim2, naa, nam4, nbh1
Calvia decempunctata: nam4
Propylea quatuordecimpunctata: gmk4, lae2, naa, nam4
Myzia oblongoguttata: lim1, lim2
Halyzia sedecimguttata: ank3, nam4, spa
Psyllobora vigintiduopunctata: gmk5, ijz, lae2, lim2, lon1, nam4

CORYLOPHIDAE – molmkogeltjes

- Sericoderus lateralis*: lae1, lae2
Corylophus cassidoides: gmk4, gmk5, lae1
Orthoperus corticalis: lon1
^{NH66}*Orthoperus nigrescens*: gmk4 (OV) (OV2008)

LATRIDIIDAE – schimmelkevers

- Latridius porcatus*: lae1
Enicmus rugosus: spa
Enicmus histrio: nbh1
Cartodere bifasciata: lae1
Cartodere nodifer: ank1, gmk3, lae1, spa
Stephostethus lardarius: gmk4
Corticaria impressa: gmk3
Corticaria gibbosa: gmk4, gmk5, lim1, lim2, lon1, nbh1

MYCETOPHAGIDAE – boomzwamkevers

- ^{NH66}*Litargus connexus*: ank3, lim2, lon1 (TH, RJ)
Mycetophagus quadripustulatus: spa

CIIDAE – houtzwamkevers

- Octotemnus glabriculus*: lon1
Cis castaneus Herbst (= *C. nitidus*): lim2, lon1, spa
Cis micans: lon1
Cis villosulus: lim2
Cis boleti: lon1, spa
Cis fusciclavis (= *C. castaneus* Mellié): lon1
Ennearthron cornutum: lim2, spa

MELANDRYIDAE – zwamspartelkevers

- ^{NH66}*Abdera triguttata*: lim2 (FN)
Melandrya caraboides: ank1, gmk2, gmk4, lon1, lon3, spa

MORDELLIDAE – spartelkevers

- ^{NH66}*Mordella holomelaena*: spa (FN)
Mordellochroa abdominalis: gmk2, lae2, lon1

TENEBRIONIDAE – zwartlijven

- Lagria atripes*: gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, lim1, lim2, lim4, lon1, lon3
Melanimon tibiale: lim1, lim2
¹*Bolitophagus reticulatus*: spa
 Deze bewoner van de boomzwam *Fomes fomentarius* is recent voor het eerst door Moraal et al. (2007) uit Nederland gemeld, onder andere uit Haarlem en 's-Graveland in de provincie Noord-Holland.
Diaperis boleti: lim2, lon1, nam4
Scaphidema metallicum: bee1
Corticeus unicolor: bee1, lon1, spa
Nalassus laevioctostriatus: gmk3, lim2, lim4, nbh1, spa

OEDEMERIDAE – schijnbokterren

- Ischnomera cyanea*: lon1, nbh1
Oedemera croceicollis: ank1, ank3, gmk1, gmk2, gmk5, lae1, nam4
 Een vrij zeldzame bewoner van laagveen-gebieden, die hier ook aan de rand van riet-

velden langs de Gooimeerkust werd gezien.
Oedemera lurida: gmk1, gmk2, gmk3, gmk5,
lae2, nbh1

PYROCHROIDAE – vuurkevers

Pyrochroa coccinea: bee1, ijz, lae2, lim2, spa
Pyrochroa serraticornis: gmk2, gmk3

SALPINGIDAE – platsnuitkevers

Sphaeriestes castaneus: nbh1
Salpingus planirostris: lon1, naa, nbh1

ANTHICIDAE – snoerhalskevers

Notoxus monoceros: gmk1, gmk2, gmk4, lon1
Stricticollis tobias: gmk4
Een zeldzame soort. Hier van broeiende hopen
verhakseld snoeihout.

SCRAPTIIDAE – bloemspartelkevers

Anaspis fasciata: gmk3, gmk5, lon1, naa
Anaspis lurida: gmk5
Anaspis frontalis: gmk1, gmk3, gmk4, gmk5,
lae1, lae2, nam4
Anaspis maculata: gmk3, gmk4, gmk5, lae2,
lim2, lon1, naa, nbh1
Anaspis regimbarti: gmk3, gmk5, lon3, naa
^{NH66}*Anaspis garneysi*: gmk3, lae2 (JC, OV)
Een zeldzame soort die langs de Gooimeer-
kust werd geklopt van een bloeiende *Rhamnus*
catharticus (wegedoorn).
Anaspis rufilabris: lae2
Anaspis flava: gmk2, gmk3, gmk4, lim2

CERAMBYCIDAE – boktorren

^{NH66}*Asemum striatum*: cra, hbh3 (AT)
Tetropium castaneum: cra
Rhagium bifasciatum: bik
Rhagium inquisitor: cra, lim2, lim4, lon1
Grammoptera ruficornis: bee2, cra, gmk1,
gmk2, gmk3, gmk5, lae2, lim2, lon1, lon3,
nam4
Stenurella melanura: cra, gmk4
Obrium brunneum: lim1
^{NH66}*Molorchus minor*: nbh1 (TH)
^{NH}*Callidium aeneum*: lon1 (TH)
Na de eerste ontdekking in het Mastbos bij
Breda is deze zeer zeldzame boktor nu bekend
uit vijf provincies (Teunissen 2009). Hier werd
de soort verzameld langs een bosrand.
^{NH66}*Poecilium alni*: hbh3, lim1, lim4, lon2
(AT)
Clytus arietis: ank2, bee1, cra, gmk3, gmk5,
hbh3, ijz, lae2, lim2, lim3, lim4, lon2, nam4,
nbh1, spa
Pogonocherus hispidus: bee1, gmk3, hbh3,
lon1, lon2
Leiopus nebulosus s.l.: ank1, bik, gmk2, hbh3,
lim2, lim3, lim4, lon2, naa, nam4, nbh1
Het eventuele voorkomen van de onlangs
beschreven *Leiopus linnei* Wallin, Nylander
& Kvamme (Wallin et al. 2009) is buiten be-
schouwing gelaten.
Agapanthia villosviridescens: bee2, gmk2,
nam4
Tetrops praeustus: ank3, gmk2, lae2, lim3,
lon2, lon3, nbh2

MEGALOPODIDAE – halstand-
haantjes

Zeugophora subspinosa: lae2

CHRYSOMELIDAE – haantjes

Bruchidius varius: gmk2, lae2
Bruchidius villosus: lae2, lim2, nbh1
Donacia clavipes: ank1, ank2, ank3, gmk1,
gmk2, gmk3, gom1, lae2, nam1
Donacia semicuprea: ank2, ank3, gmk1,
gmk2, gmk3, gmk5, lae2, nam1
Donacia marginata: ank3, gmk1, gmk2,
gmk3, lae2, nam1, nam4
Donacia thalassina: gom1, lae2, spa
Donacia vulgaris: gmk1, gmk2, lae2, nam4
Donacia simplex: lae2
Plateumaris sericea: ank2, ank3, lae2
Plateumaris bracata: gmk1, gmk2
Plateumaris affinis: nam4
Oulema septentrionis: ank1, ank3, lae2, naa,
nam4
Oulema obscura: ank3
Cryptocephalus moraei: gmk4
Cryptocephalus ocellatus: ank1, gmk3, gmk4,
lon1
Chrysolina graminis: gmk1, gmk2
Chrysolina fastuosa: gmk2, nam4
Chrysolina polita: gmk1, gmk3
Chrysolina varians: gmk2
Gastrophysa polygoni: lae2, naa
Gastrophysa viridula: ank2, ank3, gmk1,
gmk2, gmk3, gmk5, naa
Phaedon cochleariae: gmk1, gmk2, lae2, naa
Prasocuris phellandrii: gmk5
Chrysomela populi: gmk4
Gonioctena olivacea: gmk5, lim2, nbh1
Phratora laticollis: lae2
Galerucella nymphaeae: ank1, ank2, ank3,
lae2, nam4
Galerucella grisescens: gmk2
Galerucella calmariensis: gmk1
Galerucella pusilla: ank1, gmk1, gmk2
Galeruca tanacetii: nbh1
Lochmaea suturalis: gom1, lim2
Agelastica alni: ank2
Phyllotreta undulata: gmk1
^{NH}*Phyllotreta ochripes*: lon1 (OV)
Phyllotreta exclamationis: gmk3
Aphthona nonstriata: gmk1, gmk2, lae1, lae2,
nbh1
Longitarsus pratensis: lae2
Altica cf. lythri: gmk5
Altica oleracea: spa
Lythraria salicariae: lae1
Neocrepidodera transversa: lae2, nam4
Neocrepidodera ferruginea: gmk4
Crepidodera fulvicornis: ank3, gmk2
Crepidodera aurata: ank1, ank3, gmk1, gmk2,
lae1, lae2
Epitrix pubescens: gmk1
Mantura chrysanthemii: nbh1
^{NH}*Chaetocnema aerosa*: lae2 (OV)
Chaetocnema arida: lae2
Chaetocnema hortensis: gmk1
Psylliodes affinis: gmk1, gmk2
Psylliodes napi: lae2

Psylliodes dulcamarae: gmk2
^{NH66}*Hispa atra*: gmk4 (OV)
Cassida flaveola: gmk5, lae2
Cassida rubiginosa: ank3, gmk1, gmk2, lae2
^{NH}*Cassida stigmatica*: gmk1, gmk2 (TH)
Cassida sanguinolenta: nbh1

NEMONYCHIDAE – bastaardsnuit-
kevers

^{NH66}*Cimberis attelaboides*: lim1 (TH)

ANTHRIBIDAE – boksnuutkevers

^{NH66}*Anthribus nebulosus*: gmk4 (TH)

ATTELABIDAE – bladrolkevers

^{NH66}*Temnocerus nanus*: nbh1 (TH) (OV2008)
^{NH66}*Temnocerus longiceps*: ank3 (TH)
Neocoenorrhinus aeneovirens: nam4
Neocoenorrhinus pauxillus: nam4
Involvulus cupreus: ank3, nam4
Deporaus betulae: ank3, gmk2, lim2, nam4
Attelabus nitens: gmk4

BRENTIDAE – spitsmuisjes

Ceratapion onopordi: ank3, gmk2
Aspidapion radiolus: lon1
Melanapion minimum: ank1, ank3, lae2,
nam4
Exapion fuscirostre: gmk5, lim2, nbh1
Protapion fulvipes: lae2, nam4
Protapion nigrirtarse: nbh1
Protapion apricans: gmk2
Protapion assimile: gmk2
Protapion dissimile: gmk4
Perapion violaceum: gmk1, lae2, nam4
Perapion hydrolapathi: ank3, gmk2, lae2, naa
Perapion marchicum: gmk2, gmk4, nbh1
Perapion curtirostre: ank1, gmk2, gmk5, lae2,
lim2
Apion frumentarium: ank1, gmk1, lae2
Apion haematodes: gmk2, lon1, nbh1
Apion cruentatum: lae2, nam4
Apion rubens: gmk1
Betulapion simile: ank1, nam4
Ischnoptera pion loti: lae2
Ischnoptera pion virens: ank1, gmk2
Protopirapion atratum: gmk5, lim2, nbh1
Pirapion immune: gmk5, lim2, nbh1
Nanophyes marmoratus: gmk1, nam4

CURCULIONIDAE – snuitkevers

Otiorhynchus singularis: gmk2
Otiorhynchus ovatus: bee1, nbh1
Phyllobius virideaeris: gmk1, gmk2, lae2,
nam4
Phyllobius oblongus: gmk2, gmk4, gmk5,
lon1, naa
Phyllobius pomaceus: ank1, ank3, gmk2,
gmk3, gmk4, gmk5, lae1, lae2, nam4, spa
Phyllobius glaucus: nam4
Phyllobius maculicornis: naa
Phyllobius argentatus: gmk2, lae2, lon1, lon3,
nam4
Phyllobius pyri: gmk5, lae2, nam4, nbh1
Phyllobius vespertinus: gmk3, (gmk5)
Polydrusus pterygomalis: nam4



12. De snuitkever *Magdalis phlegmatica* is een bewoner van *Pinus sylvestris* (grove den). Foto: Theodoor Heijerman
12. The curculionid *Magdalis phlegmatica* is an inhabitant of *Pinus sylvestris*.

Polydrusus cervinus: ank1, gmk4, gmk5, lae2, lim1, lim2, lon1, lon2, naa, nam4, nbh1, spa
Polydrusus formosus: ank1, ank3, lae2, lim2, naa, nam4
Sciaphilus asperatus: ank1
Barypeithes pellucidus: lae1, lae2, lim1, lon1
Barypeithes mollicomus: lim1
Brachyderes incanus: nbh1
Strophosoma melanogrammum: ank1, gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, lim2, lon1, lon3, naa, nam4
Strophosoma capitatum: bee1, gmk2, lim1, lim2, lim4, lon1, lon3, naa, spa
Philopeton plagiatus: gmk1, gmk2, lae2, lim1, lim2, lon1, nbh1
Sitona griseus: lim2
Sitona cambricus: lae2
Sitona regensteiniensis: gmk5, lim2, nbh1
Sitona lepidus: gmk2, lae2, lon1
Sitona humeralis: nam4
Larinus planus: ank3, lae2
Stenopelmus rufinatus: ank3, lae2
Bagous limosus: lae2
Tanysphyrus lemnae: gmk5, lae2
Dorytomus tortrix: lae2
Dorytomus dejeani: lae1, lae2
Dorytomus taeniatus: ank1, gmk2
^{NH66}*Dorytomus nebulosus*: naa (TH)
Dorytomus rufatus: ank1
Tournotaris bimaculata: gmk2
Notaris acridula: ank3, gmk1, gmk2, gmk3, gmk5, lae2, naa, nam4
Thryogenes fiorii: ank1
Thryogenes nereis: ank3, gmk5, lae2

Grypus equiseti: gmk2, nam4
Acalyptus carpini: ank1
Tychius parallelus: gmk5, lim2, nbh1
Tychius picirostris: ank3, gmk1, gmk2, gmk5, gom1, lae2, nbh1
Tychius meliloti: lae2
Tychius pusillus: nbh1
^{NH66}*Anthonomus humeralis*: nam4 (TH)
Anthonomus rubi: lae2, lim2, naa, spa
Anthonomus phyllocola: lim1, nbh1
Anthonomus rectirostris: gmk1, gmk4, gmk5, lon3
Curculio villosus: naa
Curculio glandium: gmk1, gmk2, lae2, nam4
Archarius crux: gmk1, gmk2
Archarius salicivorus: ank3, gmk1, nam4
Archarius pyrrhoceras: nbh1, spa
Pissodes castaneus: lim1, lim2
Pissodes pini: lim1, lim2
Magdalis ruficornis: ank3, gmk2, gmk4, nam4
Magdalis barbicornis: nam4
Magdalis flavicornis: gmk1, gmk2, lon1, nam4
Magdalis cerasi: gmk4
Magdalis carbonaria: nam4
^{NH}*Magdalis rufa*: lim2 (FN)
^{NH66}*Magdalis phlegmatica*: lim2 (TH)
Een bewoner van *Pinus sylvestris* (grove den) die voornamelijk in het binnenland voorkomt (figuur 12).
Magdalis memnonia: lim2, lim4
^{NH}*Magdalis linearis*: lim1, lim2 (JC, BD)
Hylobius abietis: lim1, lim2

Brachypera zoilus: gmk1
Hypera conmaculata: ank3, gmk1, gmk3
Cryptorhynchus lapathi: ank3, gmk1, gmk3, gmk4
Limnobaris dolorosa: ank3, lae2
Pelenomus waltoni: gmk5
Rhinoncus perpendicularis: ank3, gmk1, lae2, naa
Rhinoncus inconspicuous: gmk1, gmk2, gmk5, lae2, nam4
Rhinoncus pericarpus: ank1, ank3, gmk2, gmk5, lae2, naa, nam4
Rhinoncus bruchoides: naa
Rhinoncus castor: gmk4, lae2
Amalus scortillum: gmk2, naa
Amalorrhynchus melanarius: ank3, lae2, nam4
Tapeinotus sellatus: lae2
Coeliodes transversealbofasciatus: gmk2
Micrelus ericae: lim2, nam4, nbh1, spa
Ceutorhynchus erysimi: lim2, lon1, naa
Ceutorhynchus constrictus: gmk4, lon1
Ceutorhynchus alliariae: gmk2, gmk4
Ceutorhynchus rapae: gmk4
Ceutorhynchus obstructus: gmk2, naa
Ceutorhynchus querceti: naa
Ceutorhynchus typhae: gmk1, gmk2, gmk4, lae1, lae2, lim2, nbh1
Ceutorhynchus pumilio: nbh1
Trichosirocalus troglodytes: ank1, gmk1, gmk2, gmk5, lae2, naa, nbh1
Nedyus quadrimaculatus: ank3, gmk1, gmk2, gmk3, gmk4, gmk5, lae1, lae2, lim2, spa
Mecinus pyraister: lae2

Mecinus pascuorum: gmk1, lae2, nbh1
Gymnetron villosulum: gmk5
Cionus tuberculatus: lon1, spa
Orchestes pilosus: spa
Orchestes testaceus: ank3
Orchestes rusci: nam4
Tachyerges salicis: gmk4
Rhamphus pulicarius: ank1, ank3, gmk1, lae2, nam4
Rhamphus oxyacanthae: gmk2, (nam4)
Scolytus rugulosus: nam4
^{NH66}*Scolytus intricatus*: lim2, naa (TH, FN)
Phloeophthorus rhododactylus: lim2, nbh1
Hylastes ater: lim1
Hylastes opacus: lim1, lim4
Hylurgops palliatus: lim1, lim4, spa
Tomicus piniperda: lim1, lim4, nbh1
^{NH66}*Hylesinus toranio*: naa (TH)
^{NH}*Crypturgus hispidulus*: spa (RJ, FN, OV)
^{NH}*Crypturgus subcristosus*: spa (RJ, OV)
Dryocoetes autographus: spa
^{NH66}*Dryocoetes villosus*: lon1 (TH)
Pityophthorus pubescens: lim1, nam4, nbh1
^{NH}*Taphrorychus villifrons*: lim1 (TH)
^{NH66}*Pityogenes chalcographus*: lim1, lim4, spa (TH, FN, OV)
Pityogenes cf bidentatus: nbh1
Xyleborus dispar: ank1
Xyleborus saxesenii: bee1, lon1
Xyleborus germanus: bee1
^{NH}*Xyleborus bodoanus*: lon1 (TH, FN)
Trypodendron domesticum: bee1, nbh1
^{NH}*Trypodendron signatum*: bee1, nbh1 (TH)

De kevers en de gebieden

Er is dit jaar gekozen om de keverfauna per beheerseenheid te bespreken, met name vanwege het grote aantal deelgebiedjes met veelal min of meer dezelfde biotopen in het Goois Natuurreservaat.

In het natuurgebied Gooimeerkust (Staatsbosbeheer) werden 389 keversoorten waargenomen. De waterkevers werden ondezocht in een drietal sloten (bij Oud-Valkeveen, Wolfskamer en Naardermeent), een poel (Naardermeent) en een moerasje (Wolfskamer). Bijzondere soorten werden gezien in het moerasje in de Wolfskamer met onder andere de waterroofkevers *Hydroporus scalesianus*, *H. tristis*, *H. gyllenhalii* en *H. umbrosus*, en de waterkruiper *Hydraena palustris*. Ook het kopeinde van de sloot in de Wolfskamer kende enkele zeldzame soorten, zoals de hydrophilide *Helophorus nubilus* en de waterroofkevers *Agabus unguicularis*, *Rhantus grapii* en, in aantal, *Laccornis oblongus*. Laatstgenoemde soort wordt voornamelijk in min of meer zure poeltjes in laagveengebieden aangetroffen. De waterkeverfauna in de Wolfskamer is kenmerkend voor matig voedselrijke, zwak zure, en dichtbegroeide, ondiepe wateren. De andere onderzochte sloten zijn voedselrijker en kenden geen zeldzame kevers. In de poel in de Naardermeent was de pieptor *Hygrobia hermanni* aanwezig, zij het alleen larven, zodat het karakteristieke geknorp van het volwassen dier niet werd gehoord.

In de oeverzone van deze poel werd nog een enkel exemplaar van de zeldzame kniptor *Melanotus punctolineatus* verzameld. Het kloppen van bloeiende *Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers), *Rhamnus catharticus* (wegedoorn) en vrijwel uitgebloeide *Cytisus scoparius* (brem) leverde tal van keversoorten op, met name veel kniptorren, soldaatjes, bloemspartelkevers, glanskevers, haantjes en snuitkevers. Voor het merendeel betrof het algemene soorten, maar de spartelkever *Anaspis garneysi* op een bloeiende wegedoorn is een zeer zeldzame soort. Bij het kloppen van divers struikgewas en bomen langs de bosrand werden nog enkele zeldzame soorten verzameld zoals de schijnkniptor *Microrhagus lepidus*, de zwamspartelkever *Melandrya caraboides* en de klopkever *Ochina ptinoides*, een bewoner van *Hedera helix* (klimop). Uit een grashoopje vermengd met enige stalmest werden een groot aantal exemplaren gezeefd van algemene, maar karakteristieke bewoners van deze biotoop: diverse *Atomaria*-soorten, schimmelkevers als *Cartodere nodifer* en *Corticaria impressa*, de valse knotskever *Scydmaenus tarsatus* en diverse meer aan de mest gelieerde hydrophiliden van de genera *Cercyon*, *Megasternum* en *Cryptopleurum*. Alle deelgebieden van het Goois Natuurreservaat tesamen produceerden 340 soorten kevers. Door de coleopterologen werd slechts een beperkt aantal terreinen intensief onderzocht. Het betreft de aan elkaar grenzende terreinen Nieuw Bussummerheide (67 soorten), Limitische Heide (176 soorten) en het Landgoed Oud Naarden (110 soorten) in de directe omgeving van de accommodatie, en de groeve Oostermeent (66 soorten) in het oosten van het Gooi. Kennelijk waren de bloeiende bremstruiken op de Nieuw Bussummerheide aantrekkelijk voor de keververzamelaars, aangezien vrijwel alle kevers in dit terrein van deze struiken werden geklopt. Hieronder een groot aantal soorten die deze struik als waardplant kennen of de nog soortenrijkere maar minder specifieke bloembezoekers. Herbivore soorten zijn onder andere het haantje *Goniocтена olivacea*, het spitsmuisje *Pirapion immune* en de snuitkevers *Sitona regensteinensis* en *Tychius parallelus*. De larven van het spitsmuisje *Exapion fuscirostre* en de zaadkever *Bruchidius villosus* leven in de zaaddozen van de brem. Dode takken aan de struiken worden bewoond door de dwergschorskever *Cryptolestes spartii* en de schorskever *Phloeophthorus rhododactylus*. De Limitische Heide is het best onderzochte terrein van het Goois Natuurreservaat. Rond en bij mieren nesten van *Formica*-soorten werd een aantal mymicofiele keversoorten gevangen als bijvangst in mieren vallen, onder andere de kortschilden *Quedius brevis*, *Thiasophila angulata* en *Oxypoda vittata*, het lieveheersbeestje *Coccinella magnifica*, een dubbelganger van de 7-stip, en de grote groen bladspruitkever *Protætia metallica*. De talrijke koeienvlaaien in het kale zand kenden een zeer soortenrijke mestkeverfauna met diverse

Cercyon- en *Sphaeridium*-soorten binnen de Hydrophilidae, enkele Histeridae, zeer veel kortschilden in het genus *Atheta* en maar liefst tien soorten van het genus *Aphodius*, waaronder de zeldzame *A. ictericus*, binnen de Scarabaeidae. De bloeiende bremstruiken kenden nagenoeg dezelfde soorten als die werden aangetroffen op de Nieuw Bussummerheide. Bij het afkloppen van dode en levende dennentakken kwamen de zeldzame kniptor *Ampedus nigroflavus*, de bastaardsnuitkever *Cimberis attelaboides* en de snuitkever *Magdalis phlegmatica* (figuur 12) in het net. Bij het ontschorsen van dennen stammen kwam een groot aantal soorten schorskevers van de subfamilie Scolytinae te voorschijn evenals de zeldzame schorsknaagkever *Nemozoma elongatum*. Bij de vondsten op het Landgoed Oud Naarden, voornamelijk in de directe omgeving van de groepsaccommodatie, valt op dat het merendeel van de kevers geassocieerd kan worden met bomen, dood hout en paddenstoelen. De monsters kennen over het algemeen maar weinig soorten, maar de optelsom is toch een lange lijst. Vermeldenswaard zijn de loopkevers *Calosoma inquisitor* (figuur 10) en *Laemostenus terricola*, de achter schors levende spiegelkevers *Paromalus flavicornis* (loofhout) en *P. parallelepipedus* (naaldhout), de in paddenstoelen levende kortschilden *Gyrophaena manca*, *Agaricochara latissima*, *Bolitochara bella* en *B. obliqua* en alle vertegenwoordigers der houtzwamkevers. De boktor *Callidium aeneum* is slechts van enkele vondsten uit Nederland bekend. De schijnkniptor *Melasis buprestoides* en de klopkever *Ptilinus pectinicornis* met zijn fraai gekamde antennen kunnen gevonden worden in gaatjes in ontschorste delen van boomstammen, vooral in nog rechtopstaande bomen. Rondrijdend met een 'Autokescher' op het dak van de auto werden nogal wat hout- en schorskevers verzameld waaronder de minder gewone *Silvanoprus fagi* en *Silvanus bidentatus* (figuur 11). De onderzochte biotopen in de groeve Oostermeent betreffen een kleine poel met zandbodem, begroeid met wat veenmos, waar waterkevers werden geschept, met *Agabus labiatus* als meest bijzondere soort. De kogelronde loopkever *Omophron limbatum*, een pionier van zandige oevers, werd hier gespoeld. Uit enkele koeienvlaaien werden slechts algemeen voorkomende *Sphaeridium*- en *Aphodius*-soorten bemonsterd. In de overige deelgebieden van het Goois Natuurreservaat tesamen werden slechts 28 soorten kevers verzameld. Het betreft voornamelijk boktorren die geklopt werden langs bosranden. Minder gewone soorten zijn de soorten die niet op bloemen worden aangetroffen, onder andere *Asemum striatum*, *Tetropium castaneum*, *Rhagium inquisitor* en *R. bifasciatum*. In de laagveengebieden onder beheer van Natuurmonumenten werden 399 soorten kevers waargenomen. De activiteiten aan het Naardermeer en rond de Ankeveense Plaszen waren zeer beperkt. In een sloot langs de



13. De mier *Formica polyctena* met een bladwesplarve als prooi. Foto: Jap Smits
13. The ant *Formica polyctena* with a sawfly larva as prey.

Meerkade bij de Visserij werd een vrouwtje van de grootste Nederlandse waterkever, *Hydrophilus piceus* (grote spinnende watertor), gezien; daarnaast de vrij zeldzame waterroofkever *Hydaticus transversalis*. Bij het slepen van een moerasruigte en het kloppen van moerasbos ten westen van boerderij Stadszicht werden, naast talrijke haantjes (onder andere *Oulema septentrionis*) en snuitkevers, de voor laagveen karakteristieke kniptor *Actenicerus sjaelandicus* en de op *Iris pseudacorus* (gele lis) levende bloemweeschild *Cerapheles terminatus* gevangen. Te Ankeveen werd langs de Dammerkade de bijzondere waterroofkever *Platambus maculatus* geschept. Hier werd ook de minder gewone schijnboktor *Oedemera croceicollis* (ook langs de Gooimeerkust!), zeer karakteristiek voor laagveengebieden, geslept bij een rietveld en de nog van slechts enkele plekken bekende glanskever *Epuraea distincta* werd uit een houtbewonende zwam gepeuterd. De waterkeverfauna van de Laegieskamp telde geen bijzondere soorten, op *Bidessus grossepunctatus* na. Uit hopen hooi werden tal van kevers uit de families der Staphylinidae, Monotomidae, Ptiliidae en Crypto-

phagidae gezeefd, waarbij een in het bos gelegen hoop maaisel de meeste zeldzame soorten opleverde: de kortschild *Quedius scintillans* en de zich snel uitbreidende immigranten *Clambus simsoni* en *Cryptophilus integer*, beide nog pas sinds korte tijd uit ons land bekend.

HYMENOPTERA PARASITICA – sluipwespen

P. Boer

CYNIPIDAE – galwespen

Andricus curvator: lim1

HYMENOPTERA ACULEATA – bijen en wespen

J. Smit & E. van der Spek, met een kleine bijdrage P. Boer & K. Gigengack

CHRYSIDIDAE – goudwespen

Hedychridium ardens: nbh1, zui1

Hedychridium cupreum: lim2

POMPILIDAE – spinnendodders

Anoplius infuscatus: lim2

Anoplius viaticus: nbh1

Arachnospila spissa: lim2

Arachnospila trivialis: lim2

Episyron rufipes: lim2, zui1

Pompilus cinereus: lim2, nbh1

VESPIDAE – plooiwesp

Eumenes coarctatus: zui1

Eumenes papillarius: zui1

SPHECIDAE – langsteelgraafwespen

Ammophila campestris: lim2, nbh1

Ammophila pubescens: lim2, nbh1, zui1

Ammophila sabulosa: lim2

Podalonia affinis: nbh1

CRABRONIDAE – graafwespen

Cerceris quadrifasciata: nbh1

Cerceris rybyensis: gmk5, nbh1

Crabro peltarius: nbh1, zui1

Diodontus minutus: lim2

Lestica subterranea: nbh1

Miscophus ater: nbh1

Podalonia affinis: nbh1



14. De vrouwelijke teek *Ixodes ricinus* is de gevaarlijkste geleedpotige in Nederland. Foto: Theodoor Heijerman
14. The female tick *Ixodes ricinus* is the most dangerous arthropod in The Netherlands.

Tachysphex nitidus: lim1, lim2, nbh1, zui1
Tachysphex pompiliformis: lim2, nbh1, zui1

APIDAE – bijen

Andrena carantonica: lim2
Andrena barbilabris: gom2, nbh1
Andrena fucata: gmk3
Bombus hortorum: gmk2
Bombus hypnorum: gom1, lim2
Bombus lapidarius: gmk2, gom1, gom2
Bombus norvegicus: gmk5, zui1
Bombus pascuorum: gmk2, lim2, zui1
Bombus pratorum: gmk2, gmk5, gom2, gom3
Bombus rupestris: blh
Bombus sylvestris: gmk2, lim2
Bombus terrestris: gmk2, gmk5, gom1, nbh1
Halictus confusus: zui1
Hylaeus brevicornis: lim1
Lasioglossum brevicorne: nbh1
Lasioglossum calceatum: gom3
Lasioglossum intermedium: gmk5
Lasioglossum leucopus: gom1
Lasioglossum leucozonium: gom1, gom2, gom3, nbh1
Lasioglossum lucidulum: nbh1
Lasioglossum nitidiusculum: nbh1
Lasioglossum pauxillum: gom3, zui1
Lasioglossum punctatissimum: gom3, nbh1
Lasioglossum sabulosum: nbh1
Lasioglossum villosulum: gom1, nbh1
Megachile centuncularis: nbh1
Megachile circumcincta: gmk5

Megachile willughbiella: gom1
Nomada alboguttata: gom2, lim1, lim2, nbh1, zui1
Nomada ruficornis: gmk2
Nomada similis: nbh1
Nomada succincta: nbh1
Panurgus banksianus: gom3, nbh1
Sphecodes crassus: lim2, zui1
Sphecodes gibbus: zui1
Sphecodes longulus: nbh1
Sphecodes miniatus: nbh1
Sphecodes pellucidus: nbh1
Sphecodes puncticeps: gom2, nbh1
Sphecodes reticulatus: lim1, lim2, nbh1
Sphecodes rubicundus: gom2, lim1, nbh1, zui1

BRACONIDAE – schildwespen

Neoneurus auctus: lim2

HYMENOPTERA ACULEATA – mieren

P. Boer, P.-p. Chen, N. Nieser, B. Vierbergen & J. Smits

FORMICIDAE – mieren

Formica fusca: bik, bik2, blh, gmk5, gom1, lim1, lim2, taf, zui
Formica polyctena: bik, bik2, blh, lim1, lim2, taf (figuur 13)
Formica pratensis: blh
Formica rufa: bik2, blh, lim1, lim2
Formica rufa x polyctena: bik2, blh, lim1, lim2, lim4

Formica rufibarbis: blh, taf, zui
Formica sanguinea: blh, taf
Formicoxenus nitidulus: bik2
Lasius flavus: bik, gmk5, gom1, lim1, nbh2, taf
Lasius fuliginosus: gmk5, lim1, lim4, taf
Lasius mixtus: lim1
Lasius niger: bik2, gmk2, gmk5, gom1, hup1, lae2, lim1, nbh2, spi, val, zan
Lasius platythorax: bik2, blh, gom1, lim1, nam6, spi, val, ijz,
Lasius psammophilus: bik2, blh, lim2, nmb2, taf, zui
Leptothorax acervorum: bik2, blh
Myrmica rubra: gmk5, gom1
Myrmica ruginodis: bik, bik2, blh, gmk2, gmk5, val
Myrmica rugulosa: zan
Myrmica scabrinodis: gmk5, gom1, nam6, spi, zan
Myrmica schencki: nbh2
Stenammas debile: bik2
Tetramorium caespitum: hup1, nbh2

Er werden 21 soorten mieren aangetroffen. De enige nieuwe soort voor de regio betrof *Lasius mixtus*. De wens soorten aan te treffen die hier sinds lang niet meer zijn gevonden, *Formica exsecta* en *Polyergus rufescens* werd niet vervuld. Ook lukte het niet om de in 1999 waargenomen *Ponera testacea* terug te vinden, de enige Nederlandse waarneming van deze soort. Opvallend was het ontbreken van *Formica cunicularia* en *Myrmica sabuleti*,

twee soorten die in heidegebieden algemeen voorkomen. Zelfs de zeer algemeen in Nederlands voorkomende *Tetramorium caespitum* ontbrak op de meeste voor deze soort geschikte locaties. Opvallend was het zeer algemene voorkomen van *Lasius psammophilus*.

DIPTERA – vliegen en muggen

H.J. Prijs, met kleine bijdragen van J.G.M. Cuppen, K. Gigenack & P. Boer

AGROMYZIDAE

Phytomyza ilicis: lim1

CHAOBORIDAE – spookmuggen

Chaborus flavicans: gmk2

FANNIIDAE

Fannia fuscata: gmk5, nbh1

Fannia genualis: nam2

Fannia lustrator: lae2, lim2

Fannia serena: gmk3, gmk5, lae2, nam2

Fannia sociella: lae2, nam2

MUSCIDAE – echte vliegen

Coenosia tigrina: lae2, nbh1

Helina depuncta: gmk3

Helina evecta: gmk5, nam2

Helina impuncta: gmk3, gmk5, nam2

Helina latitarsis: gmk5, nbh1

Helina reversio: gmk3, gmk5, lm2, nbh1

Hydrotaea militaris: lae2

Macrorchis meditata: gmk5

Mesembrina meridiana: gmk3, nam2

Morellia hortorum: nam2

Morellia simplex: lae2

Musca autumnalis: gmk3, lae2, nam2

Mydaea corni: lae2

Mydaea urbana: lae2

Neomyia cornicina: mui

Phaonia falleni: nam2

Phaonia tuguriorum: gmk3, nam2

Polietes lardarius: gmk3, hup2, lae2, nam2

Polietes meridionalis: nam2

Spanochaeta dorsalis: nam2

STRATIOMYIDAE – wapenvliegen

Beris chalybata: lae2

SYRPHIDAE – zweefvliegen

Baccha elongata: ijz

Platycheirus albimanus: ijz

TIPULIDAE – langpootmuggen

Ctenophora elegans: lon3

Tanyptera atrata atrata: lon3

PSEUDOSCORPIONES – pseudoschorpeioenen

P. Boer

NEOBISIIDAE

Neobisium carcinoides: lim2

OPILIONES – hooiwagens

P. Boer

NEMASTOMATIDAE

Nemastoma lugubre: lim2

PHALANGIIDAE

Dicranopalpus ramosus: taf

Lophopilio palpinalis: gmk5

ACARI – mijten

G. Vierbergen, met een kleine bijdrage van P. Boer

IXODIDAE – teken

Ixodes ricinus: gmk5 (1N), lae2 (3N), lim2

Een hoog percentage van deze teek (figuur 14) is besmet met de *Borrelia*-bacterie, de veroorzaker van de Lymeziekte. Een snelle verwijdering van deze teek kan helpen de besmetting te voorkomen.

PHYTOSEIIDAE

Amblyseius graminis: gmk5 (1 ♀)

Euseius finlandicus: lae2 (3 ♀), nam5 (1 ♀)

Paraseiulus soleiger: gmk2 (1 ♀)

Paraseiulus talbii: gmk2 (1 ♀)

Paraseiulus triporus: gmk2 (1 ♀)

Typhlodromips masseei: nam5 (1 ♀)

Typhlodromus (Anthoseius) bakeri: lae2 (1 ♀, 1Dn), nam5 (1 ♀)

Typhlodromus (Anthoseius) richteri: nam5 (6 ♀)

Typhlodromus (Typhlodromus) lauriae: lim2 (3 ♀, 2 ♂, 1Dn)

ANYSTIDAE

Anystis baccarum: gmk2 (2 ♀, 1N), lae2 (1 ♀, 1 ♂), nam5 (1 ♀, 2Dn)

TENUIPALPIDAE

Cenopalpus lineola: lim2 (14 ♀)

Cenopalpus pulcher: gmk2 (1 ♀)

BRYOBIIDAE

Bryobia kissophila: lon1 (3 ♀)

Bryobia lachodechiana: gmk5 (3 ♀), lae2 (1 ♀)

Bryobia rubrioculus: gmk2 (3 ♀)

TETRANYCHIDAE

Oligonychus brevipodus: nam5 (18 ♀)

Oligonychus ununguis: lim2 (2 ♀)

Dankwoord

Staatsbosbeheer (Gooimeerkust), Natuurmonumenten (Naardermeer, Laegieskamp en Ankeveen) en het Goois Natuurreservaat (groot aantal meest kleinere terreinen in het noordelijke deel van het Gooi) verleenden vergunningen voor onderzoek op de door hen beheerde natuurgebieden. Wij zijn hen zeer erkentelijk voor de toestemming om in hun gebieden rond te struinen.

Literatuur

Aukema B 2010. *Phimodera humeralis* na bijna 70 jaar weer in Nederland waargenomen (Heteroptera: Scutelleridae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 34: 17-22.

Aukema B 2011a. Nieuwe en zeldzame Belgische wantsen IV (Hemiptera: Heteroptera). Bulletin van de Koninklijke Belgische Vereniging voor Entomologie 146: 181-183.

Aukema B 2011b. Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen IV (Hemiptera: Heteroptera). Nederlandse Faunistische Mededelingen 35: 53-59.

Aukema B & Hermes D 2006. Verspreidingsatlas Nederlandse wantsen (Hemiptera: Heteroptera). Deel II: Cimicomorpha I (Tingidae, Microphysidae, Nabidae, Anthracoridae, Cimicidae & Reduviidae): 1-136

Aukema B. & Hermes DJ 2009. Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen III (Hemiptera: Heteroptera). Nederlandse

Faunistische Mededelingen 31: 53-87.

Aukema B., Schwartz MD & Den Bieman K 2009. *Tropidosteptes pacificus* (Van Duzee, 1921), another Nearctic mirid in Europe (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Mirinae). Zootaxa 2135: 65-68.

Aukema B, Bos F, Hermes DJ & Zeinstra Ph 2005. Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen II, met een geactualiseerde naamlijst (Hemiptera: Heteroptera). Nederlandse Faunistische Mededelingen 23: 37-76.

Berg MP, Soesbergen M, Tempelman D & Wijnhoven H 2008. Verspreidingsatlas Nederlandse landpissebedden, duizendpoten en miljoenpoten (Isopoda, Chilopoda, Diplopoda). EIS-Nederland.

Buitendijk AM 1930. Naamlijst van Nederlandse Collembola. Zoölogische Mededelingen 13: 53-75.

Brakman PJ 1966. Lijst van Coleoptera uit

Nederland en het omliggend gebied.

Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging 2: i-x, 1-219.

Collins D 2010. Thysanoptera of Great Britain: A revised and updated checklist. Zootaxa 2412: 21-41.

Cuppen, JGM, Vorst O, Heijerman Th, Drost MBP, Langeveld SC, Huijbregts J, Tiemersma S, Van de Sande C, Van Maanen B & Krikken J 2001. Coleoptera - kevers. In: Verslag van de 155e zomerbijeenkomst te Egmond, 26 t/m 28 mei 2000 (Vorst O ed.). Entomologische Berichten 61 (5): xxviii-xxxvii.

Cuppen, JGM & Vorst O 2001. An Australian immigrant, *Clambus simsoni*, new to the Dutch fauna (Coleoptera: Clambidae). Entomologische Berichten 61: 52-55.

Cuppen JGM, Vorst O, Heijerman T, Van Maanen B, Van Nunen FGJM, Drost MBP, Jansen RP, Huijbregts J, Langeveld SC, van

- de Sande C & Tiemersma S 2005. Coleoptera – kevers. In: Entomofauna van Texel. Verslag van de 159^e zomerbijeenkomst te Den Hooft (Drost B & Cuppen JGM eds). Entomologische Berichten 65: 70-89.
- De Graaf HW & Snellen PCT 1870. Microlepidoptera, nieuw voor de fauna van Nederland. Tijdschrift voor Entomologie: 61-63.
- Fransen CJH & Mantel WP 1961. De Thysanopteren-fauna van de Bennekomse Meent. Entomologische Berichten 21: 141-144.
- Kucharczyk H & Zawirska I 2008. On the occurrence of Thysanoptera in Poland 'rare species' Thrips and tospoviruses. Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera: 341-344.
- Kuchlein JH & Bot LEJ 2010. Herziene lijst van wetenschappelijke namen van de Nederlandse Microlepidoptera. In: Identification Keys to the Microlepidoptera of The Netherlands: 25-78. Stichting Tinea & KNNV Uitgeverij.
- Kuchlein JH & Naves CGAM 2002. *Epinotia signatana*, a new tortricid moth for the Dutch fauna. Entomologische Berichten 65: 61-63.
- Kuchlein JH, Berg MP, Eysker M, Kuchlein-Nijsten CM, Kleukers RMJC & Wolschrijn JB 2010. Microlepidoptera – Kleine vlinders. In: Entomofauna van Flevoland. Verslag van de 164^e zomerbijeenkomst te Kraggenburg (Cuppen JGM ed). Entomologische Berichten 70: 200-201.
- Kudo I 1989. The Japanese Species of *Anaphothrips* and *Apterothrips* (Thysanoptera, Thripidae). Japanese Journal of Entomology 57: 477-495.
- Moraal LG, Veerkamp M, Jagers op Akkerhuis G, Cuppen JGM & Heijerman Th 2007. Echte tonderzwam geeft bijzondere kever volop kansen: dood houtbeleid stimuleert 'dubbelafhankelijke soorten'. Vakblad Natuur Bos Landschap 4: 20-21.
- Mound LA, Morison GD, Pitkin, BR & Palmer JM 1976. Thysanoptera. Handbooks for the Identification of British Insects 1(2): 1-79.
- Priesner H 1928. Die Thysanopteren Europas. Fritz Wagner-Verlag.
- Schliephake G & Zur Strassen R 1998. Rote Liste der Fransenflügler (Thysanoptera). Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 250-251.
- Teunissen APJA 2009. Verspreidingsatlas Nederlandse boktorren (Cerambycidae). EIS-Nederland, Leiden.
- Van Wielink P 1998. *Cantharis paradoxa* nieuw voor de Nederlandse fauna (Coleoptera: Cantharidae). Entomologische Berichten 58: 207-211.
- Vierbergen G 2009. Thysanoptera – tripsen. In: Entomofauna van de noordelijke Achterhoek. Verslag van de 163^e zomerbijeenkomst te Vorden (Cuppen JGM & Drost B eds). Entomologische Berichten 69: 175.
- Vorst O 2007. Notes on Dutch Ptiliidae (Coleoptera). Nederlandse Faunistische Mededelingen 27: 71-84.
- Vorst O 2009. *Cercyon castaneipennis* sp. n., an overlooked species from Europe (Coleoptera: Hydrophilidae). Zootaxa 2054: 59-68, 2148: 68.
- Vorst O & Johnson C 2008. Notes on Dutch Cryptophagidae (Coleoptera). Nederlandse Faunistische Mededelingen 28: 69-79.
- Vorst O & Sörensson M 2005. On the identity of *Acrotrichis nana* Strand, a species distinct from *A. dispar* (Matthews) (Coleoptera: Ptiliidae). Tijdschrift voor Entomologie 148: 329-333.
- Vorst O, Alders K, Beenen R, Cuppen J, Drost B, Edzes H, Felix R, Heijerman Th, Huijbregts J, Muilwijk J, De Oude J, Van de Sande C, Teunissen D, Tiemersma Sj & Winkelman J 2010. Catalogus van de Nederlandse kevers. Monographieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11: 1-317.
- Wallin H, Nylander U, Kvamme T 2010. Two sibling species of *Leiopus* Audinet-Serville, 1895 (Coleoptera: Cerambycidae) from Europe: *L. nebulosus* (Linnaeus, 1758) and *L. linnei* sp. nov. Zootaxa 2009: 31-45.

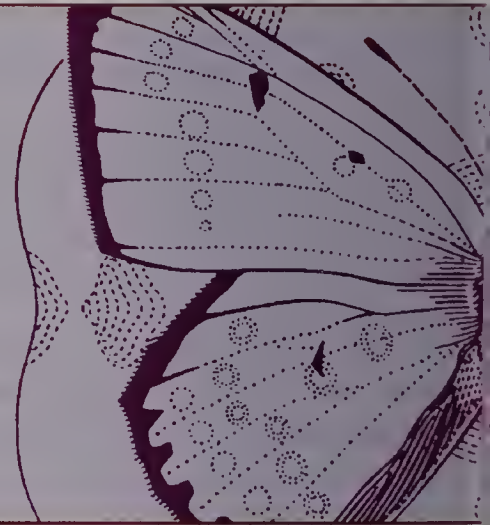
Geaccepteerd: 30 oktober 2011

Summary

Entomofauna of the Gooi and Vecht area - Report of the 165^e meeting at Naarden, province of Noord-Holland

The 165^e meeting of the Netherlands Entomological Society took place between 4 and 6 June 2010. A total of 1393 taxa of 20 arthropod orders were recorded. Two species were new for the fauna of the Netherlands, the Thysanoptera *Anaphothrips badius* and *Haplothrips minutus*. The number of species added to the list of the province of Noord-Holland was 41, mostly Coleoptera (36 species). The Collembola *Spatulosminthurus flaviceps* was recorded as new for the province of Utrecht.

Jan G.M. Cuppen
Buurtmeesterweg 16
6711 HM Ede
jancuppen@hccnet.nl



New records of Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) for The Netherlands

Danny Haelewaters
Paul van Wielink
Jan Willem van Zuijlen
Annemieke Verbeken
André De Kesel

KEY WORDS

Ectoparasites, De Kaaistoep, Diptera, Coleoptera, host-parasite list, *Spelobia talparum*

Entomologische Berichten 72 (3) : 175-183

Laboulbeniales are obligate ectoparasitic ascomycetes occurring on Arthropoda, mostly insects. Since the 1950s almost no research on Laboulbeniales has been done in The Netherlands. This study presents a preliminary list of Laboulbeniales found on insects collected in De Kaaistoep. Thirteen species of Laboulbeniales were found on fourteen different insect hosts, nine of which are new to The Netherlands. One dipteran host is new to the entomofauna of The Netherlands.

Introduction

The order Laboulbeniales (Ascomycota) consists of obligate ectoparasitic fungi, which live associated with arthropods, mostly insects. The order presently comprises about 2,050 species in about 140 genera (146 according to Kirk et al. 2008). Systematic and taxonomic contributions are available for several countries in Western Europe and Northern America.

Laboulbeniales do not form a mycelium, instead they produce thalli directly from sticky ascospores that glue to the exterior of the host's integument. Thalli can develop on virtually any site, i.e. elytra, abdomen, but also on tarsi, antenna and eyes. In spite of their parasitic nature, most Laboulbeniales, including the ones forming a haustorium inside the host's body, seem to have little or no effect on the reproduction and survival of their host.

The entire life cycle of Laboulbeniales takes place on the outside of the host, and free-living asexual stages are unknown. Depending on the species and the size of the host, the thalli measure 0.15-1 mm, rarely more. They are somewhat robust, firmly attached, thick-walled and of determinate growth, bearing antheridia and perithecia on a receptacle with appendages (Tavares 1985).

Laboulbeniales occur almost exclusively on adult hosts, infections of pre-imaginal stages are excessively rare and only observed on particular hosts (cockroaches, termites and ants; Benjamin 1971). Amongst the Hexapoda, representatives of ten orders are known as hosts (table 1; Weir & Hammond 1997). About 80% of the described species of Laboulbeniales parasitize Coleoptera (Weir & Blackwell 2005). It is interesting to see that the diversification of laboulbenialean genera within Coleoptera is greatest within Staphylinidae, i.e. 49 genera, with relatively few species per genus. In contrast, Carabidae host only 15 genera, sometimes with hundreds of species in a single genus (*Laboulbenia*) (Tavares 1979).

There are few exceptions, but most Laboulbeniales are fairly to extremely host-specific (Thaxter 1896, Scheloske 1969, Tavares 1985, Majewski 1994, De Kesel 1996, 1997). Each species seems to have its own host range, i.e. infecting either one host species (stenotopic) or several species (eurytopic). Most Laboulbeniales with a wider host spectrum often infect related or congeneric hosts. When one species infects totally unrelated hosts, they always occupy the same micro-habitat (ants nest, termite mound), suggesting that the parasite's success is affected by this specific environment. This is where the nature of the relationship between host, habitat and parasite is not yet fully understood. In some Laboulbeniales from Carabidae it was shown experimentally that habitat choice and life cycle of the host, environmental preferences of the parasite, characteristics of the host integument, and the availability of nutrients from the host play an important role. Successful establishment of the parasite requires not only a suitable host, but also favorable environmental conditions for fungus development (De Kesel 1996).

The spread and transmission of spores from Laboulbeniales is largely influenced by the activities of the host (Scheloske 1969, De Kesel 1993, 1996, 1997). Direct transmission is caused by contact or copulation with infected hosts and by grooming (auto-infection), the latter often resulting in excessively high fungal densities in older hosts. Direct transmission by copulation is however the most important type of transmission (De Kesel 1995a), as it enables an efficient spread of the fungus in the host population, often resulting in gender dependent infection patterns. Direct transmission at the overwintering site is of utmost importance for the perennity of the fungus population because it allows the parasite to infect the new cohorts. Most, if not all, infected host species from the temperate areas have overwintering adults. Soil-borne infections with Laboulbeniales, i.e. indirect transmission, are quantitatively far less important



1. Thallus of *Rhachomyces lasiophorus* (from *Anthracus consputus*). Scale bar = 100 µm. Photo: National Botanic Garden of Belgium
1. Thallus van *Rhachomyces lasiophorus* (op *Anthracus consputus*). Maatstreef = 100 µm.



2. *Bradycellus harpalinus* (Carabidae) covered with Laboulbeniales (*Laboulbenia eubradycelli*). Photo: Bart Horvers
2. *Bradycellus harpalinus* (Carabidae) geparasiteerd door Laboulbeniales (*Laboulbenia eubradycelli*).

than direct transmission. This is due to the nature and short life-span of the spore (De Kesel 1995b) and the fact that they cannot spread through air over long distances (Huldén 1983).

Historic background

In the 1840s, two French entomologists, Joseph Alexandre Laboulbène and Auguste Rouget, made the first observations on Laboulbeniales. At first these organisms were considered hair-like structures, i.e. outgrowths of the insect's integument, or even parasitic worms. The systematic study of Laboulbeniales began with Roland Thaxter, who published an extensive monograph (1890 to 1931). Thaxter described 103 genera and approximately 1260 species (Benjamin 1971).

In The Netherlands the very first possible presence of Laboulbeniales was mentioned by Lafontijn (1877), although never identified. The first observations were made in 1904 by Prof. Dr. De Meijere (Everts 1906, Boelens 1947) and Boedijn (1923). In the 40s and 50s of the previous century, Middelhoek studied and described 26 species of Laboulbeniales new to The Netherlands (Middelhoek 1941, 1942, 1943a, 1943b, 1943c, 1945, 1947a, 1947b, 1949, 1951, 1957). The last contribution of Laboulbeniales in The Netherlands to date was from Meijer (1975). In comparison with the neighboring countries Germany and Belgium, relatively few data are available from The Netherlands.

Table 1. Distribution of arthropod hosts parasitized by Laboulbeniales (based on Weir & Hammond 1997). About 80% of the described species of Laboulbeniales parasitize Coleoptera (beetles) (Weir & Blackwell 2005).

Tabel 1. Overzicht van de door Laboulbeniales geparasiteerde Arthropoda-gastheren (gebaseerd op Weir & Hammond 1997). Ongeveer 80% van de beschreven soorten Laboulbeniales parasiteert op Coleoptera (kevers) (Weir & blackwell 2005).

Phylum Arthropoda	Common name
Subphylum Cheliceriformes	
Class Chelicerata	
Subclass Arachnida	
Order Acari	Mites
Subphylum Myriapoda	
Class Diplopoda	Millipedes
Subclass Chilognatha	
Order Callipodida	
Order Julida	
Order Sphaerotheriida	
Order Spirostriptida	
Subphylum Hexapoda	
Class Pterygota	
Subclass Exopterygota	
Order Hemiptera	True bugs
Order Mallophaga	Bird lice
Order Blattodea	Cockroaches and allies
Order Thysanoptera	Thrips
Order Orthoptera	Crickets and allies
Order Dermaptera	Earwigs
Order Isoptera	Termites
Subclass Endopterygota	
Order Hymenoptera	Bees, wasps and ants
Order Diptera	True flies
Order Coleoptera	Beetles



3. *Laboulbenia eubradycelli* (from *Bradycellus harpalinus*); foot cell (left) and appendages (lower right) broken. Scale bar = 100 µm. Photo: National Botanic Garden of Belgium

3. *Laboulbenia eubradycelli* (op *Bradycellus harpalinus*); voetcel (links) en aanhangsels (rechtsonder) afgebroken. Maatstreef = 100 µm.



4. *Hesperomyces virescens* upon left elytron of *Harmonia axyridis*. Photo: Hans Henderickx

4. *Hesperomyces virescens* op linker dekschild van *Harmonia axyridis*.

Study area

The natural landscape De Kaaistoep is situated immediately west of the urban area of Tilburg, province Noord-Brabant, in the south of The Netherlands. It belongs to the TWM-Gronden BV (Tilburgsche Waterleiding Maatschappij). Since 1994, this agricultural area has been transformed into a more varied natural landscape. The section Tilburg of the Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging (KNNV) is inventorying the flora and fauna of the area since 1995 (Van Wielink 1999).

A detailed description of the western part of De Kaaistoep, i.e. the site where the presented arthropods with Laboulbeniales were collected, was published in Felix & Van Wielink (2008).

Box 1

Spelobia talparum (Richards) new for the fauna of The Netherlands

In a pitfall trap sample of 28.x-5.xi.2010 one male specimen of the family Sphaeroceridae infected with Laboulbeniales was found. After finding this first infected sphaerocerid, all 1276 other sphaerocerids found in the pitfall trap samples were checked, but no other infected specimens were encountered. Similar observations were made in a Belgian study, where 5700 sphaerocerid flies were screened (representing 84 species) from which only 43 specimens (14 species) carried Laboulbeniales (De Kesel & Hanssens 2007). The prevalence of Laboulbeniales on Sphaeroceridae seems to be extremely low. Usually, however, infected specimens carry a lot of thalli enabling a thorough morphological study of the parasite.

Stigmatomyces limosinae is a widely distributed species, known from Europe (Poland, Italy, Portugal, Spain, England and Belgium) but also from the USA, Jamaica, Mexico and New Zealand. In Belgium it is reported on *Spelobia clunipes* (Meigen) (De Kesel & Hanssens 2007), in Poland on *Leptocera breviceps* Stenhammar, *Leptocera limosa* (Fallen), *Leptocera lutosa* (Stenhammar) and in southern Europe on *Leptocera lutosoidea* (Duda) (Majewski 2008). In all cases infected hosts were collected from wet forests or exposed, eutrophized and muddy banks of ponds and rivulets.

The infected specimen from De Kaaistoep was identified as *Spelobia* sp. and sent to Dr. Walter Rossi (University of L'Aquila, Italy) for identification of the fungus. The fungus turned out to be *Stigmatomyces limosinae* Thaxt., not recorded from The Netherlands before. The host specimen was forwarded to Dr. Jindřich Roháček (Silesian Museum, Czech Republic) for further identification. It was identified as *Spelobia talparum*, also not recorded from The Netherlands before.

Spelobia talparum is a species commonly occurring in burrows and nests of various small mammals. Imagines occur during the whole year because of their continuous development in subterranean habitats (Roháček 1983). It is widespread in Europe and known from all countries surrounding The Netherlands (Roháček 2004). The fact that this species has not been recorded from The Netherlands before is probably due to the relatively little attention this family has received here.

The specimen is deposited at the collection of Natuurmuseum Brabant.

Table 2. Host-parasite list of species from De Kaaistoep. Laboulbenialean and host species marked with an asterisk (*) are new for The Netherlands. The nomenclature of Coleoptera follows Vorst et al. (2010), the one of Diptera follows Beuk (2002).

Tabel 2. Gastheer-parasietlijst van soorten uit De Kaaistoep. Parasiet- en gastheersoorten aangeduid met een asterisk (*) zijn nieuw voor Nederland. De naamgeving van Coleoptera gebeurt volgens Vorst et al. (2010), die van Diptera volgens Beuk (2002).

Host	Parasite	Collecting method
COLEOPTERA		
Carabidae		
<i>Anthracus consputus</i> (Duftschmid)	<i>Rhachomyces lasiophorus</i> (Thaxt.) Thaxt.*	Light
<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius)	<i>Laboulbenia pedicellata</i> Thaxt.	Light
<i>Bembidion properans</i> (Stephens)	<i>Laboulbenia vulgaris</i> Peyr.	Pitfall trap
<i>Bradycellus harpalinus</i> (Serville)	<i>Laboulbenia eubradycelli</i> Huldén*	Light
<i>Bradycellus verbasci</i> (Duftschmid)	<i>Laboulbenia eubradycelli</i> Huldén*	Light
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus)	<i>Laboulbenia calathi</i> T. Majewski*	Pitfall trap
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus)	<i>Laboulbenia clivinalis</i> Thaxt.	Light
<i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst)	<i>Laboulbenia anoplogenii</i> Thaxt.*	Light
Coccinellidae		
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas)	<i>Hesperomyces virescens</i> Thaxt.*	Light
Gyrinidae		
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens	<i>Laboulbenia gyrinicola</i> Speg.*	Light
Staphylinidae		
<i>Bledius gallicus</i> (Gravenhorst)	<i>Haplomyces texanus</i> Thaxt.	Light
<i>Sepedophilus nigripennis</i> (Stephens)	<i>Stichomyces conosomatis</i> Thaxt.*	Pitfall trap
DIPTERA		
Drosophilidae		
<i>Drosophila subobscura</i> Collin	<i>Stigmatomyces majewskii</i> H.L. Dainat, Manier & Balazuc*	Beer trap
Sphaeroceridae		
<i>Spelobia talparum</i> (Richards)*	<i>Stigmatomyces limosinae</i> Thaxt.*	Pitfall trap

Materials & Methods

Hosts

Insects were collected from fall 1995 until November 2010 by the insect research group of the KNNV, section Tilburg. All collecting sites were situated in De Kaaistoep (Tilburg, The Netherlands, N 51° 33' E 5° 01'). Several sampling methods were used, i.e. pitfall traps, window traps, bands and rings on trees, malaise traps, light traps (Higler et al. 2008), beer traps and by hand.

Carabidae were identified using Boeken (1987), Staphylinidae with Freude et al. (1964, 1974); any name changes and updates on taxonomy correspond with Vorst (2010). Identification of Diptera was done using Baechli et al. (2004) and Roháček (1983).

Insects were screened for Laboulbeniales using a stereomicroscope at 50x. Infected hosts were transferred to separate vials (Eppendorf tubes or similar), with 70% ethanol. Only Coleoptera collected by light in the period 2007 till June 2010 were screened for the presence of Laboulbeniales. All the other infected specimens were noticed rather incidentally.

Laboulbeniales

Thalli were removed from the host using an entomological pin (size 2 or 3) and immediately embedded in Amann's solution (Benjamin 1971) or in a medium based on arabic gum and glycerine (De Kesel 1998). Cover slips were ringed with nail varnish.

Microscopic photographs of Laboulbeniales were taken at the National Botanic Garden of Belgium using an Olympus BX51 light microscope with digital camera and AnalySIS Five imaging software (Soft Imaging System GmbH).

Identification of thalli was done up to species level, using Thaxter (1896), Dainat et al. (1974), Majewski (1994), De Kesel (1998, 2002) and Santamaría (1998, 2003).

The microscope slide collection is deposited at the

Herbarium of the National Botanic Garden of Belgium, the collection of Natuurmuseum Brabant (Tilburg, The Netherlands), the private collection of the first author (Chantemerle-lès-Grignan, France), and the collection of Walter Rossi (*Stigmatomyces majewskii*, *S. limosinae*). In appendix 1 the full details of the specimens are given.

Results: host-parasite list

Thirteen species of Laboulbeniales were found on fourteen different hosts. Twelve hosts are Coleoptera, two Diptera. Nine laboulbenialean species and one dipteran host species are new for The Netherlands (see box 1).

The new records of Laboulbeniales constitute a significant addition of the known distribution, bringing the number of species for The Netherlands from 31 to 40. Their hosts represent five families, 35 genera and 81 species. A revised parasite-host list of all Laboulbeniales in The Netherlands based on Everts (1906, 1907), Kossen (1936, 1938), Zaneveld (1938), Middelhoek (1941, 1942, 1943a, 1943b, 1943c, 1945, 1947a, 1947b, 1949, 1951, 1957), Boelens (1947), Meijer (1975), Haelewaters & De Kesel (2011) and the current research is in preparation.

In table 2 the hosts and parasites are presented, together with the collecting method. Hosts are ordered alphabetically. Laboulbeniales and hosts marked with an asterisk (*) are new for The Netherlands. Below only a few aspects of some of the observed Laboulbeniales and their hosts are discussed.

Rhachomyces lasiophorus (Thaxt.) Thaxt.

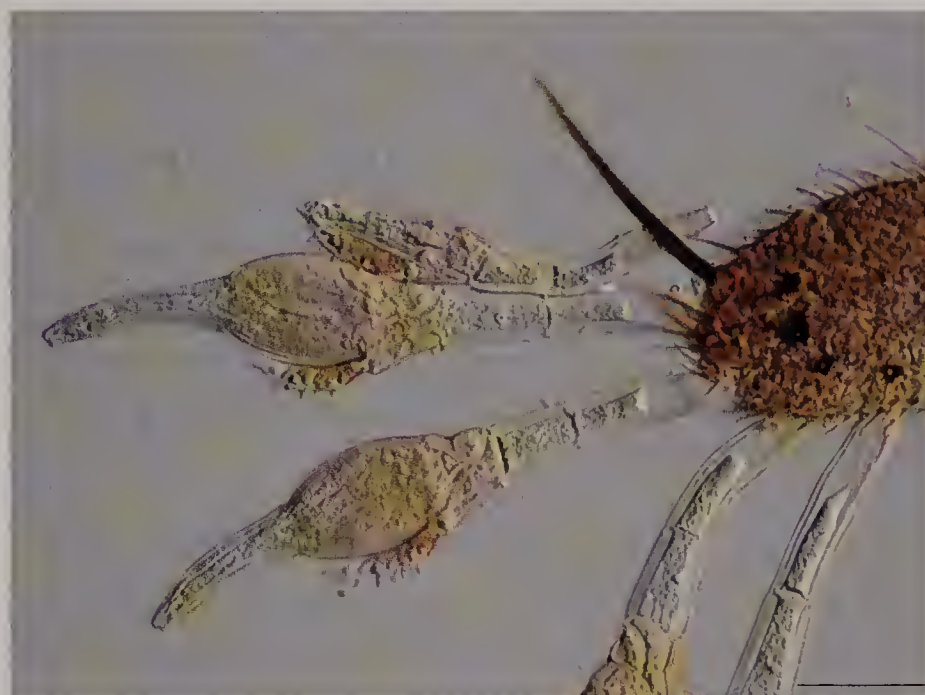
According to Majewski (1994) and De Kesel (1997, as *Acupalpus consputus*), *Anthracus consputus* is host to both *Rhachomyces lasiophorus* and *Laboulbenia inflata* Thaxt. The latter species is small and easy to identify; it has not yet been recorded in The Netherlands, but is expected to be present.



5. *Hesperomyces virescens* (from *Harmonia axyridis*). Scale bar = 50 μm . Photo: National Botanic Garden of Belgium
5. *Hesperomyces virescens* (op *Harmonia axyridis*). Maatstreek = 50 μm .



6. *Stigmatomyces majewskii* upon leg of *Drosophila subobscura*. Photo: Luciën Rommelaars
6. *Stigmatomyces majewskii* op poot van *Drosophila subobscura*.



7. *Stigmatomyces majewskii* upon mouth part of *Drosophila subobscura*. Scale bar = 50 μm . Photo: National Botanic Garden of Belgium
7. *Stigmatomyces majewskii* op monddeel van *Drosophila subobscura*. Maatstreek = 50 μm .

The hosts of *R. lasiophorus* are typical for banks of stagnant water, swamps and marshes (Desender et al. 1995, as *Acupalpus consputus*, Turin 2000), a common habitat in De Kaaistoep.

Laboulbenia eubradycelli Huldén

This species shows considerable morphological variation. Especially thallus length varies with the host species. Thalli on *Bradycellus harpalinus* and *B. verbasci* (180-420 μm) differ significantly from those on *B. ruficollis* and *Trichocellus placidus* (160-200 μm) (De Kesel 1997).

Parasite prevalence on light-collected specimens of both *Bradycellus* species differs with each sample collected on light. From April 2007 till August 2010 one specific site was sampled using light. It resulted in a series of 110 day-samples of which 23 with *Bradycellus* sp. The highest parasite prevalence occurred on August 1, 2009. i.e. with 58 *B. verbasci* and 143 *B. harpalinus* showing infection rates of 17.2 and 23.8%, respectively. Considering the fact that *Bradycellus harpalinus* is an autumn-breeding Carabid (Desender 1986), and that such taxa often show highest parasite prevalence just before and during their reproduction period (Scheloske 1969, Huldén 1983, De Kesel 1997), it seems normal to observe higher infection frequencies in August or later.

Hesperomyces virescens Thaxt.

Hesperomyces is one of the few taxa penetrating the host's integument with a haustorium. Haustoria make contact with the host's haemocoel and draw nutrient material from it.

Two species of the genus *Hesperomyces* occur in Europe, i.e. *H. virescens* and the much less common *H. coccinelloides* (Santamaría 2003, De Kesel 2011). The specimens found in De Kaaistoep belong to *H. virescens*. They were found on *Harmonia axyridis*, an invasive coccinellid beetle. *H. axyridis* is native to northeastern Asia, including Taiwan, China, Korea, Japan, southern Siberia, Ryukyu Islands and Bonin Islands, and Australia (Mannix 2001). It was identified as an effective biocontrol agent against aphids and scale insects, and has been introduced in the United States since 1916 and in Western Europe since the 1980s (Adriaens et al. 2008).

Parasite prevalence is often used to measure dynamics of Laboulbeniales. In a monitored locality in Belgium, parasite prevalence on *Harmonia axyridis* differs significantly from one year to another, i.e. less than 0.5% in winter 2007-2008 and more than 96% in winter 2010-2011 (De Kesel 2011). In De Kaaistoep a considerable increase was noted: 0% in 2007 (n=117), 0.4% in 2008 (n=1130), 3.9% in 2009 (n=700) and 7.2% in 2010 (n=249) on light-collected specimens.



8. *Stigmatomyces majewskii* (from *Drosophila subobscura*). Scale bar = 100 μ m. Photo: National Botanic Garden of Belgium
8. *Stigmatomyces majewskii* (op *Drosophila subobscura*). Maatstreep = 100 μ m.

Stigmatomyces majewskii H.L. Dainat, Manier & Balazuc

Stigmatomyces majewskii has been reported just three times, i.e. from France (type, Dainat et al. 1974), Austria (Christian 2001) and the Czech Republic (Rossi et al. 2010). In De Kaaistoep *S. majewskii* was found several times on *Drosophila subobscura*.

Stigmatomyces majewskii was distinguished from closely related *S. entomophilus* based on the following features: (1) perithecia of *S. entomophilus* have a neck much longer than the rest of the perithecium and (2) appendages of *S. entomophilus* are brown and composed of six cells.

Conclusion and suggestions

In 1995 an All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI) was initiated in De Kaaistoep, resulting in about 7,300 species to date. Our short prospection has resulted in thirteen species of Laboulbeniales, nine of which are new for The Netherlands: *Laboulbenia anoplogeniei*, *L. calathi*, *L. eubradycelli*, *L. gyrincola*, *Hesperomyces virescens*, *Rhachomyces lasiophorus*, *Stichomyces conosomatis*, *Stigmatomyces limosinae* and *S. majewskii*. One parasitized dipteran host, *Spelobia talparum*, is new for the entomofauna of The Netherlands.

Until now, no Dutch insect collections have been screened by mycologists in search for Laboulbeniales, except (partly) the insect collection at Natuurmuseum Brabant (Tilburg). There is no doubt that a systematic study of insect collections of The Netherlands will result in a considerable increase of the number

of Laboulbeniales. Simple extrapolations, using the insect diversity in The Netherlands and the target host groups for the 105 Laboulbeniales recorded so far in Belgium (De Kesel 1997, 1998, 2010, 2011, unpublished records, De Kesel & Hanssens 2007, De Kesel & Werbrouck 2008), leave little doubt that at least 150 to 175 Laboulbeniales are expected to occur in The Netherlands.

In order to find these taxa and further elaborate the inventory of the Laboulbeniales and their hosts in The Netherlands, the participation of entomologists is more than welcome.

Acknowledgements

The first author acknowledges Dr. Jorinde Nuytinck (Ghent University, Faculty of Sciences, Department of Biology, Research group Mycology) for (technical) support and expertise. We want to express our gratitude to Natuurmuseum Brabant for providing its insect collection for this study. We wish to thank Dr. Jindřich Roháček and Emiel Bouvy for their help with identifying the hosts and Ron Felix for providing pitfall material. Dr. Walter Rossi (University of L'Aquila, Italy) not only gave valuable advice, but also identified the *Stigmatomyces* species on Diptera. We are indebted to Bart Horvers, Hans Henderickx and Luciën Rommelaars, for photographing Laboulbeniales *in situ*. This research was technically supported by the National Botanic Garden of Belgium and partly financed by the Uyttenboogaart-Eliassen Stichting.

References

- Adriaens T, Gomez GMY & Maes D 2008. Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. *BioControl* 53: 69-88.
- Baechli G, Vilela CR, Andersson Escher S & Saura A 2004. The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. Brill.
- Benjamin RK 1971. Introduction and supplement to Roland Thaxter's contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae. *Bibliotheca Mycologica* 80: 1-155.
- Beuk PLT (ed) 2002. Checklist of the Diptera of The Netherlands. KNNV Uitgeverij.
- Boedijn K 1923. On the development of *Stigmatomyces*. *Mededelingen van de Nederlandse Mycologische Vereniging* 13: 91-97.
- Boeken M 1987. De loopkevers (Cicindelidae en Carabidae) van Nederland. Jeugdbonds-uitgeverij.
- Boelens WC 1947. Insectenschimmels (Laboulbeniaceae). *Tijdschrift voor Entomologie* 88: 515-520.
- Christian E 2001. The coccinellid parasite *Hesperomyces virescens* and further species of the order Laboulbeniales (Ascomycotina) new to Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 103: 599-603.
- Dainat H, Manier JF & Balazuc J 1974. *Stigmatomyces majewskii* n. sp., *Stigmatomyces papuanus* Thaxter 1901, Laboulbeniales parasites de diptères acalyptérés. *Bulletin de la Société Mycologique de France* 90: 171-178.
- De Kesel A 1993. Relations between host population density and spore transmission of *Laboulbenia slackensis* (Ascomycetes, Laboulbeniales) from *Pogonus chalceus* (Coleoptera, Carabidae). *Belgian Journal of Botany* 126: 155-163.
- De Kesel A 1995a. Population dynamics of *Laboulbenia clivinalis* Thaxter (Ascomycetes, Laboulbeniales) and sex-related thallus distribution on its host *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Carabidae). *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique* 131: 335-348.
- De Kesel A 1995b. Relative importance of direct and indirect infection in the transmission of *Laboulbenia slackensis* (Ascomycetes, Laboulbeniales). *Belgian Journal of Botany* 128: 124-130.
- De Kesel A 1996. Host specificity and habitat preference of *Laboulbenia slackensis*. *Mycologia* 88: 565-573.
- De Kesel A 1997. Contributions towards the study of the specificity of Laboulbeniales (Fungi, Ascomycetes), with particular reference to the transmission, habitat preference and host-range of *Laboulbenia slackensis*. PhD thesis, Antwerp University.
- De Kesel A 1998. Identificatie en gastheerspectrum van het genus *Laboulbenia* in België (Ascomycetes, Laboulbeniales). *Sterbeekia* 18: 13-31.
- De Kesel A 2002. Het genus *Rhachomyces* (Ascomycetes, Laboulbeniales) in België. *Sterbeekia* 21/22: 74-84.
- De Kesel A 2010. Laboulbeniales (Ascomycetes) from coprophilic Coleoptera on

- Galloway cow dung in Belgium. Polish Botanical Journal 55: 353-358.
- De Kesel A 2011. *Hesperomyces* (Laboulbeniales) and coccinellid hosts. *Sterbeekia* 30: 32-37.
- De Kesel A & Hanssens F 2007. *Stigmatomyces* (Laboulbeniales, Ascomycetes) from Belgian Sphaeroceridae (Diptera). *Sterbeekia* 27: 33-42.
- De Kesel A & Werbrouck T 2008. Belgian records of Laboulbeniales from aquatic insects. *Sterbeekia* 28: 48-54.
- Desender K 1986. Distribution and ecology of carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 4. Species 218-379. Studiedocumenten Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen 34: 1-48.
- Desender K, Maes D, Maelfait JP & Van Kerckvoorde M 1995. Een gedocumenteerde Rode Lijst van zandloopkevers en loopkevers van Vlaanderen. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 1: 1-208.
- Everts E, 1906. [Laboulbeniaceeën op Coleoptera in Nederland. *Blaps* en *Pterostichus* geïnfecteerd met *Gordius*. Coleoptera nieuw voor de Nederlandsche fauna]. In: Verslag van de 61e Zomervergadering der Nederlandsche Entomologische Vereeniging. Tijdschrift voor Entomologie 49: xlvii-xlix.
- Everts E 1907. [Een *Bembidion minimum* F. met op het halsschild een cryptogaam van de groep der Laboulbeniaceeën.] In: Verslag van de veertigste wintervergadering der Nederlandsche Entomologische Vereeniging. Tijdschrift voor Entomologie 50: xvii.
- Felix R & Van Wielink P 2008. On the biology of *Calodromius bifasciatus* and related species in 'De Kaaistoep' (Coleoptera: Carabidae). *Entomologische Berichten* 68: 198-209.
- Freude H, Harde KW & Lohse GA (eds) 1964. Die Käfer Mitteleuropas. Band 4. Staphylinidae I (Micropeplinae bis Tachyporinae). Goecke & Evers Verlag.
- Freude H, Harde KW & Lohse GA (eds) 1974. Die Käfer Mitteleuropas. Band 5. Staphylinidae II (Hypocyphtinae und Aleocharinae), Pselaphidae. Goecke & Evers Verlag.
- Haelewaters D & De Kesel A 2011. Laboulbeniales van De Kaaistoep. In: Natuurstudie in De Kaaistoep. Verslag 2010, 16e onderzoeksjaar (Cramer T & Van Wielink P eds): 107-112. NV Tilburgsche Waterleiding-Maatschappij, KNNV-afdeling Tilburg & Natuurmuseum Brabant.
- Higler B, Spijkers H & Van Wielink P 2008. A two-year survey of *Trichoptera* caught on light in the Kaaistoep (The Netherlands). *Entomologische Berichten* 68: 175-181.
- Huldén L 1983. Laboulbeniales (Ascomycetes) of Finland and adjacent parts of the U.S.S.R. *Karstenia* 23: 31-136.
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW & Stalpers JA 2008. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi* (10th Edition). CSIRO Publishing.
- Kossen WJ 1936. Observations on a Dutch member of the Laboulbeniaceae. *Annales Mycologici* 34: 281-285.
- Kossen WJ 1938. Een goede vangst. *De levende Natuur* 42: 152-154.
- Lafontijn N 1877. [Fungi op *Phytonomus variabilis*]. In: Verslag van de 31e Zomervergadering der Nederlandsche Entomologische Vereeniging. Tijdschrift voor Entomologie 20: xxi.
- Majewski T 1994. The Laboulbeniales of Poland. *Polish Botanical Studies* 7: 1-466.
- Majewski T 2008. Atlas of the geographical distribution of Fungi in Poland. Fascicle 4. Laboulbeniales. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences.
- Mannix L 2001. *Harmonia axyridis*, a new biological control... or a new insect pest? http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en507/papers_2001/mannix.htm.
- Meijer J 1975. Carabid (Coleoptera, Carabidae) migration studied with Laboulbeniales (Ascomycetes) as biological tags. *Oecologia* 19: 99-103.
- Middelhoek A 1941. *Dichomyces princeps* Thaxter. *Fungus* 12: 56-57.
- Middelhoek A 1942. Een nieuwe Laboulbeniaceae voor ons land. *Fungus* 13: 52-53.
- Middelhoek A 1943a. Laboulbeniaceae in Nederland. *Nederlands Kruidkundig Archief* 53: 86-115.
- Middelhoek A 1943b. Parasitaire keverschimmels uit Zuid-Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 32: 58-60.
- Middelhoek A 1943c. Enige nieuwe Laboulbeniales voor ons land. *Fungus* 14: 57-59.
- Middelhoek A 1945. Twee keverschimmels op een gastheer. *Fungus* 16: 6-8.
- Middelhoek A 1947a. Laboulbeniaceae in Nederland II. *Nederlands Kruidkundig Archief* 54: 232-239.
- Middelhoek A 1947b. Wij en de keverschimmels. *Natura* 44: 89-93.
- Middelhoek A 1949. Laboulbeniaceae in Nederland III. *Nederlands Kruidkundig Archief* 56: 249-260.
- Middelhoek A 1951. About some interesting variation in the genus *Laboulbenia*. *Biologisch Jaarboek (Dodona)* 18: 122-129.
- Middelhoek A 1957. Eine neue Gattung der Laboulbeniales. *Fungus* 27: 72-75.
- Roháček J 1983. A monograph and re-classification of the previous genus *Limosina* Macquart (Diptera, Sphaeroceridae) of Europe. Part II. *Beiträge zur Entomologie* 33: 3-195.
- Roháček J 2004. Fauna Europaea: Sphaeroceridae. In: *Fauna Europaea: Diptera, Brachycera* (Pape T ed). *Fauna Europaea* version 1.1, <http://www.faunaeur.org>.
- Rossi W, Máca J & Vávra J (2010). New records of Laboulbeniales (Ascomycota) from the Czech Republic and Slovakia. *Polish Botanical Journal* 55: 343-351.
- Santamaría S 1998. Laboulbeniales, I. *Laboulbenia*. *Flora Mycologica Iberica* 4: 1-186.
- Santamaría S 2003. Laboulbeniales, II. *Acompomyces-Ilyomyces*. *Flora Mycologica Iberica* 5: 1-344.
- Scheloske HW 1969. Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der Laboulbeniales (Ascomycetes) unter besondere Berücksichtigung des Parasit-Wirt-Verhältnisses. *Parasitologische Schriftenreihe* 19: 1-176.
- Tavares II 1979. The Laboulbeniales and their arthropod hosts. In: *Insect-fungus symbiosis, nutrition, mutualism, and commensalism* (Batra LR ed): 229-258. John Wiley & Sons.
- Tavares II 1985. Laboulbeniales (Fungi, Ascomycetes). *Mycologia Memoir* 9: 1-627.
- Thaxter R 1896. Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 12: 187-429.
- Turin H 2000. De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). *Nederlandse Fauna* 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland.
- Van Wielink P 1999. De Kaaistoep onder de loep. *Natura* 96: 35-39.
- Vorst O, Alders K, Beenen R, Cuppen J, Drost B, Edzes H, Felix R, Heijerman Th, Huijbregts J, Muilwijk J, De Oude J, Van de Sande C, Teunissen D, Tiemersma Sj & Winkelman J 2010. Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging No. 11. Nederlandse Entomologische Vereniging.
- Weir A & Blackwell M 2005. Fungal biotrophic parasites of insects and other Arthropods. In: *Insect-Fungal Associations: ecology and evolution* (Vega FE & Blackwell M eds): 119-145. Oxford University Press.
- Weir A & Hammond PM 1997. Laboulbeniales on beetles: host utilization patterns and species richness of the parasites. *Biodiversity and Conservation* 6: 701-719.
- Zaneveld JS 1938. *Laboulbenia flagellata* Peyritsch, een merkwaardige en voor Nederland nieuwe fungus. *Fungus* 9: 61-65.

Accepted: 10 November 2011

Samenvatting

Nieuwe vondsten van Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) voor Nederland

Laboulbeniales zijn obligaat ectoparasitaire ascomyceten die voorkomen op Arthropoda, meestal kevers. In Nederland is er sinds de jaren 1940 nagenoeg geen onderzoek meer gedaan naar Laboulbeniales. De Kaaistoep wordt beschouwd als een hotspot van biodiversiteit in Nederland en leent zich dan ook uitstekend voor gericht onderzoek naar Laboulbeniales. In deze studie werden insecten uit de collectie van Natuurmuseum Brabant (Tilburg, Nederland), verzameld in De Kaaistoep, gescreend op de aanwezigheid van Laboulbeniales. Deze bijdrage resulteerde in dertien soorten Laboulbeniales, waarvan negen nieuw zijn voor Nederland. Het gaat om *Laboulbenia anoplogenii* Thaxt., *L. calathi* T. Majewski, *L. eubradycelli* Huldén, *L. gyrincola* Speg., *Hesperomyces virescens* Thaxt., *Rhachomyces lasiophorus* (Thaxt.) Thaxt., *Stichomyces conosomatis* Thaxt., *Stigmatomyces limosinae* Thaxt. en *S. majewskii* H.L. Dainat, Manier & Balazuc. Deze laatste soort werd tot dusver slechts drie keer vermeld, in Frankrijk, Oostenrijk en Tsjechië. Ook *Spelobia talparum* (Richards) (Diptera, Sphaeroceridae), gastheer van *S. limosinae*, is nieuw voor Nederland.



Danny Haelewaters

1820 Route de Réauville
26230 Chantemerle-lès-Grignan
France
danny.haelewaters@gmail.com

Paul van Wielink

Tobias Asserlaan 126
5056 VD Berkel-Enschot
The Netherlands

Jan Willem van Zuijlen

Mendelssohnstraat 62
5144 GH Waalwijk
The Netherlands

Annemieke Verbeken

Ghent University
Faculty of Sciences
Department of Biology
Research group Mycology
K.L. Ledeganckstraat 35
9000 Gent
Belgium

André De Kesel

National Botanic Garden of Belgium
Domein van Bouchout
1860 Meise
Belgium
dekesel@br.fgov.be

Appendix 1. Storage details of the specimens discussed in this paper.

Bijlage 1. Details van de collectie-exemplaren die in dit artikel worden beschreven.

HOST		PARASITE							
Species	Date	Place ¹	RD coordinates	Collecting method		Number	♂	♀	Permanent slides ^{2,3}
Coleoptera - Carabidae									
<i>Anthracus consputus</i>	6.viii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Rhachomyces lasiophorus</i>	1	0	1	DH 2c,d NMB 2b
<i>Bradycellus harpalinus</i>	24.vii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Laboulbenia eubradycelli</i>	2	0	2	DH 13a,b,c
	31.viii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light		11	7	4	DH 8c NMB 8b
<i>Bradycellus verbasci</i>	6.viii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Laboulbenia eubradycelli</i>	2	?	?	DH 7c NMB 7b
	19.viii.2009	T.-K.	128.8-394.6	Light		18	2	16	DH 22a,b DH 23a,b,c
<i>Calathus melanocephalus</i>	7-14.x.2010	T.-K.	129-394	Pitfall trap	<i>Laboulbenia calathi</i>	1	1	0	DH 3c NMB 3b
<i>Stenolophus mixtus</i>	1.viii.2009	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Laboulbenia anoplogenii</i>	1	0	1	DH17a,b,c,d,e
<i>Clivina fossor</i>	2.vii.2010	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Laboulbenia clivinalis</i>	1	0	1	DH 14a
<i>Bembidion guttula</i>	4.vii.09	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Laboulbenia pedicellata</i>	1	?	?	NMB 12b
	9.vii.2010	T.-K.	128.8-394.6	Light		1	1	0	DH 21a
<i>Bembidion properans</i>	8-15.iv.2010	T.-K.	129-394	Pitfall trap	<i>Laboulbenia vulgaris</i>	1	0	1	DH 4c NMB 4b
Coleoptera - Coccinellidae									
<i>Harmonia axyridis</i>	6.viii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Hesperomyces virescens</i>	1	1	0	DH 1c NMB 1b
	31.viii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light		2	1	1	DH 11c NMB 11b
	5.viii.2009	T.-K.	128.8-394.6	Light		1	1	0	DH 26a,b (picture 4)
	8.ix.2009	T.-K.	128.8-394.6	Light		2	1	1	DH 20a,b
Coleoptera - Gyrinidae									
<i>Gyrinus substriatus</i>	3.vii.2009	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Laboulbenia gyrinicola</i>	1	1	0	DH 15a,b
Coleoptera - Staphylinidae									
<i>Sepedophilus nigripennis</i>	13-27.i.2001	T.-K.	129-394	Pitfall trap	<i>Stichomyces conosomatis</i>	1	1	0	NMB 5b
	13.i-10.ii.2001	T.-K.	129.1-394.7	Pitfall trap		1	0	1	DH 19a,b
<i>Bledius gallicus</i>	24.vii.08	T.-K.	128.8-394.6	Light	<i>Haplomyces texanus</i>	1	0	1	DH 6c NMB 6b
	26.vii.2009	T.-K.	128.8-394.6	Light		1	1	0	DH 24a,b,c,d
Diptera - Drosophilidae									
<i>Drosophila subobscura</i>	19-26.viii.2008	T.-K.	128-394	Beer trap	<i>Stigmatomyces majewskii</i>	1	0	1	DH 9c NMB 9b
	19-26.viii.2008	T.-K.	128-394	Beer trap		1	1	0	DH 10c NMB 10b
	19-26.viii.2008	T.-K.	128-394	Beer trap		4	4	0	DH 18a DH25a,b
Diptera - Sphaeroceridae									
<i>Spelobia talparum</i>	28.x-5.xi.2010	T.-K.	128/129-394	Pitfall trap	<i>Stigmatomyces limosinae</i>	1	1	0	collection Walter Rossi (University of L'Aquila, Italy)

¹ T.-K. = Tilburg-De Kaaistoep

² DH = collection Danny Haelewaters

³ NMB = collection Natuurmuseum Brabant

Notes on the *Papilio machaon* group (Lepidoptera: Papilionidae) from the Palaearctic Papilionidae collection of the Zoological Museum of Amsterdam

Jan J.M. Moonen

KEY WORDS

Europe, *Papilio saharae*, Sicily

Entomologische Berichten 72 (3): 184-186

While sorting the Palaearctic Papilionidae collection in the Zoological Museum Amsterdam, the following species in the *Papilio machaon* group have been acknowledged: *P. alexanor*, *P. hospiton*, *P. machaon*, *P. saharae*, *P. asiatica*, *P. verityi* and *P. hippocrates*. Surprisingly, the collection contained a male specimen of *P. saharae*, found in Lentini, Sicily, whereas in Sicily until now only *P. machaon sphyrus* was found while *P. saharae saharae* was found in North Africa only.

Introduction

Over the last years I have sorted the Palaearctic Papilionidae collection of the Zoological Museum Amsterdam (ZMAN) and the *Papilio machaon* group was the last project. Herewith, the whole Palaearctic Papilionidae collection is now up to date. From June 2011 the insect collections of ZMAN are part of NCB Naturalis and have been moved to Leiden.

Papilio machaon and related species

Papilio machaon Linnaeus is a variable species. This explains the description of many forms and subspecies. The description of many of these taxa is based on only one or a few specimens. Additionally, in each population one can find quite different specimens. This makes the taxonomy of *P. machaon* very difficult. It is obvious that more subspecies are described than one can actually recognize.

However, it is obvious that there are several distinct species in the *P. machaon* species group (J. Haugum 1983 personal communication, Lee 1980). Nice series of specimens from the *P. machaon* group from Asia helped in better understanding the taxonomy of the taxa and their range. So far, I recognize the following species in the *P. machaon* group from the Palaearctic Region:

- *Papilio alexanor* Esper, 1799 with a range from southern France to Afghanistan.
- *Papilio hospiton* Guenée, 1839 from Corsica and Sardinia. This species is so closely related to *Papilio machaon*, that sometimes natural hybrids occur.
- *Papilio machaon* Linnaeus, 1758 from Morocco and western Europe to Siberia in Russia.
- *Papilio saharae* Oberthür, 1879 lives in northern Africa and to the East of Yemen.
- *Papilio asiatica* Ménétries, 1855 (*P. machaon asiatica* auct.) from the high mountains in the Himalaya and China.
- *Papilio verityi* Fruhstorfer, 1907 (*P. machaon verityi* auct.) from Assam, Myanmar (Burma) to Yunnan. This species is not represented in ZMAN.

- *Papilio hippocrates* C. & R. Felder, 1864 (*P. machaon hippocrates* auct.) from Japan, Sachalin, Ussuri region, China and Taiwan. I regard the subspecies: *hippocrates* C. & R. Felder, *sachalinensis* Matsumura, 1911, *ussuriensis* Sheljuzhko, 1910, *sylvina* Hemming, 1933 and *venchuanus* Moonen, 1984 as belonging to this species.

This taxonomic order is followed in the collection of ZMAN.

The distributional data are based on the major works of Seitz (1906), Jordan (1908-1910), Verity (1905-1911), Bryk (1930) and many other authors as Eller (1936), Seyer (1974, 1986). For *Papilio saharae* I have found these data especially in Larsen (1982, 1990), Meerman & Boomsma (1986), Pierron (1990) and Seyer (1986). Although he treated *P. saharae* as a subspecies of *P. machaon*, Pierron (1990) has given enough reasons for the specific level of *saharae*. In fact, he has compared *P. saharae* with *P. machaon emisphyrus* from France instead of *Papilio machaon machaon*.

Checking the taxonomy and the validity of the names of all these species, as well as checking for synonyms, will be a job for the future.

Papilio saharae

A surprise was the discovery of a male *Papilio saharae* (figure 1) in the collection with the label: 'Italia, Sicilia, Lentini 20.IX.1978. don. H.v.Oorschot'. There is no doubt about the locality (H. van Oorschot personal communication) and therefore it is the first record for Europe.

The question arises whether this specimen represents a single occurrence in Sicily or whether a population exists in that region. North of Lentini there is an agricultural field that is irrigated by the river Lentini. On the north, this field touches the low land plain Piana di Catania. In this area, the rivers make agriculture practises possible. However in the summer, from approximately June onwards, practically all rivers are dry. The hills south of Lentini are very dry. Trees and bushes can only be found in the valleys. The ridges and summits of the hills are filled with dry, long grass that set seeds before mid-May.



1. *Papilio saharae saharae* Oberthür, male. Collection label: 'Italia, Sicilia, Lentini 20.ix.1978. don H. v. Oorschot'. The length of the fore wing is 34.5 mm. Left: upperside, right: underside. Photos: Jan Moonen

1. *Papilio saharae saharae* Oberthür, man. Collectie-etiket: 'Italia, Sicilia, Lentini 20.ix.1978. don H. v. Oorschot'. De voorvleugellengte is 34.5 mm. Links: bovenzijde, rechts: onderzijde.



2. *Papilio saharae saharae* Oberthür, male. Collection label: 'Tunesia, Hamman, Sousse. 5.ix.1990'. The length of the fore wing is 34.5 mm. Left: upperside, right: underside. Photos: Jan Moonen

2. *Papilio saharae saharae* Oberthür, man. Collectie-etiket: 'Tunesia, Hamman, Sousse. 5.ix.1990'. De voorvleugellengte is 34.5 mm. Links: bovenzijde, rechts: onderzijde.



3. *Papilio saharae saharae* Oberthür, male. Collection label: 'Tunesia, Tataoulne. 4.iii.1980'. Length of the fore wing is 36 mm; left: underside, right: upperside. Photos: Jan Moonen

3. *Papilio saharae saharae* Oberthür, man. Collectie-etiket: 'Tunesia, Tataoulne. 4.iii.1980'. De voorvleugellengte is 36 mm. Links: onderzijde, rechts: bovenzijde.



4. *Papilio machaon sphyrus* Hübner, male. Collection label: 'Sicilia, Trápani, Bresciana. 25.ix.1971'. The length of the fore wing is 40 mm. Left: upperside, right: underside. Photos: Jan Moonen

4. *Papilio machaon sphyrus* Hübner, man. Collectie-etiket: 'Sicilia, Trápani, Bresciana. 25.ix.1971'. De voorvleugellengte is 40 mm. Links: bovenzijde, rechts: onderzijde.

After mid-May all that remains is dry, stiff hay (W. Hogenes personal communication 2010). My cautious conclusion is that this dry area could be suitable for a *Papilio saharae* population. But further inventories in this region are of course required.

Diagnostic characters

The figures show a comparison with *Papilio saharae saharae* Oberthür from Tunisia (figures 2-3) and *P. machaon sphyrus* Hübner, 1827 from Sicily (figure 4), also a September specimen.

Papilio saharae is small compared to *P. machaon sphyrus*. In the series of *Papilio saharae* of ZMAN I can not see structural differences in the spring and the summer brood. The spring specimens of *P. machaon sphyrus* are smaller than the summer specimens and they have normally the typical broad black nerves in

the forewings as in the rare forma *nervosa* Dufrane of *P. machaon gorganus* Fruhstorfer, 1922 from our region. In the summer specimens (figure 4) the nerves are narrower black. The tail is in *P. saharae* relatively longer than in *P. machaon sphyrus*. *Papilio saharae* has 30-31 and *P. machaon* 33-36 antennal segments (Tolman & Lewington 1997).

Acknowledgements

I would like to thank W. Ellis, H. van Oorschot and W. Hogenes for their comments and discussions. Furthermore, I would like to thank the Uyttenboogaart-Eliassen Foundation for their financial support, making the regular travelling between Cadier en Keer and Amsterdam possible.

References

- Bryk F 1930. Papilionidae II (*Papilio*). In: Lepidoptorum Catalogus (Strand E ed) Pars 37: 57-510. W. Junk.
- Eller K 1936. Die Rassen von *Papilio machaon* L. Abhandlungen der bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, n.f. 36.
- Jordan K 1908-1910. Papilionidae, *Papilio* bis *Armandia*. In: Die Großschmetterlinge der Erde. Die Indo-Australische Tagfalter (Seitz A ed) 9: 11-109.
- Larsen TB 1982. The Butterflies of the Yemen Arab Republic. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter 23:1-85.
- Larsen TB 1990. The Butterflies of Egypt. Apollo Books.
- Lee C-L 1980. A revision of the Chinese species of *Papilio machaon* L. and their geographical distribution. Acta Entomologica Sinica 23: 427-431.
- Meerman J & Boomsma T 1986. Der wenig bekannte Schwalbenschwanz aus Nord Jemen, *Papilio saharae rathjensi* Warnecke, 1932 - Freilandbeobachtungen und Zucht. (Lep., Pap.). Entomologische Zeitschrift 96: 177-182.
- Pierron M 1990. Contribution à la connaissance de la biologie de *Papilio machaon saharae* Obth. Différences avec *Papilio machaon machaon* L. et hybridations expérimentales (Lep. Papilionidae). Alexanor 16: 331-340.
- Seitz A 1906. Papilionidae *Papilio*. In: Die Grossschmetterlinge der Erde. Die palaearctica Tagfalter (Seitz A ed.) 1: 8-18.
- Seyer H 1974. Versuch einer Revision der *Papilio machaon*-subspezies in der Westlichen Paläarktis. Mitteilungen der entomologischen Gesellschaft Basel 24: 64-90.
- Seyer H 1986. Zum taxonomischen Status von *Papilio machaon saharae* Oberthür 1879 (Lep., Pap.). Entomologische Zeitschrift 96: 270.
- Tolman T & Lewington R 1997. Butterflies of Britain & Europe. Harper Collins Publishers.
- Verity R 1905-1911. Rhopalocera Palaearctica: Iconographie et description des papillons diurnes de la région Paléarctique: Papilionidae et Pieridae. Roger Verity.

Accepted: 23 december 2011

Samenvatting

Aantekeningen over de *Papilio machaon*-soortengroep (Lepidoptera: Papilionidae) in de Palaearctische Papilionidae-collectie van het Zoölogisch Museum Amsterdam
Bij het sorteren van de collectie Palaearctische Papilionidae in het Zoölogisch Museum Amsterdam zijn de volgende soorten in de *Papilio machaon* groep erkend: *P. alexanor*, *P. hospiton*, *P. machaon*, *P. saharae*, *P. asiatica*, *P. verityi* (niet aanwezig in de collectie) en *P. hippocrates*. In de collectie bevond zich heel verrassend een mannetje van *P. saharae* dat verzameld was in Sicilië, Lentini, terwijl van dit eiland alleen *P. machaon sphyrus* bekend was en *P. saharae saharae* alleen van Noord Afrika.

Jan J.M. Moonen
W. Alexanderstraat 4
6267 AR Cadier en Keer
jan@moonen.net



De bloemvlieg *Lasiomma seminitidum* nieuw voor Nederland (Diptera, Anthomyiidae)

J.A. (Joke) van Erkelens

TREFWOORDEN

Boerenwaluw, De Kaaistoep, faunistiek, uitwerpselen

Entomologische Berichten 72 (3): 187-192

Van het geslacht *Lasiomma* (Stein) uit de familie Anthomyiidae waren tot nog toe drie soorten uit Nederland bekend. Door recent onderzoek aan onder andere materiaal uit een bierval kan hier een vierde soort, *Lasiomma seminitidum* (Zetterstedt), aan worden toegevoegd. De soort is één van de vroegste vliegsoorten die al in maart kan worden gezien en lijkt wijdverbreid in Nederland voor te komen. Imago's zijn gekweekt uit uitwerpselen van de boerenwaluw en uit pollen gras.

Inleiding

Vliegen uit de familie Anthomyiidae hebben een rijke verscheidenheid in vorm, kleur en levenswijze. Zo zijn er binnen verschillende geslachten, zoals *Delia* (Robineau-Desvoidy), *Chirosia* (Rondani) en *Pegomya* (Robineau-Desvoidy), bladmineerders te vinden (Hennig 1976, Griffiths 2003). Een heel andere levenswijze hebben de larven van *Leucophora* (Robineau-Desvoidy) en *Eustalomyia* (Kowarz), die kleptoparasieten zijn in nesten van Aculeaten. De eieren van bijvoorbeeld *Leucophora obtusa* (Zetterstedt) worden in de nestgangen of broedcellen van Aculeaten afgezet en larven eten de voedselvoorraad op die de gastheer heeft aangelegd (Loonstra 2010). Per broedcel kunnen er mogelijk meer vliegen van één voedselvoorraad volgroeien (Knerer & Atwood 1967, Paxton & Pohl 1999). De vliegen verpoppen en overwinteren in opengebleven nestgangen van de gastheer (Hennig 1976, Paxton & Pohl 1999). Verder zijn er soorten uit de familie Anthomyiidae die als schadelijk gelden voor gewassen, zoals bijvoorbeeld de 'uienvlieg' *Delia antiqua* (Meigen) en de 'wortelvlieg' *Delia radicum* (Linnaeus). Daarnaast, staan sommige *Lasiomma* soorten bekend om de vraatzucht van de larven die de ontwikkeling van de jonge knoppen en kegels van Lorkbomen (*Larix*) verstoort (Hennig 1976, Michelsen 1993). De naam Anthomyiidae is opgebouwd uit de Griekse woorden anthos (bloem) en myia (vlieg). De Nederlandse naam voor de familie is bloemvliegen, maar de biologische verbondenheid met bloemen staat nergens beschreven.

Sinds omstreeks de jaren zeventig is om onduidelijke reden het onderzoek in Nederland naar Anthomyiidae stil komen te liggen. Recent hernieuwd faunistisch onderzoek naar Anthomyiidae in Nederland door de auteur heeft al snel mogen resulteren in het vinden van een nieuwe soort voor Nederland: *Lasiomma seminitidum* (Zetterstedt) (figuur 1). In deze bijdrage wordt ingegaan op de herkenning van *L. seminitidum* en wordt kort besproken wat er over de leefwijze bekend is.

Herkenning

Ten opzichte van de andere tot nu toe bekende *Lasiomma*-soorten in Nederland – *L. picipes* (Meigen), *L. anthomyinum* (Rondani) en *L. strigillatum* (Zetterstedt) (Beuk et al. 2002) – is *L. seminitidum*

goed te onderscheiden door de aanwezigheid van haren aan de onderzijde van de vleugelrandader (figuur 2), die ontbreken namelijk bij de andere genoemde soorten (figuur 3).

Daarnaast heeft het mannetje van *L. seminitidum* naast een rij borstels aan de voorzijde van de onderkant op de achterdij, ook twee tot drie lange borstels aan de achterzijde van de onderkant op de achterdij (figuur 4), in combinatie met twee tot drie borstels aan de binnenzijde van de voorkant van de achterscheen (figuur 4) (Hennig 1976, Ackland 1997). De ogen van mannetjes van *L. seminitidum* zijn behaard en de lengte van beharing komt ongeveer overeen met de helft van de breedte van de antenne. In vergelijking met de beharing van de ogen van de andere mannetjes heeft *L. anthomyinum* de langste oogharen, bij *L. strigillatum* hebben de oogharen dezelfde lengte als bij *L. seminitidum* en heeft *L. picipes* alleen microscopisch korte beharing op de ogen (figuur 5).

De vrouwtjes van alle in Nederland bekende *Lasiomma*-soorten vertonen op het eerste gezicht veel uiterlijke overeenkomsten en zijn alleen op kleine kenmerken van elkaar te onderscheiden. Het vrouwtje van *L. seminitidum* kan naast de behaarde vleugelrandader herkend worden aan de aanwezigheid van twee of meer borstels aan de buitenkant van de achterzijde op de middenscheen (figuur 6). De beharing van de ogen is bij alle vrouwtjes kort (een vierde deel van de breedte van de antenne) en bij *L. picipes* zelfs microscopisch klein of afwezig. Voor een volledig betrouwbare determinatie kunnen de genitaliën (figuur 7) doormiddel van een kaliumhydroxide-oplossing geprepareerd worden. De genitaliën kunnen samen met een aantal korrels kaliumhydroxide in gedestilleerd water opgekookt worden, maar dit kan voor de gezondheid van de preparateur kwalijke dampen veroorzaken. Een minder snelle, maar afdoende werkende methode is om twee flinke korrels kaliumhydroxide, samen met 10 ml water, dat net van de kook af is, in een reageerbuis te doen en hierin de genitaliën te plaatsen om daarna direct de reageerbuis af te sluiten met een dop en het geheel 24 uur te laten staan. De meeste weke delen zijn dan opgelost en de harde delen blijven over. Na goed uitspoelen van de genitaliën in water, kan onder een microscoop een duidelijk zicht worden verkregen op de morfologie van de genitaliën.

Specifieke determinatie van de Nederlandse *Lasiomma*-



1. Een vrouwtje van *Lasiomma seminitidum* (Zetterstedt). Foto: J.A. van Erkelens
1. Female of *Lasiomma seminitidum* (Zetterstedt).

soorten is na te lezen in 'The key to genera of British Anthomyiidae', welke is te zien op de website: <http://tachinidae.org.uk/site/antho.php> (Ackland 1997).

Leefwijze

Over de leefwijze van *L. seminitidum* is niet veel bekend. Collin (1939) zou er een paar dieren uit vogelnesten opgekweekt hebben en Lesne (1923) zou een paar larven hebben gevonden in menselijke uitwerpselen (Hennig 1976).

Zelf heb ik *L. seminitidum* uitgekweekt uit uitwerpselen van de boerenzwaluw (*Hirundo rustica*). Tijdens het bekijken van deze uitwerpselen, die op de grond lagen onder een nest, werd door mij een onbekende Anthomyiidae gezien die bezig was met het afzetten van eieren op de uitwerpselen. Dit gaf mij het idee om de uitwerpselen op kweek te zetten, door ze in een petrischaal te plaatsen waarin al na enkele dagen enkele kleine

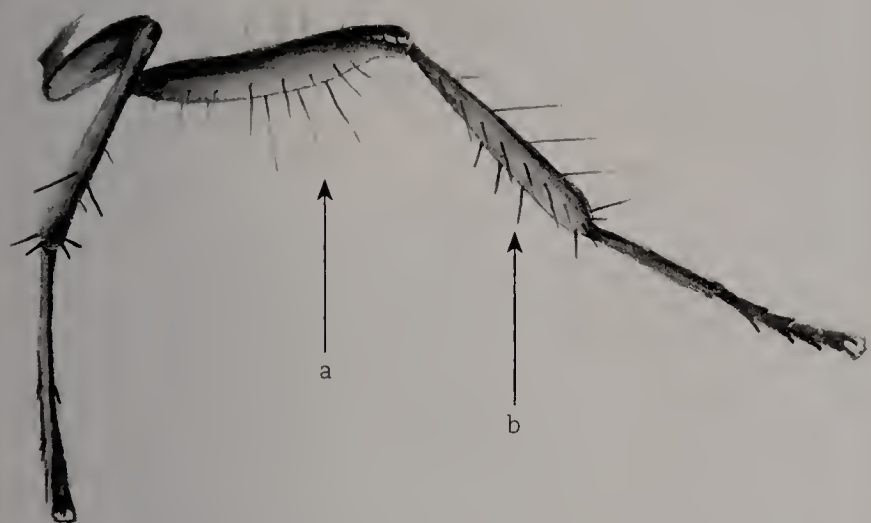
larven te zien waren (figuur 8). Tegen de tijd dat de volgroeide larven door de petrischaal begonnen te wandelen op zoek naar een geschikte plek om te verpoppen, heb ik ze verplaatst naar een andere petrischaal met verse potaarde als medium waarin ze konden verpoppen. Tussen de vondst van de uitwerpselen en de uitkomst van de poppen zat 19-23 dagen bij een gemiddelde temperatuur van rond de 23°C (figuur 9, 10). Na determinatie van de volwassen vliegen bleek het te gaan om *L. seminitidum*. Een tweede kweek van deze soort kwam uit een flink aantal pollen gras, die ik op 10 november 2010 tussen tuintegels had weggetrokken voor onderzoek naar eventuele vliegenpoppen die zich daarin zouden kunnen bevinden. De pollen gras werden geplaatst in een kleine aquariumbak, met daarop een doorzichtig plastic deksel met een aantal luchtgaten om eronder een goede vochtigheidsgraad te behouden. De gemiddelde temperatuur in de bak bedroeg 21°C. Na zes dagen heeft deze kweek een vrouwtje van *L. seminitidum* opgeleverd. Gezien de tijd van



2. Vleugelrandader van een mannetje *L. seminitidum*. Foto: J.A. van Erkelens
2. Ventral costa of a *L. seminitidum* male.



3. Vleugelrandader van een mannetje *L. anthomyinum*. Foto: J.A. van Erkelens
3. Ventral costa of a *L. anthomyinum* male.



4. (a) Borstels aan de achterzijde van de onderkant op de achterdij van *L. seminitidum* ♂. (b) Borstels aan de binnenzijde van de voorkant van de achterscheen van *L. seminitidum* ♂. Tekening: J.A. van Erkelens
4. (a) Posterior ventral setae on the hind femur of *L. seminitidum*, ♂. (b) Anterior ventral setae on the hind tibia of *L. seminitidum* ♂.



5. Oogbeheading van de Nederlandse *Lasiomma*-soorten: (a) *L. anthomyinum* ♂, (b) *L. seminitidum* ♂ en *L. strigillatum* ♂, (c) *L. picipes* ♂. Tekeningen: J.A. van Erkelens

5. Hairs on the eyes of the Dutch *Lasiomma* species: (a) *L. anthomyinum* ♂, (b) *L. seminitidum* ♂ en *L. strigillatum* ♂, (c) *L. picipes* ♂.



6. Borstels aan de buitenkant van de achterzijde op de middenscheen *L. seminitidum* ♀. Tekening: J.A. van Erkelens
6. Posterior dorsal setae on the mid tibia *L. seminitidum* ♀.

plaatsing in het aquarium en de uitkomst van de vlieg, lijkt het erg aannemelijk dat de larve al verpopt tussen de graspollen heeft gezeten.

De larven uit het geslacht *Lasiomma* staan te boek als saprofaag en worden gevonden op allerlei organisch materiaal, op uitwerpselen van verschillende dieren, waaronder ook vogels en de mens, in nesten van vogels, op rottend vlees, dode dieren en in de dennenappels van lorksoorten (Hennig 1976). In Nederland is *L. anthomyinum* gekweekt uit een nest van de processierups (*Thaumetopoea processionea*) en uit uilenballen (Zeegers 2006). Gezien deze gegevens, valt te verwachten dat de larven van *L. seminitidum* op nog meerdere plaatsen in organisch materiaal kunnen worden aangetroffen. Uit de vondsten die door mij zijn gedaan, zien we een vliegtijd van *L. seminitidum* vanaf begin maart tot zeker eind oktober.



7. Genitaliën van *L. seminitidum* ♂: cercale plaat (d1), surstylus (d2), 5de sterniet (d3). Tekening: J.A. van Erkelens

7. Genitals of *L. seminitidum* ♂: cercal plate (d1), surstylus (d2), 5th sternite (d3).



8. Larven van *L. seminitidum* in uitwerpselen van de boerenzwaluw (*Hirundo rustica*). Foto: J.A. van Erkelens

8. Larvae of *L. seminitidum* in droppings of *Hirundo rustica*.



9. Volgroeide larf van *L. seminitidum*. Foto: J.A. van Erkelens

9. Full grown larva of *L. seminitidum*.



10. Pop van *L. seminitidum*. Foto: J.A. van Erkelens

10. Pupa of *L. seminitidum*.

Voorkomen

Van het geslacht *Lasiomma* zijn er wereldwijd 33 soorten bekend met hoofdzakelijk een Holarctische verspreiding: 21 soorten in het Nearctisch gebied waarvan er tien soorten ook in het Palaearctische gebied voorkomen, binnen Europa zijn er achttien soorten bekend, waarvan tot nu toe drie in Nederland (Griffiths 2003).

In Australië en Afrika is de familie Anthomyiidae slecht vertegenwoordigd en komt het geslacht *Lasiomma* niet voor. Er is in deze continenten wel een aantal *Eustalomyia*-soorten gevonden, waarvan het vermoeden bestaat dat het om *Lasiomma*-soorten zou kunnen gaan, maar dit is tot nu toe niet verder onderzocht (M. Ackland schriftelijke mededeling). De verspreiding van *L. seminitidum* strekt zich uit over het Palaearctische gebied.

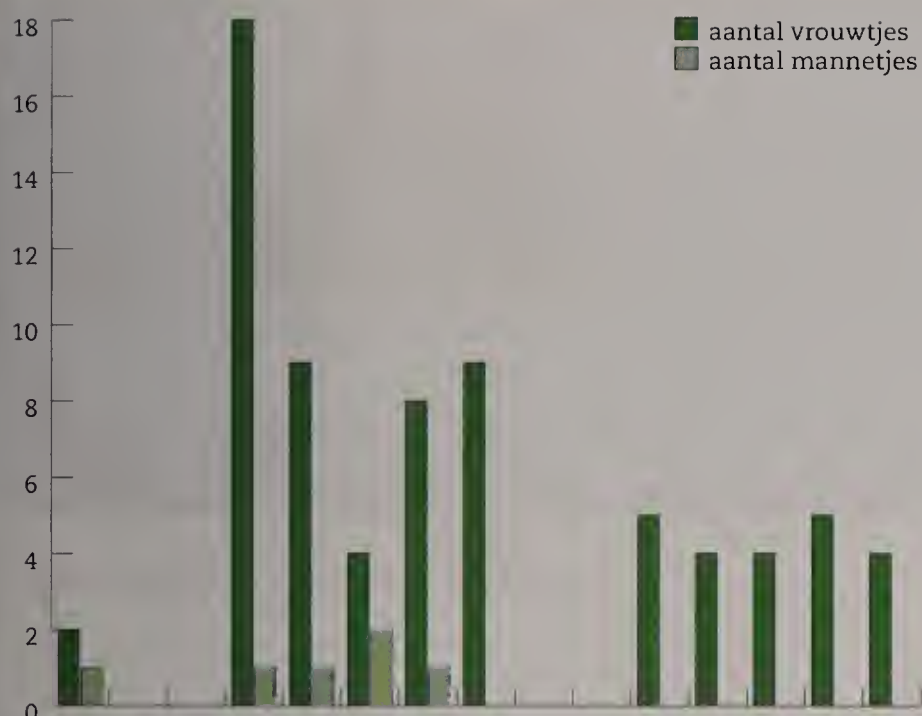
De door mij onderzochte vondsten van *L. seminitidum* in Nederland zijn hieronder op chronologische wijze weergegeven

(met een totaal van elf mannetjes en 92 vrouwtjes, gevonden van 1992 tot en met 2010):

- Wageningen, 1992; twee ♂♂ (5 en 25 maart) en een ♀ (12 maart); collectie Pennards
- Utrecht, 2002; vier ♂♂ en een ♀ (2 maart); collectie Boumans
- Amsterdam, 2009; twee ♀♀ (17 april); collectie J.A. van Erkelens
- Tilburg, 2009; zes ♂♂ en 72 ♀♀ (periode vanaf 19 juni t/m 30 oktober); collectie J.A. van Erkelens
- Soesterberg Vliegbasis, 2009; een ♂ en vier ♀♀ (week van 3-7 augustus); collectie J.A. van Erkelens
- Dwarsgracht, 2010; twee ♀♀ (21 maart en 11 augustus); collectie J.A. van Erkelens
- Soesterberg Vliegbasis, 2010; een ♀ (14 mei); collectie J.A. van Erkelens
- Dwarsgracht, uit kweek van uitwerpselen van de boerenzwaluw, 2010; twee ♂♂ en een ♀ (31 augustus), drie ♀♀ (1 september); collectie J.A. van Erkelens
- Dwarsgracht, uit kweek van pollen gras, 2010; een ♀ (16 november); collectie J.A. van Erkelens

Het leeuwendeel van de waarnemingen is echter afkomstig van biervallen uit De Kaaistoep nabij Tilburg (leg. KNNV Tilburg, collectie van J.A. van Erkelens). De aantallen vondsten van *L. seminitidum* zijn per week weergegeven in een grafiek (figuur 11). Nemen we dan ook nog de waarnemingen mee die in de afgelopen jaren op de website Waarneming.nl zijn ingevoerd en door de auteur als *L. seminitidum* zijn gedetermineerd, dan zien we dat *L. seminitidum* een redelijk grote verspreiding laat zien voor Nederland (figuur 12):

- Amstelveen, 2010; een ♂ (11 april), leg. C. Zonneveld; niet in collectie
- Noord Holland, 2011; een ♂ en een ♀ (7 en 19 maart), leg. T. de Graaf; niet in collectie
- Zeeland, 2011; drie ♀♀ (1 en 12 april), leg. N.J. Dek, niet in collectie
- Amsterdam, 2011; meerdere ♀♀; precieze aantallen zijn onbekend (18 april), leg. R. Heemskerk, niet in collectie



11. Aantallen *Lasiomma seminitidum* gevangen met een malaiseval in De Kaaistoep van 19.vii.2009 tot 30.x.2009.

11. Numbers of *Lasiomma seminitidum* collected in a malaise trap placed at De Kaaistoep between 19.vii.2009 and 30.x.2009.



12. Vindplaatsen van *L. seminitidum* in Nederland: ● = verzamelde individuen; ■ = gefotografeerde individuen (niet verzameld).

12. Records of *L. seminitidum* in The Netherlands: ● = collected specimens; ■ = photographed individuals (not collected).

Leefgebied

Als we de vindplaatsen bekijken waar *L. seminitidum* is gevonden dan herkennen we hierin geen specifiek biotoop. Een aantal vondsten is gedaan op plekken in steden; tussen twee studentenflats (Dijkgraaf en Bornsesteeg) in het parkje 'De Blauwe Bergen' in Wageningen (in 1992), in een achtertuin in Utrecht (in 2002) en langs ruige spoordijkbermen in Amsterdam bij station Muiderpoort (in 2009). Een aantal individuen is gevonden in een meer natuurlijke omgeving; langs bosrand van Vliegbasis Soesterberg omgeven door her en der wat gras en heidevegetatie (zie Barendregt 2010 voor een beschrijving van het gebied) en open grasland op arme zanderige grond in De Kaaistoep, onderbroken door rechte rijen van verschillende heesters en bomen, waaronder veel eiken (zie Felix & Van Wielink 2008 voor een gebiedsbeschrijving), waar het merendeel van *L. seminitidum* is gevonden.

De omgeving waar ik zelf enkele exemplaren en larven heb gevonden, bestaat uit gevarieerde bosrijke natuurgebieden (waaronder veel wilgen, elzen en heesters), met petgaten en legakkers, hooilanden, rietlanden, grote meren en landbouwpolders. De waarnemingen van *L. seminitidum* via fotomateriaal

zijn over het algemeen gedaan in eigen tuinen of uit de directe omgeving daarvan.

Het is opmerkelijk dat een nieuwe soort voor Nederland plaatselijk in grote aantallen is gevonden (bijv. De Kaaistoep) en daarnaast door de jaren heen, redelijk wijdverbreid over het hele land is waargenomen. Vermoedelijk hangt dit samen met de geringe aandacht die de familie Anthomyiidae de afgelopen jaren in Nederland heeft mogen genieten. Het valt daarom te verwachten dat in de komende jaren nog flink wat nieuwe bloemvliegsoorten voor Nederland gevonden gaan worden!

Dankwoord

Cor Zonneveld wil ik bedanken voor de hulp bij het tot stand komen van dit artikel. Jan Willem van Zuijlen, Anne Jan Loonstra, Joop Prijs, Petra van der Gijp en Nikita Vikhrev voor het nuttige commentaar, de aanlevering van materialen, support en stimulatie.

Literatuur

Ackland M 1997. Key to genera of British Anthomyiidae. <http://tachinidae.org.uk/site/antho.php>. [Geraadpleegd op 15.i.2010]

Beuk PL, Prijs HJ & De Jong H 2002. Anthomyiidae. In: Checklist of the Diptera of the Netherlands (Beuk PLTh ed): 315-321. KNNV Uitgeverij.

Barendregt A 2010. Utrecht in de spotlight: het Dipterawekend 2010 in De Bilt en Soesterberg. *De vliegenmepper* 19: 2.

Raper C 2007. Tachinid Recording Scheme: <http://tachinidae.org.uk/site/index.php>. [Geraadpleegd op 15.i.2010]

Felix R & Van Wielink PS 2008. On the biology of *Calodromius bifasciatus* and related species in 'De Kaaistoep' (Coleoptera: Carabidae). *Entomologische Berichten* 68: 198-209.

Griffiths GCD 2003. Anthomyiidae [part]. In: *Flies of the Nearctic Region* 8(2), no. 14 (Griffiths GCD ed): 2289-2484. E. Schweizerbart.

Hennig W 1976. 63a. Anthomyiidae. In: *Die Fliegen der Paläarktischen Region* 7 (Lindner E ed.) E. Schweizerbart.

Loonstra AJ 2010. Waarnemingen aan *Leucophora* (Diptera: Anthomyiidae) bij bijennesten. *Bzzz*, nieuwsbrief van de sectie Hymenoptera van de NEV 31: 22-23.

Michelsen V 1993. Key to the puparium of three larch cone flies in *Strobilomyia* (Diptera, Anthomyiidae). *Northeast Forestry University* 4: 1.

Paxton RJ & Pohl H 1999. The tawny mining bee, *Andrena fulva* (Müller) (Hymenoptera: Andreninae), at a South Wales field site and its associated organisms: Hymenoptera, Diptera, Nematoda and Strepsiptera. *British Journal of Entomology and Natural History*, 12: 57-6.

Zeegers T 2006. Rariteitjes. *De vliegenmepper* 15: 1.

Geaccepteerd: 4 januari 2012

Summary

The fly *Lasiomma seminitidum* new to The Netherlands (Diptera: Anthomyiidae)

During a recent investigation to the Anthomyiidae of The Netherlands – based on material collected with netting, beer traps and breeding – many specimens of *Lasiomma seminitidum* (Zetterstedt), a species new to The Netherlands, have been found. The species appears to be fairly common and is widely distributed throughout the country. It was reared from droppings of the barn swallow (*Hirundo rustica*) and tufts of grass. This article describes *L. seminitidum* and provides a general overview about the other species of *Lasiomma* of The Netherlands.



J.A. (Joke) van Erkelens
De Rietlanden 1F
8355 CP Giethoorn
javanerkelens@home.nl

Bittersweet bugs: the Dutch insect community on the nightshade *Solanum dulcamara*

Onno W. Calf
Nicole M. van Dam

KEY WORDS

Biodiversity, flea beetles, herbivory, indirect defence, Solanaceae, sugar secretions

Entomologische Berichten 72 (3): 193-198

The native Solanaceous plant *Solanum dulcamara* occupies both dry and wet habitats in The Netherlands. During field examinations, a flourishing insect community was found on this plant species, including both generalist and specialist herbivores. The most abundant specialist herbivores belong to the flea beetles (Chrysomelidae). Surprisingly, we also found notable numbers of ants (Formicidae) and lady beetles (Coccinellidae) that were apparently foraging on sugar secretions at wounds caused by leaf herbivores. Since flea beetles are easily scared off by third trophic level insects, we suggest that sugar secretions may serve as an indirect defence strategy against herbivores.

Description of a new plant model

Solanum dulcamara (Linnaeus) (figure 1) is commonly known as bittersweet or woody nightshade. It belongs to the Solanaceae and is a close relative to potato, tomato, petunia and many other cultivated plant species (Van der Meijden 2005). *Solanum dulcamara* is a very widespread species: in The Netherlands it can be found in urban areas as well as in undisturbed natural sites. Its habitat ranges from relatively dry sandy areas to regularly inundated floodplains, illustrating its great capability to deal with various water conditions. This plant is native to greater parts of Eurasia and Northern Africa, but also occurs as an invasive species in Northern America, Australia and New Zealand (Weeda et al. 1988, Howell 2008). The species is an indicator of nutrient-rich soils and is frequently found at sites disturbed by human activities. Depending on the water and light conditions of the habitat, it grows either as a bush or a winding climber. Its strong nature and wide distribution were already noticed by the famous Dutch botanist Jac P. Thijssse who described different growth strategies and phenotypes in his Flora (Thijssse 1946). In Northern Europe *S. dulcamara*'s growing season ranges from early March until October, when it will drop its leaves and most of the branches will die off. Next spring the remaining woody stems will form new shoots. Bumblebees (*Bombus* spp.) are mostly responsible for pollination. Their buzzing behaviour is essential for releasing the pollen from the anther cone. The taxonomic relatedness of *S. dulcamara* to important crops and cultivars and its strong nature under various conditions, makes it a valuable plant model. Crop breeders may benefit by knowing the mechanisms that allow this plant to cope with herbivores, pathogens and dramatic changes in its abiotic environment.

Taxonomic sources

Unless mentioned otherwise, identifications of insects and basic characteristics were initially retrieved from the comprehensive series of 'Die Käfer Mitteleuropas' (Freude et al. 1964-1998),

the handbook of Dutch biodiversity (Noordijk et al. 2010) and a descriptive study from Walter Steinhausen about European flea beetles (Steinhausen 2005). Most observations were done at the Experimental Botanical Garden of the Radboud University Nijmegen, where censuses were executed throughout the growth season of *S. dulcamara* in 2010 and 2011. Additional surveys were performed on natural field populations in Voorne's coastal region (province of Zuid-Holland), Brunssum and Pietersberg (both province of Limburg), the Frisian lakes (province of Friesland) and in the Ooijpolder near Nijmegen (province of Gelderland).

Solanum dulcamara's herbivore community

Coleoptera

Despite the fact that *S. dulcamara* contains various chemical defences, such as bitter alkaloids that can deter herbivores, the leaves of *S. dulcamara* in the field typically show many small holes, indicating a herbivore community that has adapted to *S. dulcamara*'s defences. The damage is mainly caused by the adults of Alticinid flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). Flea beetles owe their name to their jumping capacity enabled by their greatly enlarged femora (hind legs). Disturbance easily scares them, causing them to jump off the leaf immediately. Even though it seems that flea beetles make random jumps, it has been found that at least some species are fairly good in controlling their jump resulting in a well coordinated feet-first landing (Brackenburry & Wang 1995). Unlike larger herbivores, such as Lepidopteran larvae that often consume entire leaves, flea beetles tend to make relatively small holes. This results in typical leaf damage that is often described as a 'shotgun pattern' (figure 2).

One of the most abundant flea beetle species on *S. dulcamara* is *Epitrix pubescens* (Koch) (figure 3). This species is also capable of feeding on the closely related *Solanum nigrum*, but it is much



1. Typical flower of *S. dulcamara* with anther cone. Photo: Onno W. Calf
1. De typische bloemvorm van *S. dulcamara* met kegelvormige meeldraden.



2. *Psylliodes affinis* and the typical shotgun wounding pattern. Photo: Onno W. Calf

2. *Psylliodes affinis* en de typische schade waarbij het lijkt alsof het blad getroffen is door een hagelshot.



3. Mating couple of *Epitrix pubescens* on *S. dulcamara* leaf. Photo: Onno W. Calf

3. Parend koppel van *Epitrix pubescens* op bitterzoet.

less abundant on this plant species. The adults overwinter in the soil and leaf litter layer on the base of the plant from where they emerge in spring, mate and oviposit. The larvae feed by chewing on the roots and the small (length: 1.5-2 mm) black adults emerge from the soil to feed on the foliage. They generally have two generations each year with peak densities in June and September, but their abundance is fairly high throughout the season. One plant can be colonized by dozens of beetles.

Another abundant flea beetle is *Psylliodes affinis* (Paykull) (figure 2). This beetle is less monophagous and also feeds on congeneric plant species such as potato (*S. tuberosum*). This flea beetle is a little bigger (length: 2-2.6 mm) and less abundant than *E. pubescens*, but it has the same life history strategy for overwintering, reproduction and feeding. On calm days with stable weather it is fairly easy to find at least two or three of these beetles on a single plant. Like *E. pubescens*, *P. affinis* also

has two generations, though the peaks in their abundance are slightly earlier. They have a pale yellow-golden appearance and in contrast to *E. pubescens* it is fairly easy to see the greatly enlarged femora protruding from underneath the body.

The third and last flea beetle species that can be found on *S. dulcamara* is less commonly observed. *Psylliodes dulcamarae* (Koch), with a length of 3-4 mm, is much bigger than *P. affinis* and about four times the size of *E. pubescens*. It is monophagous on *S. dulcamara* but is much less abundant than the previously mentioned flea beetles and clearly has two main generations in May and September. The adults seem to be almost absent from June to August, whereas *E. pubescens* and *P. affinis* are present throughout the entire season. The larvae of *P. dulcamarae* feed and develop inside the stem of *S. dulcamara*. Their presence can be noticed by small holes in the stem (figure 4). It is unclear whether the larvae or adults make these holes, but most likely



4. Hole in *S. dulcamara* stem caused by *Psylliodes dulcamarae* larva. Photo: Onno W. Calf

4. Een gaatje in de stengel van bitterzoet veroorzaakt door een larve van *Psylliodes dulcamarae*.



5. Larva of *Leptinotarsa decemlineata*. This species is an important pest on potato, but has also found its host in *S. dulcamara*. Photo: Onno W. Calf

5. Een larve van *Leptinotarsa decemlineata*. Deze soort is een bekende plaag op aardappel, maar heeft ook bitterzoet als waardplant.



6. Pupa of *Acrolepia autumnitella* in its 'golden' cage. Photo: E.S. Pierson, General instruments RU

6. De pop van *Acrolepia autumnitella* in zijn 'gouden' kooi.



7. The swollen flower bulb receptacle (gall) indicates infestation by *Contarinia solani* gall midges. Photo: Onno W. Calf

7. De verdikte bloembodem (gal) van de bloemknoppen geeft aan dat deze knoppen zijn geïnfecteerd door *Contarinia solani* galmuggen.

the adults lay their eggs in the stem and after hatching the larvae create the mine including the hole in the stem through which the larva disposes of its faeces. At the end of the larval development the larvae crawl out of the stem in order to pupate in the soil. The adults only feed on *S. dulcamara* foliage. *Psylliodes dulcamarae* is easily confused with beetles from the common genus *Altica* that feed on various herbs. These *Altica* beetles generally are much more abundant in the overall insect community and are frequently observed on *S. dulcamara*, even though they do not feed on it. They can be distinguished by the eye based on their colour and puncturing patterns on the elytra. *Altica* has a slightly green gloss and their elytra are sparsely punctured, whereas *P. dulcamarae* clearly has a blue shine with punctures arranged in longitudinal rows over the elytra (Freude et al. 1964-1998). Using a binocular the distinction is even clearer, as the antennae of *Altica* species have

eleven segments and beetles belonging to the genus *Psylliodes* have ten.

In addition to these three flea beetle species, we frequently found a specialist beetle belonging to the family Nitidulidae. *Pria dulcamarae* (Scopoli) is a flower beetle, feeding on pollen and flower buds as both adult and larva. These small beetles (length: 1.6-1.8 mm) are excellent flyers, going from bud to bud to feed. Occasionally they visit other plant species to feed on but they only reproduce on *S. dulcamara*. Their abundance seems to rely much on the weather conditions. During the dry spring and summer of 2010 only few individuals were observed, but after the first heavy showers in August their numbers were exploding and hundreds of individuals were found flying around a single *S. dulcamara* bush. During the wetter summer of 2011 this species was continuously observed in large numbers.

Table 1. The less common herbivore insects on *S. dulcamara*.Tabel 1. De minder algemene herbivore insecten op bitterzoet (*S. dulcamara*).

Family and species	Short description
Agromyzidae: <i>Liriomyza bryoniae</i> (Kaltenbach)	Polyphagous Diptera with leaf mining larvae
Aleyrodidae: <i>Trialeurodes vaporariorum</i> (Westwood) (figure 8)	White fly, common greenhouse pest
Aphididae: <i>Myzus persicae</i> (Sulzer)	Aphid, common greenhouse pest
Gelechiidae: <i>Phthorimaea operculella</i> (Zeller)	Lepidoptera with leaf mining larvae in Solanaceous plants
Noctuidae: <i>Ceramica pisi</i> (Linnaeus)	Uncommon Lepidoptera with polyphagous larvae
Noctuidae: <i>Lacanobia oleracea</i> (Linnaeus)	Lepidoptera, generalist
Sphingidae: <i>Acherontia atropos</i> (Linnaeus)	Uncommon Lepidoptera in The Netherlands with larvae feeding on Solanaceous plants.
Thripidae	Thrips, common greenhouse pest
Tortricidae: <i>Adoxophyes orana</i> (Fischer v. Röslerstamm)	Lepidoptera with polyphagous leaf-rolling larvae

The last specialized beetle we found feeding on *S. dulcamara* leaves are the adults and larvae of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (figure 5). This invasive specialist on *Solanum* species was first recorded in The Netherlands in 1937. It originates from the Rocky Mountains in the United States of America. After the introduction of potato (*S. tuberosum*) in its host range it rapidly became a pest in the USA after which it has spread to Western Europe during the First World War (Hare 1990). After its arrival on this side of the Atlantic Ocean it has caused serious damage, mainly to potato fields, forcing farmers to take drastic control measures. Despite the former obligation to control these beetles and the provision of free pesticides in the past, these measures have failed to prohibit the establishment of the beetles in The Netherlands. Nowadays, *L. decemlineata* very common in The Netherlands and since 1995 there is no legal obligation anymore to report or control this species (Ministerie van LNV 1995). In 2010 about ten adults of *L. decemlineata* were found in *S. dulcamara* patches at the Radboud University's Experimental Botanical garden in Nijmegen. These individuals were all caught and destroyed to prevent further spreading. Nevertheless, in 2011 we caught about 75 adults from the same patches and the number of larvae that was feeding on the plants exceeded 500. As there were no potato plants in the close proximity, it is safe to say that this beetle indeed reproduces successfully on *S. dulcamara* as was found earlier in the USA (Hare 1983).

Lepidoptera

Even though the most abundant specialist herbivores on *S. dulcamara* are beetles, we also found a specialist belonging to the order Lepidoptera. *Acrolepia autumnitella* (Curtis) is a small moth which is mining in the leaves of *S. dulcamara* as a larva. It feeds only on the leaf's mesophyll, which results in clear blotch mines. The larva disposes of its faeces outside the blotch mine and in the last stadia of feeding it usually needs to migrate to fresh leaves. When the larva is fully grown, it crawls out of the mine and pupates in a delicate silk net cage ('golden cage') that is usually attached to the lower part of the stem (figure 6). *Acrolepia autumnitella* has two generations per year and larvae can be found from June to September.

Another moth with leaf mining larvae on *S. dulcamara* in The Netherlands is *Scrobipalpa costella* (Humphreys & Westwood) from the family Gelechiidae. Similar to *A. autumnitella* this moth is monophagous on *S. dulcamara*. *Scrobipalpa costella* is restricted to the coastal region, found on plants growing in marshes in the dunes and along sea dikes (Jansen 1999). Usually the larva bores into the stem after leaving the mine and changes its residence a few times before pupation. Pupation takes place outside the mine in a loose silk cocoon. This species only has one generation a year and hibernates as larva. Adults have been



8. *Trialeurodes vaporariorum* feeds on *S. dulcamara* and is a persistent greenhouse pest. Photo: Onno W. Calf

8. *Trialeurodes vaporariorum* komt voor op bitterzoet en is een vervelende plaag op kasgewassen.

collected from July till late September and larvae were found from mid September to May (Jansen 1999).

Other species

From July to the end of the season deformed buds of flowering *S. dulcamara* can be found. The flowers do not open and the receptacle is greatly enlarged. This phenomenon is the result of infestation by the gall midge *Contarinia solani* (Rübsaamen) (Diptera, Cecidomyiidae) (figure 7). Infestation causes gall formation and dropping of buds that may house dozens of larvae. The larvae crawl out of the gall to pupate in the soil and most likely stay there to overwinter. The taxonomic classification of this species and its host plant range are still unclear, as was already mentioned by Jensen (1946).

In addition to the abovementioned main specialist herbivores, we also found several generalists and specialists that were less common. Insects from this group are listed in table 1.

Third trophic level insects

Both in the field and the experimental garden we frequently recorded the presence of ants (Hymenoptera: Formicidae) and lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) on *S. dulcamara* plants (see table 2 and figure 9). Remarkably, we observed that both ants and lady beetles were foraging at the edges of the wounds caused by flea beetle feeding. Our observations were confirmed by our colleagues at the Free University of Berlin, Germany.

Table 2. Ant and ladybug species found on *S. dulcamara* during our two year examinations. Note that this not a complete list of all third trophic level insects that can be found on this plant.

Tabel 2. Aangetroffen mieren en lieveheersbeestjes op bitterzoet gedurende twee seizoenen. Dit is echter niet een volledige lijst van alle insecten van het derde trofische niveau die op deze plant kunnen worden aangetroffen.

Scientific name

Formicidae:

- Formica fusca* (Linnaeus)
- Lasius brunneus* (Latreille)
- Lasius niger* (Linnaeus)
- Myrmica rubra* (Linnaeus)

Coccinellidae:

- Anisosticta novemdecimpunctata* (Linnaeus)
- Calvia decemguttata* (Linnaeus)
- Coccinella quinquepunctata* (Linnaeus)
- Coccinella septempunctata* (Linnaeus)
- Exochomus quadripustulatus* (Linnaeus)
- Harmonia axiridis* (Pallas)
- Hippodamia tredecimpunctata* (Linnaeus)
- Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus)

Usually, the occurrence of these third trophic level insects is closely correlated with the presence of aphids. Aphids either serve as prey or are tended by ants that receive honeydew as a reward. As aphids are uncommonly seen on *S. dulcamara* in the field, the frequent occurrence of ants and ladybeetles raises the question what attracts them to this plant.

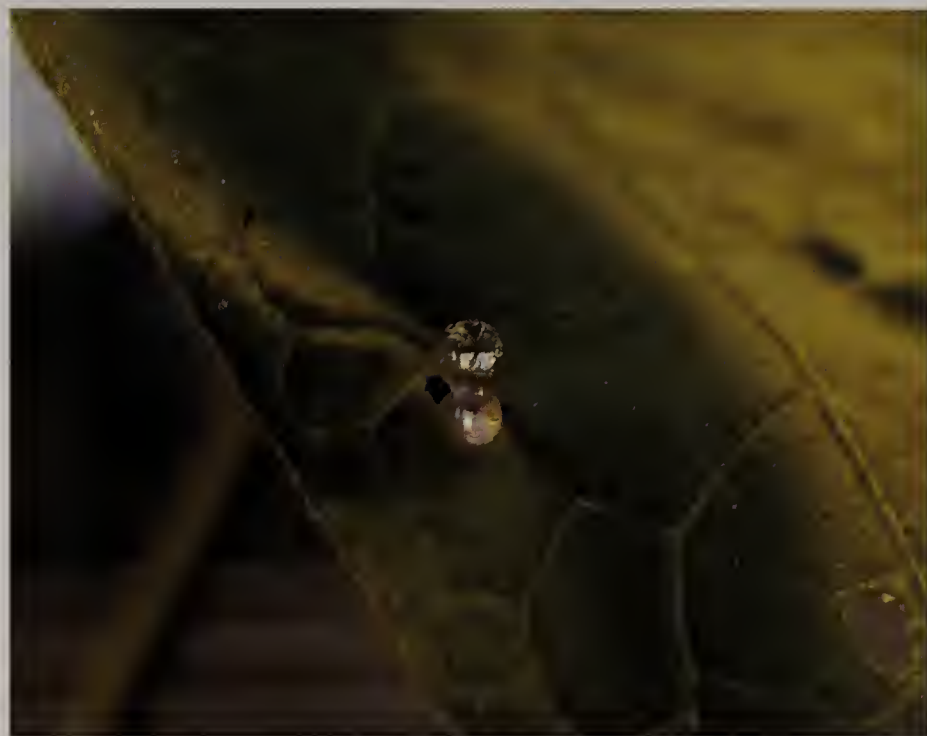
The active secretion of sugars by plants via extrafloral nectaries in order to facilitate ants that deter herbivores is a well known defence strategy of plants (Wäckers 2002). *Solanum dulcamara*, however, is not known to possess extrafloral nectaries. Instead, we observed that droplets of sugar are secreted at the edges of wounds caused by herbivores (figure 10). Analyses indicate that these sugars originate from the phloem. Currently, we are studying whether *S. dulcamara* uses these secretions to recruit third trophic level insects such as ants and lady beetles. These insects may serve as bodyguards providing protection against the damaging herbivores.

Conclusion

In conclusion, *S. dulcamara* hosts an intriguingly diverse insect community that is 'caught' between the bitter (chemical defence) and sweet (sugar) defences of this plant species.



9. *Formica fusca* patrolling on *S. dulcamara*. Photo: Onno W. Calf
9. *Formica fusca* op patrouille op bitterzoet.



10. Sugar secretion at a leaf wound caused by a herbivore. We are investigating whether third trophic level insects are attracted by these sugar secretions to scare off herbivores. Photo: Onno W. Calf
10. Suikeruitscheiding bij bladschade. We onderzoeken of deze suikeruitscheiding insecten van het derde trofische niveau aantrekt om zo schadelijke herbivoren af te schrikken.

Literature

Freude H, Harde KW & Lohse GA 1964-1998. Die Käfer Mitteleuropas. Goecke & Evers.

Hare JD 1983. Seasonal-variation in Plant-Insect associations – Utilization of *Solanum dulcamara* by *Leptinotarsa decemlineata*. Ecology 64: 345-361.

Hare JD 1990. Ecology and Management of the Colorado Potato Beetle. Annual Review of Entomology 35: 81-100.

Howell C 2008. Consolidated list of environmental weeds in New Zealand. DOC Research & Development Series 292. Science & Technical Publishing Department of Conservation.

Jansen M 1999. The genus *Scrobipalpa* in the Netherlands (Lepidoptera: Gelechiidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 9: 29-78.

Jensen DD 1946. The identity and host plants of Blossom Midge in Hawaii (Diptera: Cecidomyiidae: *Contarinia*). Proceedings from the Hawaiian Entomological Society 12: 525-534.

Ministerie van LNV 1995. Besluit van 1 december 1994, houdende intrekking van het besluit bestrijding Colorado-kever. Staatsblad van het Koninkrijk der Nederlanden, 1995, 2.

Noordijk J, Kleukers RMJC, Van Nieuwerkerken EJ & Van Loon AJ (eds) 2010. De Nederlandse biodiversiteit. Nederlandse Fauna 10. NCB Naturalis & European Invertebrate Survey - Nederland.

Steinhausen WR 2005. Phänologie mitteleuropäischer Blattflohkäfer (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). Berichte des Naturwissenschaftlichen 92: 221-232.

Thijssen DJP 1946. Onze Duinen. Heemschutserie. HGJ van Amerongen & Co.

Van der Meijden R 2005. Heukels' flora van Nederland. Nationaal Herbarium Nederland, Universiteit Leiden. Wolters-Noordhoff.

Wäckers F 2002. Geraffineerde suikers, zoete beloningen in mutualistische interacties Entomologische Berichten 62: 2-7

Weeda EJ, Westra R, Westra C & Westra T 1988. Nederlandse Oecologische Flora: wilde planten en hun relaties. IVN (in samenwerking met VARA & VEWIN).

Accepted: 16 February 2012

Samenvatting

Bitterzoete beestjes: de Nederlandse insectenfauna op bitterzoet (*Solanum dulcamara*)

Bitterzoet (*Solanum dulcamara*) is in Nederland een algemene inheemse plantensoort die kan worden aangetroffen op zowel heel droge als op natte standplaatsen. Bij nadere bestudering bleek zich een opvallende gemeenschap van insecten te handhaven op deze plant. Dit artikel beschrijft de insecten die zijn aangetroffen tijdens onze veldstudies. Het meest talrijk zijn vijf soorten kevers, waaronder twee aardvlooien – *Epitrix pubescens* en *Psylliodes affinis* – die zich als larve voeden met de wortels van bitterzoet en als volwassen insect met de bladeren. Een derde aardvlo, *Psylliodes dulcamarae*, voedt zich als volwassen insect eveneens met de bladeren, maar mineert als larve in de stengels van deze plant. *Pria dulcamarae* is een glanskever die zich alleen richt op de bloemen en het stuifmeel. De laatste keversoort is de uit Noord-Amerika afkomstige Coloradokever (*Leptinotarsa decemlineata*), die zich niet alleen op aardappel, maar ook op bitterzoet goed lijkt te kunnen handhaven. Twee mineermotten, *Acrolepia autumnitella* en *Scrobipalpa costella*, die als larve mineren in de bladeren van bitterzoet kunnen eveneens worden aangetroffen, de tweede soort echter opvallend genoeg voornamelijk langs de Nederlandse kust. De laatste specialist is een galmug, *Contarinia solani*, die galvorming in de bloembodem veroorzaakt en zich daarmee voedt. Deze bloemen gaan daarmee verloren. Naast de echte specialisten is er ook een levendige populatie van mieren en lieveheersbeestjes aanwezig die patrouilleert over de plant. Doorgaans vindt men deze insecten samen met bladluizen, welke in het veld echter nauwelijks worden aangetroffen op bitterzoet. Op de plaatsen waar bladeren aangevreten zijn door insecten zijn uitscheidingen van suikers waargenomen die wellicht insecten van het derde trofische niveau aantrekken, zoals mieren en lieveheersbeestjes. Momenteel onderzoeken wij of dit zo is, want in dat geval heeft bitterzoet een nog niet eerder beschreven afweersysteem ontwikkeld om natuurlijke vijanden van herbivoren aan te trekken door middel van suikeruitscheiding bij verwonding.



Onno W. Calf & Nicole M. van Dam
Institute for Water and Wetland Research
Department of Ecogenomics
Radboud University Nijmegen
Postbus 9010
6500 GL Nijmegen
owcalf@gmail.com

Sexueel dimorfisme bij de huismierkever, *Tillus elongatus* (Coleoptera: Cleridae)

A.P.J.A. (Dré) Teunissen

TREFWOORDEN

Uiterlijk, verspreiding

Entomologische Berichten 72 (3): 199-202

Tillus elongatus is een van de twaalf soorten van de familie Cleridae die in Nederland voorkomen. In dit artikel wordt aandacht besteed aan de wijdverbreide misvatting dat de mannetjes altijd van de vrouwtjes te onderscheiden zijn op basis van een kleurverschil van het halsschild. In Nederland komen namelijk zowel mannetjes als vrouwtjes voor met een rood halsschild. De mannetjes zijn echter eenvoudig te onderscheiden op basis van de afwijkende sprietleden 4 tot en met 7.

Mierkevers

De keverfamilie Cleridae of mierkevers is in de Nederlandse fauna met twaalf soorten vertegenwoordigd. De meeste soorten komen vooral in de tropen en subtropen voor. Wereldwijd zijn bijna 4000 soorten beschreven (Gerstmeier 1998). Het is de Nederlander Johannes Bastiaan Corporaal geweest die een wereldcatalogus van de familie Cleridae uitbracht (Corporaal 1950, zie ook Van der Wiel 1953). Dit is een prachtig werk voor iedereen die in deze familie geïnteresseerd is en waarin 3366 beschreven soorten zijn opgenomen. Als conservator van het Zoölogisch Museum van de Universiteit van Amsterdam (ZMAN) heeft Corporaal het Museum – naast zijn uitgebreide bibliotheek – een wereldcollectie van deze familie nagelaten, welke nationaal en internationaal een grote bekendheid geniet.

Tillus elongatus (Linnaeus) is in Nederland de enige soort in de subfamilie Tillinae (Lawrence & Newton Jr. 1995). In de collecties van het NCB Naturalis (voorheen Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis te Leiden (NNM), Zoölogisch Museum van Amsterdam (ZMAN) en Wageningen Universiteit (WU)), de collectie van de auteur en enkele particuliere collecties werden de exemplaren van *T. elongatus* bestudeerd. In totaal werden 460 exemplaren van 131 vindplaatsen gezien. Tijdens vindplaatsopnamen en controle van het beschikbare collectiemateriaal viel het afwijkende sexueel dimorfisme bij *T. elongatus* op. In dit artikel wordt aandacht besteed aan de wijdverbreide misvatting dat de mannetjes van de vrouwtjes te onderscheiden zouden zijn uitsluitend op basis van een kleurverschil van het halsschild.

Voorkomen

Tillus elongatus (figuur 1) geldt in het algemeen als een vrij zeldzame soort. De kevers worden meestal in slechts een enkel exemplaar aangetroffen, lopend op stammen of geklopt van verschillende loofhoutsoorten. De soort wordt ook gevonden in huizen, schuren of in houtopslagplaatsen, dood of levend achter het vensterraam en in spinnenwebben. Belangrijk voor *T. elongatus* zijn vooral staande en dode hardhoutboomstammen, waarvan de schors helemaal of al gedeeltelijk ontbreekt.

In die bijzondere biotoop kan het dan om grote aantallen individuen gaan (Van der Wiel 1937). Cor Vendrig zag in het Weertbosch (Li) op 4 en 8 juni 2008 honderden pas uitgekomen mannetjes van *Ptilium pectinicornis* (Linnaeus) (figuur 3) op dode kale beukenstammen van ongeveer 30-40 cm dikte (figuur 4). Het hout was uitgedroogd en gedeeltelijk gescheurd. Aan de voet van de stammen was op afstand het uitgeworpen boormeel goed te zien (figuur 5). Het aantal vrouwtjes van *P. pectinicornis* was gering en werd geschat op ca. 3% van het totaal. Op 4 juni 2008 werden overdag op deze stammen ook enkele tientallen pas uitgekomen vrouwtjes van *T. elongatus* gevonden, waarvan de dekschilden nog niet waren uitgehard. Mannetjes werden toen niet gezien, maar een jaar later, op 21 en 22 mei 2009, werden enkele mannetjes gevonden op deze beukenstammen. De kevers worden vooral gevonden tussen medio mei en het einde van de maand juni.

Tillus elongatus heeft een groot verspreidingsgebied in Europa. Slechts uit enkele regio's in het noorden van Scandinavië en uit sommige Zuid- en Oost-Europese landen zijn geen vondsten bekend (Gerstmeier 1998). In Nederland wordt *T. elongatus* vooral gevonden in de provincies Gelderland, Utrecht, Noord-Brabant en Limburg. Sinds de eerst bekende vondsten in de periode 1860-1869 tot en met de waarnemingen van 2011, zijn uit Nederland 169 vindplaatsen in 81 uurhokken (5x5 km), met 566 vondsten bekend (figuur 2). Het aantal vondsten per decade in anderhalve eeuw blijkt vrij constant.

Levenscyclus

Het vrouwtje van *T. elongatus* zet haar eieren af in houtspelen of in de uitvliegopeningen van andere houtbewonende insecten. De larven jagen vervolgens op de larven van klopkevers (Anobiidae) als *Ptinus rufipes* Olivier, *Xestobium plumbeum* (Illiger), *Anobium punctatum* (De Geer) en vooral van *P. pectinicornis* (Dietze 2004, Lyngnes 1959, Troukens 1999). Verpopping vindt plaats aan het einde van een boorgang die door de larve wordt verwijd en tot poppenwieg wordt uitgebouwd.



1. Vrouwtje van *Tillus elongatus*, Zoelen (Ge). Foto: Kees van Achterberg
1. Female *T. elongatus*, Zoelen, Province of Gelderland.



2. Verspreiding van *Tillus elongatus* in Nederland 1860-2011.
2. Distribution of *Tillus elongatus* in The Netherlands 1860-2011.



3. Mannetje van *Ptilinus pectinicornis*, Weerterbosch (Li). Foto: Dré Teunissen
3. Male of *Ptilinus pectinicornis*, Weerterbosch, Province of Limburg.



4. Dode beukenstammen in het Weerterbosch als broedplaats voor *Ptilinus pectinicornis* en *Tillus elongatus*. Foto: Dré Teunissen
4. Dead beech trunks in the Weerterbosch as breeding place of *Ptilinus pectinicornis* and *Tillus elongatus*.



5. Onderste stamdeel van een dode beuk met boormeel van houtknagende kevers. Foto: Dré Teunissen
5. Lower part of the stem of a dead beech, the wood dust of wood eating beetles can be seen.

Sexueel dimorfisme

In oudere keverliteratuur – ondermeer in Auber (1976), Darwin (1871), Everts (1903), Kuhnt (1911), Lohse (1979) en Reclaire (zonder jaar), maar ook in recentere literatuur en publicaties (Bahillo de la Puebla & Lopez-Colon 2001, Dietze 2004, Gerstmeier 1998, Troukens 1999) – wordt vermeld dat het vrouwtje van het mannetje valt te onderscheiden door het kleurverschil van het halsschild. Bij het mannetje zou dit zwart en bij het vrouwtje rood zijn. In de meeste gevallen is dit ook zo, maar dit kenmerk is niet constant en op basis hiervan alléén kan geen onderscheid tussen de geslachten worden gemaakt. Er zijn ook mannetjes met een rood halsschild (figuur 6).



6. Een mannetje van *Tillus elongatus* met een rood halsschild. Hedel (NB). Foto: Kees van Achterberg
6. Male of *Tillus elongatus* having a red pronotum. Hedel, Province of Noord-Brabant.

Het bleek echter dat deze afwijking al veel eerder was gepubliceerd door P. van der Wiel (1937). In het verslag van de 92e zomervergadering van de Nederlandsche Entomologische Vereniging in Venlo valt te lezen dat hij een jaar eerder, tijdens de zomervergadering in Leersum, in de eetzaal van het hotel een exemplaar van *T. elongatus* had gevangen. In een oude schuur in de omgeving, waarvan de balken sterk waren aangetast door *Anobium punctatum* (De Geer), werden in de twee dagen daarna nog eens 212 mannetjes en vrouwtjes van *T. elongatus* gevangen. Het totaal aantal van 213 kevers bestond uit 93 vrouwtjes en 120 mannetjes, waarvan 26 mannetjes een rood halsschild hadden. In het populaire keverboek van Van der Wiel (1954) 'Welke



7. Sprietleden van het mannetje van *Tillus elongatus*. Foto: Kees van Achterberg
7. Antenna of the male of *Tillus elongatus*.



8. Sprietleden van het vrouwtje van *Tillus elongatus*. Foto: Kees van Achterberg
8. Antenna of the female of *Tillus elongatus*.

kever is dat?' vermeldt hij op pagina 61, onder *T. elongatus*: '... het mannetje gewoonlijk geheel blauwzwart, het wijfje met rood halsschild'.

Mannetjes zijn natuurlijk wel altijd te herkennen aan hun penis. Naast mannelijk genitaalonderzoek is er een tweede kenmerk te gebruiken bij determinatie. Bij het mannetje zijn de sprietleden 4 tot en met 7 een beetje gekamd (figuur 7) en niet gezaagd zoals bij het vrouwtje (figuur 8).

Conclusie

De kennis over het voorkomen van *T. elongatus*-mannetjes met een rood halsschild is voor het eerst in Nederland waargenomen in Leersum (Provincie Utrecht), tijdens de 91^e zomervergadering (1936) van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Recentelijk verscheen er een artikel in *The Coleopterist* waarin dit fenomeen ook in Engeland is waargenomen (Twinn 2009). Het verdient aanbeveling bij afbeeldingen van vrouwtjes van *T. elongatus* er zich vooraf van te vergewissen of het inderdaad

om een vrouwtje gaat en niet om een mannetje met een rood halsschild. Bij goede foto-opnamen geven de sprietleden eenvoudig een juiste indicatie van het geslacht.

Dankwoord

Graag dank ik Fred van Assen (NNM), Dick Belgers, Ben Brugge (ZMAN), Ben Hamers, Yde Jongema (WU), leden van de Nederlandse Entomologische Vereniging, leden van de sectie Everts, Emil Bouvy, Jan Burgers, Jan Cuppen, Bas Drost, Gert van Ee, Frank van Nunen, Theo Peeters, Cor van der Sande, Sjoerd Tiemersma, Cor Vendrig, Wim Veldkamp, Oscar Vorst en Jan Wieringa voor hun medewerking en inzage in, of beschikbaar stellen van hun collectiemateriaal. Theodoor Heijerman verzorgde een eerdere versie van het manuscript van bruikbaar commentaar. Dank ook aan Kees van Achterberg (Naturalis) voor de opnamen met de Olympus stereomicroscoop SZX 12 met Analy-ses Extended Focal Imaging Software.

Literatuur

Auber L 1976. Atlas des Coléoptères de France, Belgique et Suisse II. Boubeé
Bahillo P & López-Colón JI 2001. La subfamilia *Tillinae* Leach, 1815 (Coleoptera, Cleridae) en la Península Ibérica. *Estudios del Museo Ciencias Naturales de Álava* 16: 153-171.
Corporaal JB 1950. Cleridae. *Coleopterorum Catalogus, Supplementa Pars* 23: 1-373.
Darwin C 1871. The descent of man and selection in relation to sex, Part II, chapter X: Order Coleoptera (beetles): 368 in: Darwinonline.org.uk. [Geraadpleegd 24 oktober 2011]
Dietze R 2004. Käferbeobachtungen an einem Ulmenhochstubben in Zentralsachsen (Coleoptera, Div.). *Coleo* 5: 10-17.
Everts E 1903. *Coleoptera Neerlandica*. De schildvleugelige insecten van Nederland

en het aangrenzend gebied II. Martinus Nijhoff.
Gerstmeier R 1998. Checkered beetles. Illustrated key to the Cleridae and Thanerocleridae of the Western Palearctic. Margraf Verlag.
Kuhnt P 1911. Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
Lawrence JF & Newton AF Jr 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). In: *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera*. Papers celebrating the 80th birthday of Roy Crowson (J Pakulak, SA Slipinsky eds): 779-1006. Muzeum i Instytut Zoologii PAN.
Lohse GA 1979. 31. Familie Cleridae. *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 84-98.

Lyngnes R 1959. Lakttakelser over *Tillus elongatus*. *Norsk Entomologisk Tidsskrift* 11: 1-6.
Reclaire A zonder jaar. Kevers III.: In: *Wat leeft en groeit* 17: 289-410. Het Spectrum.
Troukens W 1999. Mierkevers aan de westrand van Brussel (Coleoptera: Cleridae). *Phegea* 27(1): 29.
Twinn DC 2009. *Tillus elongatus* (L) (Cleridae) – over a century of error. *The Coleopterist* 18: 81-83.
Van der Wiel P 1937. *Tijdschrift voor Entomologie* 80: LXXXV-LXXXVI.
Van der Wiel P 1953. In memoriam Johannes Bastiaan Corporaal. *Tijdschrift voor Entomologie* 96: 1-7.
Van der Wiel P 1954. Welke kever is dat? Thieme.

Geaccepteerd: 16 maart 2012

Summary

Sexual dimorphism in the beetle *Tillus elongatus* (Coleoptera: Cleridae)

Tillus elongatus is one of the twelve species in The Netherlands of the Cleridae family. In this article the common misconception that males always have a blue-black pronotum is corrected. Similar to the females, males can also have a red pronotum, as could be shown by examining collection material and by additional field observations. Males are further to be recognised by the antenna segments 4-7, which are slightly pectinate instead of serrate.



A.P.J.A. (Dré) Teunissen
Venuslaan 349 A
5632 HG Eindhoven
dre.teunissen@onsneteindhoven.nl

Uitgelezen

A. van den Burg, M. Nijssen, M. Geertsma,
S. Waasdorp & D. Van Nieuwenhuysse 2011

De Grauwe Klauwier, ambassadeur voor natuurherstel

KNNV Uitgeverij, Zeist & Stichting Bargerveen,
Nijmegen. 112 pp. ISBN 978 90 5011 3391.
€ 19,95

De ondertitel van dit boek had de hoofdtitel mogen zijn. Dat zou dit 'vogelboek' opvallender maken voor entomologen en anderen die vogels vooral zien als een leuk element van een habitat. Mensen die vooral in vogels geïnteresseerd zijn komen volledig aan hun trekken en krijgen veel informatie over het herstel van hun leefomgeving mee en over het voedsel waar de grauwe klauwier (*Lanius collurio*) afhankelijk van is. En dat laatste is vooral voer voor entomologen die zo meer informatie krijgen over de leefomgeving van de diergroep waarin zij geïnteresseerd zijn en de vele ongewervelden waar zij zich in kunnen verdiepen. Het boek is de goed leesbare samenvatting van twintig jaar onderzoek dat op gang kwam toen Staatsbosbeheer zich afvroeg hoe het kwam dat de steeds zeldzamer wordende grauwe klauwier het wel goed deed in het Bargerveen. Hans Esselink stortte zich gedreven op dit onderzoek, dat nog steeds doorloopt, en daaruit ontstond het onderzoeksinstituut dat de Stichting Bargerveen nu is. De grauwe klauwier kan daarmee terecht de ambassadeur voor natuurherstel genoemd worden. De vogel is niet alleen ambassadeur voor herstel van de natuur in typische grauwe klauwieren habitats – zoals stuivende duinen, hekkenlandschappen, heiden en hoogvenen – maar het verschil tussen de huidige en vroegere verspreidingskaarten geeft aan dat er ook nog heel wat andere natuur te herstellen is. Juist in de vanouds belangrijke kerngebieden, het kleinschalig cultuurlandschap en de kustduinen gaat het nog lang niet goed met de grauwe klauwier.

In het agrarisch gebied blijkt vooral de grootschalige herinrichting van het landschap de belangrijkste reden. Het kleinschalige landschap met veel uitkijkpunten, nestgelegenheid en leefgebied voor een gevarieerd voedselaanbod is daarmee grotendeels verdwenen. De intensivering van de landbouw betekende een afname van de bloemrijkdom buiten de natuurgebieden, daarmee van insecten en insectetende vogels. De overblijvende geschikte plekken raakten versnipperd. Dat maar tien procent nestgelegenheid zoekt op meer dan tien kilometer afstand van de geboortegrond, maakt herkolonisatie van verlaten leef-



gebied een zaak van zeer lange adem. En geduld heeft men bij natuurherstel vaak niet... Maar ook verdroging, verzuring en vermessing werken niet mee, ondanks de veertig procent reductie van de stikstofneerslag sinds 1990 is de huidige neerslag nog tien tot vijftientig maal hoger dan de natuurlijke waarde. Beheermaatregelen in natuurgebieden blijven daardoor nodig.

Een slecht broedsucces door laag voedselaanbod maakte duidelijk dat kennis van insecten nodig is om te snappen waarom op het oog vergelijkbare gebieden tot een ander broedsucces leiden. In de stabiele populatie in Skagen in Denemarken bleek minder dan vijftientig procent van de prooien kleiner dan tien millimeter groot te zijn. Bij het laatste broedpaar op Ameland was dit in meer dan driekwart van de gevallen zo. Zo wordt beschreven dat in stuivende duinen helmplanten groeien met jongere wortels. Die wortels zijn beter te eten voor de larve van de kleine junikever (*Anamaia dubia*), en dat insect is in de duinen hoofdvoedsel voor de grauwe klauwier. Jammer is dat niet genoemd wordt dat in de stuivende duinen van Jutland niet alleen veel minder keverlarven gevonden zijn dan in de vastgelegde Nederlandse helmduinen, maar dat de levenscyclus daar ook één in plaats van drie jaar bleek te zijn. Dit gegeven maakt het nut van het opkomende dynamisch zeereepbeheer voor het duinsysteem in enkele zinnen helder. Dat natuurbeheer een kwestie van kiezen is blijkt uit de beschrijving van de effecten van het hoogveenherstel in het Bargerveen. De keuze voor levend hoogveen maakte dat het aantal broedparen daalde, al blijft hier de grootste populatie van Nederland te vinden. Begrazing blijkt een goede maatregelen om vegetatiestructuur te behouden of te vergroten. Uitrasteren van kleine struwelen en hagen is daarbij wel van belang. Naast de beïnvloeding van de vegetatie is de mestfauna die er als gevolg van de begrazing kan

zijn van groot belang, daarom mogen de grazers geen ontwormingsmiddel of andere medicatie krijgen. Naast herstel van de waterhuishouding is herstel van de bodemkwaliteit van belang om de juiste balans tussen stikstof, fosfor en mineralen te verkrijgen. Bij ontwikkeling van droge heide uit landbouwgrond is inrichting als tijdelijke akker een kansrijke methode. Het Vroome Veld bij Wapse, een heischraal grasland met braamstruwelen, kent nu de hoogste dichtheid aan grauwe klauwieren in Nederland: er broeden hier jaarlijks tot tien paar. Herstel van het leefgebied in het cultuurlandschap kan onder andere door het planten van struiken en hagen als jachtpost. Kruidenrijk hooiland dat gefaseerd gemaaid wordt kan dan als voedselgebied dienen. Voorbeelden bij de Maashorst, Boxtel en Bree (België) worden beschreven.

In het laatste hoofdstuk wordt beschreven wat je zelf kan doen aan herstel van het leefgebied. Al op zeven tot tien hectare kan een klein cluster broedparen leven. Acht vragen voor het vooronderzoek staan duidelijk beschreven. Een belangrijk onderdeel is de bepaling van de insectenrijkdom. Met de bijgevoegde 'zoekkaart klauwierprooien' kunnen de prooien op hoofdgroepen gedetermineerd worden. De zoekkaart kan ook gebruikt worden voor onderzoek aan de frequentie waarmee de jongen gevoerd worden, waar bij de twaalf millimeter lange snavel gebruikt kan worden om de prooigrootte te bepalen.

Dit boek kan dus mensen die al belangstelling hebben voor vogels stimuleren tot natuurbeheer en entomologie. Entomologen kunnen lezen hoe hun vakgebied gecombineerd kan worden met natuurbeheer. Van harte aanbevolen!

Erik van der Spek (sectie Thijsse)

E. van der Maarel, A.A. Sterk, B.M. Lensink & A.H.J. Freijssen 2011

De Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek. Het Nederlandse duinonderzoek in historisch en international perspectief

KNNV Uitgeverij, Zeist. 272 pp. ISBN 978 90 5011 3809. € 44,95 (KNNV-leden 10% korting)

Er bestaan in Nederland niet veel boeken over de geschiedenis van het biologische onderzoek. Zo ze al bestaan, zijn ze gewijd aan een enkele persoon, zoals aan Hugo de Vries, Jac. P. Thijsse of Niko Tinbergen. In dit boek komen maar liefst 170 onderzoekers van de Nederlandse duin- en kustgebieden aan bod. Eddy van der Maarel, Adrie Sterk, Bart Lensink en



Nol Freijzen hebben de geschiedenis geschreven van het Nederlandse duinonderzoek tijdens de tweede helft van de twintigste eeuw. De lezer wordt door die periode meegevoerd aan de hand van minibiografieën van de mannen en vrouwen die dat onderzoek – aan duinen, aan de duinvegetaties, aan vogels, aan konijnen, aan insecten en alles wat er nog meer leeft – uitvoerden. Dat maakt dat het geen saai geschiedenisboek geworden is, maar een bijzonder levendig verhaal, rijk aan anekdotes, waarin je door gaat met lezen.

De aanleiding om het boek te schrijven, was de behoefte van de auteurs om de betekenis vast te leggen van de Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek – SWD (1948-1980) en de daarmee verbonden Biologische Stations Schellingerland (1950-1994) op Terschelling en Weever's Duin (1952-1995) op Oostvoorne. Om de lezer te boeien, hebben ze het verhaal in een historisch en in een internationaal perspectief geplaatst en daar zijn ze goed in geslaagd. Na een inleiding volgt een college over de historie van de ecologie in brede zin – zeker niet beperkt tot de duinen en ook niet tot Nederland. Het vertelt over de internationale ontwikkelingen in de biologie, maar ook over de geschiedenis van het Nederlandse duinonderzoek voorafgaand aan de SWD. Ook de ontwikkeling van natuurbescherming krijgt ruim aandacht. Ook hier zijn het mensen die het verhaal maken: Willem Frederik van Eeden, Elie Heimans, Jac. P. Thijssen, Hugo de Vries, Wouter van Dieren, Theodorus Weevers, Marcus J. Adriani, Charles Elton en Niko Tinbergen – om er slechts enkelen bij naam te noemen.

Na het kernverhaal over de stichting en haar twee veldstations komt het

duin- en kustonderzoek in dezelfde periode (1959-1990) vanuit de Nederlandse universiteiten en andere onderzoeksinstellingen, zoals de duinwaterbedrijven, aan bod. Ook deze verhalen zijn de moeite van het lezen dubbel en dwars waard. Voor een enkeling zijn deze bekend, maar voor zeer velen zal het een *eye opener* zijn, waardoor ze namen van onderzoekers, ontwikkelingen van kennis en organisaties eindelijk in een context kunnen plaatsen.

De stichting werd opgericht in 1948, na de Tweede Wereldoorlog, met als doel het onderzoek in en van de duinen en, meer in het algemeen, het ecologisch onderzoek in Nederland – in brede zin – een boost te geven. 'Het wetenschappelijk werk lag toen grotendeels stil'. Het veldstation Weever's Duin op Oostvoorne werd geopend in 1952 en kreeg hiertoe onder meer een startsubsidie van de Nederlandse Entomologische Vereniging. De eerste 'vaste' bewoners waren Bart M. Lensink en zijn echtgenote Nan Busch. Met een ZWO-subsidie (van de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek) deden ze onderzoek naar het gedrag van de veldsprinkhanen *Myrmeleottix maculatus*, *Chorthippus biguttulus* en *C. albomarginatus*. Bart Lensink promoveerde in 1963 op dit werk in Leiden.

Hoewel het botanisch onderzoek in de duinen meer nadruk krijgt in het boek en in de duinen misschien ook wel meer onderzoek aan planten en plantengemeenschappen werd uitgevoerd, komt het zoölogische werk ook uitvoerig aan bod. Zonder volledig te willen zijn, volgen enkele voorbeelden van entomologisch onderzoek dat ter sprake komt: het promotieonderzoek van Rienk de Jong naar de voedselkeuze en soortvorming binnen het vlindergenus *Eupithecia*, het vlinderonderzoek van J.A.W. Lucas en van de drie 'vlinderjongens' uit Rotterdam, Ruud Vis, Daan Vestergaard en Jan van der Made (Weever's Duin), Bastiaan Kiauta's onderzoek aan libellen (Schellingerland), de VU-cursussen en het onderzoek van Els Joosse (springstaarten), Ab Kessler (wolfspinnen), Annet Geschiere (spinnen), Koos Boomsma (mieren) (Terschelling), de studentencursussen en het onderzoek vanuit Leiden in Meijendel: Piet den Boer (ruwe pissebed en loopkevers), Peter van der Aart (wolfspinnen), Gerrit Jan de Bruyn en Bram Mabelis (mieren), Eddy van der Meijden (de sint-jacobsvlinder), Wim Herrebout (de evolutie van stippelmotten), en tot slot de meer dan 30 jaar lange inventarisatie van de nachtvlinderfauna van de Amsterdamse waterleidingduinen door Guus Kaijadoe.

In de laatste hoofdstukken worden de bijdragen van het Nederlandse duinonderzoek uit de periode 1950-1990 weer in een internationaal perspectief geplaatst. Tenslotte volgen een terugblik en een vooruitblik. Het boek sluit af met een lange literatuurlijst van het besproken onderzoek.

Enkele punten die me bijbleven wil ik nog noemen. Ondanks het feit dat de besproken onderzoeksperiode alweer ver achter ons ligt is het een levendig document geworden. Dat komt door het grote aantal foto's van de onderzoekers en de anekdotes waaraan het is opgehangen. Niet alle foto's zijn even goed, maar de onderzoekers zijn wel goed herkenbaar.

Ik heb gezocht naar een soort conclusie. Die is er niet. Het boek beschrijft het ontstaan, de bloeiperiode en het verval van de Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek en haar veldstations. Verval is misschien niet helemaal het juiste woord. Een deel van de activiteiten heeft een andere organisatievorm gekregen. Maar wat duidelijk is als je terugblijkt, is dat onderzoekplanning iets van zeer korte duur is. Verandering, misschien wel evolutie, treedt voortdurend op. Ondanks die veranderingen wordt gelukkig heel veel onderzoek afgerond en in publicaties – op papier en via internet – vastgelegd voor komende generaties van onderzoekers. En dat geldt nu ook voor wat in dit boek werd vastgelegd.

Eddy van der Meijden (Universiteit Leiden)

Kees de Heer 2011

Kriebelbeestjes in beeld

Uitgave KNNV, Zeist. 32 pp.

ISBN: 978 90 5011 369 4. €4,95

Een nieuw deel in de serie 'in beeld': een serie laagdrempelige boekjes met algemene informatie over een bepaald thema in de natuur. Deze keer 'kriebelbeestjes'. Een enigzins ongelukkige term door de negatieve lading, maar tevens een term met bijzonder weinig bruikbare alternatieven. Spraken we maar Engels, dan konden we de pakkende term 'bugs' gebruiken; kort, krachtig en door het vele gebruik ervan zonder al te veel negatieve lading. Maar goed, wij moeten het doen met kriebelbeestjes, en als wij als biologen die term maar voldoende gebruiken kunnen we misschien wel een positieve draai geven aan dat negatieve imago.

Het boekje is informatief, met een inleiding over waar je kriebelbeestjes kunt vinden, gebaseerd op de verschillen in voedsel. Tevens geeft het een eenvoudige indeling in groepen gebaseerd op het



aantal poten. Daarna behandelt het 24 voorbeeldsoorten die iedereen in zijn eigen tuin tegen zou kunnen komen. Per soort wordt informatie gegeven over de levenswijze en met een kadertje wordt wat achtergrond informatie gegeven over de groep waartoe de soort behoort. Elke soort wordt afgebeeld en in een uitklapkaart achterin staan al deze afbeeldingen nog een keer bijeen gezet. De afbeeldingen wisselen wel in kwaliteit. Het merendeel ziet er goed uit, waardoor de tekeningen van bijvoorbeeld de blauwe glazenmaker en zeker die van de wegmier erg karig afsteken.

Verder is het jammer dat – als we het toch over het negatieve imago van de term kriebelbeestjes hebben – er in een boekje van slechts 32 pagina's er ruim een pagina gewijd wordt aan 'rotbeestjes', waar onder andere de gewone wesp en de steekmug aan bod komen. Bovendien worden daarnaast ook nog twee andere echte rotbeesten behandelt: de hoofdluis en de hondenteek. En dat op slechts 24 voorbeeldsoorten.

Maar goed, voor mensen die weinig notie hebben van wat er in hun eigen tuin leeft aan beestjes is het een aardig inblikje in de diversiteit die je in je directe omgeving kunt aantreffen. Door de achtergrondinformatie van de

verschillende behandelde groepen kan het zeker een bijdrage leveren aan het prikkelen van de nieuwsgierigheid van de lezer.

John T. Smit (EIS-Nederland)

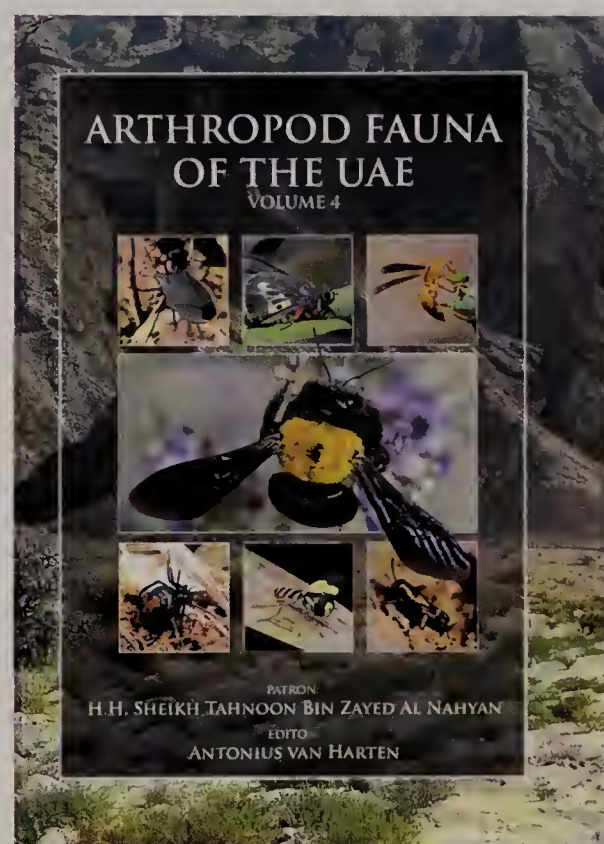
Antonie van Harten (red.) 2011

Arthropod fauna of the United Arab Emirates, volume 4

Dar Al Ummah Printing, Publishing, Distribution & Advertising, Abu Dhabi (UAE). 816 pp. ISBN 978-9948-16-116-5. Gebonden, met honderden zwart-wit en kleurenillustraties. ca. € 40,-

Alweer het vierde deel in deze indrukwekkende reeks bundelingen van faunistisch-taxonomische studies aan de geleedpotige fauna van de Verenigde Arabische Emiraten. De redacteur weet een strak publicatieschema te handhaven: sinds het verschijnen van het eerste deel in 2008 is er elk jaar één boek bijgekomen. Gezamenlijk tellen deze delen inmiddels 3056 pagina's, waarop duizenden soorten worden vermeld en honderden nieuwe worden beschreven. De boeken zijn luxueus uitgegeven op mooi papier in uitstekende drukwaliteit.

Aan deel 4 werkten 57 specialisten mee, afkomstig uit 18 landen. Er worden drie nieuwe genera en 90 nieuwe soorten beschreven. Van de 57 families die aan bod komen, waren er 29 nog niet eerder vermeld uit het land. Aan de soortenlijst van het land worden er 469 toegevoegd.



Een overzicht van de behandelde groepen is te vinden in de tabel hieronder.

Het materiaal waarop deze bijdragen zijn gebaseerd is vrijwel geheel door de redacteur zelf ofwel onder zijn begeleiding verzameld. De bijdrage van Van Harten aan de kennis van de fauna van de Verenigde Arabische Emiraten is dus niet 'slechts' beperkt tot het bieden van een fraai publicatieforum. Dit is een flink applaus waard. Ook de hoge heren olie-sjeiks, die het project financieren en met hun portretten de eerste pagina's sieren, mogen niet ongeprezen blijven!

Menno Reemer (EIS-Nederland)

Tabel. Overzicht van behandelde groepen Arthropoda per deel in de reeks Arthropod Fauna of the UAE, mede op basis van het overzicht van de recensie van Kleukers (2010) in Entomologische Berichten 70-6.

	1	2	3	4
Arachnida				
Araneae: Linyphiidae			x	
Araneae: Salticidae			x	
Araneae: Zoodariidae				x
Prostigmata: Calligonellidae	x			
Prostigmata: Cunaxidae		x		
Mesostigmata: Trachyuropodidae				x
Pseudoscorpiones		x		
Malacostraca				
Isopoda: Oniscidea				x
Insecta				
Zygentoma: Lepismatidae	x			
Collembola: Entomobryomorpha		x		
Ephemeroptera	x			
Blattoptera	x			
Dermaptera		x		
Orthoptera			x	
Psocoptera	x	x		
Thysanoptera	x			
Hemiptera: Auchenorrhyncha			x	
Hemiptera: Cicadidae & Cicadellidae	x			
Hemiptera: Heteroptera				x

	1	2	3	4		1	2	3	4
Hemiptera: Meenoplidae & Kinnaridae			x		Hymenoptera: Sphecidae				x
Hemiptera: Psylloidea	x				Hymenoptera: Stephanidae			x	
Hemiptera: Tropiduchidae			x		Hymenoptera: Thynnidae		x		
Homoptera: Caliscelidae				x	Hymenoptera: Vespidae			x	
Homoptera: Issidae				x	Lepidoptera: Autostichidae	x			
Coleoptera: Anthicidae	x				Lepidoptera: Batrachedridae	x			
Coleoptera: Bostrichidae			x		Lepidoptera: Brachodidae	x			
Coleoptera: Buprestidae				x	Lepidoptera: Coleophoridae	x			
Coleoptera: Carabidae		x		x	Lepidoptera: Alucitidae		x		
Coleoptera: Cerambycidae	x		x		Lepidoptera: Autostichidae (part 2)		x		
Coleoptera: Chrysomelidae	x			x	Lepidoptera: Choreutidae			x	
Coleoptera: Cleridae			x		Lepidoptera: Coleophoridae			x	
Coleoptera: Coccinellidae	x				Lepidoptera: Cosmopterigidae			x	
Coleoptera: Curculionoidea		x			Lepidoptera: Depressariidae		x		
Coleoptera: Dermestidae		x			Lepidoptera: Elachistidae	x			
Coleoptera: Drilidae		x			Lepidoptera: Ethmiidae	x			
Coleoptera: Dryopidae		x			Lepidoptera: Geometridae	x	x		
Coleoptera: Dytiscidae				x	Lepidoptera: Nepticulidae			x	
Coleoptera: Elateridae	x				Lepidoptera: Noctuoidea		x		
Coleoptera: Elmidae		x			Lepidoptera: Psychidae		x		
Coleoptera: Endomychidae	x				Lepidoptera: Pterophoridae	x	x		
Coleoptera: Georissidae		x			Lepidoptera: Pyraloidea	x		x	
Coleoptera: Gyrinidae				x	Lepidoptera: Scythrididae	x			
Coleoptera: Helophoridae		x			Lepidoptera: Stathmopodidae			x	
Coleoptera: Heteroceridae		x			Lepidoptera: Tineidae		x		
Coleoptera: Histeridae	x		x		Lepidoptera: Tischeriidae			x	
Coleoptera: Hydraenidae			x		Lepidoptera: Tortricidae	x			
Coleoptera: Hydrophilidae			x		Diptera: Anthomyzidae	x			
Coleoptera: Laemophloeidae			x		Diptera: Asilidae				x
Coleoptera: Latridiidae				x	Diptera: Asteiidae			x	
Coleoptera: Latridiidae	x				Diptera: Bibionidae		x		
Coleoptera: Leiodidae			x		Diptera: Calliphoridae	x			
Coleoptera: Meloidae		x			Diptera: Canacidae	x			
Coleoptera: Melyridae	x				Diptera: Canacidae	x			
Coleoptera: Mordellidae		x			Diptera: Canacidae (part 2)			x	
Coleoptera: Nitidulidae				x	Diptera: Cecidomyiidae			x	x
Coleoptera: Oedemeridae	x				Diptera: Ceratopogonidae				x
Coleoptera: Phalacridae			x		Diptera: Chamaemyidae	x			
Coleoptera: Ptinidae		x			Diptera: Chironomidae		x		
Coleoptera: Rhipiphoridae	x				Diptera: Chironomidae (part 2)			x	
Coleoptera: Silvanidae				x	Diptera: Chloropidae				x
Coleoptera: Staphylinidae				x	Diptera: Chyromyidae	x			
Coleoptera: Tenebrionidae	x				Diptera: Conopidae	x			
Coleoptera: Tenebrionidae			x		Diptera: Corethrellidae		x		
Strepsiptera: Stylopidae	x				Diptera: Curtonotidae	x			
Neuroptera: Coniopterygidae			x		Diptera: Diopsidae				x
Neuroptera: Ascalaphidae				x	Diptera: Drosophilidae			x	
Neuroptera: Nemopteridae				x	Diptera: Empididae		x		x
Hymenoptera: Agaonidae & Pteromalidae			x		Diptera: Hippoboscidae		x		
Hymenoptera: Ampulicidae				x	Diptera: Limoniidae				x
Hymenoptera: Apidae				x	Diptera: Lonchaeidae	x			
Hymenoptera: Apoidea		x			Diptera: Muscidae	x			
Hymenoptera: Bethyidae			x	x	Diptera: Muscomorpha				x
Hymenoptera: Braconidae			x	x	Diptera: Mydidae			x	
Hymenoptera: Bradynobaenidae	x				Diptera: Myidae	x			
Hymenoptera: Chrysididae	x				Diptera: Mythicomyiidae		x		
Hymenoptera: Crabronidae				x	Diptera: Nemestrinidae		x		
Hymenoptera: Dryinidae	x				Diptera: Oдиниidae				x
Hymenoptera: Eulophidae	x				Diptera: Oestridae		x		
Hymenoptera: Figitidae			x		Diptera: Phoridae	x			
Hymenoptera: Formicidae				x	Diptera: Psychodidae		x		
Hymenoptera: Gasteruptionidae		x			Diptera: Rhagionidae			x	
Hymenoptera: Halictidae			x		Diptera: Rhinophoridae	x			
Hymenoptera: Heterogynaidae	x				Diptera: Scathophagidae		x		
Hymenoptera: Leucospidae			x		Diptera: Scenopinidae		x		
Hymenoptera: Megaspilidae				x	Diptera: Sepsidae	x			
Hymenoptera: Mutillidae			x		Diptera: Sphaeroceridae	x			
Hymenoptera: Mymaridae		x			Diptera: Stratiomyidae	x			
Hymenoptera: Platygastriidae	x		x		Diptera: Tachinidae			x	
Hymenoptera: Sapygidae			x		Diptera: Tephritidae	x			x
Hymenoptera: Sclerogibbidae	x				Diptera: Ulidiidae			x	
Hymenoptera: Scoliidae	x				Diptera: Trixoscelidae		x		

Terry L. Erwin & David L. Pearson 2008

A Treatise on the Western Hemisphere Caraboidea (Coleoptera). Their classification, distribution, and ways of life. Volume II. Carabidae – Nebriiformes 2

Pensoft, Sofia – Moscow. 365 pp. + 33 platen.
ISBN 978-954-642-444-0 (HB);
978-954-642-445-7 (e-book).
€ 75,- (hardback), € 86,- (e-book)

Terry L. Erwin 2011

A Treatise on the Western Hemisphere Caraboidea (Coleoptera). Their classification, distribution, and ways of life. Volume III. Carabidae – Loxomeriformes, Melaeniformes

Pensoft, Sofia – Moscow. 412 pp. incl. 66 platen.
ISBN 978-954-642-602-4 (HB);
978-954-642-603-1 (e-book).
€ 75,- (hardback), € 86,- (e-book)

In 2007 verscheen bij Pensoft het eerste deel van Terry Erwins prestigieuze reeks over de loopkeverfauna van het westelijk halfrond (zie mijn bespreking in EB 67(5): 172). We kennen Erwin (1940) als iemand die flink aan de weg timmert en die met een anderhalf pagina tellende publicatie over een onderzoek in 1981 in Panama een ware entomologische goldrush op de tropische boomkruinen veroorzaakte (Erwin 1982, 1991). Hij is sedert 1965 actief en heeft een indrukwekkende reeks van ruim 160 publicaties op zijn naam staan, vooral over neotropische Carabidae.

In het voorwoord van het eerste deel veronderstelde Erwin zes tot zeven delen nodig te hebben voor het in boekvorm publiceren van de database betreffende de 9242 toen bekende loopkeversoorten

van het westelijk halfrond. In deel 3 staat de stand al op 9410 soorten en Erwin verwacht dat dit aantal zal oplopen tot rond de 10.000. Ook het aantal verwachte delen in de reeks is inmiddels bij gesteld naar minimaal 10, plus tenminste één supplement voor de onderweg nieuw aangediende taxa. Na het tweede deel, dat vlot na het eerste in 2008 verscheen, is het even stil geweest, maar schrijver en uitgever hopen dat de frequentie zal oplopen naar ongeveer één deel per jaar. Deel 4 (Bembidiini, Trechini) zal naar verwachting nog voor het najaar van 2012 verschijnen.

In de bespreking van het eerste deel is het format van de soortbesprekingen van deze reeks al uitvoerig behandeld. De vervolgdelen blijven trouw aan die eerste opzet, behalve dat er een aangename toename van het illustratiemateriaal te zien is. Deel 3 telt 66 platen met in totaal afbeeldingen van ca. 80 soorten en ca. 100 habitatfoto's. Als dit wordt doorgezet zal de serie als geheel een goed beeld geven van de diversiteit in verschijningsvormen van deze, in de noordelijke gebieden deels zeer aan de Europese verwante loopkeverfauna. Uiteraard worden naar het zuiden, tot in het tropische toe, de verschillen steeds groter. Ook lijkt de kwaliteit van de illustraties toe te nemen. In deel 2 is een aantal illustraties, zowel habitusafbeeldingen als habitatfoto's, nogal donker en weinig contrastrijk uitgevallen. In deel 3 is dit beter, zij het dat hier enkele landschapsfoto's een behoorlijke kleurzeem hebben. In de soortbesprekingen weet Erwin de kwaliteit vast te houden en niet zelden wordt aan een soort extra aandacht besteed.

Al met al is het een bewonderenswaardige onderneming, maar ik betwijfel of deze reeks het laatste deel in de vorm van 'hardback' gaat halen. De verkoop van nieuwe boeken in drukvorm, zelfs van entomologische boeken, is volgens uitgever Lyubomir Penev de laatste jaren dramatisch gedaald. Volumineuze boeken zoals de twee die hier besproken worden waren tot voor kort mogelijk dankzij de kapitaalkrachtige motor van het Smithsonian instituut waar Erwin werkzaam is. In Amerika liggen de financiële mogelijkheden er nu ook anders bij. Hopelijk wordt deze serie wel afgemaakt, tenminste als e-books. Zelf is Erwin optimistisch over het gedrukte boek, want hij schrijft: 'Books last! E can disappear in a blink with a thermonuclear blast in the atmosphere'.

Literatuur

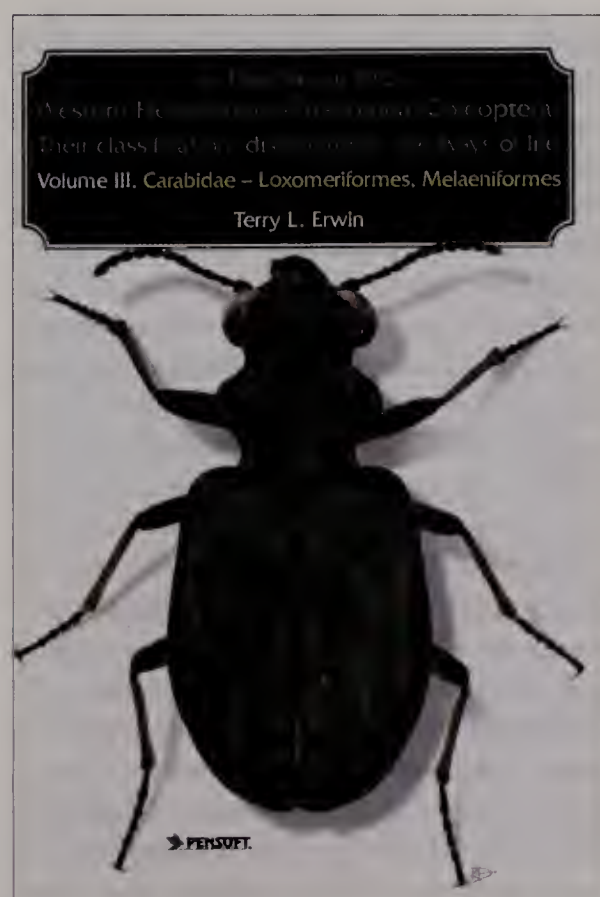
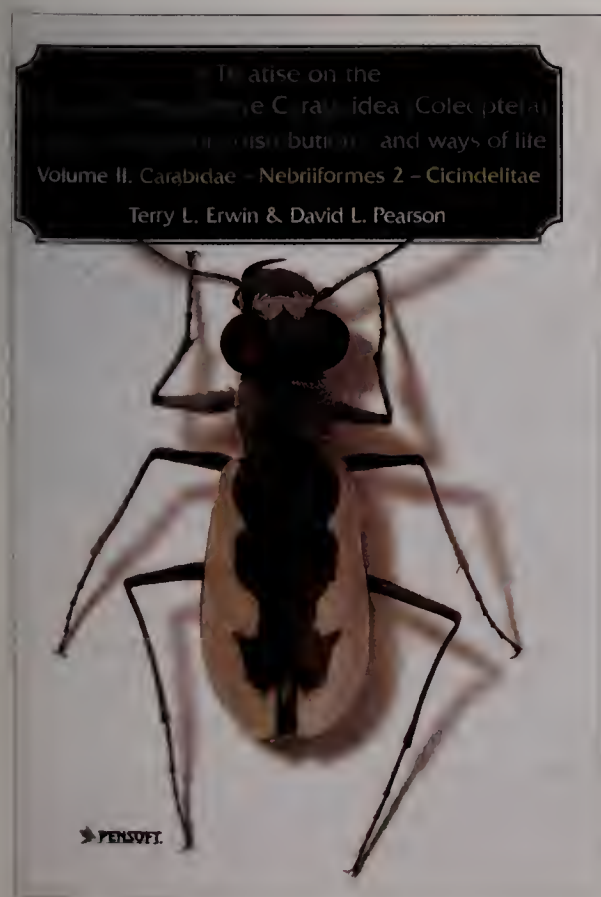
- Erwin TL 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterist's Bulletin* 36: 74-75.
- Erwin TL 1991. How many species are there?: Revisited. *Conservation Biology* 5: 330-333.
- Erwin TL 2007. *A Treatise on the Western Hemisphere Caraboidea (Coleoptera). Their classification, distribution, and ways of life. Volume I. Carabidae – Nebriiformes 1.* Pensoft.

Hans Turin

- P. Jolivet, J. Santiago-Blay & M. Schmitt (eds) 2011 **Research on Chrysomelidae 3** *ZooKeys* 157 special issue. Paperback, 179 pp. ISSN 1313-2970 (online), 1313-2989 (print). € 52,30 (exclusive VAT)

Two volumes of this series were published by Brill. Now the series will be continued by Pensoft. Volume 3 is published as a special issue of *ZooKeys*, an open access journal. The volume contains nine articles on a variety of subjects, which I will discuss below. Some of the papers were contributed to the European Symposium on Chrysomelidae, held in Budapest in 2010.

The book starts with the results of a study on the relation between body size of Chrysomelidae and areas with different levels of conservation in southern Brazil. It is interesting that this study by Linzmeier & Ribero-Costa more or less confirms the conclusion by Siemann *et al.* (1999) that large and efficient species benefit initial stages of succession and small and specialized species benefit final stages of succession. It seems contrary to results in cultivated parts of Europe with fragmented natural areas. This is partly caused by the selective trapping by



malaise traps during the study in Brazil. In European studies on other insect groups there is a relation between the lost of flight ability and the ultimate stages of succession in which large species often have limited dispersal capacities. In some Chrysomelidae genera short wings in large species are combined with specialized diet. This makes them very vulnerable (Cox 2004).

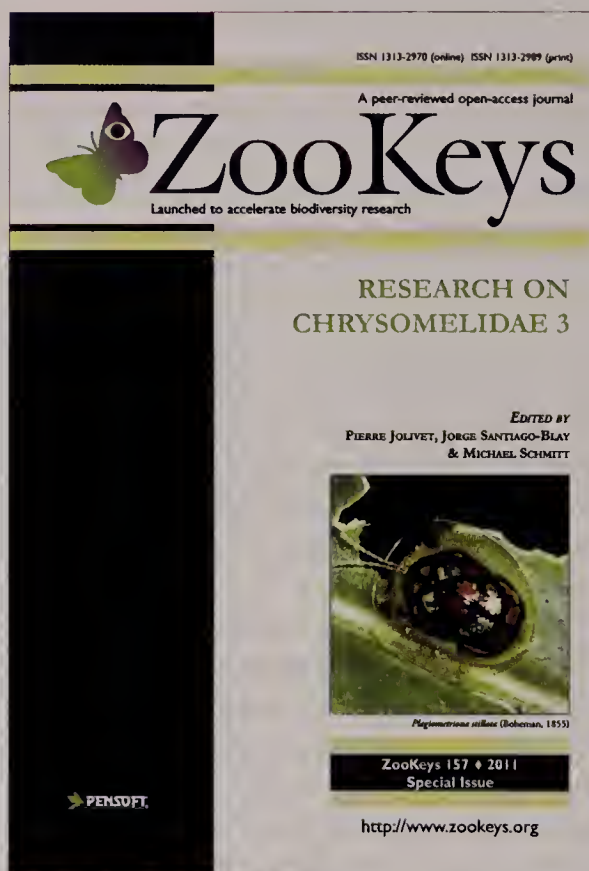
An article on the temporal and altitudinal distribution of Cassidinae of the genus *Plagiometriona* in a tropical forest in Brazil confirms similar studies in the neotropics. Another article describes a survey of the Hispines in the lowlands of La Selva in Costa Rica, where it provides us with information on the occurrence of 139 species. Some biogeographical conclusions are drawn. The author, Staines, stresses the need of research on host plant associations: although of more than 60% of the recorded species information of the plants on which the beetles were found is available, there is uncertainty about the real hosts.

Gomez-Zurita provides sound arguments to classify *Dematochroma foaensis* in the genus *Rhyparida*. It is the first species of *Rhyparida* recorded from New Caledonia. The question rises why there are so few *Rhyparida* species in New Caledonia, whereas in potential source areas as New Guinea and Australia this genus is abundant. In Fiji ten species of *Rhyparida* are recorded as well. The author provides several possibilities to explain this distribution, but all are speculative. He concludes by stating that additional research on the New Caledonian fauna is needed including ecological surveys and phylogenetic analyses.

Petitpierre reviews the available data on karyologically checked taxa of Chrysomelinae. Currently, data of 259 species are available and all are described here and patterns are discussed. Furthermore some conclusions can be drawn on the evolution of chromosomal architecture in Chrysomelinae.

The role of adipokinetic hormone is reviewed and the information expanded by Gäde & Marco. This hormone is supposed to play a role in fuel mobilization in Chrysomelidae and Cerambycidae at times when there is a great need (e.g. during flight).

An excellent paper is presented by Prathapan and Chaboo on the biology of *Blepharida* species group, including aspects of host plants, life cycle, predators, parasitoids and larval defense. The available information is summarized and detailed additional information on the Indian *Podontia congregata* is presented.



This information was gathered by studying natural populations as well as laboratory rearing. The described observations are accompanied by excellent colour photographs.

Schmitt and Rönn show different patterns of distribution in Central European leaf beetles. Although the database they used is still limited in data (63.000 records for an area of more than 1.500.000 square kilometers), it is surprising that these patterns are visible. The patterns are discussed and are in agreement with zoogeographical patterns derived from distributional data from other groups. Additionally, these patterns are supported by ecological characteristics of the leaf beetle species. Hidden in this article are some notes on the confusing taxonomy of *Oulema melanopus*, *O. duftschmidi* and *O. rufocyanea*. It is questionable if this is the correct place to present this kind of information and, in my opinion, it does not contribute to the entanglement of the ongoing taxonomical clutter surrounding these species.

The final chapter of this volume is a biographical work on the Hungarian naturalist Károly Sajó (1851-1939). It is written by Károly Vig, who has published several similar biographical works on other Hungarian naturalists. Sajó was an entomologist who did some, for his time, remarkable observations including the aestivation of the leaf beetle *Entomoscelis adonidis*. While his contemporaries were especially interested in taxonomy Sajó also studied the biology of insects and therefore is sometimes compared with the well-known French entomologist Jean-Henri Fabre. Sajó made a strong

plea for nature protection, where he indicated the exceptional importance of primary forest.

The book is well edited and the figures and colour photographs are clear and supporting. The previous books in this series and others on the same subject preceding this series were all hard covered and bound. This one is paperbacked and therefore less manageable. Due to its low price, the book is accessible for all students in Chrysomelidae even for those with smaller budgets. Apart from that, it is published as a volume of ZooKeys, an open access journal, and therefore the information is also available for free. Summarizing, this volume gives detailed information on several aspects of the biology of Chrysomelidae. This information would have been published anyway, but for researchers in Chrysomelidae biology it is useful to have these articles published together. In contrast the previous books in this series it lacks an introduction or an epilogue: it is no more than a bundle of articles on a related subject. The printed version, however, provides on its back cover some information on the intention of the editors. Review articles, like in previous books on Chrysomelidae biology for example on parthenogenesis by Cox (1996) or fossil Chrysomelidae by Santiago-Blay (1994) enhance the value of books like these enormously. In the current book the contributions by Petitpierre, and more or less by Gäde & Marco, provide in this. Hopefully in subsequent volumes of this series such and more reviews will be included, because it certainly will attract many readers.

References

- Cox ML 1996. Parthenogenesis in the Chrysomeloidea. In: Chrysomelidae Biology, vol.3: General Studies (Jolivet PHA & Cox ML eds.): 133-151. SPB Academic Publishing.
- Cox ML 2004. Flight in seed and leaf beetles (Coleoptera, Bruchidae, Chrysomelidae). In: New Developments in the Biology of Chrysomelidae (Jolivet P, Santiago-Blay JA & Schmitt M eds): 353-393. SPB Academic Publishing.
- Santiago-Blay JA 1994. Paleontology of leaf beetles. In: Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae (Jolivet PH, Cox ML & Petitpierre E eds): 1-68. Kluwer Academic Publishers.
- Siemann E, Haarstad J & Tilman D 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22: 406-414.

Lori Lach, Catherine L. Parr & Kirsti L. Abbott
(eds.) 2010

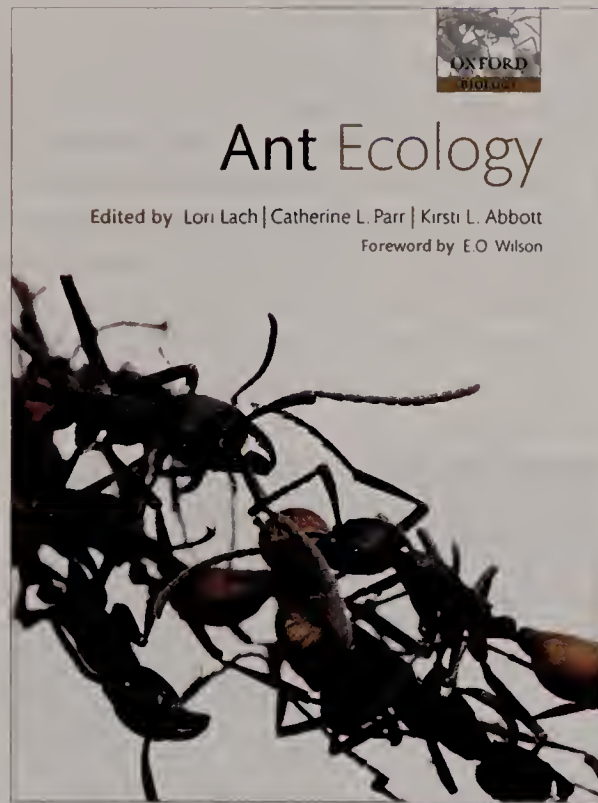
Ant ecology

Oxford University Press, Oxford. 402 pp. ISBN
978-0-19-954463-9. € 43,-

Een nieuw uitgebreid boek over de ecologie van mieren; leuk! De myrmecologie is een discipline waarin veel onderzoek wordt gedaan en ontwikkelingen snel gaan – een overzicht van alle recente bevindingen is dus zeer welkom. In dit boek van zo'n vierhonderd pagina's komen vele onderwerpen aan bod. Deze zijn grofweg in te delen in vier grote thema's, elk met vier hoofdstukken: mondiale mierendiversiteit en bescherming, evens-gemeenschapsdynamiek, populatie-ecologie en invasieve soorten.

Bij het eerste thema komen taxonomie, evolutie, biogeografie en bescherming aan de orde. Hier kan men boeiende teksten lezen over de huidige inzichten in alle tribus binnen de mieren, het belang van juiste determinaties, de soortenrijkste gebieden in de wereld, de dinosauriummier *Nothomyrmecia macrops* oftewel de meest primitieve levende mierensoort, endemische soorten en soortenbeschermingsplannen voor mieren in Engeland. Ook wordt een overzicht gegeven van determinatiesleutels die gepubliceerd zijn na het standaardartikel over de classificatie van mieren van Bolton (2003). Een zes pagina's lange tabel geeft de verspreiding van mierengenera over biogeografische regio's.

Ook het tweede thema wordt goed uitgewerkt en behandelt een scala aan interacties die mieren aangaan met organismen en de omgeving. Competitie, dominante mierensoorten, trofische posities en zaadverspreiding zijn slechts een paar voorbeelden van wat hier beschreven wordt. Mutualisten worden natuurlijk uitgebreid behandeld, zoals voedselgenererende snavelinsecten (Hemiptera) en rupsen (Lepidoptera), parasitaire zuigwormen (Trematoda), darmbewonende micro-organismen, en planten die mieren onderdak bieden. De schimmelkweken van mieren uit het tribus Attini zijn natuurlijk beschreven en ook de wonderlijke kweek van antibioticaproducerende bacteriën die van pas komen bij de bestrijding van schimmelparasieten wordt beschreven. De afsluitende twee hoofdstukken van dit thema gaan over voedselvergaring en nestbouw en de invloed van veranderingen in de biotoop op de functionele diversiteit van mieren. Het laatste wordt besproken aan de hand van een grote hoeveelheid literatuur over de effecten van mijnbouw, vuur, intensivering van de landbouw, overstroming, houtkap, begrazing en verstedelijking.



Populatie-ecologie is het onderwerp van het derde thema en hier wordt geschreven over koloniereproductie, koloniestructuur, levensstrategieën van de verschillende soorten, voedselzoekstrategieën en verdedigingsmechanismen. Een afzonderlijk hoofdstuk gaat over de herkenning tussen nestgenoten. Boeiend is hier een kadertekst over mieren die, als ze uit de boom kukelen, de richting waarin ze vallen kunnen beïnvloeden.

Een kwart van het boek wordt ingeruimd voor exoten. Deze soorten vormen een actueel en hip onderwerp en dat weten de makers natuurlijk. De vier hoofdstukken gaan over (i) biogeografische en taxonomische patronen van de geïntroduceerde soorten, (ii) het invasieproces en de oorzaken van succesvol aanslaan, (iii) de consequenties van invasies, en (iv) het omgaan met en bestrijden van invasieve mieren. De meest beruchte soorten komen hier allemaal voorbij: *Solenopsis*-soorten (brandmieren), *Linepithema humile* (Argentijnse mier), *Pheidole megacephala* (glimmende dikkop), *Anoplolepis gracilipes* (hazewindmier) en *Wasmannia auropunctata* (dwergvuurmier). Deze soorten van de lijst van 'the world's 100 worst invasive species' krijgen veel aandacht, simpelweg omdat ze behoren tot de meest wijdverspreide soorten en het goed bestudeerde mieren zijn. Een zeven pagina lange tabel met recente literatuurstudies over de effecten van miereninvasies op andere mieren en ongewervelden is indrukwekkend. Soortgelijke, maar kortere, tabellen zijn er over de effecten op gewervelde dieren en planten.

Elk hoofdstuk is op een standaardmanier opgebouwd, en dat maakt het lezen prettig. De tekst is altijd erg informatief, en zaken die net niet goed binnen de rode draad van het hoofdstuk passen

worden in losse kaders weergegeven, vaak door andere auteurs dan die van de hoofdtekst. Elk hoofdstuk wordt afgesloten door een paragraaf over de toekomstige richtingen die het onderzoek aan het specifieke onderwerp zullen of zouden moeten gaan nemen. Daarna volgt nog een samenvatting. Waar nodig worden (uitgebreide overzichts-)tabellen opgenomen, en op vele pagina's staan verduidelijkende grafieken of zwart-witafbeeldingen. Veel van de foto's zijn gemaakt door gespecialiseerd mierenfotograaf Alex Wild en in het midden van het boek heeft hij ook acht pagina's met kleurenfoto's gevuld. Een verklarende woordenlijst en een literatuurlijst van 64 pagina's maken het boek compleet.

Natuurlijk waren er al boeken die de verschillende onderwerpen die in 'Ant ecology' langskomen uitdiepen, zoals de werken van onder andere Hölldobler & Wilson (1991), Agosti et al. (2000) en Klotz et al. (2008). Maar het hier besproken werk is juist uniek omdat het veel ecologische aspecten samenvoegt in een publicatie. Daarnaast heeft de inhoud enkele zeer moderne randjes die het een waardevolle aanvulling maken. De nieuwste inzichten in de fylogenie, de aandacht voor natuurbescherming, de effecten van biotoopverandering en de ruime teksten over exoten maken van dit boek een *must* voor de moderne myrmecoloog.

Literatuur

- Agosti D, Majer JD, Alonso LE & Schultz TR 2000. *Ants – standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Bolton B 2003. *Synopsis and classification of Formicidae*. *Memoirs of the American Entomological Institute* 71: 1-370.
- Hölldobler B & Wilson EO 1991. *The ants*. Springer-Verlag.
- Klotz J, Hansen L, Pospischil R & Rust M 2008. *Urban ants of North America and Europe – identification, biology, and management*. Cornell University Press.

Jinze Noordijk (EIS-Nederland)

Marcel Dicke 2011

Blij met een dooie mug

Uitgeverij Bert Bakker. 152 pp.
ISBN 978-90-351-3658-8. € 15,-

Marcel Dicke is voor de meeste EB-lezers geen onbekende: insectenprofessor in Wageningen, groot liefhebber van alles wat met insecten te maken heeft en altijd bezig met de bestrijding van insectenaversie. Dit boekje is zijn nieuwste offensief. Nou ja, bijna nieuw. Het boekje bevat



35 verhaaltjes van drie tot vijf pagina's, elk met een zwartwitplaatje. Hiervan zijn er dertien eerder verschenen als column in Entomologische Berichten (2002-2003) en daarna ook in het tweetalige boekje 'Twee vliegen in één klap / Killing two flies with one stone' (2005, Wageningen Universiteit / University). Verder verschenen er twaalf in Natura, het blad van de KNNV, één in de NRC en één in dit nummer van EB. Er zitten dus acht compleet nieuwe verhaaltjes tussen. De Dicke-verzamelaars die alle verhalen compleet willen hebben, zullen ook dit boekje moeten kopen. Daar krijgen ze veel voor terug: heel veel insect, ook nog wat teek en af en toe een regel spin. De informatiedichtheid is vaak hoog. Wees dus voorzichtig dit boekje cadeau te geven aan iemand die nog helemaal niets van insecten weet, want alle feitjes en weetjes kunnen wat duizelingwekkend zijn. Ik zou adviseren af en toe een verhaaltje te lezen, om de informatie daarna even in te laten werken. Aan het eind van het boek kan de lezer dan aardig meepraten over vele topics die op insectengebied spelen, zoals vlooien en pest, teken en lyme, muggen en malaria, soortvorming,

vliegvermogen, (honing)bijen, geluiden, slaap, zinloos geweld, mestproblemen, koude-resistentie, (hyper)parasitering, metamorfose, facetogen, leervermogen, zelforganisatie, feromonen, insecten als voedsel en uiteraard insecten in godsdienst, kunstwerken, muziek, literatuur en (horror)film. Kortom (rode draad): er valt aan insecten ontzettend veel te beleven en, als je ervoor open staat, te genieten. Er zijn maar een paar soorten die steken of plagen, en zelfs dát doen ze nog op een interessante manier! Allerlei problemen waar het mensdom nog volop mee worstelt (geslachtskeuze, management, overbevolking), zijn door insecten allang opgelost. Waarom zou je dan blijer zijn met een dooie dan met een levende mug? De laatste, nieuwe verhaaltjes zijn wat beschouwelijker. We moeten vooral niet over het hoofd zien wat insecten c.s. allemaal voor ons doen en wat ze allemaal tegen ons zouden kunnen doen. De aarde is en blijft een insectenplaneet. Wij mogen daar ook rondlopen, maar we moeten het niet te bont maken.

Peter Koomen (Natuurmuseum Fryslân)

Nieuwtje

1000-soortendag 2012: Nationaal Park De Meinweg

In 2012 organiseert EIS-Nederland in samenwerking met het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Staatsbosbeheer en Waarneming.nl de jaarlijkse 1000-soortendag. Deze zal plaats vinden op zaterdag 9 juni in Nationaal Park de Meinweg.

Doel van deze dag is om het gebied grondig te inventariseren en zoveel mogelijk soorten dieren en planten waar te nemen. Daarnaast hopen we natuurlijk ook dat het zoals elk jaar een leuke en gezellige dag wordt waarop medewerkers van PGO's, Waarneming.nl en actieve vrijwilligers van diverse organisaties waaronder de NEV elkaar kunnen ontmoeten. De dag wordt traditioneel afgesloten met een barbecue, dit jaar aangeboden door Staatsbosbeheer en Nationaal Park De Meinweg.

Van 8 tot 10 juni heeft het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg haar jaarlijks inventarisatieweekend in hetzelfde gebied gepland, een mooie gelegenheid om nader kennis te maken met vrijwilligers van deze organisatie die al meer dan 100 jaar verantwoordelijk is voor het publiceren van Limburgs natuuronderzoek in het Natuurhistorisch Maandblad.

Waar, wanneer, wie en wat?

De dag vindt plaats in Nationaal Park De Meinweg, een uniek terrassenlandschap met bossen, heide, vennen en beekdalen in Midden-Limburg. Het nationaal park ligt ten oosten van Roermond, wordt aan drie kanten omsloten door Duitsland en is onderdeel van het Duits-Nederlandse grenspark Maas-Swalm-Nette van ongeveer 10.000 hectare groot. Het Nationaal Park De Meinweg zelf heeft een oppervlakte van circa 1.800 ha.

De aanvang van het excursieprogramma is om 10.00 uur. De verzamelplaats is het bezoekerscentrum aan de Meinweg 2 te Herkenbosch. Voor deelnemers die zouden willen overnachten hebben we de kampeerboerderij de Holsterhof te Posterholt (www.holsterhof.nl) gereserveerd. In dit onderkomen is plaats voor maximaal 26 personen (7 slaapkamers van 3 tot 4 personen). Opgave is mogelijk bij Ed Colijn. Koffie en thee zijn aanwezig. Voor de lunch dient iedereen zelf te zorgen. Staatsbosbeheer stelt een zaal in het Jeugdcentrum Beatrix ter beschikking. Daar verblijft ook het Natuurhistorisch Genootschap gedurende het weekend, kan men bij regen schuilen en eventueel determineren (er zijn geen binoc's beschikbaar, dus indien nodig zal eigen apparatuur meegenomen moeten worden).

Er zullen verschillende excursies worden gehouden. De excursies zijn gericht



Enthousiaste entomologen tijdens de 1000-soortendag in de Weerribben in 2011. Foto: Roy Kleukers

op medewerkers van de diverse PGO's, Waarneming.nl en actieve vrijwilligers. Voor de dag wordt dus niet een algemeen publiek uitgenodigd. Te zijner tijd zal via diverse media een volledig excursieprogramma worden aangekondigd. Naast de excursies kunnen alle deelnemers aan de dag ook zelf op excursie gaan om in het gebied te inventariseren. Leden van de NEV kunnen aanvragen voor vergunningen, o.v.v. naam, adres, telefoonnummer en de te inventariseren groep, doen bij Ed Colijn. Als tegenprestatie wordt van alle onderzoekers een lijst met aangetroffen soorten verwacht.

Verwerking gegevens

Voor een groot deel van de groepen wordt gedurende 2012 en de dag zelf een complete lijst bijgehouden op waarneming.nl/1000_soortendag_2012.php. Het team van Waarneming.nl zal via het internet iedereen zowel lokaal als internationaal op de hoogte houden van de

ontwikkelingen. Deelnemers die geen gebruik maken van Waarneming.nl kunnen hun soortenlijsten opsturen naar Ed Colijn.

Organisatie en contact

Ed Colijn, EIS-Nederland,
ed.colijn@ncbnaturalis.nl
Olaf Op den Kamp, Natuurhistorisch Genootschap in Limburg,
o.opdenkamp@nhgl.nl
Ton Lenders, Nationaal Park De Meinweg
Hisko de Vries, www.waarneming.nl

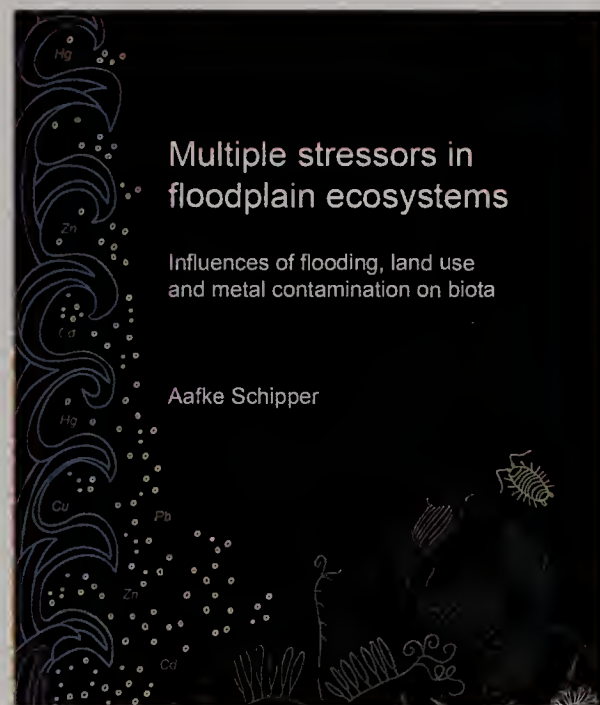
Promotie

Multiple stressors in floodplain ecosystems - Influences of flooding, land use and metal contamination on biota

Aafke Schipper, Radboud Universiteit Nijmegen, promotiedatum 18 februari 2011

Riviergebonden ecosystemen behoren tot de meest dynamische en gevarieerde, maar ook de meest bedreigde ecosystemen op aarde. Om effectieve beheer- en herstelmaatregelen te kunnen nemen is inzicht nodig in de eigenschappen van deze systemen en de processen die daarop van invloed zijn. Dit proefschrift beschrijft de resultaten van onderzoek naar de invloeden van overstroming, landgebruik en bodemverontreiniging op dieren en planten in overstromingsvlakten. Verschillende groepen organismen zijn onderzocht: planten, geleedpotigen en gewervelde dieren. Het grootste deel van het onderzoek is uitgevoerd in de overstromingsvlakten (uiterwaarden) van de Rijn in Nederland. Deze gebieden worden gekenmerkt door sterke antropogene invloeden: niet alleen zijn de uiterwaarden al eeuwenlang in gebruik voor bijvoorbeeld landbouw en industrie, ook zijn de afgelopen eeuw aanzienlijke hoeveelheden door menselijke activiteiten vervuild riviersediment in de uiterwaarden afgezet.

Om inzicht te krijgen in de kenmerken van een nog onaangetaste riviervlakte is tevens een inventarisatie gemaakt van de hydrologie en de vegetatie in de overstromingsvlakte van de Ob in West-Siberië. Met behulp van veldmetingen en een hydrologisch model kon worden aangetoond dat in het onderzochte gebied sprake is van een omvangrijke toestroom van opkwellend grondwater. De aanvoer van kwelwater bleek het grootst bij de overgang van het hoger gelegen achterland naar de riviervlakte. Het aangevoerde water verspreidde zich vervolgens over het maaiveld en via de wortelzone in de richting van de rivier. Hierdoor werd het grootste deel van het studiegebied gekenmerkt door natte omstandigheden en het voorkomen van planten die daaraan zijn aangepast. In vergelijking met de vegetatie die werd



aangetroffen in een uiterwaardgebied langs de Rijn vertoonde de vegetatie langs de Ob een hogere abundantie van typische draslandsoorten en een hogere soortenrijkdom.

In twee uiterwaardgebieden langs de Rijn is onderzoek gedaan naar de invloeden van overstroming, landgebruik en verontreiniging met metalen op planten en geleedpotigen. Hiertoe is gebruik gemaakt van statistische technieken waarmee variatie in taxonomische samenstelling kan worden gerelateerd aan meerdere omgevingsfactoren. Voor zowel vegetatie als geleedpotigen bleek de taxonomische variatie slechts een beperkte samenhang te vertonen met de mate van verontreiniging door metalen. Voor de soortensamenstelling van de vegetatie bleken overstroming en landgebruik (begrazing) belangrijker dan de verontreiniging. Desondanks vertoonde de soortenrijkdom een significante afname met de mate van verontreiniging. Dit is een verrassend resultaat, aangezien de concentraties van de afzonderlijke metalen over het algemeen lager waren dan in de literatuur gerapporteerde minimumconcentraties waarbij toxische effecten in planten optreden. Naast mogelijke invloeden van factoren die niet zijn meegenomen in de analyse (bijvoorbeeld begrazingsdruk of nutriëntenbeschikbaarheid) kan sprake zijn van een combinatie-effect van verschillende fac-

toren, bijvoorbeeld van verschillende chemische stoffen of van chemische stoffen in combinatie met niet-chemische factoren zoals overstroming.

Geleedpotigen vertoonden sterkere relaties met overstromingskarakteristieken of vegetatie dan met bodemeigenschappen en de mate van verontreiniging. Dit bleek niet alleen uit analyses op basis van gedetailleerde taxonomische data (loopkevers op het niveau van soort of geslacht), maar kon ook worden aangetoond met behulp van minder gedetailleerde taxonomische gegevens (kevers op het niveau van familie of geaggregeerde groepen op het niveau van orde tot klasse). Mogelijk is de ruimtelijke heterogeniteit van het studiegebied zo groot dat de variatie in omgevingsfactoren ook op relatief hoge taxonomische niveaus weerspiegeld wordt. In sterk heterogene gebieden zoals overstromingsvlakten kan op basis van relatief grove taxonomische gegevens dus al een goede eerste indruk worden verkregen van het relatieve belang van verschillende omgevingsfactoren. Loopkevers vertonen echter duidelijkere relaties met vegetatietype en verontreiniging dan de groepen geleedpotigen op hogere taxonomische niveaus. Dit suggereert dat het gebruik van gedetailleerde taxonomische gegevens zinvol kan zijn om subtiele effecten van landgebruik en vervuiling aan te tonen en te duiden.

Met behulp van logistische regressie zijn waarnemingen van de kwartelkoning (*Crex crex*) uit de periode 2001-2007 gerelateerd aan verschillende landschapkenmerken, zoals oppervlakte- en vormkarakteristieken en de textuur en diversiteit van het landschap. De kans op voorkomen van de soort bleek vooral af te hangen van de oppervlakte aan geschikte vegetatie, namelijk ruigte en grasland, waarbij een voorkeur leek te bestaan voor habitat in aaneengesloten stukken dat bovendien laat in het seizoen werd gemaaid. Om voor gewervelde dieren de mogelijke effecten van bodemverontreiniging in uiterwaarden te bepalen, is een ruimtelijk expliciet blootstellingsmodel ontwikkeld. Op basis van de opname van metalen in voedselketens berekent dit model blootstellingsconcentraties voor

zes soorten kleine zoogdieren en vier top-predatoren. Modelsimulaties voor 1000 individuen per soort lieten zien dat de blootstelling aan cadmium gemiddeld het hoogst is voor wormenetende soorten. Of de voorspelde blootstellingsconcentraties hoog genoeg zijn om tot schadelijke effecten te leiden, is vooralsnog niet met zekerheid te zeggen. Op basis van voorlopige risico-indicatoren kan echter worden geconcludeerd dat negatieve effecten van blootstelling aan cadmium voor met name wormenetende soorten niet kunnen worden uitgesloten.

Op basis van de gecombineerde onderzoeksresultaten kan worden geconcludeerd dat invloeden van metalen op planten en dieren in de uiterwaarden langs de Rijn in Nederland waarschijnlijk kleiner zijn dan de invloeden van landgebruik en overstroming. Bepaalde soorten kunnen echter gevoeliger zijn voor negatieve effecten van blootstelling aan metalen. Dit betreft bijvoorbeeld diersoorten met wormen in het dieet, een lage reproductiesnelheid en een permanente aanwezigheid in de vervuilde gebieden. Bovendien kan de invloed van de verontreiniging worden versterkt of afgezwakt door de invloed van andere factoren, zoals periodieke overstroming, en omgekeerd. Om een realistische inschatting te kunnen maken van de effecten van bepaalde stressoren op ecosystemen moet dus ook rekening worden gehouden met invloeden van andere factoren. Canonische analyse, meervoudige regressie en modellen waarbij de blootgestelde organismen centraal staan blijken bruikbare of veelbelovende benaderingen voor een dergelijke integrale analyse.

Multitrophic effects of plant resistance: from basic ecology to application in transgenic crops

Martine Kos, Wageningen Universiteit, promotiedatum 16 maart 2012

Planten spelen een essentiële rol in de interacties tussen een groot aantal organismen en kunnen de ecologie en de evolutie van organismen op hogere trofische niveaus, d.w.z. hoger in de voedselketen, sterk beïnvloeden. Ze spelen daarom een belangrijke rol in de structuur en de dynamiek van de gehele levensgemeenschap. Planten hebben een breed scala aan directe en indirecte verdedigingseigenschappen, die schade door plantenetters voorkomen of verminderen. Er is een aanzienlijke variatie binnen één plantensoort in deze eigenschappen (ook wel intraspecifieke variatie genoemd), niet alleen binnen wilde plantensoorten

maar ook binnen gecultiveerde soorten. Planten kunnen de overleving en groei en het gedrag van plantenetters direct beïnvloeden door chemische of fysische eigenschappen (directe verdediging), of ze kunnen de effectiviteit van de natuurlijke vijanden van de plantenetters verbeteren (indirecte verdediging). De directe en indirecte verdedigingseigenschappen van een plant werken niet per se onafhankelijk van elkaar. Plantenverdedigingsstoffen kunnen bijvoorbeeld ook de groei en het gedrag van de natuurlijke vijanden van deze plantenetters beïnvloeden.

Het doel van de studie die gepresenteerd wordt in dit proefschrift was om de effecten van directe en indirecte verdedigingseigenschappen op de multitrofe interacties tussen planten, bovengrondse plantenetters en hun natuurlijke vijanden te bestuderen. De volgende fundamentele ecologische onderzoeksdoelstellingen werden geformuleerd: (1) Het bestuderen van de effecten van directe en indirecte verdedigingseigenschappen op plantenetters met verschillende voedingsstrategieën en/of specialisatieniveaus; (2) het bestuderen van de effecten van dezelfde directe en indirecte verdedigingseigenschappen op vijanden van plantenetters, zoals roofinsecten en sluipwespen.

In deze studie werden planten uit de familie Brassicaceae gebruikt, waartoe een aantal belangrijke gewassen zoals kool, spruitkool en mosterd en de modelplant *Arabidopsis thaliana* (de zandraket) behoren. Planten in deze familie produceren verschillende stoffen die betrokken zijn bij de directe en indirecte verdediging, zoals glucosinolaten, hun vluchtige afbraakproducten en andere vluchtige geurstoffen. Ze vertonen een grote intraspecifieke variatie in deze eigenschappen. In deze studie werden plantenetters en natuurlijke vijanden met verschillende voedingsstrategieën geselecteerd, omdat werd verwacht dat deze verschillend worden beïnvloed door de verdedigingseigenschappen. Binnen de plantenetters werden floëemzuigers en bladvreter gekozen, en binnen de natuurlijke vijanden werden roofinsecten en sluipwespen geselecteerd. De larven van roofinsecten consumeren een groot aantal prooien tijdens hun ontwikkeling, terwijl de larven van sluipwespen zich binnen een enkele gastheer ontwikkelen en zich slechts met deze ene gastheer voeden.

Vier witte koolcultivars (*Brassica oleracea*) die verschillen in directe en indirecte verdediging werden gebruikt in kas- en veldstudies. De gespecialiseerde bladluis *Brevicoryne brassicae* (melige koolluis) neemt de glucosinolaten uit de gastheerplant selectief op, en slaat deze op in zijn eigen lichaam. Dit opslaan van stoffen

wordt 'sequestreren' genoemd. De bladluis gebruikt deze opgeslagen stoffen om zich te beschermen tegen zijn vijanden. De groei van twee roofinsecten, de zweefvlieg *Episyrphus balteatus* en de gaasvlieg *Chrysoperla carnea* die met deze bladluis werden gevoerd, was minder goed dan wanneer de roofinsecten werden gevoerd met de generalistische bladluis *Myzus persicae* die geen glucosinolaten sequestreert. De groei van de roofinsecten leek ook te worden beïnvloed door de specifieke glucosinolaatprofielen in de bladluizen, welke afhankelijk bleken van de witte koolcultivar waarop de bladluizen opgroeiden.

Het relatieve belang van de zogenaamde 'bottom-up' krachten (effecten van een plant op de plantenetters) en 'top-down' krachten (effecten van een natuurlijke vijand op de plantenetters) op de dichtheid van plantenetters werd bestudeerd onder veldcondities. De populatiedynamica van verschillende plantenetters (de koolmot *Plutella xylostella* en de bladluis *B. brassicae*) en carnivoren (de roofinsecten *E. balteatus* en *C. carnea* en de sluipwespen *Diaeretiella rapae* en *Diadegma semiclausum*) werd gedurende twee veldseizoenen gevolgd. De intraspecifieke variatie in plantenchemie en -morfologie tussen de witte koolcultivars beïnvloedde de dichtheid van plantenetende insecten, en als gevolg daarvan ook dat van hun natuurlijke vijanden. De effecten waren consistent over twee veldseizoenen. De verschillen in de dichtheid van de plantenetters kon niet verklaard worden door de verschillen in aantrekking van sluipwespen of roofinsecten op planten waarop een vast aantal plantenetters was gezet. Het bleek dat 'bottom-up' effecten, vooral van de chemie en morfologie van de plant, belangrijker waren voor het verklaren van de dichtheid van plantenetters dan de 'top-down' effecten (de aantrekking van natuurlijke vijanden).

Er werd onderzocht of de uitkomst van ondergrondse-bovengrondse interacties beïnvloed kan worden door het genotype van de plant. Hiervoor werden twee witte koolcultivars geselecteerd. De potgrond waarin de planten werden opgekweekt werd geïnoculeerd met nematoden (aaltjes) of micro-organismen (o.a. bacteriën), en steriele potgrond werd gebruikt als een controlebehandeling. De cultivar die de hoogste dichtheid aan *B. brassicae* bladluizen ondersteunde, ondersteunde ook de beste ontwikkeling van de sluipwesp van deze bladluis, *D. rapae*. Micro-organismen verhoogden de populatiegroei van de bladluizen, maar geen van de ondergrondse behandelingen beïnvloedde de ontwikkeling van de sluipwesp. De koolcultivars ver-

Multitrophic effects of plant resistance:

from basic ecology to application in transgenic crops



Martine Kos

schilden in meerdere chemische- en ontwikkelingseigenschappen, maar reageerden op een vergelijkbare manier op de bodembehandeling. Noch voor de populatiegroei van de bladluis, noch voor de ontwikkeling van de sluipwesp werden er interacties gevonden tussen cultivar en bodembehandeling. In het algemeen werd de bovengrondse insectengemeenschap meer beïnvloed door de cultivar dan door de bodembehandeling.

Verschillende *A. thaliana* lijnen werden gebruikt in laboratoriumexperimenten. Er werden drie wilde accessies van *A. thaliana* die verschillen in glucosinolaatprofielen en een transgene lijn met een gemodificeerde concentratie aan alifatische glucosinolaten gebruikt. Glucosinolaten kunnen, op basis van het aminozuur waaruit ze zijn gemaakt en hun biologische effecten, worden verdeeld in alifatische en indoolglucosinolaten. De ontwikkeling van de bladluis *B. brassicae* was positief gecorreleerd met hogere concentraties van alifatische en indoolglucosinolaten in het floëem van de gastheerplant. De bladluis sloeg selectief bepaalde glucosinolaten op in zijn lichaam, in overeenstemming met de resultaten uit het eerder genoemde kasexperiment. De concentratie van glucosinolaten in de bladluis was negatief gecorreleerd met de ontwikkeling van het roofinsect *E. balteatus*, maar positief met dat van de sluipwesp *D. rapae*. Dit suggereert dat de effecten van glucosinolaten, die via de bladluis werden doorgegeven aan de natuurlijke vijanden, verschillen tussen een roofinsect en een sluipwesp. In gedragsproeven hadden het roofinsect en de sluipwesp allebei een voorkeur voor de *A. thaliana* accessie waarop hun nakomelingen het beste groeiden. Dit impliceert

een positieve correlatie tussen groei en voorkeur voor beide insecten.

Voor zowel de generalistische mot *Spodoptera exigua* als de gespecialiseerde vlinder *Pieris rapae* werd een negatieve correlatie tussen de ontwikkelingsduur en de concentratie alifatische glucosinolaten gevonden. Dit suggereert dat zelfs de specialist, die aangepast is aan het leven op planten die glucosinolaten bevatten, de vorming van toxische glucosinolaatafbraakproducten niet volledig kan voorkomen. Verrassend genoeg was de ontwikkeling van *Hyposoter ebeninus*, een sluipwesp van *P. rapae*, positief gecorreleerd met hogere concentraties aan glucosinolaten. Dit werd waarschijnlijk veroorzaakt door negatieve effecten van glucosinolaten op het immuunsysteem van *P. rapae*. Deze resultaten suggereren dat glucosinolaten niet alleen directe verdediging tegen planteneters kunnen veroorzaken, maar ook indirecte verdediging door de ontwikkeling en groei van sluipwespen te verbeteren.

In een volgende studie werden drie *A. thaliana* accessies bestudeerd die zodanig genetisch getransformeerd waren dat ze één nieuwe geurstof aanmaakten en een verhoogde productie lieten zien van twee bestaande geurstoffen. In gedragsproeven werd de bladluis *B. brassicae* afgestoten door de transgene planten van twee van de accessies, terwijl zijn ontwikkelingsduur niet werd beïnvloed. De sluipwesp *D. rapae* had een voorkeur voor de transgene lijn, maar slechts voor twee van de drie accessies. In tegenstelling hiermee maakte de zweefvlieg *E. balteatus* geen keuze tussen transgene of wilde planten. Deze resultaten suggereren dat het genetisch transformeren van planten om hun productie van vluchtige stoffen te modificeren, een veelbelovende verdediging tegen plaaginsecten oplevert. Echter, de resultaten moeten eerst worden gevalideerd met een landbouwgewas voordat deze verdediging succesvol kan worden toegepast in de landbouw.

De resultaten van de experimenten laten zien dat er een aanzienlijke intraspecifieke variatie is in effecten van de verdedigingseigenschappen van planten op planteneters en natuurlijke vijanden, a) tussen de cultivars van een landbouwgewas, en b) tussen de accessies van een wilde plant. De verdedigingseigenschappen beïnvloeden de ontwikkeling van floëemzuigende insecten anders dan die van bladvreterende insecten. Bovendien beïnvloeden deze eigenschappen de ontwikkeling van roofinsecten en sluipwespen ook verschillend. De directe en indirecte verdedigingseigenschappen werkten in het ene geval elkaar tegen, maar werkten in het andere geval samen zodat

de verdediging tegen planteneters verbeterde, afhankelijk van de biologie van de planteneter en de carnivoor.

De kennis die was gegenereerd tijdens de fundamentele ecologische studies werd toegepast om de ecologische effecten te onderzoeken van transgene planten die genetisch zijn gemodificeerd om een verhoogde directe of indirecte verdediging tegen plaaginsecten te verkrijgen. Transgene gewassen die resistent zijn tegen insecten hebben in de afgelopen jaren duidelijke voordelen voor de landbouw laten zien, en er zijn veel nieuwe ontwikkelingen zoals transgene planten die de biologische bestrijding van plaaginsecten bevorderen. Transgene planten zouden essentiële componenten van de geïntegreerde plaagbescherming kunnen worden. Echter, verschillende ecologische aspecten moeten overwogen worden voordat deze transgene gewassen in landbouwsystemen kunnen worden geïntroduceerd. Een voorbeeld hiervan is het effect van deze gewassen op nuttige niet-doelorganismen (de organismen die niet het doel zijn van de plaagbestrijding), zoals de natuurlijke vijanden van plaaginsecten. Hoewel ecologische kennis van transgene gewassen als essentieel werd beschouwd om de risico's van transgene gewassen te kunnen beoordelen, liep de verwerving van deze kennis achter op de biotechnologische ontwikkelingen. In 2007 startte de Nederlandse overheid daarom een onderzoeksprogramma dat als doel had de ecologische risicoanalyse voor transgene gewassen te versterken: het ERGO-programma (ecologie omtrent genetisch gemodificeerde organismen). Het doel van dit programma was om de ecologie van transgene gewassen te bestuderen om te komen tot de ontwikkeling van richtlijnen gebaseerd op ecologische kennis om de effecten van nieuwe transgene gewassen te kunnen beoordelen. In overeenstemming met het doel van het ERGO-programma waren de toegepaste onderzoeksdoelstellingen van dit proefschrift als volgt:

- Het inschatten van de 'baseline'-variatie in de effecten van directe en indirecte verdedigingseigenschappen van planten op bovengrondse niet-doelorganismen.
- Het vergelijken van de 'baseline'-variatie met effecten van transgene gewassen op niet-doelorganismen om te beoordelen of de transgene effecten de 'baseline'-effecten overschrijden.
- Het beoordelen van de geldigheid van het gebruik van kasexperimenten om de niet-doeffecten in het veld te voorspellen.

- Het ontwikkelen van richtlijnen om de effecten van transgene gewassen op niet-doelorganismen te beoordelen in relatie met de 'baseline'-variatie, een gecombineerde inspanning met twee andere PhD-studenten.

De 'baseline'-variatie refereert naar de variatie in de effecten op niet-doelorganismen die reeds bestaat tussen conventionele cultivars van een gewas. Kennis van de 'baseline'-variatie is nodig om de ecologische effecten van transgene gewassen correct te kunnen inschatten. In dit proefschrift werden vier witte koolcultivars en drie *A. thaliana* accessies gebruikt om deze 'baseline'-variatie te representeren. De geselecteerde cultivars en accessies verschilden aanzienlijk in verdedigingseigenschappen en daardoor in de effecten op doel- (de plaaginsecten) en niet-doelorganismen. Dit suggereert dat deze cultivars en accessies een voldoende brede variatie aan niet-doeleffecten representeren. De 'baseline'-variatie in effecten op doel- en niet-doelorganismen was vrij consistent voor verschillende omgevingen, bodemtypes en de tijd. De effecten van de getransformeerde *A. thaliana* planten op niet-doelorganismen vielen grotendeels binnen de 'baseline'-variatie in deze effecten. Dit laat zien dat de getransformeerde planten geen disproportioneel effect hadden op de bovengrondse niet-doelorganismen, vergeleken met de wilde accessies. Hoewel kasstudies een goede voorspellende waarde hadden voor de effecten die werden geobserveerd onder veldcondities, wordt aangeraden om veldstudies altijd uit te voeren in de laatste fasen van de risicoanalyse om de effecten gevonden onder kasomstandigheden te valideren.

Tenslotte werden er richtlijnen ontwikkeld die gebruikt kunnen worden om de effecten van transgene gewassen op niet-doelorganismen te kunnen beoordelen. Nieuwe aspecten in deze richtlijnen zijn: het vergelijken van de niet-doeleffecten van transgene gewassen met de 'baseline'-variatie, het correct representeren van deze 'baseline'-variatie, en het gebruik van 'metabolomics' (de studie van alle metabolieten in een organisme) en multivariate statistische methoden.

Dit proefschrift onderstreept het belang van fundamentele ecologische kennis in het beoordelen van de ecologische effecten van transgene planten. De verwachting is dat de informatie gepresenteerd in dit proefschrift zal bijdragen aan de ontwikkeling van een methode om inschattingen te maken van de ecologische effecten van transgene gewassen op niet-doelorganismen. Met de huidige snelle technologische ontwikkelingen neemt de noodzaak van kennis over de ecologie

van toekomstige transgene gewassen toe. Onderzoek naar de complexe ecologische interacties tussen planten en ondergrondse en bovengrondse organismen, evenals onderzoek naar de mechanismen die aan deze interacties ten grondslag liggen is daarvoor onmisbaar.

Unravelling a hotchpotch. Phylogeny and classification of the Microdontinae (Diptera: Syrphidae)

Menno Reemer, Universiteit Leiden, promotiedatum 13 maart 2012

Zweefvliegen zijn bekende insecten voor iedereen met enige interesse voor de natuur. Ze vallen op door hun acrobatische vlieggedrag: als kleine helikoptertjes kunnen ze stilstaan in de lucht, razendsnelle uitvallen maken en zelfs achteruitvliegen. Ze hebben opvallende kleurpatronen, die doen denken aan die van wespen en bijen. Ze zijn vaak te vinden op bloemen, waar ze nectar en stuifmeel snoepen. Wereldwijd zijn meer dan 6000 soorten zweefvliegen beschreven. Dit proefschrift gaat over een klein deel daarvan: de subfamilie Microdontinae.

De subfamilie Microdontinae omvat wereldwijd circa 500 beschreven soorten, waarvan er meer dan 400 uitsluitend in de tropen voorkomen. Een groot deel van deze soorten is sinds hun beschrijving niet meer gevonden, of in elk geval niet meer herkend. Veel van de doorgaans oude beschrijvingen (van vóór 1950) zijn onvoldoende gedetailleerd om de soorten van elkaar te kunnen onderscheiden. Ook is er geen bruikbare classificatie beschikbaar: een indeling van de soorten in genera (geslachten) op basis van onderlinge verwantschappen. Zo'n indeling is een eerste vereiste om verder onderzoek te kunnen doen naar de taxonomie van een insectengroep. Weliswaar zijn er tientallen genusnamen in omloop, maar die zijn vaak onduidelijk gedefinieerd en van de meeste soorten is onbekend in welk genus zij thuishoren. Het genus *Microdon* is hiervan het treffendste voorbeeld: meer dan 300 soorten zijn hierin ondergebracht. Deze soorten lopen zo sterk uiteen in hun uiterlijke kenmerken dat alleen een oogopslag al duidelijk maakt dat het geen 'natuurlijke' (monofyletische) groep kan zijn. Het is een echte 'hutspot'.

Centraal in dit proefschrift staat een poging om de soorten van de Microdontinae te classificeren in (sub)genera op basis van hun onderlinge verwantschappen. Hiertoe werden eerst de onderlinge verwantschapsrelaties onderzocht met

UNRAVELLING A HOTCHPOTCH

PHYLOGENY AND CLASSIFICATION
OF THE MICRODONTINAE
(DIPTERA: SYRPHIDAE)



MENNO REEMER

behulp van morfologische kenmerken en DNA-sequenties. De drie hoofddoelstellingen van dit proefschrift zijn:

- het onderzoeken van de onderlinge verwantschapsrelaties (fylogenie) van de Microdontinae;
- het opstellen van een classificatie van de Microdontinae op genusniveau, gebaseerd op de verwantschapsrelaties en een gedetailleerde vergelijking van de morfologie;
- het classificeren van alle beschreven en een aantal voorheen onbeschreven soorten in (sub)genera en soortgroepen.

Overige doelstellingen zijn:

- het opstellen van een determinatiesleutel tot de (sub)genera en soortgroepen van de Microdontinae;
- een taxonomische revisie van de Zuid-Amerikaanse Microdontinae die in hun uiterlijk angelloze bijen nabootsen (voorheen allemaal tot het genus *Ubristes* gerekend);
- een fylogenetische evaluatie van de bekende associaties tussen Microdontinae en mieren;
- het beschrijven van de biogeografie van de Microdontinae en het speculeren over hun ontstaansgeschiedenis.

Als inleiding geeft het proefschrift een overzicht van de kennis over de biologie van deze vliegen. De larven van Microdontinae lijken op naaktslakken. Zo sterk zelfs, dat vier verschillende biologen in de 19e en vroege 20e eeuw deze diertjes onafhankelijk van elkaar als slakken beschreven. Slechts langzaam drong het besef door dat het hier om vliegenlarven ging. Toen dit eenmaal duidelijk was, zou het toch nog vele decennia duren tot men begreep wat deze larven precies doen in de mieren nesten waarin zij leven. Inmiddels is duidelijk dat het rovers

zijn, die zich voeden met eieren, larven en poppen van de mieren. Meldingen als zouden ze zich ook in de nesten van termieten en wespen ontwikkelen zijn nooit bevestigd en lijken onwaarschijnlijk. Ondanks hun roofzuchtige levensstijl worden de larven van Microdentinae door de mieren niet als vijanden behandeld. Dit komt doordat er in hun huid chemische verbindingen aanwezig zijn die vergelijkbare stoffen van de mieren nabootsen. Deze 'chemische mimicry' zorgt ervoor dat de mieren ze als soortgenoten behandelen. Elke mierensoort heeft zijn eigen geur, wat verklaart dat de verschillende soorten Microdentinae ook allemaal een eigen 'gastmier' lijken te hebben. Hierover is echter nog veel onbekend. Enerzijds zijn er *Microdon*-soorten die sterk gespecialiseerd zijn op bepaalde mierensoorten, terwijl andere in de nesten van verschillende soorten mieren zijn aangetroffen.

Volwassen Microdentinae zijn voor zover bekend weinig mobiel. De Europese en Noord-Amerikaanse soorten staan bekend als trage vliegers, die vaak langdurig stilzitten. Of dit ook voor de vele tropische soorten geldt is onbekend. In tegenstelling tot andere zweefvliegen bezoeken de Europese en Noord-Amerikaanse soorten zelden of nooit bloemen. Vermoedelijk nemen de volwassen vliegen dus weinig of geen voedsel op. Ook hier is onbekend in hoeverre dit voor de tropische soorten opgaat; er zijn waarnemingen bekend die suggereren dat sommige tropische soorten wel bloemen bezoeken. Bloembezoek door *Microdon*-soorten op orchideeën heeft niets met voedselopname te maken. Sommige orchideeën scheiden namelijk chemische lokstoffen af die lijken op die van vrouwelijke insecten. Mannelijke insecten worden hierdoor aangetrokken en proberen vervolgens te copuleren met de bloemen. Hierdoor komt stuifmeel op de insecten terecht, waarmee vervolgens andere bloemen bestoven kunnen worden. Iets dergelijks is herhaaldelijk waargenomen bij enkele Europese *Microdon*-soorten. Deze waarnemingen suggereren dat de *Microdon*-mannetjes mogelijk vrouwtjes op kunnen sporen doordat die feromonen afscheiden

Met 565 beschikbare soortnamen vormen de Microdentinae de kleinste van de drie subfamilies van de Syrphidae. Paradoxaal genoeg is het ook de minst georganiseerde van de drie: 388 namen waren voorheen in één enkel genus geplaatst: *Microdon*. Dit proefschrift presenteert een nieuwe classificatie van de subfamilie, op basis van fylogenetische analyses van morfologische en moleculaire

kenmerken, onderzoek aan de primaire typen van 356 soorten en veel aanvullend materiaal, afkomstig uit tientallen entomologische collecties verspreid over de wereld. In totaal zijn 70 genus-groepsnamen beschikbaar, waarvan er in dit proefschrift 43 als geldige genera beschouwd worden. Hiervan worden er elf als nieuw beschreven. Daarnaast worden nog acht subgenera en enkele soortgroepen onderscheiden. Alle (sub)genera en soortgroepen zijn in dit proefschrift (her)beschreven, geïllustreerd, gediagnosticeerd en bediscussieerd. Een determinatiesleutel maakt het mogelijk alle groepen te determineren. In het proefschrift zijn 26 nieuwe soorten beschreven; hierbij gaat het voornamelijk om soorten die zijn opgenomen in de fylogenetische analyses. Uiteindelijk zijn 472 soortnamen als geldig beschouwd en 100 als synoniemen. Op 17 geldige namen en drie synoniemen na konden alle soorten worden geclassificeerd in (sub)genera.

Verscheidene Neotropische soorten Microdentinae bootsen in hun uiterlijk angelloze bijen (Apidae: Meliponini) na. De meeste van deze soorten werden voorheen in het genus *Ubristes* geplaatst. Fylogenetische analyses wezen echter uit dat dit geen monofyletische groep is. In de in dit proefschrift gepresenteerde classificatie zijn de soorten uit deze groep bij vijf verschillende genera ondergebracht. Er blijken constante morfologische verschillen te zijn die deze indeling ondersteunen. Dit proefschrift geeft een revisie van alle soorten die voorheen onder *Ubristes* werden behandeld. In totaal komen 51 soorten aan bod, waarvan er 22 als nieuw beschreven worden. Er is een sleutel tot de genera en alle soorten opgenomen. Deze revisie verschaft ook inzicht in de hoeveelheid werk die er op dit vlak nog verzet moet worden, zeker in de Neotropen. Bijna de helft van de 51 behandelde soorten was nog onbeschreven en 31 van deze soorten zijn ook nu nog bekend van slechts één of twee exemplaren.

Dit proefschrift presenteert een overzicht van bekende associaties tussen Microdentinae en mieren. Deze associaties worden geëvalueerd op basis van de fylogenetische inzichten en de daaruit voortvloeiende classificatie. Onderzocht wordt in hoeverre de nu beschikbare informatie inzicht geeft in een aantal vragen. Zijn alle Microdentinae geassocieerd met mieren? Zijn Microdentinae geassocieerd met alle mieren? Zijn bepaalde hogere taxa van Microdentinae geassocieerd met bepaalde hogere taxa van mieren? Op basis van informatie uit publicaties

en onderzoek in entomologische collecties zijn 81 associaties tussen Microdentinae en mieren achterhaald. Deze hebben betrekking op 42 soorten en 14 (sub)genera van Microdentinae en 57 soorten en 23 genera van mieren. Projectie van de bekende associaties op de fylogenetische boom van de Microdentinae laat zien dat associaties met mieren verspreid over de hele boom voorkomen. Dit bevestigt het bestaande idee dat een leven in mieren-nesten een kenmerkende eigenschap is van de biologie van Microdentinae. De associatie van het basale genus *Mixogaster* met mieren wijst er bovendien op dat deze biologische eigenschap al zeer vroeg in de evolutie van Microdentinae ontstaan moet zijn. De vraag naar de nog onbekende larvale levenswijze van het genus *Spheginobaccha*, de zustergroep van alle andere Microdentinae, wordt hiermee des te pregnanter. Projectie van de bekende associaties op de fylogenetische boom van de mieren laat zien dat associaties met Microdentinae alleen bekend zijn uit de clade van de 'formicoïde' mieren, en dan alleen uit de subfamilies Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae en Pseudomyrmecinae. Deze subfamilies omvatten bijna 90% van de mierendiversiteit op aarde, dus mogelijk is het vooral toevallig dat Microdentinae alleen bij deze mieren gevonden zijn. Desondanks zijn er hypothetische verklaringen te bedenken voor het ontbreken van bekende associaties met de 'army ants' en de als primitief beschouwde 'poneroïde' mieren.

Een praktisch probleem bij het onderzoek naar Microdentinae is hun zeldzaamheid. Hoewel de diversiteit van deze vliegen in tropische regio's het hoogst is, worden ze daar zelden verzameld. In malaisevallen komt gemiddeld slechts eens per week of eens per maand een exemplaar terecht. De kans is dan rond de 50% dat het een onbeschreven soort betreft. Het grootste deel van de soorten bekend uit tropische gebieden is bekend van slechts één of twee exemplaren. Er zijn vermoedelijk nog enkele honderden onbeschreven soorten en er zal een grote onderzoeksinspanning nodig zijn om deze te ontdekken en te beschrijven. Dit kan alleen bereikt worden in samenwerkingsverbanden in uiteenlopende regio's van de wereld, waarbij diverse verzamelmethode worden gebruikt. Een samenwerking met myrmecologen zou wel eens zeer vruchtbaar kunnen zijn, gezien de associatie van Microdentinae met mieren.

Verenigingsnieuws

Kort verslag Algemene Ledenvergadering

Op 19 april jl. werd de 56e Lentebijeenkomst van de NEV gehouden, die traditioneel dienst doet als Algemene Ledenvergadering. De vergadering werd bijgewoond door 39 leden. Veertien leden hadden zich van tevoren afgemeld, waarvan vijf een volmacht hadden ingediend. Het was een levendige vergadering, waarin een aantal belangrijke onderwerpen is besproken. Hieronder volgt een bloemlezing.

Verantwoording bestuur

Met de publicatie van de jaarverslagen van de secretaris, bibliothecaris, uitgever en bestuurslid voor organisatie van de zomerbijeenkomsten tevens webmaster legt het bestuur verantwoording af over het gevoerde beleid in het afgelopen jaar. De jaarverslagen worden zonder opmerkingen vastgesteld.

Penningmeester Pjotr Oosterbroek geeft een toelichting op de jaarrekening en begroting. Hij wijst op de belangrijkste verschillen met de begroting 2011 en laat zien dat de Vereniging het jaar afsluit met een positief resultaat van ruim 31.000 euro. Ook de begroting 2012 wordt positief ontvangen. De penningmeester laat weten dat geen subsidie bij de UES wordt aangevraagd. De kosten van de verhuizing van de bibliotheek zullen deels uit het Bibliotheekfonds worden gefinancierd. Mochten de kosten (te) hoog uitvallen, dan zal alsnog een aanvraag worden ingediend.

De kascommissie heeft de boekhouding gecontroleerd en oordeelt positief over het gevoerde financiële beleid. De commissie stelt voor om de penningmeester decharge te verlenen. Dat voorstel wordt door de vergadering overgenomen en met applaus ontvangen. Fons Heetman blijft nog een jaar aan als lid van de kascommissie. Karen Gigengack is bereid gevonden om de plaats van de aftredende Jeroen Hoffer in te nemen.

Samenstelling bestuur

De termijnen van een aantal bestuursleden loopt af. Als gevolg daarvan treden de volgende mutaties op in de samenstelling van het bestuur:

- Penningmeester Pjotr Oosterbroek treedt na vier jaar af als penningmeester. De vergadering gaat akkoord met de benoeming van Vera Ros als zijn opvolger.
- Voorzitter Matty Berg stelt zich herkiesbaar voor een tweede termijn en wordt

door de vergadering herbenoemd.

- Bibliothecaris Tom Hakbijl is statutair aftredend. Hij is bereid om voor onbepaalde tijd aan te blijven om de overgang van de bibliotheek in goede banen te leiden. De vergadering gaat akkoord met dit voorstel en tijdens de ALV van 2013 zal een nieuwe bibliothecaris worden benoemd.

De vergadering neemt formeel afscheid van Pjotr Oosterbroek als penningmeester. De voorzitter spreekt hem toe en bedankt hem voor bewezen diensten. Pjotr laat weten zijn functie met plezier te hebben vervuld en bedankt op zijn beurt het bestuur en de leden voor hun steun.

Toekomst bibliotheek

Tijdens de ALV van 2011 heeft het bestuur van de leden de opdracht gekregen om meerdere opties uit te werken wat betreft de toekomstige huisvesting van de bibliotheek. Daar is het afgelopen jaar hard aan gewerkt en hierdoor kan het bestuur nu drie uitgewerkte opties aan de leden voorleggen, namelijk een toekomstig onderkomen bij UvA, WUR of NCB Naturalis.

De bibliothecaris bespreekt de voor- en nadelen van ieder optie en de aanwezigen krijgen de gelegenheid om hierover vragen te stellen. De vergelijking van de drie alternatieven valt voor het bestuur in het voordeel van NCB Naturalis uit. NCB Naturalis wil samenwerken met de NEV als vereniging, waarvan onderdak bieden aan de bibliotheek een onderdeel is. De vergadering gaat akkoord met het voorstel van het bestuur om deze optie in detail uit te werken. Tevens krijgt het bestuur van de leden mandaat om een overeenkomst te sluiten, indien de gesprekken positief verlopen en de toekomst in lijn is met de geschetste contouren. Het bestuur wil inzetten op een langdurige overeenkomst met NCB Naturalis, waarbij de samenwerking tussen beide partijen onderdeel wordt van het convenant.

Het bestuur wil op korte termijn vervolgstappen zetten met NCB Naturalis. De leden zullen via de website op de hoogte worden gehouden van de vooruitgang. Het bestuur zet in op een zo spoedig mogelijke openstelling van de bibliotheek. Het bestuur heeft tevens toegezegd dat de UvA-optie verder wordt uitgewerkt, indien het bestuur niet tot overeenstemming kan komen met NCB Naturalis. Deze uitgewerkte optie zal dan voor goedkeuring aan de leden worden voorgelegd tijdens een bijzondere algemene ledenvergadering.

Vooruitblik nieuwe website

Webmaster Peter Karels toont een preview van de nieuwe NEV-website. De website krijgt een nieuwe opmaak en een aantal nieuwe functionaliteiten, zodat de dienstverlening naar de leden wordt verbeterd. Voor het onderdeel 'Soort van de Maand' wordt samenwerking gezocht met de sectie Insectenfotografie. Bovendien zal het beeldmateriaal in groter formaat en hogere resolutie worden getoond. In het afgeschermdede ledendeel kunnen de leden in de nieuwe situatie ook aangeven wat hun expertisegebieden zijn en van welke afdelingen/secties zij lid zijn. Tot slot zal een groter deel van de informatie in het Engels worden aangeboden. De bedoeling is dat de website in de loop van dit jaar wordt gelanceerd. Mocht u nieuwsgierig zijn en alvast een blik op de nieuwe site willen werpen, dan kan dat door de volgende URL in uw internetbrowser in te voeren: www.pkarels.nl/nev_new

Toekomstplannen

In zijn jaarrede blikt de voorzitter kort terug op enkele belangrijke gebeurtenissen in het afgelopen jaar: een stijgend ledenaantal, het positieve financieel resultaat van de Vereniging, het verschijnen van een nieuw nummer van Entomologische Tabellen over rivierkreeften en de overgang van het Tijdschrift voor Entomologie naar Uitgeverij Brill. Ook gaat hij in op de plannen voor het lopende jaar: een extra lange zomerbijeenkomst op Ameland, lancering van de nieuwe website en het symposium in het kader van het 'Silent Spring' jubileum. Al met al staat de vereniging er financieel goed voor en stijgt het ledenaantal, ondanks de zware financieel-economische tijden. Kortom, de belangrijkste ingrediënten voor een mooi jaar zijn aanwezig.

De vergadering stelt de Jaarrede en het hieraan gekoppelde Beleidsplan voor de ANBI-status vast. Dit betekent dat het voorstel van de penningmeester om het positieve resultaat van het afgelopen jaar min of meer evenredig te verdelen over het EEA Fonds en Bibliotheekfonds wordt gesteund.

Namens het bestuur,
Henk Hunneman (secretaris)

Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38, 8447 EC Heerenveen, 06-52478339, secretaris@nev.nl

Informatie over de vereniging en aanmeldingen: www.nev.nl; hier vindt u ook de meest actuele versie van het Verenigingsnieuws.

Adreswijzigingen ten behoeve van de NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aanbrengen via de **ledenlijst-on-line**.

Correspondentie met betrekking tot **publicaties** van de NEV: Administratie NEV, Plantage Middenlaan 45, 1018 DC Amsterdam [p.a. Artis Bibliotheek].

NEV-agenda

- 2 jun Lezing en excursie sectie Formicidae, Venlo
- 16 jun Excursie sectie Everts, Bloemkampen, Noord-Veluwe
- 7 jul Excursie sectie Formicidae, Ommen (uitwijkmogelijkheid 14 jul)
- 17 t/m Excursieweekend secties Snellen en Ter Haar, Korenburgerveen in Winterswijk
- 19 aug Excursie sectie Hymenoptera, Slikken van Bommende en Het Dijkwater (reservedatum 1 sep)

Denkt u aan de contributie 2012?

In december 2011 hebben alle leden van wie het mailadres bij de administratie bekend is een e-mail gehad met het vriendelijke verzoek om hun contributie voor 2012 te voldoen. Gelukkig hebben veel leden aan dat verzoek voldaan, maar nog niet alle betalingen zijn binnen. Het kan zijn dat de betreffende mail aan uw aandacht is ontglipt of dat er iets is misgegaan bij het verzenden. Daarom brengen wij de contributiebetaling hier nog eens onder uw aandacht.

U kunt de contributie voor 2012 overmaken op ING rekening 116395 (IBAN: NL93 INGB 0000 1163 95 BIC: INGBNL2A) t.n.v. Nederlandse Entomologische Vereniging, met omschrijving van het type lidmaatschap:

Gewoon lid:	45 euro
Buitenlands lid:	55 euro
Huisgenootlid:	minimum 6 euro
Aspirantlid:	20 euro
Studentlid:	20 euro
Abonnement Tijdschrift voor Entomologie gewoon lid:	39 euro
Abonnement Tijdschrift voor Entomologie buitenlands lid:	49 euro

Voor bepaalde onderdelen van de NEV-website dient u in te loggen met uw lidnummer en bijbehorende pincode. Mocht u deze cijfers niet meer tot uw beschikking hebben, stuur dan een mail naar de NEV-administratie (NEV-admin-science@uva.nl).

U kunt ook schrijven naar:

NEV-Administratie
p/a Artis Bibliotheek
Plantage Middenlaan 45
1018 DC Amsterdam.

Genoemd mail- of postadres kunt u ook gebruiken, indien u voor de contributiebetaling een rekening op papier wenst te ontvangen. Het kan zijn dat u de hierboven beschreven manier van contributiebetaling als onplezierig ervaart. Wij stellen het op prijs als u dit laat weten aan de secretaris van de NEV (secretaris@nev.nl).

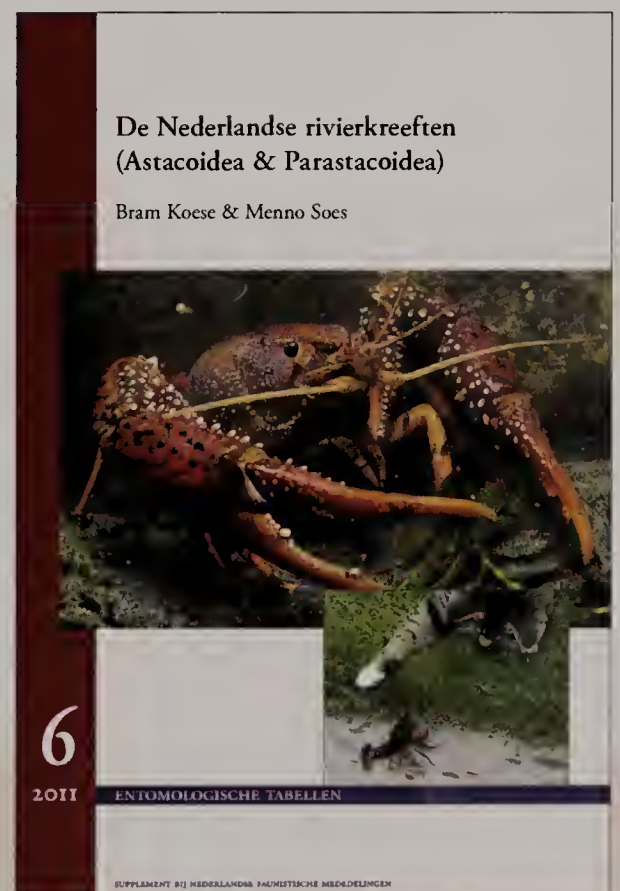
Maak gebruik van de kortingsactie microscopen!

Sinds een aantal jaren kunt u als NEV-lid tegen gereduceerd tarief bij Olympus een microscoop aanschaffen. Er worden twee modellen stereo-microscopen en een aantal toebehoren met korting aangeboden. Kijk voor meer informatie op de ledenpagina van de website bij het onderdeel service.

Entomologische tabel nr. 6 over Rivierkreeften

Onlangs is weer een prachtig nummer in de serie Entomologische Tabellen verschenen met als titel De Nederlandse rivierkreeften (Astacoidea & Parastacoidea). De titel is enigszins misleidend, omdat de tabel vrijwel alle Europese soorten behandelt. Daar hebben auteurs Bram Koese en Menno Soes bewust voor gekozen, vanwege het dynamische karakter van de rivierkreeftfauna door introducties van uitheemse soorten en uitbreiding van de gevestigde soorten. De uitgave bestaat uit algemene hoofdstukken over biologie, ecologie, morfologie en koloniatiegeschiedenis van deze soortgroep, een determinatietabel en een groot aantal soortbesprekingen en verspreidingskaartjes. Daarmee komt niet alleen een schat aan informatie maar ook prachtig beeldmateriaal over deze fascinerende dieren beschikbaar.

Entomologische Tabellen is een gemeenschappelijke uitgave van EIS-Nederland, NCB Naturalis en de NEV. NEV-leden kunnen zich gratis abonneren op deze serie door hun belangstelling kenbaar te maken op de ledenpagina van de website.



Entomologische Berichten

72 (3) juni 2012

- 149 Column
Marcel Dicke: Het geheim van de doodshoofdvlinder
- 151 Jan G.M. Cuppen
Entomofauna van de Gooi- en Vechtstreek
Entomofauna of the Gooi and Vecht area
- 175 Danny Haelewaters, Paul van Wielink, Jan Willem van Zuijlen,
Annemieke Verbeken, André De Kesel
New records of Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) for The Netherlands
Nieuwe vondsten van Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) voor Nederland
- 184 Jan J.M. Moonen
Notes on the *Papilio machaon* group (Lepidoptera: Papilionidae) from the Palaearctic
Papilionidae collection of the Zoological Museum of Amsterdam
Aantekeningen over de *Papilio machaon*-soortengroep (Lepidoptera: Papilionidae) in de
Palaearctische Papilionidae-collectie van het Zoölogisch Museum Amsterdam
- 187 J.A. (Joke) van Erkelens
De bloemvlieg *Lasiomma seminitidum* nieuw voor Nederland (Diptera, Anthomyiidae)
The fly *Lasiomma seminitidum* new to The Netherlands (Diptera: Anthomyiidae)
- 193 Onno W. Calf, Nicole M. van Dam
Bittersweet bugs: the Dutch insect community on the nightshade *Solanum dulcamara*
Bitterzoete beestjes: de Nederlandse insectenfauna op bitterzoet (*Solanum dulcamara*)
- 199 A.P.J.A. (Dré) Teunissen
Sexueel dimorfisme bij de huismierkever, *Tillus elongatus* (Coleoptera: Cleridae)
Sexual dimorphism in the beetle *Tillus elongatus* (Coleoptera: Cleridae)
- 203 Uitgelezen
- 210 Nieuwtje
- 211 Promotie
- 216 Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38
8447 EC Heerenveen
06-524 783 39
secretaris@nev.nl
www.nev.nl

Adreswijziging

ten behoeve van NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift
voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de
ledenlijst-on-line.

Publicaties

correspondentie met betrekking tot publicaties van de NEV:
Administratie NEV, [p.a. Artis Bibliotheek],
Plantage Middenlaan 45, 1081 DC Amsterdam



ISSN 0013-8827

ENT
72 (4)

entomologische berichten

72 (4) augustus 2012



In dit nummer onder meer

Een nieuwe beschermde kever in Nederland

Hooiwagens in Groningse akkerranden

Kweek van de roodschildwoestijnkever

MCZ
LIBRARY
AUG 15 2012
HARVARD
UNIVERSITY



Richtlijnen voor auteurs

Algemeen

Entomologische Berichten bevat, naast het verenigingsnieuws, onderzoeks- en/of thematische artikelen, korte mededelingen, boekbesprekingen, nieuwtjes, enzovoort voor zover het voorhanden is en de ruimte dit toelaat. Soortenlijsten kunnen bij uitzondering worden geplaatst.

Voor de acceptatie van artikelen wordt advies van een of meer referenten buiten de redactie gevraagd. Auteurs wordt verzocht hun manuscript zoveel mogelijk af te stemmen op een recent nummer van *Entomologische Berichten*. Enkele specifieke aanwijzingen volgen hieronder:

- lever het manuscript elektronisch aan in platte tekst;
- geef de volledige titel van het artikel;
- vermeld van alle auteurs de naam en het volledig adres en desgewenst van de eerste auteur ook het e-mailadres;
- een in het Nederlands geschreven artikel begint met een korte Nederlandse en eindigt met een lange Engelse samenvatting, de laatste inclusief een vertaling van de titel; een in het Engels geschreven artikel begint met een korte Engelse samenvatting en eindigt met een lange Nederlandse samenvatting, inclusief de vertaling van de titel. Ook korte mededelingen worden afgesloten met een korte samenvatting (in de andere taal);
- vermeld maximaal vijf trefwoorden (key words); gebruik daarbij geen woorden die ook al in de titel staan;
- wetenschappelijke namen van dieren worden de eerste keer in de hoofdtekst voorzien van de voluit geschreven auteursnaam, waar nodig tussen haakjes geplaatst. Het jaar van beschrijving wordt alleen toegevoegd als dat in de (taxonomische) context noodzakelijk is. Aan Nederlandse plantennamen wordt bij eerste gebruik de wetenschappelijke naam toegevoegd. Nederlandse namen krijgen geen hoofdletters (sint-jansvlinder, krimlinde);
- figuurbijbschriften zijn altijd tweetalig; probeer een figuur met bijschrift zo begrijpelijk mogelijk te maken zonder verwijzing naar de tekst;
- zet in tabellen één tab tussen de kolommen;
- plaats bijschriften en tabellen niet in de tekst maar achter de literatuurlijst;
- figuren (foto's, dia's, tekeningen) worden tegelijk met de eerste versie van het artikel aan de redactie opgestuurd. Figuren kunnen als 'hard copy' of digitaal worden aangeleverd. In het laatste geval wordt de auteurs verzocht contact op te nemen met de redactie;
- verwijs niet naar ongepubliceerde artikelen (in prep., in voorb.), tenzij het manuscript ervan geaccepteerd is (in press);
- verwijzingen naar figuren: figuur 8, (figuur 8), figure 8, (figure 8); verwijzingen naar de literatuurlijst: Van der Beek (1991b), (Kempen & Begeer 1955), (Nelson et al. 1972), (Zwakhals 1965c, 1973, Valkemade 1991, Brongersma 1999);
- geef in de literatuurlijst bij boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;

- gebruik bij het noteren van titels van boeken en artikelen alleen hoofdletters wanneer de taal (bijvoorbeeld Duits) dat voorschrijft; geef bij verwijzing naar boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;
- geef mannetje(s) (♂) weer als #m#, vrouwtje(s) (♀) als #v#.

Enkele voorbeelden van de literatuurlijst

- Baaijens AM 2001. *Lithophane leautieri* gevestigd in Nederland (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologische Berichten* 61: 153-156.
- De Jong H 2000. The types of Diptera described by J.C.H. de Meijere. *Biodiversity Information Series from the Zoölogisch Museum Amsterdam* 1: 1-271.
- Docherty MD, Salt T & Holopainen JK 1997. The impact of climate change and pollution on forest pests. In: *Forests and insects* (Watt AD, Stork NE & Hunter MD eds): 229-247. Chapman & Hall.
- Hering M 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa: einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. Junk.
- Janzen DH 2001. Ethical aspects of the impacts of humans on biodiversity. <http://darwin.eeb.uconn.edu/document-list.html>. Biodiversity documents online.
- Richardson IBK 1978. Aquifoliaceae. In: *Flowering plants of the world* (Heywood VH ed): 182-183. Oxford University Press.
- Witte JPM 1998. National water management and the value of nature. PhD thesis, Wageningen University.

Thematische artikelen

Het onderwerp dient een breed publiek te interesseren en zodanig geschreven te zijn dat het begrijpelijk is voor amateur- en professionele entomologen. Deze artikelen worden bij voorkeur in het Nederlands gepubliceerd. Thematische artikelen worden rijk geïllustreerd; het wordt op prijs gesteld als de auteur hoogwaardige illustraties (in zwart-wit of kleur) en/of lijntekeningen aanlevert.

Onderzoeksartikelen

Onderzoeksartikelen zijn publicaties waarin originele resultaten worden gepresenteerd. Auteurs wordt verzocht te streven naar optimale leesbaarheid, zodat een brede groep entomologen de artikelen kan begrijpen. Onderzoeksartikelen kunnen in de Engelse of de Nederlandse taal geschreven worden.

Korte mededelingen

In de rubriek Korte mededelingen kunnen korte notities van bijzondere waarnemingen betreffende de fauna van Nederland of elders in Europa worden gepubliceerd. Korte mededelingen bedragen bij voorkeur maximaal 450 woorden. Indien het om niet-Nederlandse fauna gaat wordt de mededeling in het Engels geschreven. Ook korte mededelingen kunnen worden geïllustreerd.

Nieuwtjes

Deze rubriek kan een keur aan onderwerpen bevatten, bijvoorbeeld opmerkelijke gebeurtenissen betreffende de Nederlandse fauna, entomologische websites van speciaal belang of aankondigingen van academische promoties op entomologisch onderzoek. In dit laatste geval kan, naast de naam van promovendus en universiteit en de titel van het proefschrift, een korte samenvatting van het proefschrift worden gegeven.

Uitgelezen

Hier staan recensies of aankondigingen van nieuwe boeken die verondersteld worden interessant te zijn voor een breed publiek binnen de NEV. Spontaan aangeleverde recensies zijn van harte welkom.

Verenigingsnieuws

Het verenigingsnieuws wordt verzorgd door de secretaris. Voor opname van bijvoorbeeld aankondigingen dient met hem contact te worden opgenomen.

Overdrukken

De eerste auteur ontvangt een elektronische overdruk (PDF), die naar believen verspreid en/of afgedrukt kan worden. Indien gewenst kan de vereniging tegen kostprijs zorgen voor hoogwaardige kleurenafdrukken van het artikel.

Colofon

Entomologische Berichten is een uitgave van de Nederlandse Entomologische Vereniging en verschijnt zesmaal per jaar.

Entomologische Berichten publiceert bij voorkeur originele artikelen die betrekking hebben op de entomologie en het resultaat zijn van onderzoek of eigen waarnemingen. Bijdragen van zowel leden als niet-leden zijn welkom.

Website <http://www.nev.nl>. Hier zijn onder meer actuele informatie over de vereniging, publicaties van de secties en richtlijnen voor auteurs te vinden.

Redactieadres Redactie *Entomologische Berichten*, Roghorst 118, 6708 KR Wageningen. jinzenoordijk@hotmail.com

Redactie Jetske de Boer, Jan Bruin, Peter Koomen & Jinze Noordijk (hoofdredacteur)

Ontwerp en vormgeving Maria Schilder, BNO

Foto omslag *Cucujus cinnaberinus*, collectiefoto. Foto: Tim Faasen



MCZ
LIBRARY

AUG 15 2012

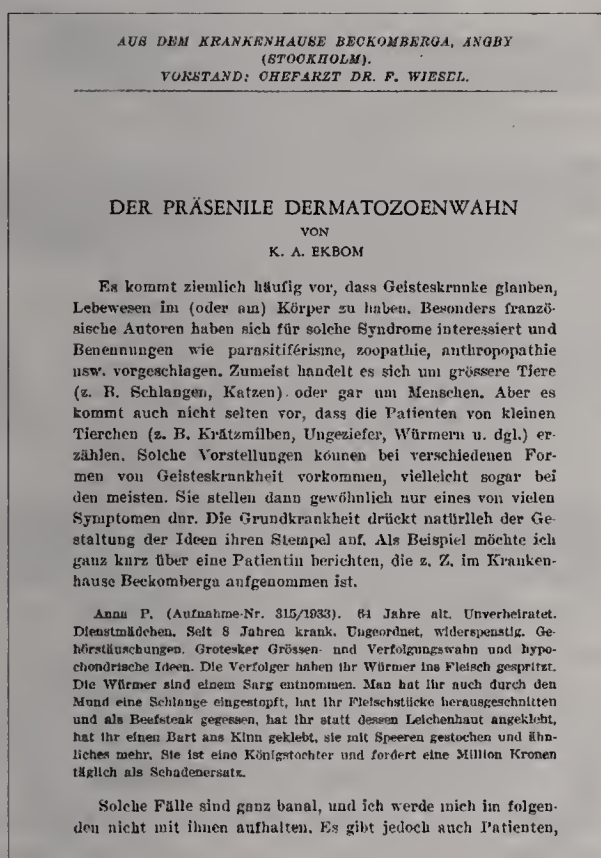
HARVARD
UNIVERSITY

Column

Bruce Schoelitz

Insectenwaan

Insecten kunnen een vreemd effect hebben op mensen. Neem nou entomologen. Die houden van insecten. Ze bestuderen insecten uitvoerig en bekijken hoe deze prachtige schepsels zich als mechanische miniatuurtjes voortbewegen door water, lucht en aarde, en in boomstronken, paddenstoelen en mijn spaghetti. Entomologen onderzoeken waar insecten wel en niet voorkomen, wat ze eten, wanneer ze eten, hoe ze eten. Ze tellen haartjes, meten antenneleden op, bekijken de geslachtsorganen onder een microscoop bij een vergroting van 400x, vangen ze, doden ze en jassen er een naald doorheen. Jawel, entomologen houden van insecten.



reactie, een fobie niet. Het is een irrationele reactie, die niet in verhouding staat met het werkelijke gevaar of gezondheidsrisico van een bepaalde situatie. Het kan leiden tot ontwijkgedrag, niet alleen met betrekking tot de insecten zelf, maar ook tot de locatie waar de insecten zijn aangetroffen. Een medisch-psychologische behandeling is vaak nodig om de mensen van hun fobie af te helpen.

Het gaat nóg verder bij mensen die lijden aan het Ekbom-syndroom of insectenwaan. Zij zijn er stellig van overtuigd dat hun lichaam wordt geplaagd door (onzichtbare) insecten of mijten. Ze hebben jeuk of voelen insecten of mijten lopen op en onder de huid of zien ze zitten. Vangen van de beestjes op het moment dat ze gevoeld worden is niet mogelijk, omdat de beestjes wegspringen of simpelweg onzichtbaar zijn. Om toch te proberen de insecten te vinden, verzamelen ze allerlei materiaal, vaak met plakband. Dit materiaal bestaat uit huidschilfers, korstjes, haren, vezels, pluïsjes, zaadjes, zand en dergelijke, maar niet uit irriterende mijten of insecten. Typerend voor het syndroom is dat men er niet van overtuigd kan worden dat de oorzaak ergens anders kan liggen, zoals bij bijwerkingen van medicijnen, drugsgebruik, medische complicaties en depressies. Dit kan ervoor zorgen dat de oplossing niet in de juiste hoek wordt gezocht en de juiste medische behandeling niet kan worden uitgevoerd, met als mogelijk gevolg dat zelf op zoek wordt gegaan naar methoden om van de gewaande beestjes af te komen, met alle gevolgen van dien.

... mensen met het Ekbom-syndroom zijn er stellig van overtuigd dat hun lichaam wordt geplaagd door geleedpotigen. Karel-Axel Ekbom beschreef dit als eerste en noemde het 'dermatozoenwahn' ...

'Gewone' mensen gaan over het algemeen anders met insecten om. Ze hebben niet de kennis van de entomologen én kijken niet zoals entomologen. 'Gewone' mensen zijn meer gevoelsmensen. De lelijke, dikke, vieze, groene rups trappen ze dood, waarna de schoen uitvoerig wordt afgespoeld met de tuinslang. Vieze beesten. Wel adoreren ze de prachtige vlinder van dezelfde soort die de tuin bezoekt. De uiterst sociale wesp die weer en wind doorstaat om de larven van haar kolonie te voeden, is kwaadaardig vanwege haar angel! Helaas moeten de zweefvliegen hiervoor boeten... Met de opgerolde zaterdagochtendkrant worden de rondzwevende beestjes de tuin uitgeslagen. Nee, voor wespen en look-alikes geen medelijden. Rotbeesten!

Mensen bij wie zéker gevoelens door insecten worden oproepen, zijn degenen met een fobie voor deze gruwelijke miscreaties van de natuur. Alleen al het zien van vleugeltjes, zes pootjes, een zwart-geel lichaam of iets dat erop lijkt, kan leiden tot ernstige angstaanvallen, kortademigheid en een verhoogde hartslag. Dit wordt entomofobie genoemd. Deze reactie moet niet worden verward met aversie. Aversie is een instinctieve

Bij gevallen van het Ekbom-syndroom spelen entomologen vaak een rol. Zij (vooral de medische/urbane entomologen) zijn, samen met bestrijders van dierplagen, vaak de eersten die met het probleem in contact komen. Hun rol is het bepalen of geleedpotigen aanwezig zijn en, afhankelijk van de bevindingen, het geven van het juiste advies: bij aanwezigheid over hoe deze te verwijderen, bij afwezigheid om contact op te zoeken met de huisarts of dermatoloog. Dit advies kan beter óók gegeven worden aan een naaste bekende van de persoon in kwestie of aan zijn/haar huisarts, vanwege de eerder genoemde typering dat men niet te overtuigen is van een andere oorzaak dan de aanwezigheid van kleine kruiers.

Zoals ik al zei: insecten kunnen een vreemd effect hebben op mensen, zelfs als ze er niet zijn!

Bruce Schoelitz is werkzaam bij het Kenniscentrum Dierplagen, bschoelitz@kad.nl

Een Nederlandse populatie van de zeldzame en beschermde vermiljoenkever *Cucujus cinnaberinus* (Coleoptera: Cucujidae)

A.P.J.A. (Dré) Teunissen
C.F.P. (Cor) Vendrig

TREFWOORDEN

Bescherming, biologie, *Quercus robur*, wetgeving

Entomologische Berichten 72 (4): 218-221

De vermiljoenkever *Cucujus cinnaberinus* is een zeldzame kever die hier nieuw voor de Nederlandse fauna wordt gemeld. De vondst is de meest westelijke recente waarneming tot nu toe. De overwinterende kevers werden in klein aantal aangetroffen achter de schors van dode zomereiken in een vochtig natuurgebied in de provincie Noord-Brabant. De biologie van deze soort wordt kort besproken. *Cucujus cinnaberinus* is op Europees niveau beschermd. De Habitatrictlijn geeft aan dat beschermingsmaatregelen genomen moeten worden voor de individuen en de voortplantings- of rustplaatsen, en dat op termijn beschermde gebieden voor deze kever aangewezen zouden moeten worden.

Inleiding

De familie Cucujidae, ofwel platte schorskevers, omvat in de huidige enge opvatting (exclusief Laemophloeidae, Silvanidae en Passandridae) wereldwijd krap vijftig beschreven soorten (Thomas & Leschen 2010). Uit Nederland waren tot nu toe twee soorten bekend: *Pediacus depressus* (Herbst) en *P. dermestoides* (Fabricius) (Jansen & Van de Sande 2008, Vorst 2010). Met de hier beschreven vondst van *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli) komt het aantal inheemse soorten uit deze familie nu op drie te staan. Deze laatste toevoeging is een heel bijzondere: *C. cinnaberinus* is namelijk een op Europees niveau beschermde soort (zie verder de discussie).

Europese verspreiding

De vermiljoenkever *Cucujus cinnaberinus* (figuur 1) staat bekend als een boreo-montaan en continentaal fauna-element (LFUB 2002). De vraag is of de nieuwe westelijke vindplaats in relatie kan worden gebracht met veranderingen in het klimaat en daarmee uitbreiding van het verspreidingsgebied. Verder onderzoek is daarvoor gewenst.

De keversoort komt voor in Noord-, Oost- en Midden-Europa (Nieto et al. 2010, Reibnitz 2011, Vogt 1967, Köhler & Klausnitzer 1998, Horion 1960, Rosenhauer 1882, Ganglbauer 1899). Genoemd worden van noord naar zuid: (i) afnemend in waarnemingen of uitgestorven: Noorwegen, Zuid-Zweden, Finland, Estland, Letland, Litouwen; (ii) recente waarnemingen: Polen, Zuid-Duitsland, Oostenrijk, Tsjechië, Slowakije, Hongarije, Italië; (iii) status van populaties onbekend in: Belarus, Moldavië, Roemenië, Oekraïne en de Russische Federatie; (iv) geen recente waarnemingen bekend uit: Bosnië en Herzegovina, Bulgarije, Kroatië en Servië en mogelijk gelijk in Albanië, Griekenland, Kosovo, Macedonië en Montenegro (Horák et al. 2010). Een relictvoorkomen is bekend van Noord-Spanje en Italië. In Spanje gaat

het om een enkele vondst uit 1960. Daarna is de kever niet meer gevonden (Nieto et al. 2010). In Italië werd *C. cinnaberinus* na 49 jaar onderzoek herontdekt – in zwarte den (*Pinus nigra*!) – in het Sila Nationaal Park van Calabrië (Mazzai et al. 2011).

In Hongarije komt de soort verspreid over het land voor. Uit Finland zijn twee tot drie populaties bekend (Nieto et al. 2010). Tot voor kort kwam *C. cinnaberinus* in Duitsland alleen voor in de Beierse Alpen en Voor-Alpen (Köhler & Klausnitzer 1998). Actuele vondsten uit het grensgebied met Oostenrijk zijn ook nu nog bekend. In 2003 wordt een eerste vondst voor de deelstaat Baden-Württemberg gemeld (Reibnitz 2011) uit de omgeving van Rasttat, waar de soort zich heeft weten te handhaven. Meer recentelijk, in 2011, werd de kever ook gevonden in een Natura 2000-gebied in dezelfde deelstaat bij Malsch (Breuning et al. 2011). Jelinek (1989) meldde al eerder dat *C. cinnaberinus* in Baden-Württemberg zou voorkomen, maar niet is bekend waarop deze vroegere vermelding is gebaseerd. Dit geldt ook voor de vermelding van Everts (1898) voor de Rijnprovincie. De populatie in Baden-Württemberg is de dichtstbijzijnde recente populatie ten opzichte van de Nederlandse vondst. *Cucujus cinnaberinus* is niet bekend uit België, Luxemburg, Frankrijk en Denemarken.

Nederlandse vondst

De tweede auteur trof op 12 januari 2012 in een vochtig natuurgebied nabij Maarheeze (Noord-Brabant) een tweetal exemplaren aan van een voor hem nog onbekende kever. De fraaie rode en platte kever zat achter de schors van een dode maar staande zomereik (*Quercus robur*) met een doorsnede van ca. 60 cm.

Thuisgekomen determineerde hij de vondst als *Cucujus cinnaberinus* (figuur 1). Een dag later werd door beide auteurs op dezelfde boom onder de vochtige schors nog een exemplaar aangetroffen. Een verdere zoektocht in de directe omgeving had tot



1. *Cucujus cinnaberinus*, Maarheeze (NB), 12 januari 2012. Foto: Tim Faasen

1. *Cucujus cinnaberinus*, Maarheeze (province of Noord-Brabant), 12 January 2012.

resultaat dat er een tweede zomereik werd gevonden met onder de schors een vierde overwinterende *C. cinnaberinus*. Tijdens onze zoektocht vonden we geen larven van *C. cinnaberinus*, maar wel in aantal de larven van de enigszins gelijkende vuurkever *Pyrochroa coccinea* (Linnaeus) (familie Pyrochroidae) (figuur 2).

Gezien de kwetsbaarheid van de biotoop en de intussen bekend geworden beschermde status van zowel biotoop als kever, is besloten vooralsnog nu verder geen onderzoek te doen en de populatie met rust te laten.

Herkenning

De platte larve van *C. cinnaberinus* lijkt veel op de larve van de in Nederland algemene vuurkever *P. coccinea*. Bij *Cucujus*-larven

zijn vooral de grote en verwijde slapen aan de kop opvallend en zijn de urogomphi, de twee krachtig ontwikkelde en onbeweeglijke uitsteeksels aan het achterlijf, enigszins gebogen en voorzien van twee kleine uitsteeksels naast de basis. Bij *Pyrochroa*-larven zijn de urogomphi recht en ontbreken de kleine uitsteeksels. Het laatste segment is duidelijk ook langer dan bij de vorige soort (Lundblad 1943).

Imago's van *C. cinnaberinus* zijn onmiskenbaar. De fraaie kever is 11-15 mm en evenals de larve sterk afgeplat en geschikt voor een leven achter schors. Kop en halsschild zijn glanzend rood, terwijl de dekschilden mat rood zijn en geen punctuur hebben. De poten, de sprieten en bovenkaken zijn zwart. De slapen achter de ogen van de kop zijn sterk verbreed en vallen direct op.

Er is uit Europa echter nog een *Cucujus*-soort bekend die er erg op lijkt: *C. haematodes* Erichson. Deze soort onderscheidt zich duidelijk van *C. cinnaberinus* door de ronde zijden van het halsschild en rode bovenkaken. *Cucujus haematodes* heeft het grootste verspreidingsgebied van beide *Cucujus*-soorten: van centraal Oost-Europa tot in het Verre Oosten en China (Horák et al. 2009).

Opmerkelijk is het dat er zich, in dode of stervende eiken, naast *C. cinnaberinus* en *P. coccinea*, nog een derde opvallend rood gekleurde kever met zwarte poten en van een vergelijkbare grootte, ontwikkelt: de boktor *Pyrrhidium sanguineum* (Linnaeus) (familie Cerambycidae) (figuur 3). Wat de functie van de signaal kleur bij deze kevers is in relatie tot deze broedboom zou een onderwerp van verder onderzoek kunnen zijn.

Habitat en levenswijze

De larve van *C. cinnaberinus* leeft onder weinig vermolmd en vochtige schors van staande of liggende stammen van verschillende dode loofhoutsoorten. De schors moet relatief vast aan de stam zitten. De diameter van de stammen zou meer dan 50 cm moeten zijn (LFUB 2002). Wij troffen de kevers zowel aan de voet van een eikenstam aan, als op circa 240 cm hoogte.

Loofhout en voornamelijk (hybride) populieren (*Populus*) hebben een voorkeur als broedboom (Horák et al. 2010, Nieto et al. 2010). Onder de schors moet het vochtig zijn en het onderliggende hout een enigszins nat en glanzend uiterlijk hebben, eventueel gedeeltelijk bedekt met rizomorfen (de vaak zwarte strengen van zwammen achter de schors). Onze ervaring is dat de aanwezigheid van mieren of droog substraat achter de schors mogelijk op ongeschikte leefomstandigheden voor de larve duiden. Deze waarnemingen sluiten volledig aan met de omstandigheden van de vondsten in Beieren (LFUB 2002).

Als broedboom worden in de literatuur naast eik en populier ook abeel, wilg, es, esdoorn, den en spar genoemd (Palm 1941, Nieto et al. 2010, LFUB 2002). Bij het zoeken naar een broedboom hebben met zwammen aangetaste bomen een voorkeur om onderzocht te worden. Voor ratelpopulier (*P. tremula*) worden in dit verband de schimmels *Aspergillus* en *Trichoderma* genoemd (Nieto et al. 2010).

De meeste larven zijn aan het einde van de eerste zomer zo goed als volgroeid. In juli-augustus van het volgende jaar vindt verpopping plaats, waarna enkele weken later de kevers verschijnen om vervolgens onder de schors van de broedboom te overwinteren. Deze imago's worden zowel in de wintermaanden als ook in de maanden april, mei en juni (de voortplantingstijd) gevonden. Geschikte broedbomen zijn weliswaar gestorven, maar nog niet zó oud dat de schors heeft losgelaten.

De larve leeft voornamelijk van plantmateriaal achter de schors, maar schijnt ook de larven van andere houtbewonende insecten niet te versmaden (LFUB 2002). Larven worden vaker en gemakkelijker gevonden dan volwassen kevers.



2. *Pyrochroa coccinea*, Udenhout (NB), 27 mei 2000. Foto: Tim Faasen
2. *Pyrochroa coccinea*, Udenhout (province of Noord-Brabant), 27 May 2000.



3. *Pyrrhidium sanguineum*, Waalwijk-Plantloon (NB), 8 mei 2000. Foto: Tim Faasen
3. *Pyrrhidium sanguineum*, Waalwijk-Plantloon (province of Noord-Brabant), 8 May 2000.

Discussie

De populatie in Nederland

De Nederlandse biotoop vertoont veel overeenkomsten met de biotoop in de dichtstbijzijnde vindplaats in Baden-Württemberg (Reibnitz 2011). De vindplaats bij Maarheeze ligt in een beschermd natuurgebied en zo ver weg van het doorgaande wegennet en het vervoer over water, dat aanvoer met (brand) hout of drijfhout niet voor de hand ligt. De laatste jaren lijkt het areaal van de soort groter te worden (Reibnitz 2011). De vermoedelijke uitbreiding naar het westen wordt wel toegeschreven aan een groter aanbod van dood hout in de bossen en het toegenomen areaal aan populierenplantages (in verval).

Hoe lang *C. cinnaberinus* al in Nederland aanwezig is valt niet te zeggen. Het feit dat er ter plekke meerdere exemplaren zijn gevonden, en er dus voortplanting heeft plaatsgevonden, maakt duidelijk dat de soort er nu al minstens twee jaar is. Toekomstig onderzoek zal moeten uitwijzen of de vestiging van blijvende aard is en of de populatie zich wellicht weet uit te breiden. De directe omgeving van onze vindplaats van *C. cinnaberinus* lijkt in elk geval uitermate geschikt voor een verdere verspreiding, omdat er zowel voldoende op het oog geschikt lijkende eiken, maar ook populieren in de omgeving aanwezig zijn.

De grootste bedreiging voor *C. cinnaberinus* is het verlies van geschikte broedbomen door vroegtijdige (commerciële) houtkap. Indien er zwaarwegende veiligheidsoverwegingen spelen op de vindplaats, zouden bomen van overbodig takhout ontdaan kunnen worden, maar grootschaligere werkzaamheden zijn door de strikt beschermde status niet toegestaan.

Europees beschermde soort

Cucujus cinnaberinus staat momenteel op de IUCN Rode Lijst (Nieto et al. 2010) als kwetsbaar genoemd. In een aantal landen staat *C. cinnaberinus* op de Rode Lijst. Verder staat *C. cinnaberinus* op bijlage II van de Conventie van Bern (Van Helsdingen et al. 1998) en is daardoor ook opgenomen in de Europese Habitrichtlijn (Nieto & Alexander 2010). In deze richtlijn is de soort opgenomen op bijlage IV en II. Dit betekent respectievelijk dat (i) als *C. cinnaberinus* hier op eigen kracht is gekomen, Nederland de soort snel strikt moet beschermen door een aantal verboden in te stellen op onder meer vangen en het verstoren van voortplantings- of rustplaatsen, en (ii) als de soort hier ook nog gevestigd raakt, Nederland in de toekomst beschermde gebieden voor deze kever zou moeten aanwijzen.

Literatuur

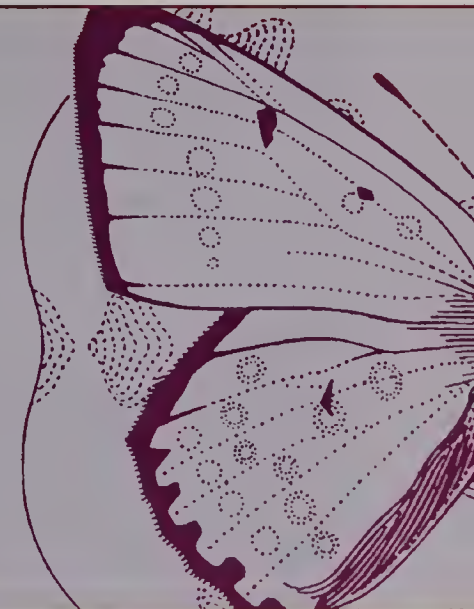
- Breunig T, Vogel P & Demuth S 2011. In: Managementplan für das Fauna-Flora-Habitat-Gebiet 7116-342 "Wälder und Wiesen bei Malsch": 1-82. Institut für Botanik und Landschaftskunde, Karlsruhe. Beschikbaar op: www.lubw.baden-wuerttemberg.de.
- Everts E 1898. Coleoptera Neerlandica. De schildvleugelige insecten van Nederland en het aangrenzend gebied. Deel 1. Martinus Nijhoff.
- Ganglbauer L 1899. Die Käfer von Mitteleuropa 3: 597-601.
- Horák J, Mertlik J, Chobot K & Kuban V 2009. Distribution of a rare saproxylic beetle *Cucujus haematodes* (Coleoptera: Cucujidae) in the Czech Republic with notes to the occurrence in central Europe. *Klapalekiana* 45: 191-197.
- Horák J, Vávrová E & Chobot K 2010. Habitat preference influencing populations, distribution and conservation of the endangered saproxylic beetle *Cucujus cinnaberinus* (Coleoptera: Cucujidae) at the landscape level. *European Journal of Entomology* 107: 81-88.
- Horion A 1960. Clavicornia. 1. Teil. (Sphaeritidae bis Phalacridae). *Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer* 7. Feyel.
- Jansen RP & Van de Sande C 2008. Het genus *Pediacus* in Nederland (Coleoptera: Cucujidae). *Entomologische Berichten* 68: 7-10.
- Jelinek J 1989. Familie Cucujidae. In: *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie E2* (Koch K ed): 5-382. Goecke & Evers.
- Köhler F & Klausnitzer B (eds) 1998. Verzeichnis der Käfer Deutschlands. *Entomologische Nachrichten und Berichte. Beiheft* 4: 1-185.
- LFUB 2002. Bayerisches Landesamt für Umwelt. Scharlach-Plattkäfer. Beschikbaar op: www.lfu.bayern.de/natur/sap/arteninformationen. [Geraadpleegd op 12.ii.2012]
- Lundblad O 1943. Några skalbaggsfynd. *Entomologisk Tidskrift* 64: 184-187.
- Mazzai A, Bonacci T, Contarini E, Zetto T & Brandmayer P 2011. Rediscovering the 'umbrella species' candidate *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli, 1763) in Southern Italy (Coleoptera Cucujidae) and notes on bionomy. *Italian Journal of Zoology* 78: 264-270.
- Nieto A, Mannerkoski I, Putschkov A, Tykarski P, Mason F, Dodelin B, Horák J & Tezcan S 2010. *Cucujus cinnaberinus* In: IUCN 2011. IUCN Red List of threatened species. Version 2011.2. Beschikbaar op: www.iucn-redlist.org. [Geraadpleegd op 12.ii.2012]
- Nieto A & Alexander KNA 2010. European Red List of Saproxylic Beetles. Publications Office of the European Union.
- Palm T 1941. Über die Entwicklung und Lebensweise einiger wenig bekannten Käferarten im Urwaldgebiet am Fluss Dalälven (Schweden) III. *Cucujus cinnaberinus* Scop. *Opuscula Entomologica* 6: 21-26.
- Reibnitz J 2011. *Cucujus cinnaberinus* sicher in Baden-Württemberg (Coleoptera: Cucujidae). Beschikbaar op: <http://www.entomologie-stuttgart.de/ask/node/925>. [Geraadpleegd op 5.ii.2012]
- Rosenhauer S 1882. *Entomologische Zeitung* 43: 5-7.
- Thomas MC & Leschen RAB 2010. In: *Handbook of Zoologie, Coleoptera, Beetles, vol. 2* (Leschen RAB, Beutel RG & Lawrence JF eds): 350-354. Walter de Gruyter.
- Van Helsdingen PJ, Willemse L & Speight MCD 1998. In: *Background information on Invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part I - Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. Nature and Environment No. 79: 27-30.* Council of Europe Publishing. Beschikbaar op: www.iucnredlist.org. [Geraadpleegd op 12.vi.2012]
- Vogt H 1967. Familie Cucujidae. In: *Die Käfer Mitteleuropas 7* (Freude H, Harde KW & Lohse GA eds): 83-104. Goecke & Evers.
- Vorst O 2010. Cucujidae - platte schorskevers. In: *Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera)* (Vorst O ed): 125. Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11.

Geaccepteerd: 31 mei 2012

Summary

A population of the rare and protected flat bark beetle *Cucujus cinnaberinus* in The Netherlands (Coleoptera: Cucujidae)

The main populations of *Cucujus cinnaberinus* are found in Central Europe. The species was largely absent in the southern and western part of Europe. In 2012, a small population of this beetle was discovered in The Netherlands in the province of Noord-Brabant. This site is the most western locality known to date, and the nearest populations are in southern Germany, east of the River Rhine. Details of the recent Dutch finding are described. The biology and bionomics of and threats to the species are discussed. *Cucujus cinnaberinus* is listed on the European Habitats Directive on appendices II en IV, which means that the biotope is protected and special conservation areas should be designated.



A.P.J.A. (Dré) Teunissen
Venuslaan 349 A
5632 HJ Eindhoven
dre.teunissen@onsneteindhoven.nl

C.F.P. (Cor) Vendrig
Graafschap Hornelaan 42
6021XM Budel

Verzorging en kweek van de roodschildwoestijnkever (Coleoptera: Tenebrionidae: *Eleodes hispilabris*)

Louwerens-Jan Nederlof
Harald Ames

TREFWOORDEN

Biologie, huisvesting, levenscyclus, voorkomen

Entomologische Berichten 72 (4): 222-227

In 2007 werd een aantal roodschildwoestijnkevers (*Eleodes hispilabris*) uit Leming Texas naar Haarlem verstuurd. De kevers werden in terraria gehuisvest en uiteindelijk gekweekt. Na ruim een jaar waren er al meer dan 150 nakomelingen. Een deel van deze dieren werd ondergebracht in de collectie van Diergaarde Blijdorp, Rotterdam. De woestijnkevers vervullen voor de bezoekers vooral een educatieve functie waarin de uitleg over de aanpassingen van ongewervelde dieren in een woestijnklimaat centraal staat. Daarnaast zijn in de loop van vier jaar diverse aantekeningen en waarnemingen van de levenswijze en biologie genoteerd en vergeleken met de bevindingen van enkele oudere publicaties uit de Verenigde Staten over het natuurlijke gedrag. Het artikel is met deze bundeling van gegevens een vernieuwde handleiding over de verzorging, biologie en kweek voor een in Nederland nooit eerder gehouden soort in insectaria en particuliere kweken.

Inleiding

Het genus *Eleodes* is het grootste binnen de familie Tenebrionidae in Noord-Amerika. Het genus omvat 230 beschreven soorten, waarvan 132 soorten uitsluitend in het westelijke deel van de Verenigde Staten voorkomen. De larven van deze kevers worden in Amerika ook wel 'false wireworms' genoemd omdat ze erg lijken op de larven van kniptorren (Elateridae, oftewel 'true wireworms') waarvan sommige soorten grote en massale wortelschade toe kunnen brengen in de aardappelteelt. De larven van *Eleodes* leven ook in de bodem en voeden zich vooral met zaden, wortels en verterend organisch materiaal, vaak resten van geogste tarwe en andere gewassen. Maar ook *Eleodes*-larven kunnen schade toebrengen aan de wortels van diverse cultuurgewassen (Bernett 2008).

Van nature is de roodschildwoestijnkever, *Eleodes hispilabris* (Say), te vinden in droge graslanden met verspreid staande struiken (Bernett 2008). Afhankelijk van de vindplaats kan de vegetatie bestaan uit grote alsem (*Artemisia tridentata*) met een ondergroei van grassen als *Poa secunda* en *Bromus tectorum*, zoals in Hanford Reservation, Benton County, Washington. De leefgebieden in Colorado omvatten graslanden waar muskietengras (*Bouteloua gracilis*) en bizon- of prairiegras (*Buchloe dactyloides*) domineren. Dergelijke graslanden van The Great Plains zijn omgeven door landbouwgronden voor veeteelt en akkers met gewassen als tarwe, maïs, luzerne en zonnebloemen. In de meer natuurlijke gebieden en verlaten akkers is een meer afwisselende begroeiing op zandduinen en droge rivierbeddingen bestaande uit grassen als *Muhlenbergia pungens*, *Redfieldia flexuosa*, heliotroop (*Euploca convolvulacea*) en zandalsem (*Artemisia filifolia*). In oostelijk Colorado komen de houtige gewassen als bomen en

struiken voornamelijk voor langs waterstromen en verlaten akkers zoals Amerikaanse populier (*Populus deltoides*) en groene es (*Fraxinus pennsylvanica*) en diverse wilgensoorten (*Salix* spp.).

Eleodes hispilabris (figuur 1) is een van de meest voorkomende en verspreide vertegenwoordigers van het genus. Het verspreidingsgebied loopt van Canada tot Mexico en een aantal afzonderlijke populaties wordt erkend als ondersoorten (C.A. Triplehorn persoonlijke mededeling).

Start van de kweek

Twee paar volwassen exemplaren van *E. hispilabris* werden in de zomer van 2007 in het westen van Texas (omgeving van Pleasanton, Leming, zuidelijk van San Antonio) verzameld en naar Haarlem verzonden en daar in een kweekopstelling gehuisvest (figuur 2). In een periode van 14 maanden werden 150 kevers gekweekt. Uit deze eerste groep van nakomelingen (oftewel de F1-groep) kwamen in februari 2010 veertien exemplaren naar de collectie van Diergaarde Blijdorp Rotterdam om daar een verblijf te bewonen dat in het teken staat van het woestijnbiotoop in westelijk Noord-Amerika. Het doel van dit deel van de dierentuin is om de aanpassingen te laten zien die dieren, waaronder insecten en spinnen, zoal hebben ontwikkeld om in een droog klimaat te overleven. Ook in Diergaarde Blijdorp reproduceert de soort, tot op dit moment in twee verblijven, constant en in redelijke aantallen. Na 15 maanden waren ruim 25 volwassen exemplaren uit eigen kweek verkregen. In het voorjaar van 2012 bestaat de totale populatie uit meer dan 50 volwassen kevers en tientallen larven in alle stadia van ontwikkeling.



1. Een groepje roodschildwoestijnkevers in hun terrarium. Foto: Rob Doolaard
1. A group of *Eleodes* in their vivarium.

Huisvesting en verzorging

De eerste dieren die in 2007 naar Nederland werden opgestuurd waren gehuisvest in een terrarium van 30×30×30cm (l×b×h). De bodembedekking bestond uit een 8-10 cm dikke laag van 1:1 gemengde pot- en bosgrond, aangevuld met gedroogd en vermalen beukenblad. Aan dit mengsel werden nog kleine stukken gedroogd en verrot eikenhout toegevoegd en ingegraven. De temperatuur van het verblijf varieerde van 22°C overdag tot 18°C 's nachts met een luchtvochtigheid van 60%.

De kweekopstelling voor de startcultuur in Diergaarde Blijdorp (voor de eerste 14 kevers uit de F1-groep in Haarlem) bestond uit een glazen terrarium van 60×45×50 cm (l×b×h) met een substraat van 15 cm dik en extra verwarmd met een 60W spot waardoor de temperatuur tussen de 28-35°C werd gehouden. Onder de warmtebron zelf lopen de temperaturen op tot 38°C (figuur 2). Wanneer de temperaturen in het verblijf nog meer omhoog werden gebracht leidde dit niet tot meer activiteit, integendeel, de kevers verborgen zich in hun schuilplaatsen (figuur 3) totdat de lamp werd uitgeschakeld voor de nacht. Als dagritme werd gekozen voor een periode van 13 uur licht en 11 uur duister.

Waarnemingen uit de natuur van Haverfield (1965) beschrijven dat de volwassen kevers uit hun winterrust komen rond eind maart en begin april. Dan liggen de temperaturen overdag tussen 40-55°C. In deze periode worden de kevers overdag foeragerend aangetroffen terwijl vanaf mei de activiteiten zich beperken tot de nachtelijke uren en in de schemering. Rickard (1971) meldt dat de kevers, die voorkomen in de veel noordelijker gelegen Rattlesnake Hills, Washington, bij lage nachttemperaturen in de herfst en het vroege voorjaar, vooral overdag actief

zijn. In de zomer, wanneer de luchttemperatuur stijgt (tot ± 38-39°C), worden de kevers 's nachts actief. De bodemtemperatuur kan tijdens de zomer in de Rattlesnake Hills tot op een diepte van ruim een halve meter oplopen tot 28°C (op 460 m hoogte) en op hoger gelegen plaatsen (tot 3450 m) tot circa 20°C. In het vroege voorjaar liggen de temperaturen van bodem aanmerkelijk lager tussen de 8 en 12°C op respectievelijk 460 m en 3450 m hoogte. Het is aannemelijk dat deze verandering van temperaturen door seizoenen en hoogtes een belangrijke rol moeten spelen in de levenscyclus en ecologische verspreiding van deze soort.

In de kweekopstelling van Blijdorp houden de kevers zich overdag schuil tussen de stukken boomschors en stenen die verspreid over de bodemlaag liggen. 's Avonds en 's morgens zijn de kevers het meest actief op de voerplaatsen of verplaatsen ze zich door het verblijf op zoek naar een partner of geschikte schuilplaats. Als voer worden allerlei soorten groenten en fruit verstrekt. Het menu bestaat uit stukjes appel, schijfjes winterpeen en gesnipperde andijvie dat is bestrooid met gemalen kattenbrokken en visvlokken. De larven eten het voer vanuit de bodem op en de volwassen dieren ontfermen zich over het voer dat op de bodem ligt.

De verzorging van de volwassen kevers is eigenlijk vrij eenvoudig, zoals de ervaring in Diergaarde Blijdorp leerde. Om de dag wordt het oude voer vervangen door een verse portie. Wekelijks controleren de verzorgers of de bodem nog vochtig genoeg is. Vocht wordt aangevuld door in een hoek van het terrarium een scheutje water te gieten zodat er een gradiënt ontstaat tussen vochtige en droge plaatsen in het verblijf. Het is de kunst dit zo te doen dat het verblijf niet in een modderbad verandert

maar ook geen dorre, droge zandbak blijft. De structuur van het substraat moet kruimelig blijven.

Afmetingen van de gekweekte kevers

De roodschildwoestijnkever is een vrij grote soort. De lichaamslengte van de gekweekte dieren was voor de mannetjes gemiddeld 24 mm (22-26 mm; n= 8) en voor vrouwtjes 26 mm (22-26 mm; n=13). De vrouwtjes zijn dus enkele millimeters groter dan de mannetjes en hebben bovendien een meer rond gewelfd achterlijf dat bij de mannetjes vlakker en spits is. Mannetjeskevers zijn verder te herkennen aan het korte spoor aan de femur van de voorste poot (figuur 4) dat bij de vrouwtjes ontbreekt (figuur 5). *Eleodes hispilabris* onderscheidt zich op het eerste gezicht van andere *Eleodes*-soorten door een lichte roodbandering over de in de lengte gegroefde, zijdelings afgeronde dekschilden. De soort heeft een dofzwart en glad pronotum. De, bij een bepaalde lichtinval, opvallend rode kleur op de dekschilden ontbreekt bij alle andere *Eleodes*-soorten en maakt

het mogelijk om voor deze soort een Nederlandse naam toe te kennen. De kevers kennen in het volwassen stadium een lange levensduur. Het is geen uitzondering dat een leeftijd van 12-18 maanden wordt gehaald.

Paargedrag

In de kweekopstelling in Diergaarde Blijdorp is nog altijd geen duidelijk herkenbaar baltsgedrag waargenomen. Vermoedelijk speelt de balts zich af op de tijdstippen waarop geen verzorger aanwezig is (per dag nooit langer dan enkele minuten) of dat de kevers door hun werkzaamheden worden verstoord en direct hun baltsactiviteiten onderbreken. Het is zeker interessant hiervoor meer langdurige observaties te verrichten. Paringen leken zich ogenschijnlijk vanzelf voor te doen op en rond de voerplaats van het verblijf. Haverfield (1965) beschrijft baltsgedrag uit het veld waarbij wel degelijk een specifiek patroon werd waargenomen. Het mannetje waaiert enthousiast met zijn voelsprietten wanneer hij een vrouwtje benadert en haar van top tot teen onderzoekt. Vervolgens beklimt hij haar, beklopt haar dekschilden, borststuk en kop met zijn buitenste kaken en de naar buiten gerichte tasters. Vervolgens probeert het mannetje haar duidelijk verder te stimuleren door het middenstuk van het vrouwtje te strelen met zijn voorste pootpaar en over haar voelsprietten te strijken.

Het mannetje kan nu het spoor aan zijn tarsi gebruiken om beter houvast te krijgen op het vrouwtje en probeert haar vast te houden aan de zijkanten van het onderste deel van haar dekschilden. Dit doen de mannetjes volgens Haverfield alleen als beide partners even groot zijn. Als het vrouwtje groter is dan het mannetje hoeft hij zijn hulpmiddelen niet te gebruiken.

Dit is het moment dat er een paring kan plaatsvinden. Wanneer het vrouwtje niet is geïnteresseerd of onvoldoende is gestimuleerd blijven de genitale platen gesloten en vindt er geen paring plaats. Onsuccesvolle mannetjes kunnen nog wel uren op haar doorbrengen om haar in een andere stemming te brengen. Succesvolle paarpogingen duren doorgaans 3 tot 5 minuten waarna de mannetjes het vrouwtje verlaten. De paringen worden minder frequent naarmate het seizoen vordert en in oktober worden vrijwel alle mannetjes die willen paren door de vrouwtjes geweigerd zelfs als zij het hele baltsritueel ten uitvoer brengen. In de kweekopstellingen van Blijdorp werden het



2. De kweekopstelling in Diergaarde Blijdorp. Foto: Rob Doolgaard
2. The breeding vivarium at Rotterdam Zoo.



3. De inrichting van het terrarium. Foto: Rob Doolgaard
3. The interior of the breeding unit.



4



5

4-5. Detailopname van de mannelijke femur met spoor en de femur van het vrouwtje. Foto: Rob Doolaard

4-5. Close-up of the femur of a male with the pre-apical spur and the femur of a female.

hele jaar door paringen, larven, poppen en pas uitgekomen kevers aangetroffen. Het vermoeden bestaat dat de vrouwtjes in een terrariumopstelling meerdere keren met diverse mannetjes paren. Het is niet bekend of dat ook een onderdeel is van de natuurlijke voortplantingscyclus.

Tenslotte constateerde Haverfield in zijn laboratorium dat vrouwelijke kevers een feromoon bezitten dat de mannetjes aanlokt. De mannetjes bewegen dan druk met de voelsprietten; vermoedelijk om zoveel mogelijk feromonen van haar op te vangen. Het viel hem op dat bij kevermannetjes die enkele maanden in een terrarium werden gehouden veel minder de uit het veld beschreven baltsrituelen werden waargenomen. Daardoor nam ook het aantal paringen af. De frequentie herstelde zich weer tijdelijk als er een uit het wild verzameld vrouwtje bij de mannetjes werd gezet. Het nieuwe feromoon waarmee de gepaarde mannetjes in aanraking zijn gekomen werkte ook

aantrekkelijk op andere mannetjes. En wel zodanig dat andere mannetjes de eerder gepaarde mannetjes vanaf de voorkant beklimmen en zich proberen vast te houden aan de kop en voelsprietten van het andere mannetje met daaraan de meeste vrouwelijke feromonen. Dergelijk paargedrag is bij vrouwtjes onderling nooit waargenomen. Het vermoeden bestaat dat reeds gepaarde oftewel oudere vrouwtjes (in gevangenschap) na verloop van tijd minder feromonen produceren en er minder paringen tot stand komen. Het is misschien ook een reden dat er in onze kweekopstellingen nog geen duidelijk baltsgedrag waargenomen is zoals Haverfield dit documenteerde. Vanuit de kweek in Blijdorp zijn er dan ook geen waarnemingen van mannetjes die met andere mannetjes proberen te paren, maar er kon ook niet gestaafd worden dat binnen de kweekgroep het aantal paringen afneemt.



6. Een groepje halfvolgroeide larven. Foto: Rob Doolaard
6. A group of half-grown larvae.



7. Kweekpotten met larven en poppen. Foto: Rob Doolaard
7. Breeding jars with larvae and pupae.

Ontwikkeling van ei tot imago

Het vrouwtje legt haar eieren in de bodem waarbij ze, als dat nodig is, de grond met haar voorste pootpaar kan loswerken. Vervolgens duwt ze de punt van haar achterlijf een stukje in de bodem en zet ze per keer vijf tot negen eieren af. De parelwitte eieren zijn rond, licht ellipsvormig en circa 1,5 mm lang. Het is erg moeilijk om deze minuscule eieren te vinden, omdat er vaak bodemdeeltjes en zandkorrels aan vastgeplakt zijn. Het duurt vervolgens negen tot dertien dagen voor de eieren uitkomen, afhankelijk van temperatuur en vochtigheid. In de natuur leggen de vrouwtjes hun eieren van eind mei tot november.

De pas uitgekomen larven zijn halfdoorschijnend en hebben een gemiddelde lengte van circa 3 mm. In drie tot vijf weken zijn de larven volgroeid en hebben een lengte van 25-30 mm en zijn daarbij zes tot acht keer verveld. Hun uiterlijk lijkt dan sterk op dat van de verwante meelworm (*Tenebrio molitor* Linnaeus) met dezelfde roodbruine kleur en licht gebandeerde segmenten (figuur 6). De larven vertonen veel graafactiviteit en maken daarbij lange tunnels. 's Nachts bevinden ze zich vlak onder de plaatsen waar het aangeboden voer op de bodem ligt. Op deze manier zijn de volgroeide larven die op het punt staan

te verpoppen gemakkelijk te verzamelen. In de natuur overwinteren de larven in een speciale kamer in het substraat tot op een diepte van een halve meter. In het voorjaar komen zij hieruit en gaan weer enkele weken verder met het zoeken naar voedsel. Het lijkt erop dat het larvenstadium van de populatie *Eleodes hispilabris* in een gecontroleerde kweek velen malen korter is dan in de natuurlijke situatie die Rickard (1971) beschrijft. In de veel noordelijker gelegen Rattlesnake Hills duurt het larvenstadium, in diverse afmetingen, twee tot drie jaar. Het is niet duidelijk of dit in het artikel over een aanname gaat of dat er daadwerkelijk verschil is in de larvale ontwikkeling met de populatie uit de woestijnachtige biotoop van Leming, Texas.

Als de larven gaan verpoppen graven zij een speciale holte in de bodem en nemen daarin een rusthouding aan waarbij de kop schuin naar voren is gericht. De hele larve zwelt ook iets op en na de vervelling komt de witte pop tevoorschijn waarbij al duidelijk de poten, vleugels en kop waarneembaar zijn (figuur 8). De larven in de fase voor de verpopping en de poppen zijn zeer kwetsbaar. De kweek met de eerste exemplaren in Haarlem verliep het eerste jaar zeer teleurstellend waarbij er geen enkele nieuwe kever aan de groep kon worden toegevoegd.



8. Detail van een pop. Foto: Rob Doolaard
8. Close up of a pupa.

Later bleek dat de reden hiervan was dat de poppen door de andere larven in het substraat werden verstoord en gekannibaliseerd.

Inspectie naar het verloop van de levensduur en ontwikkeling was een tweede factor die problemen in het volwassen stadium kan veroorzaken. De poppen kunnen door het instorten van de popkamer, wat bij een regelmatige controle van het substraat in de potten onvermijdelijk is, beschadigen en sterven. Een derde probleem bleek de vochtigheid van de kweekpotten te zijn. Te droge omstandigheden veroorzaakten het uitdrogen van jonge larven en poppen en onder te natte omstandigheden beschimmelden alle stadia. Om aan al deze problemen een eind te maken werden vanaf dat moment alle uitgegroeide larven verzameld en in aparte potten met inhoud van 800 ml ondergebracht die voor tweederde deel zijn gevuld met substraat zoals uit het terrarium van de kevers (figuur 7). De larven kwamen nu zonder problemen in het popstadium en uit alle ingezette potten kwamen nieuwe kevers tevoorschijn. Wanneer de stukjes voer niet meer in de bodem verdwenen gingen we er van uit dat larve zich had verpopt. Daarna duurt het popstadium, bij de temperaturen in onze kweekopstelling, 18-21 dagen.

Als uit de pop een kever is verschenen blijft deze nog zeker tien dagen in de bodem begraven om helemaal uit te harden. Ook dit is een kritisch stadium waarin de jong volwassen kever deuken in de dekschilden kan oplopen. Ook uit onze kweek kwamen gedeukte exemplaren aan het oppervlak tevoorschijn. Overigens leven dergelijke exemplaren net zo lang als alle andere kevers, die zich wel helemaal gaaf hebben ontwikkeld.

Paringen van gedeukte exemplaren zijn echter niet waargenomen. Zodra een kever voldoende levendig is en onrustig rondjes door de pot begint te lopen werd hij of zij aan de kweekgroep in het terrarium toegevoegd om aan het begin van de volgende generatie roodschildwoestijnkevers te staan. De levenscyclus is dan rond en kan van voor af aan beginnen met eenvoudige middelen en met net die juiste balans tussen nat en droog en af en toe wat geluk!

Dankwoord

Dit artikel kwam tot stand dankzij de hulp van Dr. C.A. Triplehorn (Ohio State University) voor de determinatie van de door ons gekweekte populatie in Rotterdam en Haarlem. Dr. B.C. Kondratieff (director C.P. Gillette Museum of Arthropod Diversity en werkzaam aan de afdeling Pest Management aan de Colorado State University in Fort Collins) bedanken we voor determinatie en handreikingen voor de geraadpleegde literatuur. Tenslotte willen we nog een aantal collega's noemen die hun medewerking hebben verleend aan de totstandkoming van dit artikel. Als eerste dierenverzorgster Monique Vrijenhoek (Diergaarde Blijdorp) voor de praktische uitvoering en het verzamelen van extra gegevens over de levenscyclus en kweekopstelling. Het fotomateriaal voor dit artikel werd vervaardigd en bewerkt door 'huisfotograaf' Rob Doolaard (International Zoo Photography; www.dierenfotografie.nl). Tenslotte werd de Engelse samenvatting door Fernande Hazewinkel geschreven, waarvoor onze hartelijke dank.

Literatuur

Bernett A 2008. The genus *Eleodes* Eschscholtz (Coleoptera: Tenebrionidae) of Eastern Colorado. *Journal of the Kansas Entomological Society* 81: 377-391.
Haverfield LE 1965. A note on the mating ritual

and biology of *Eleodes hispilabris connexa*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 38: 389-391.
Rickard WH 1971. Observations on the distribution of *Eleodes hispilabris* (Say) (Coleoptera: Tenebrionidae) in relation to eleva-

tion and temperature in the Rattlesnake Hills. *American Midland Naturalist* 85: 521-526.

Geaccepteerd: 21 maart 2012

Summary

Captive breeding and husbandry of the beetle *Eleodes hispilabris* (Coleoptera: Tenebrionidae)

In 2007 a number of pinacate beetles (*Eleodes hispilabris*) from Leming in Texas (U.S.A.) was sent to Haarlem (The Netherlands). The beetles were housed in terrariums and eventually breeding was started. After one year there were over 150 offspring. Part of these animals was accommodated in the collection of Rotterdam Zoo. From an educational point of view, the pinacate beetles are very interesting animals for the zoo visitors with as central theme the explanation of the adaptability of invertebrates to a desert climate. In the course of four years the beetles were closely observed and records were kept on their biology. Our data have been compared with data in some older U.S.A. publications on the biology of pinacate beetles in the wild. Bringing together these data resulted in a renewed manual on breeding, care and biology of an insect species that has seldom been kept in insectaria or in private collections in Europe.



Louwerens-Jan Nederlof
Diergaarde Blijdorp
Postbus 532
3000 AM Rotterdam
nelej@versatel.nl

Harald Ames
Stichting Artisklas
Van Egmondstraat 36
2024 XN Haarlem

De zuidelijke halmboktor *Calamobius filum* (Coleoptera: Cerambycidae) nu ook in Nederland aangetroffen

J. Dick M. Belgers

TREFWOORDEN

Verspreiding, nieuw voor Nederland, Poaceae, faunistiek, Lamiinae

Entomologische Berichten 72 (4): 228-230

De boktor *Calamobius filum* wordt nieuw gemeld voor de Nederlandse fauna. De vondst in de provincie Gelderland sluit geografisch aan op het naar het noorden en westen uitbreidende areaal in Duitsland. *Calamobius filum* is een van de weinige Nederlandse boktorren die zich niet in hout of kruidachtige planten, maar in grassen ontwikkelt. Er wordt ingegaan op het voorkomen in Europa en op de biologie van de soort.

Inleiding

Boktorren zijn geliefd bij menig coleopteroloog. Vooral vanwege de vaak mooie kleuren, lange voelspriet en de soms behoorlijke afmeting hebben ze een hoge aaibaarheid (Zeegers & Heijerman 2008). Sommige soorten zijn echter berucht vanwege de schade die ze kunnen aanbrengen, vooral de huisboktor (*Hylotrupes bajulus* Linnaeus) is een schadelijke soort omdat hij hout in gebouwen kan aantasten (Teunissen 2009). Boktorren worden over het algemeen geassocieerd met (dood) hout. Niet van alle boktorren leven de larven echter in hout. Sommige zijn gebonden aan kruidachtige planten, zoals soorten uit de genera *Agapanthia* en *Phytoecia*. Een associatie met grassen is uitzonderlijk, van de inheemse soorten betrof deze levenswijze alleen *Iberodorcadion fuliginator* (Linnaeus) (Teunissen et al 2005). In dit artikel wordt een andere op gras levende en tevens nieuwe boktor voor de Nederlandse fauna besproken: *Calamobius filum* (Rossi) (figuur 1).

De afgelopen jaren zijn er enkele nieuwe boktorsoorten gemeld voor de Nederlandse fauna: *Agapanthia intermedia* Ganglbauer (Teunissen 2007), *Leiopus femoratus* Fairmaire (Teunissen & Janssen 2009) en *Phytoecia nigricornis* (Fabricius) (Teunissen 2010). De nieuwe meldingen zijn opgenomen in Teunissen (2010) en deze meldt voor Nederland 88 boktorsoorten. Intussen is daar *Stictoleptura cordigera* (Fuesslin, 1775) (Ernst et al. 2010) bij gekomen.

Vindplaats in Nederland

Op 24 mei 2011 ving ik een vrouwelijk exemplaar van *Calamobius filum* in de uiterwaarden van de Blauwe Kamer te Wageningen (Amersfoortcoördinaten 171.0 - 439.8) (figuur 2). De kever werd gesleept uit een vochtig, laag gelegen grasland met hoofdzakelijk liesgras (*Glyceria maxima*). Op 2 juli 2011 vond ik een mannelijk exemplaar. Deze werd gesleept uit een droog bloemrijkgrasland, ongeveer 350 meter verwijderd van de eerste vindplaats (Amersfoortcoördinaten 170.9 - 439.5) (figuur 2). Grassoorten die in deze weide onder andere werden waargenomen waren: witbol (*Holcus lanatus*), kropbaar (*Dactylis glomerata*), fioringras (*Agrostis stolonifera*) en Engels raaigras (*Lolium perenne*).

Het eerste exemplaar bevindt zich in de collectie van Th. Heijerman, Wageningen, en het tweede exemplaar in de collectie van A.P.J.A. Teunissen, Eindhoven.

Verspreiding

Calamobius filum is een thermofiele soort, aanwezig van zee-niveau tot op 1000 meter hoogte (Sama 1988). De kever is bekend van Zuid-Europa (alle landen rond de middellandse zee en ook Portugal), Noord Afrika, Klein-Azië, Kaukasus, Iran en Irak. In midden en zuidoost Europa is de kever gemeld uit Bosnië-Herzegovina, Bulgarije, Duitsland, Frankrijk, Groot Brittannië, Hongarije, Kroatië, Oekraïne, Oostenrijk, Roemenië, Slowakije, Tsjechië en Zwitserland (Löbl & Smetana 2010, Sama 2002). Intussen zijn daar België (Rouard 2001) en Luxemburg (Gerend 2008) aan toegevoegd. De dichtstbijzijnde vindplaats bevindt zich momenteel in Duisburg (Duitsland) in het stroomdal van de Rijn (Hadulla 2002). De kever is de afgelopen vijftien jaar waarschijnlijk vanuit Zuid-Duitsland via het stroomdal van Rijn en Moezel verder naar het noorden en westen verspreid (Baumann 1997, Niehuis 2001, Hadulla 2002). De Nederlandse vindplaats van *C. filum* is momenteel één van de meest noordelijke van Europa.

Herkenning en biologie

Calamobius filum is binnen en buiten de subfamilie Lamiinae de enige Europese vertegenwoordiger van het genus *Calamobius*. De soort is niet te verwarren met andere soorten binnen de subfamilie. Het is een slanke, relatief kleine, leigrijze boktor van 5 tot 11 mm. De opvallende dunne lange voelspriet is anderhalf tot twee maal zo lang als het lichaam. De larven ontwikkelen zich in verschillende grassen (Poaceae). Bense (1995) noemt gerst (*Hordeum* sp.) en tarwe (*Triticum* sp.). Paulus (1976) noemt ook glanshaver (*Arrhenatherum elatius*), rivierstruisriet (*Calamagrostis pseudophragmites*) en kropbaar (*Dactylis glomerata*). Volgens Dubbert et al. (1998) ontwikkelen de larven zich ook in duinriet (*Calamagrostis epigejos*), en dan vooral in de eerste 30 cm (vanaf de bodem) van de stengel.



1. *Calamobius filum* (man), 2 juli 2011, Blauwe Kamer, Wageningen. Foto: Dick Belgers

1. *Calamobius filum* (male), 2 July 2011, Blauwe Kamer, Wageningen.

Volgens Bense (1995) verpoppen de larven zich, na overwintering (hoogstwaarschijnlijk in de stengels van de waardplant), in de bodem vlak onder het oppervlak, en adulten verschijnen dan in mei-juni.

Discussie

Calamobius filum is een relatief kleine onopvallende boktor die mede door zijn levenswijze gemakkelijk over het hoofd wordt gezien. De keverfauna van de Blauwe Kamer behoort echter tot de best onderzochte van ons land. Het is daarom zo goed als zeker uit te sluiten dat *C. filum* de afgelopen jaren over het hoofd is gezien.

De vondst van *C. filum* in de provincie Gelderland sluit aan op het naar het noorden en westen uitbreidende areaal in Duitsland. Het Rijndal wordt steeds meer erkend als corridor voor de uitbreiding van thermofiele soorten naar het noorden en westen (Wagner 2002). *Sitaris muralis* (Forster) (Coleoptera, Meloidae) is ook een dergelijke soort die zich de afgelopen jaren via het Rijndal heeft verspreid naar het noorden en westen (Belgers & Teunissen 2012, Lückmann & Niehuis 2009). Hoe deze uitbreiding naar het noorden plaats vindt is onbekend. Gebeurt dat actief door vliegende volwassen beesten? Of vindt er ook passieve verspreiding plaats door stroom-afwaarts drijvende grasstengels, die aanspoelen tijdens hoogwater?

De vondst van *C. filum* in de Blauwe Kamer past in het laatste plaatje, al is de eerste mogelijkheid niet uit te sluiten. Op de plaats waar de eerste kever werd gevonden in mei 2011, is in januari van datzelfde jaar een grote hoeveelheid aanspoelsel terecht gekomen vanwege de extreem hoge waterstand van de Nederrijn. De keverlarve heeft zich mogelijk in het voorjaar vanuit het aanspoelsel in de bodem verpopt en is later als volwassen kever in een stengel van liesgras (geen bekende waardplant) naar boven gekropen. Het tweede exemplaar werd ruim een maand later gevonden in een droog grasland dat



● 1 hok

2. Vindplaats van *Calamobius filum* in Wageningen, Nederland.
2. Site in Wageningen, The Netherlands where *Calamobius filum* has been collected.

niet onder invloed staat van hoog water. Het is dus goed mogelijk dat de kever vanuit het gebied met aanspoelsel een weide met waardplanten heeft opgezocht om zich voort te planten.

In de komende jaren moet blijken of in de uiterwaarden van de Blauwe Kamer weer individuen van deze prachtige boktor verschijnen. Naast de mogelijke manieren van verspreiding van een thermofiele soort als *C. filum* is een warm klimaat ook een belangrijk aspect bij de eventuele vestiging in een gebied. De vindplaats in Gelderland behoort nu bij de noordgrens van het verspreidingsgebied. Of de gevolgen van het opwarmen van het klimaat van invloed zijn op een permanente vestiging of op een nog noordelijker areaaluitbreiding zal moeten blijken. Gericht

zoeken (slepen) op mogelijke waardgrassen zal kunnen uitwijzen of de soort wijder verbreid is dan nu bekend.

Dankwoord

Graag wil ik Joep Frissel bedanken voor de determinatie van de grassen. John T. Smit (EIS Nederland) bedank ik voor het vervaardigen van het verspreidingskaartje, Dré Teunissen en Theodoor Heijerman voor de determinatie van de kevers en voor waardevol commentaar op een eerdere versie van het manuscript.

Literatuur

- Baumann H 1997. Die Bockkäfer (Coleoptera, Cerambycidae) des nördlichen Rheinlandes. Dechenia, Beiheft 36: 13-140.
- Belgers JDM & Teunissen APJA 2012. Zonder de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae), geen *Sitaris muralis* (Coleoptera, Meloidae) in Nederland. In: Bijen – bedreigingen, biologie en bescherming (Noordijk J & Peeters TMJ ed). Entomologische Berichten 72: 71-75.
- Bense U 1995. Longhorn beetles. Illustrated key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe. Margraf Verslag.
- Dubbert M, Tschardt T & Vidal S 1998. Stemboring insects of fragmented *Calamagrostis* habitats: herbivore-parasitoid community structure and the unpredictability of grass shoot abundance. Ecological Entomology 23: 271-280.
- Ernst W, Heijerman Th & Zeegers T 2010. *Stictoleptura cordigera*, een nieuwe boktor voor de Nederlandse fauna (Coleoptera: Cerambycidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 34: 29-33.
- Gerend R 2008. Nachweise neuer und bemerkenswerter Käfer für die Fauna Luxemburgs (Insecta, Coleoptera). Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois 109: 107-131.
- Hadulla K 2002. Bemerkenswerte Neu- und Wiederfunde für die Käferfauna der Rheinprovinz (Ins., Col). Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Rheinischer Koleopterologen 12: 3-6.
- Löbl I & Smetana A (ed) 2010. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 6. Stenstrup, Apollo Books.
- Lückmann J & Niehuis M 2009. Die Ölkäfer in Rheinland-Pfalz und im Saarland. Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie Rheinland-Pfalz (GNOR).
- Niehuis M 2001. Die Bockkäfer in Rheinland-Pfalz und im Saarland. Schriftenreihe Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz, Beiheft 26: 1-604.
- Paulus HF 1976. Zur Morphologie und Eidonomie von Jugendstadien des Getreide-Bockkäfers *Calamobius filum* (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae). Entomologica Germanica 2: 364-373.
- Rouard M 2001. Insectes intéressants pour la faune Belge. Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie: 137(7-12): 106.
- Sama G 1988. Coleoptera Cerambycidae. Catalogo Topografico e Sinonimico. Fauna d'Italia 26: 1-126.
- Sama G 2002. Atlas of the Cerambycidae of Europe and the Mediterranean Area Volume I, Kabourek, Zlin.
- Teunissen A, Brugge B & Hamers B 2005. Een bijzonder insect op de Brunsummerheide: de grondboktor *Dorcadion fuliginator* (Coleoptera: Cerambycidae). Entomologische Berichten 65: 178-181.
- Teunissen A 2007. *Agapanthia intermedia* (Coleoptera: Cerambycidae), een nieuwe boktor voor de Nederlandse fauna. Entomologische Berichten 67: 109-110.
- Teunissen APJA 2009. Verspreidingsatlas Nederlandse boktorren (Cerambycidae). EIS-Nederland.
- Teunissen APJA 2010. Cerambycidae – boktorren. In: Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera) (Vorst O ed): 144-148. Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11.
- Teunissen APJA & Jansen RP 2009. Noordwestelijke areaaluitbreiding van de kleine nevelboktor *Leipopus femoratus* (Coleoptera: Cerambycidae). Entomologische Berichten 69: 13-15.
- Wagner T 2002. Zur Käferfauna (Coleoptera) einer Kiesgrube im Neuwieder Becken. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Rheinischer Koleopterologen 12: 45-63.
- Zeegers T & Heijerman Th 2008. De Nederlandse boktorren (Cerambycidae). Entomologische Tabellen 2: 1-120.

Geaccepteerd: 9 april 2012

Summary

***Calamobius filum*, a new longhorn beetle for the Dutch fauna (Coleoptera: Cerambycidae)**

The longhorn beetle *Calamobius filum* was collected for the first time in The Netherlands. This demonstrates the steady northward migration of this species in Europe. The first finding (May 2011) is reported from a rather humid area in the river forelands of the river Rhine near Wageningen. The second finding (July 2011) comes from the same area, 350 meters from the first finding, but from a dry meadow. Details on biology are described and dispersal is discussed. Due to the recent trend of *C. filum*'s range expanding to the north and west and ongoing climate warming, it is expected that more findings will follow.



Hooiwagens (Opiliones) in Groningse akkerranden

Marije Kuiper
Jinze Noordijk

TREFWOORDEN

Agrarisch gebied, faunistiek, soortengemeenschap, successie

Entomologische Berichten 72 (4): 231-237

Enkele jaren geleden werd in dit tijdschrift bericht over hooiwagen-vondsten uit Zeeuwse akkerranden. Deze keer is het de beurt aan de tegenoverliggende hoek van het land: het noordoosten van de provincie Groningen. Met behulp van bodemvallen werden in 38 akkerranden en vier schouwpaden ongewervelden gevangen gedurende een week in mei en een week in juli in 2010. Er werden in totaal 362 hooiwagens verzameld. Van de zeven gevonden soorten was *Phalangium opilio* niet alleen de meest gevangen soort, maar ook de wijdst verbreide. Akkerranden van nul tot zes jaar oud waren vooral in trek bij deze soort. *Lacinius ephippiatus* werd het meest gevangen in randen van vijf tot zes jaar oud en *Rilaena triangularis* en *Oligolophus tridens* werden het talrijkst aangetroffen in de oudste randen, die al twaalf jaar bestonden. In de akkerranden werden veel juveniele en vrouwelijke hooiwagens aangetroffen, wat suggereert dat er in akkerranden wel degelijk voortplanting plaatsvindt.

Inleiding

Akkerranden kunnen voor veel groepen ongewervelden een geschikt leefgebied vormen binnen het agrarische landschap. Hooiwagens worden bij inventarisaties vaak niet onderscheiden, waardoor de kennis over het voorkomen van deze groep in akkerranden voor zover wij weten beperkt is tot de provincie Zeeland. Uit het onderzoek van Noordijk & Wijnhoven (2009) bleek dat tien van de 30 in Nederland voorkomende hooiwagensoorten in Zeeuwse akkerranden aangetroffen kunnen worden.

In 2010 hebben wij opnieuw de ongewerveldenfauna in akkerranden bemonsterd, ditmaal in de provincie Groningen. Op basis van deze twee onderzoeken kunnen we niet alleen een beter beeld krijgen van het voorkomen van hooiwagens in akkerranden, maar ook de verschillen tussen deze twee uithoeken van Nederland bekijken. Daarnaast hebben we ons de vraag gesteld of de soortensamenstelling van hooiwagens varieert in akkerranden van verschillende ouderdom.

Gebied en werkwijze

Gebied

In het noordoosten van Groningen werden 38 akkerranden en vier schouwpaden (openbaar toegankelijke paden langs een watergang) uitgezocht om te bemonsteren (figuur 1). Van elke akkerrand werd de ouderdom achterhaald door navraag bij de eigenaren. De langs sloten gelegen schouwpaden zijn smaller en worden vaker gemaaid, maar zijn niet zo tijdelijk van aard als de akkerranden (zie verder) – bij de analyses zijn ze daarom samengenomen met de oudste akkerranden.

De polders ten zuiden van de Dollard kenmerken zich door zware kleigrond en relatief grootschalige landbouw met vooral wintertarwe, bieten en maïs. Ongeveer een kwart van het gebied is in gebruik als intensief grasland. Behalve sloten, bermen en akkerranden bevat het landschap weinig (half)natuur-

lijke elementen (figuur 2). Zie ook Dijksterhuis & Van Ommen (2004) en Trierweiler (2010) voor meer informatie over het gebied en akkerrandenonderzoek ter plaatse.

Akkerranden

Evenals in het Zeeuwse onderzoek hebben we ons gericht op akkerranden die door boeren zijn aangelegd in het kader van het Subsidiestelsel Natuur- en Landschapsbeheer (SNL, voorheen SAN). Akkerranden zijn in de provincie Groningen over het algemeen twaalf meter breed en worden aangelegd voor een periode van zes jaar. Hierna mag de overeenkomst worden verlengd voor nog eens zes jaar, waardoor sommige door ons bemonsterde randen al twaalf jaar oud waren. Onderdeel van de SNL-regeling is dat de akkerranden niet worden bemest of bespoten met bestrijdingsmiddelen (pleksgewijze distelbestrijding uitgezonderd), en dat ze niet worden geploegd of verplaatst. De randen hebben een zeer diverse vegetatie. Er worden allerlei mengsels van grassen en bloeiende kruiden gebruikt om de randen in te zaaien, maar de vegetatiesuccessie nivelleert de verschillen. Doordat de randen slechts eenmaal per jaar voor de helft worden gemaaid en het maaisel niet wordt afgevoerd, verruigen de meeste randen binnen enkele jaren tot een dichte hoge grasstrook (zie ook Noordijk et al. 2011).

Bodemvalbemonstering

Alle 38 akkerranden en vier schouwpaden werden in mei 2010 (week 20) onderzocht. Twintig van de akkerranden werden in juli van hetzelfde jaar nogmaals onderzocht (week 28/29). De ongewerveldenfauna werd bemonsterd door middel van twee bodemvallen (diameter 11 cm, diepte 7 cm), ingegraven in het midden van elke akkerrand. De twee vallen stonden 30 meter uit elkaar. Voor de gegevensanalyse werden de hooiwagens uit beide vallen bij elkaar opgeteld. De vallen waren gevuld met



1. Kaart van de akkerranden die bemonsterd werden. De zwarte stippen geven 1x1 km-hokken met akkerranden aan waar hooiwagens zijn gevangen, in de cirkels werd wel bemonsterd maar zijn geen hooiwagens gevangen.
1. Map of the field margins that were sampled. The black dots indicate 1x1 km squares where field margins were sampled and harvestmen were caught, the circles represent sampling sites without harvestmen in the pitfall traps.



2. Drie bemonsterde akkerranden in het kale landschap van Noordoost-Groningen: (a) een één jaar oude, (b) een zes jaar oude en (c) een twaalf jaar oude rand. Foto's: Marije Kuiper
2. Three sampled field margins within the 'empty' landscape of the northeastern part of the province of Groningen: (a) a one year old, (b) a six year old and (c) a twelve year old margin.



3. De vier meest aangetroffen hooiwagensoorten: (a) *Lacinius ephippiatus*, (b) *Oligolophus tridens*, (c) *Phalangium opilio* en (d) *Rilaena triangularis*. Foto's: Jinze Noordijk

3. The four most abundantly sampled species of harvestman: (a) *Lacinius ephippiatus*, (b) *Oligolophus tridens*, (c) *Phalangium opilio* and (d) *Rilaena triangularis*.

enkele centimeters formaldehydeoplossing (4%) en werden met een dakje afgeschermd tegen regenval en bijvangst van gewervelden. Alle vallen stonden bij beide bemonsteringen zeven dagen open, maar voor de afzonderlijke randen niet in precies hetzelfde tijdvak. De hooiwagens uit de bodemvallen werden gesorteerd en op naam gebracht.

Resultaten

De soorten

In totaal leverde het onderzoek 362 hooiwagens op van zeven soorten, terug te voeren tot 91 'records' (waarneming van een soort op een bepaald tijdstip in een bepaalde bodemval). In mei troffen we hooiwagens aan in 22 van de 38 akkerranden en alle vier de schouwpaden. We vingden 76 individuen van zes soorten, waarbij *Rilaena triangularis* de meest gevangen en ook de wijdst verspreide soort was (tabel 1). Deze soort staat niet zonder reden bekend als de voorjaarshooiwagen; in juli troffen we haar niet meer aan. Van elk van de beide *Nemastoma*-soorten – *N. lugubre* en *N. dentigerum* – werd slechts één adult exemplaar aangetroffen in mei.

In mei was het gemiddelde aantal gevangen hooiwagens per rand per week nog geen twee individuen, in juli was dat gestegen tot 14,3. In zeventien van de twintig opnieuw bemonsterde

akkerranden werden in totaal 286 individuen gevangen. Hier waren negen akkerranden bij waar in mei nog geen hooiwagens waren aangetroffen. De meest gevangen en wijdst verspreide soort was nu *Phalangium opilio*. Twee soorten waren nieuw ten opzichte van de eerste bemonstering: *Oligolophus tridens* en *Opiilio saxatilis*. Van beide vonden we enkel juvenielen. Drie soorten die in mei waren gevangen vonden we niet terug in juli (tabel 1).

Relatie met ouderdom van de akkerrand

We relateerden het voorkomen van de hooiwagensoorten aan de ouderdom van de akkerrand (figuur 4). Het relatieve voorkomen van een soort is uitgezet tegen de ouderdom van de akkerrand waarin die gevonden is, waarbij gecorrigeerd is voor verschillen in bemonsterintensiteit, zowel voor de aantallen randen per ouderdomsklasse als het feit dat sommige randen eenmaal en andere tweemaal zijn bemonsterd. Deze vergelijking is alleen gemaakt voor *L. ephippiatus*, *O. tridens*, *Ph. opilio* en *R. triangularis*, omdat van de andere soorten te weinig individuen zijn gevangen. Akkerranden van nul tot zes jaar oud waren vooral in trek bij *Ph. opilio*. *Lacinius ephippiatus* werd het meest gevangen in randen van vijf en zes jaar oud, *R. triangularis* en *O. tridens* werden het talrijkst aangetroffen in de oudste randen, die al twaalf jaar lagen, en de permanente schouwpaden.

Tabel 1. Vangsten van hooiwagens in akkerranden in Noordoost-Groningen. Aangegeven is het totale aantal gevangen individuen per soort en het aantal akkerranden waarin deze soort werd gevangen. Het totale aantal bemonsterde akkerranden was in mei 38 plus vier schouwpaden (samen 42) en in juli 20.

Table 1. Harvestmen caught in field margins in the northeastern part of the province of Groningen. Indicated is the number of collected individuals per species and the number of field margins in which these catches were done. The total amount of sampled margins was 38 plus four permanent grassy paths in May (42 together), and 20 in July.

	Aantal individuen in mei Nr. of individuals in May	Aantal randen per soort in mei (totaal 42 randen) Nr. of field margins per species in May (42 margins in total)	Aantal individuen in juli Nr. of individuals in July	Aantal randen per soort in juli (totaal 20 randen) Nr. of field margins per species in July (20 margins in total)
<i>Lacinus ephippiatus</i> (C.L. Koch)	8	5	35	5
<i>Nemastoma dentigerum</i> Canestrini	1	1	-	-
<i>Nemastoma lugubre</i> (Müller)	1	1	-	-
<i>Oligolophus tridens</i> (C.L. Koch)	1	1	66	7
<i>Opilio saxatilis</i> C.L. Koch	-	-	6	4
<i>Phalangium opilio</i> Linnaeus	26	12	179	16
<i>Rilaena triangularis</i> (Herbst)	39	14	-	-
Totaal	76		286	

Geslachtsverhouding

Kenmerkend voor de hooiwagenvangsten van zowel mei als juli was een ongelijke man-vrouw verdeling, waarbij de vrouwtjes ruim in de meerderheid waren (figuur 5). In mei werden onder de adulte exemplaren 29 vrouwtjes en elf mannetjes gevangen. In juli waren dat 123 vrouwtjes tegenover 66 mannetjes. De verhouding komt als geheel op 34% mannetjes en 66% vrouwtjes; dit wordt grotendeels bepaald door de talrijke soorten *Ph. opilio*, *R. triangularis* en *L. ephippiatus*. Gedurende beide bemonsteringsperioden werden ook veel juveniele hooiwagens gevangen (figuur 5).

Discussie

Betekenis van akkerranden

In de bemonsterde akkerranden in Groningen troffen we zeven hooiwagensoorten aan, die allemaal erg algemeen zijn in Nederland. In Zeeland werden tien soorten gevangen, waarvan twee wat zeldzamere: *Nemastoma bimaculatum* (Fabricius) en *Homalenotus quadridentatus* (Cuvier). De intensievere bemonstering in Zeeland – verspreid over twee jaren, meer locaties, meer bodemvallen en spreiding over meerdere bodemtypes (zie Noordijk & Wijnhoven 2009) – verklaart ongetwijfeld een deel van het hogere soortenaantal. Ook het landschap zal een rol gespeeld hebben. Noordoost-Groningen is over het algemeen ‘kaler’ dan Zeeland. Hierdoor is de kans een stuk geringer dat bewoners van opgaande begroeiing, bijvoorbeeld de in Zeeland gevangen *Opilio canestrinii* (Thorell) en *Leiobunum rotundum* (Latreille), ook in een akkerrand terechtkomen.

Het hoge aandeel juveniele hooiwagens in de akkerranden geeft aan dat de randen belangrijk zijn voor het opgroeien van de dieren en dat er vrijwel zeker reproductie plaats vindt. De ongelijke geslachtsverhouding – met relatief veel vrouwelijke individuen – interpreteren we als extra aanwijzing dat de akkerranden ook als voortplantingsbiotoop dienen voor de drie soorten die deze verhouding veroorzaakten (*Ph. opilio*, *R. triangularis* en *L. ephippiatus*). Hierbij gaan we ervan uit dat er bij deze soorten evenveel mannetjes als vrouwtjes uit het ei komen, en de gevonden verdeling later ontstond. Was de verhouding andersom geweest (meer mannen dan vrouwen), dan lag voortplanting niet voor de hand, omdat mannetjes meer de neiging hebben om te zwerven en zich buiten geschikte eiafzetplaatsen te begeven. Dit is wellicht een verklaring voor de overmaat aan vrouwtjes in de randen: het is mogelijk dat mannetjes op de

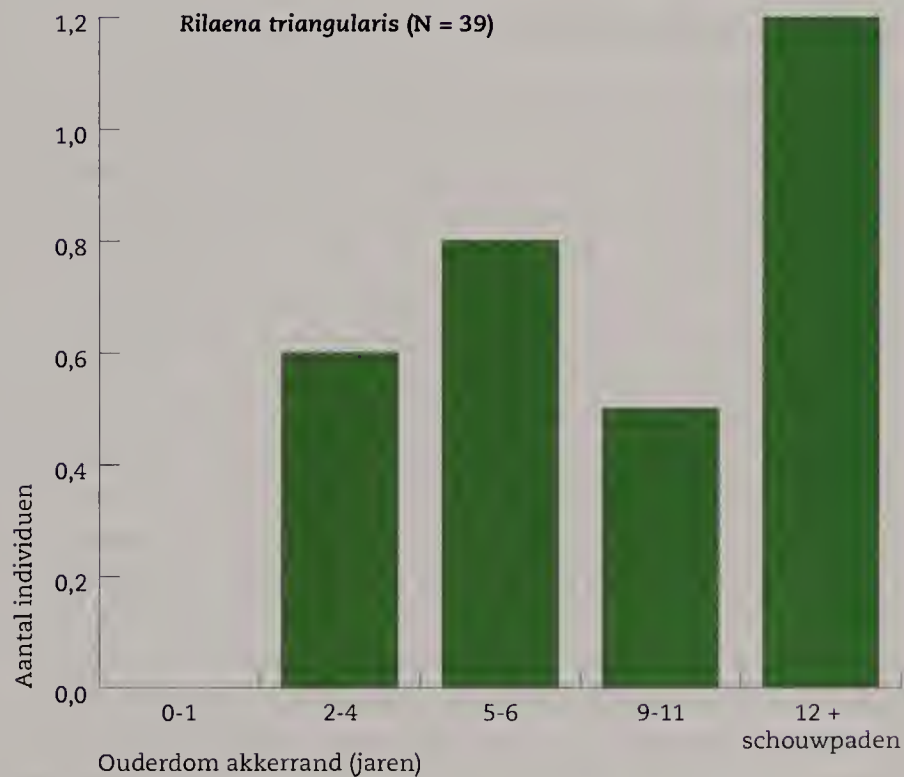
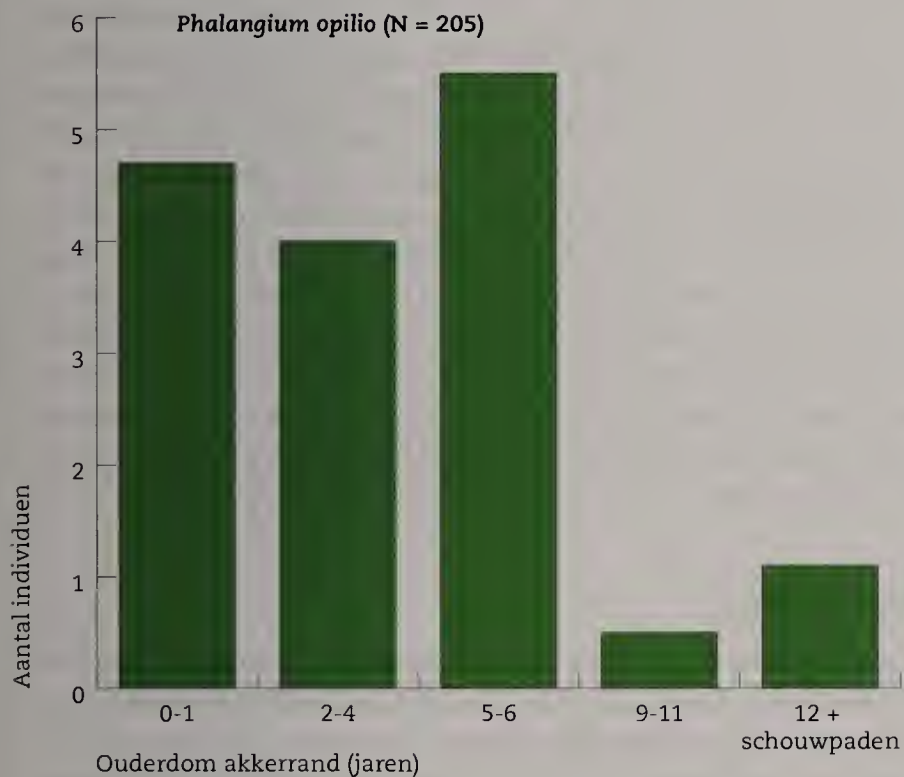
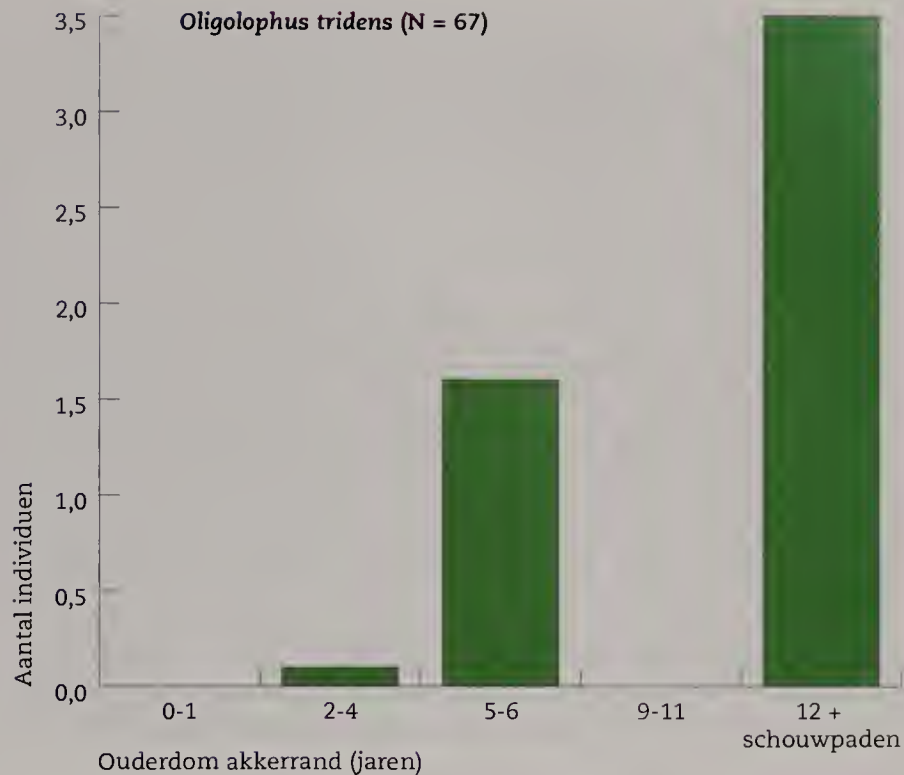
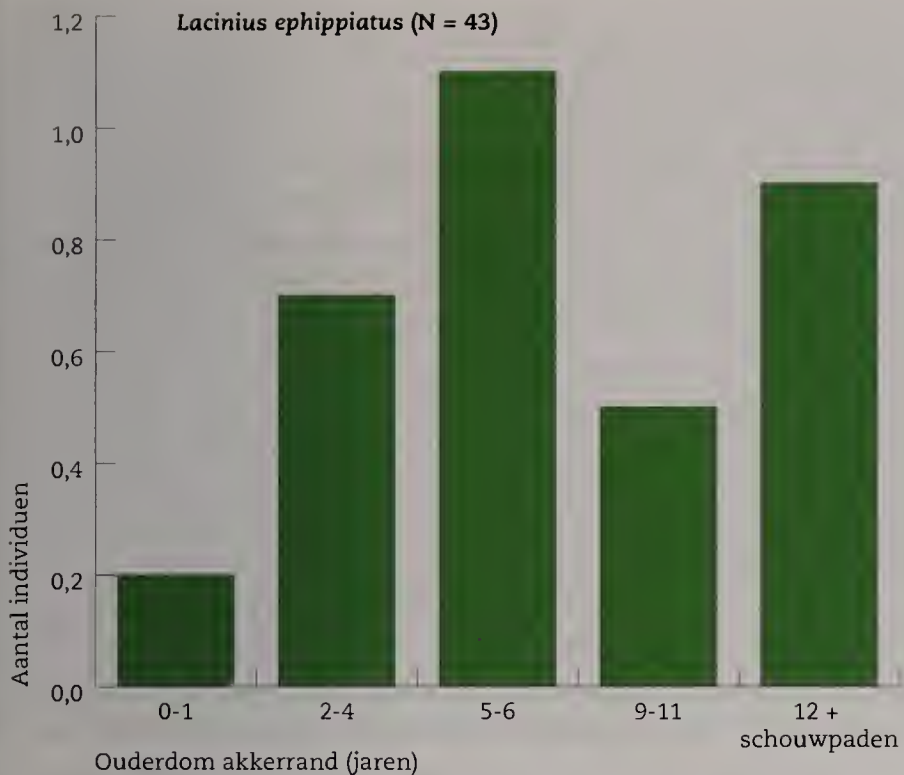
akker foerageren en dus tijdelijk – of blijvend – weg zijn uit de akkerranden, terwijl de vrouwtjes altijd bij het voortplantingsbiotoop blijven.

Akkerrandsoorten

Na dit tweede onderzoek aan hooiwagens in akkerranden beginnen we een idee te krijgen van de algemene soorten in deze biotoop. In beide gebieden is *Ph. opilio* het meest gevangen. Dit is niet vreemd: deze soort is van alle hooiwagens het meest droogtetolerant en komt daardoor talrijk voor in open landschappen zoals stuifzanden, heides, duinen, gazons, woonwijken en dus het agrarisch gebied. Ook *R. triangularis* is in beide onderzoeken frequent aangetroffen. Deze hooiwagen is uitermate eurytoop, mogelijk de meest algemene soort in Nederland, en op vrijwel elke locatie aan te treffen waar maar iets van beschutting aanwezig is om onder te schuilen bij al te droge omstandigheden. In Zeeland was *L. ephippiatus* de meest wijdverbreide soort, in Groningen is de soort beduidend minder algemeen met vangsten in slechts tien randen. De biotoopvoorkeuren van deze soort zijn in Nederland nog niet goed bekend doordat hij lastig te inventariseren is. Op plekken waar onderzoek met bodemvallen wordt uitgevoerd, wordt *L. ephippiatus* echter veelvuldig aangetroffen in zeer uiteenlopende biotopen – van bossen op zandgrond tot open grazige vegetatie op klei (gegevensbestand Hooiwagenwerkgroep EIS-Nederland).

Andere soorten laten een wisselend beeld zien. In Groningen werden *O. tridens* en *O. saxatilis* in redelijk aantal gevangen. De eerste soort was zeer schaars in Zeeland en de tweede soort ontbrak. *Oligolophus tridens* is een zeer algemene soort, ook in het agrarisch gebied. Het is niet duidelijk waarom de soort zo weinig in Zeeland is gevangen. *Opilio saxatilis* is een soort van voedselrijke graslanden. Vanuit dit soort graslanden (in bermen, greppels) kan de soort makkelijk een akkerrand in lopen, hetgeen blijkbaar gebeurd is in Groningen, maar niet in Zeeland. In Zeeland kwam *Homalenotus quadridentatus* voor in de akkerranden van Zeeuws-Vlaanderen. Deze soort komt echter alleen in zuidelijk Nederland voor (Wijnhoven 2009), en het is niet bekend of hij ook buiten Zeeland in akkerranden leeft.

Enkele soorten werden in de beide onderzoeksgebieden in zeer laag aantal aangetroffen: *Nemastoma bimaculatum*, *N. dentigerum*, *N. lugubre*, *O. canestrinii*, *Mitopus morio* (Fabricius) en *L. rotundum*. Dit zijn vrijwel zeker geen algemene akkerrandsoorten. *Nemastoma dentigerum*, *M. morio* en *L. rotundum* (samen met de eerder genoemde *O. saxatilis*) zijn overigens wel

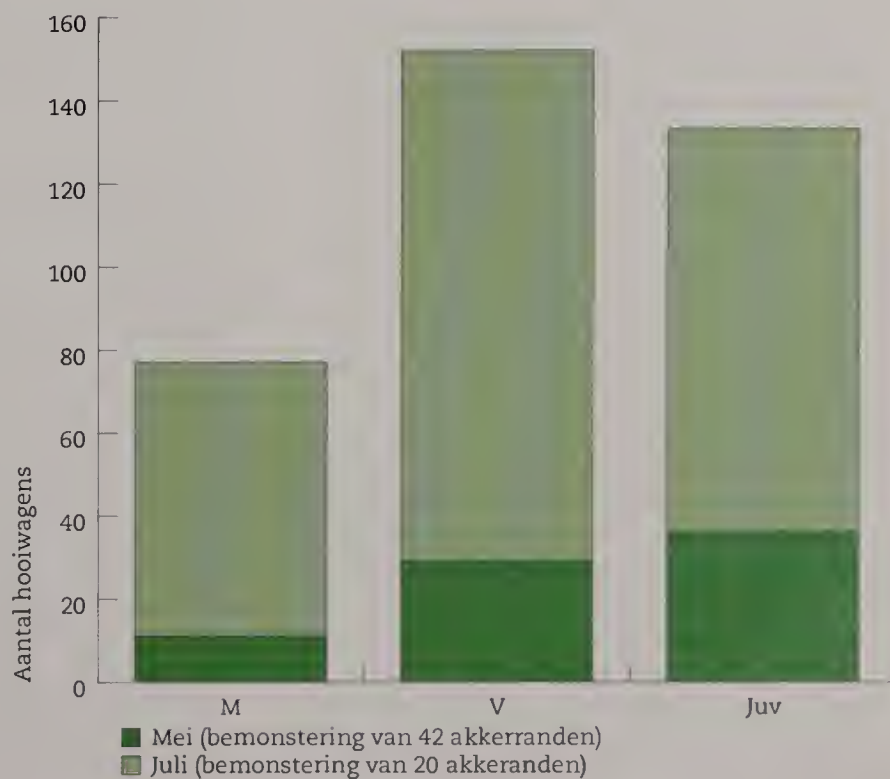


4. Voorkomen van de vier algemeenste hooiwagensoorten in akkerranden van verschillende ouderdom. De abundantie is gecorrigeerd voor verschillen in bemonsterintensiteit. Weergegeven is het gemiddelde aantal individuen per akkerrand per vangstronde voor elke ouderdomscategorie.

4. Occurrence of the four most abundant harvestman species in field margins of different age. The abundance is corrected for differences in sampling effort. Indicated is the average number of individuals per field margin per round of catches for each age class.

5. Verdeling van de aantallen mannetjes (M), vrouwtjes (V) en (niet gesekste) juvenielen (Juv) in beide bemonsterperiodes. De geslachtsverhouding is scheef: tweederde van de volwassen individuen is vrouwelijk. De getallen zijn op basis van alle soorten, maar de talrijke soorten *Phalangium opilio*, *Rilaena triangularis* en *Lacinius ephippiatus* bepalen grotendeels de verhouding tussen de mannetjes en vrouwtjes.

5. Division of the numbers of males (M), females (V) and (not sexed) juveniles (Juv) in both sampling periods. The sex ratio is skewed, with two thirds of the adult specimens being female. The numbers are based on all captures, but the abundant species *Phalangium opilio*, *Rilaena triangularis* and *Lacinius ephippiatus* largely determine the ratio between the males and females.



algemene soorten van het agrarisch gebied. Ze komen veelvuldig voor in landbouwgebieden met een hoog aandeel weilanden. Hier leven ze in ruige overhoeken, houtwallen en vochtige vegetatie bij greppels en sloten (Noordijk 2009, 2011).

Ouderdom van akkerrand

Sommige soorten hooiwagens laten, zonder twijfel afhankelijk van hun biologie, ecologie en dispersievermogen, een voorkeur zien voor akkerranden van een bepaalde ouderdom. In de Zeeuwse akkerranden had *Ph. opilio* een duidelijke voorkeur voor zeer jonge randen. Hoewel die voorkeur in Groningen minder strikt was, bleken toch de oudere randen met een meer gesloten vegetatie een stuk minder interessant voor deze warmteminnende soort. In Zeeland werd *R. triangularis* in gemiddeld jongere randen aangetroffen dan *L. ephippiatus*, in Groningen was dit andersom. De specifieke omstandigheden per regio qua bodem, klimaat, en omgevingsvariabelen kunnen verantwoordelijk zijn voor dergelijke verschillen.

Conclusie: akkerranden voor biodiversiteit

Akkerranden zijn waardevolle biotopen in intensief gebruikte agrarische gebieden. Weliswaar reageren enkele doelsoortgroepen (bijv. planten en vogels) soms niet of beperkt op de aanleg van meer natuurlijke elementen in het agrarische gebied (Kleijn & Sutherland 2003), de algehele diversiteit aan soorten neemt er enorm door toe, omdat een leefomgeving geboden wordt aan soorten die niet op akkers kunnen overleven (Smith *et al.* 2008, Noordijk *et al.* 2010). Vele soorten insecten, inclusief bestuivers en natuurlijke vijanden van plaaginsecten (voor een overzicht zie Van Rijn *et al.* 2007), kunnen dankzij de randen blijvend op een akkerperceel voorkomen. Als het perceel alleen uit een akker bestond, zouden de overlevingskansen een stuk geringer of afwezig zijn. Geleedpotigen blijken als groep relatief snel en goed te reageren op de aanleg van akkerranden, vergeleken met bijvoorbeeld vogels, waarbij akkerrandenbeheer pas succesvol is wanneer het gecombineerd wordt met intensieve ondersteuning of nestbescherming, zoals in het geval van de ook in het hier besproken studiegebied voorkomende grauwe kiekendief (*Circus pygargus* (Linnaeus)) (Trierweiler 2010, zie verder Kleijn & Sutherland 2003).

Wij vonden een relatief laag aantal hooiwagensoorten in de akkerranden, en alle zijn algemeen in Nederland. Toch kan met vrij grote zekerheid gezegd worden dat deze soorten niet op het perceel zouden kunnen voorkomen – laat staan zich voortplanten – als de akkerranden er niet waren. Hooiwagens (en dan waarschijnlijk alleen *Ph. opilio*) gaan slechts in laag aantal ook de akker op (Tamis *et al.* 1998). Ze zijn gevoelig voor al te droge omstandigheden en beschaduwning door planten is noodzakelijk. Met name het deels onbegroeid zijn en het regelmatig omploegen van de bodem waarin de eieren worden afgezet, zijn dan ook zeer nadelig (Epstein *et al.* 2000, Stašiov *et al.* 2011), om niet te spreken over het gebruik van pesticiden. Akkerranden zijn dus een zeer welkome biotoop voor hooiwagens (zie ook Kromp & Steinberger 1992).

Net ingezaaide akkerranden zijn bloemrijk, terwijl daarna de randen al snel verruigen en grassen, brandnetels en andere ruigtekruiden gaan domineren. De oudere randen zien er daarom minder aantrekkelijk uit, maar hoe ouder de akkerrand is, hoe hoger de diversiteit aan ongewervelden (Noordijk *et al.* 2010). Zulke randen met dichte vegetatie zijn waardevolle aanvullingen in het agrarische landschap, omdat ze erg verschillen van de akkers en daardoor ware refugia zijn voor veel soorten (Cole *et al.* 2012). Ook voor de hooiwagens geldt dat hoe hoger en dichter de vegetatie wordt, hoe meer soorten er kunnen leven (zie de discussie). De soorten die wij nu gevonden hebben, kunnen het prima af met de relatief jonge randen, maar ook zij zullen profiteren van meer dekking en een vochtiger microklimaat in oudere randen, behalve *Ph. opilio*. Helaas zijn vrijwel alle akkerranden in Nederland tijdelijk, zodat de ontwikkeling van een rijke soortengemeenschap steeds opnieuw moet beginnen. Permanente akkerranden zouden ideaal zijn voor een scala aan diersoorten, waaronder ongetwijfeld andere hooiwagensoorten dan degenen die we nu kennen uit deze biotoop.

Dankwoord

Wij bedanken de deelnemende boerenbedrijven voor hun medewerking en Ben Koks voor zijn hulp bij het uitvoeren van het veldwerk. Daarnaast bedanken we André Schaffers, Geert de Snoo en Frank Berendse voor hun bijdrage aan het onderzoeksontwerp. André van Loon maakte het kaartje. Dit onderzoek werd financieel mogelijk gemaakt door de Stichting Leerstoel Agrarisch Natuur- en Landschapsbeheer.

Literatuur

- Cole LJ, Brocklehurst S, McCracken DI, Harrison W & Robertson D 2012. Riparian field margins: their potential to enhance biodiversity in intensively managed grasslands. *Insect Conservation and Diversity* 5: 86-94.
- Dijksterhuis K & Van Ommen E 2004. De kiekendieven van het Oldambt. KNNV Uitgeverij.
- Epstein DL, Zack RS, Brunner JF, Gut L & Brown JJ 2000. Effects of broad-spectrum insecticides on epigeal arthropod biodiversity in Pacific Northwest apple orchards. *Environmental Entomology* 29: 340-348.
- Kleijn D & Sutherland WJ 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40: 947-969.
- Kromp B & Steinberger KH 1992. Grassy field margins and arthropod diversity: a case study on ground beetles and spiders in eastern Austria (Coleoptera: Carabidae; Arachnida: Aranea, Opiliones). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 40: 71-93.
- Noordijk J 2009. De hooiwagenfauna van de Gelderse Vallei (provincie Utrecht). *Opilionieuws* (in Nieuwsbrief Spined) 4: 35.
- Noordijk J 2011. De hooiwagens van de Utrechtse Heuvelrug tot de Kromme Rijn. *Opilionieuws* (in Nieuwsbrief Spined) 6: 30-31.
- Noordijk J & Wijnhoven H 2009. Hooiwagenwaarnemingen uit Zeeuwse akkerranden (Opiliones). *Entomologische Berichten* 69: 78-82.
- Noordijk J, Van Dijk J, Musters CJM & De Snoo GR 2010. Invertebrates in field margins; taxonomic group diversity and functional group abundance in relation to age. *Biodiversity and Conservation* 19: 3255-3268.
- Noordijk J, Musters CJM, Van Dijk J & De Snoo GR 2011. Vegetation development in sown field margins and on adjacent ditch banks. *Plant Ecology* 212: 157-167.
- Smith J, Potts S, Eggleton P 2008. The value of sown grass margins for enhancing soil macrofaunal biodiversity in arable systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 127: 119-125.
- Stašiov S, Uhorskaiová L, Svitok M, Hazuchová L, Vician V & Kočík K 2011. Influence of agricultural management form on the species structure of harvestman (Opiliones) communities. *Biologia* 66: 149-155.
- Tamis WLM, Canters KJ, Van der Poll RJ & Donner JH 1998. Verplaatsingen van insecten in een akkerbouwgebied: naar de bepaling van de duurzaamheid van natuurwaarden in grasranden langs akkers en in wegbermen in de Wieringermeer. Centrum voor Milieukunde, rapport 142.
- Trierweiler C 2010. Travels to feed and food to breed. The annual cycle of a migratory raptor, Montagu's harrier, in a modern world. PhD thesis, Rijksuniversiteit Groningen.
- Van Rijn P, Noordijk J & Bruin J (eds) 2007. Agrobiodiversiteit – nut en natuur. *Entomologische Berichten* 67: 182-284.
- Wijnhoven H 2009. De Nederlandse hooiwagens (Arachnida: Opiliones). *Entomologische Tabellen* 3: 1-118.

Summary

Harvestmen (Opiliones) in arable field margins in the province of Groningen, The Netherlands

Several years ago, the harvestman faunas of arable field margins in the province of Zeeland were studied and the results were published in this journal. Recently, similar margins were inventoried on the opposite side of The Netherlands, in the province of Groningen. Thirty-eight field margins were sampled using pitfall traps for one or two weeks in May and July 2010. In total, 362 harvestmen were caught. Of the seven species found, *Phalangium opilio* was the most abundant and most widely spread. It preferred field margins of zero to six years old. *Lacinius ephippiatus* was most often caught in margins of five to six years old, *Rilaena triangularis* and *Oligolophus tridens* in the oldest margins that were present for already twelve years. Juvenile individuals were abundant and among the adults the females were more numerous than males. This indicates that reproduction does take place in this biotope.



Marije Kuiper

Wageningen Universiteit

Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie

Postbus 47

6700 AA Wageningen

marije.kuiper@wur.nl

Jinze Noordijk

European Invertebrate Survey – Nederland

Postbus 9517

2300 RA Leiden

Uitgelezen

Peter C. Barnard 2011

The Royal Entomological Society book of British insects

Wiley-Blackwell, Chisester. 383 pp. ISBN 978-1-4443-3256-8. € 48,-

Peter Barnard is werkzaam bij het Natural History Museum in Londen en sinds 2007 in dienst bij de Britse entomologische vereniging. Eerder maakte hij al een overzichtsboek waarin alle determinatiewerken voor de inheemse insecten en spinachtigen staan opgesomd (Barnard 1999). Nu heeft hij dit uitgebreide boek met beschrijving van alle insectenfamilies van de Britse Eilanden gemaakt, dat is uitgegeven door de Royal Entomological Society. Zoals iedereen wel weet zijn er nogal wat insectenfamilies – in het boek staan overigens ook alle families van de subklasse Entognatha – en het is dan ook een lijvig werk geworden.

Een boek begint natuurlijk bij de kaft, en die kon in dit geval wel wat fraaier. De afgebeelde insectenfoto's zijn onder de standaard zoals we die inmiddels gewend zijn, en dit geldt ook voor een redelijk aantal afbeeldingen bij de teksten. Er is voor dit boek gekozen om voornamelijk met vijf fotografen te werken. Dat zal het productieproces ongetwijfeld vergemakkelijkt hebben, maar het was toch beter geweest om bij elke insectengroep telkens uit te zoeken wat de mooiste beschikbare platen zijn en die te gebruiken.

Het boek bevat een schat aan informatie. Het is niet bedoeld om insecten op welk taxonomische niveau dan ook te determineren (er staat geen enkele sleutel of tabel in), maar vooral om een overzicht te geven van alle Britse insectengroepen en de literatuur die voor determinatie beschikbaar is. Elke orde wordt in een apart hoofdstuk behandeld, vaak met een flink stuk tekst vol wetenswaardigheden. Elke familie heeft vervolgens nog een eigen tekst gekregen! Familie-informatie heeft meestal betrekking op naamgeving en biologie; er worden maar zelden kenmerken gegeven die een familie definiëren. Daarnaast worden alle subordes, super- en subfamilies opgesomd en eindigt de tekst met een lijst van alle Britse genera. Verder worden de soorten met een natuurbeschermingsstatus genoemd, dat zijn de soorten uit de wildlife & countryside act en van het door de regering bekrachtigde UK biodiversity action plan. Elk hoofdstuk eindigt met een lijst literatuurreferenties en websites. Wij bekeken enkele hoofdstukken in meer detail.

De stofluizen (Psocoptera) met 100 soorten worden in zes pagina's gepresenteerd. De tekst is goed; er wordt melding



gemaakt van de nieuwste inzichten in de fylogenetische relatie met de luizen, de leefwijze en bijzondere voortplanting worden vermeld, de schadelijkheid van de binnenhuizige soorten wordt gerelativeerd en het aantal soorten in Europa en de wereld wordt gegeven. Er wordt zowel naar de Engelse determineersleutel verwezen (New 2005), als naar het uitstekende Franse werk waar eventuele nieuwkomers mee op naam gebracht kunnen worden (Lienhard 1998). De goede website van het National Barkfly Recording Scheme, met vele foto's en een determinatiesleutel, wordt natuurlijk gegeven. Ook de teksten over de negen families zijn goed leesbaar en verrassend uitgebreid. Zo wordt bij de families met slechts een of enkele vertegenwoordigers zelfs iets geschreven over de ecologie en verspreiding van die soorten. Een nadeel is dat bij drie van de vier foto's de soortnaam niet gegeven wordt.

De kevers (Coleoptera, met ca. 4000 soorten) krijgen 51 pagina's toebedeeld, en hieronder vallen de loopkevers (Carabidae) die met 350 soorten marginaal worden behandeld: nog geen hele pagina tekst en daarnaast zes foto's die een pagina vullen. De tekst is hier kort en met name zo geschreven dat er verwezen kon worden naar de foto's – jammer maar ook wel begrijpelijk gezien het enorme aantal keverfamilies.

De vliesvleugeligen (Hymenoptera, met ca. 4000 soorten) worden in 41 pagina's besproken en geïllustreerd. De parasitaire wespen (Apocrita Parasitica) worden voor de verandering eens vrij uitgebreid besproken met aardig wat foto's, hoewel er per familie natuurlijk niet heel veel informatie beschikbaar is. Er zijn ongeveer 60 mierensoorten (Formicidae) op de Britse eilanden. De tekst voor deze fa-

milie is weer beknopt, slechts een halve pagina. De foto's vallen ook wat tegen; drie van *Lasius niger* en één van een niet op naam gebrachte *Myrmica*; hieruit spreekt de diversiteit binnen deze groep natuurlijk niet. De Britse determineerwerken en de website Antbase.org worden genoemd, maar de momenteel belangrijkste Europese determineergids van Seifert (2007) ontbreekt, evenals de goede fotowebsite Antweb.org.

Ondanks de paar kritiekpunten is het een prachtig overzichtswerk dat absoluut relevant is voor de wat gevorderde entomoloog. Het boek is niet geschikt om te determineren, maar wel om handig determineerwerken te vinden. De diversiteitsgetallen zijn natuurlijk uitermate bruikbaar voor een vergelijking met onze fauna. Zo krijgen we bijvoorbeeld goed inzicht in de groepen die bij ons nog relatief slecht bestudeerd zijn. Voor de Belgische soorten waren deze cijfers ook al een tijdje beschikbaar (Peeters et al. 2003). Als de Duitsers nu ook met een goed overzicht komen, dan kunnen we een vergelijking maken met al onze buurlanden.

Literatuur

- Barnard PC 1999. Identifying British insects and arachnids - an annotated bibliography of key works. Cambridge University Press.
Lienhard C 1998. Psocoptères euro-méditerranéens. Faune de France 83: 1-517.
New TR 2005. Psocids. Psocoptera (booklice and barklice). Handbooks for the identification of British insects (2de druk) 1(7): 1-146.
Peeters M, Franklin A & Van Goethem JL (eds) 2003. Biodiversity in Belgium, a country study. Royal Belgian Institute of Natural Sciences.
Seifert B 2007. Die Ameisen Mittel- und Nord-europas. Lutra Verlags und Vertriebsgesellschaft.

Jinze Noordijk (EIS-Nederland) & Peter Koomen (Natuurmuseum Fryslân)

Erik Arndt, Peer Schitter, Syros Sfenthourakis & David W. Wrase (eds) 2011

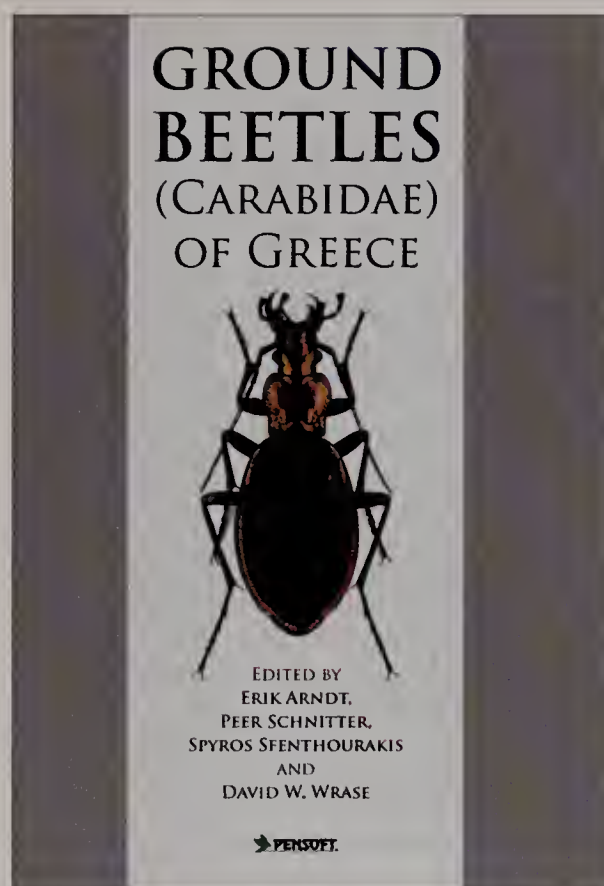
Ground Beetles (Carabidae) of Greece
Pensoft, Sofia/Moscow. 393 pp., incl. 32 platen. ISBN 978-954-642-611-6. € 85,-

Biodiversiteit, wat is daarvan nou in kaart gebracht? Met veel diergroepen, waaronder veel insecten, is het een kwestie van achter de feiten aan hollen, dat weten we wél. Leefgebieden, en daarmee soorten, verdwijnen overal op aarde veel sneller dan we met soortbeschrijvingen kunnen bijhouden. Maar is dat ook het beeld dat we van Europa hebben? Neem nou een groep als loopkevers,

waarvan we altijd roepen dat ze zo geschikt voor onderzoek zijn omdat de taxonomische kant wel zo'n beetje rond is en determinatie dus geen al te groot probleem...

De de eerste na-oorlogse Europese loopkeverchecklist die ondergetekende uit toen beschikbare faunistische en taxonomische literatuur samenstelde omvat 2784 soorten (Turin 1981, nog gemaakt met behulp van een ponskaarten-sortermachine). Na de intrede van de betaalbare PC, rond 1985, nam het vervaardigen van loopkeverchecklists voor alle mogelijke deelgebieden van Europa een hoge vlucht. Omdat de beslissingen over welke delen van Europa wel of niet op te nemen per checklist nogal flink kunnen verschillen, is het ondoenlijk precieze getallen te geven over de toename van het aantal beschreven soorten. Het wordt echter wel door al die over-nacht verouderende checklists duidelijk dat dit aantal nog steeds snel stijgt, met name in de bergachtige regio's. Veel minder voorspoedig dan met naamlijsten is het echter gesteld met goede, moderne determinatiewerken. Deze zijn er vooral voor Noord- en Centraal-Europa. Buiten de Britse Eilanden, Scandinavië en het gebied dat gedekt wordt door het betreffende deel van 'Die Käfer mitteleuropas' (Müller-Motzfeld 2004) zijn er weliswaar diverse regionale tabellen en monografieën gepubliceerd, maar determinatiewerken voor grotere gebieden zoals Frankrijk, het Iberisch Schiereiland, Italië, de Balkan en Oost-Europa, komen niet van de grond, of blijven vaak, na een enthousiast begin met enkele gelikte genera – zoals *Carabus*, *Cicindela* (s.l.) en *Cychrus* – ergens hangen. Een goed voorbeeld hiervan is 'Faune des carabiques de France' van uitgeverij Magellanes. Deze gedetailleerd aangekondigde elfdelige reeks van de auteurs Forel & Leplat (2001, 2003 en 2005) hapert thans en het is niet zeker dat ze zal worden voltooid. Voor het Iberisch Schiereiland, Italië en het grootste deel van de Balkan, alsmede Oost-Europa, moeten we het doen met fragmentarische of sterk verouderde werken. Voor de Balkan is dit het meer dan een eeuw oude werk van Apfelbeck (1904). Recent werden er wel enkele checklists gepubliceerd, onder andere voor Albanië (Géorguiev 2007), Bulgarije (Géorguiev & Géorguiev 1995) en voormalig Joegoslavië (Drovenik & Peks 1999), maar Griekenland bleef nog buiten schot.

Een aangename verrassing is daarom het hier besproken werk over de griekse loopkeverfauna dat op initiatief van Erik Arndt tot stand kwam. Hij wist een team van ruim twintig auteurs aan het werk te zetten, met als resultaat een lijvig boek



dat voor het moment adequaat de bijna duizend soorten tellende loopkeverfauna van het gebied ontsluit. Het betreft hier echter wel een pragmatische benadering qua keuze van soorten die wel en niet zijn opgenomen in de tabellen. Omdat het onevenredig veel tijd zou vergen om ook tabellen te vervaardigen voor enkele taxa die dringend revisie behoeven, zoals de genera *Trechus* en *Platyderus*, zijn deze 'doorgeschoven' naar de toekomst. Voor de genera *Duvalius* en *Tapinopterus* zijn provisorische behandelingen of tabellen tot op soortgroepen opgenomen. Dit is jammer, maar niet zo storend omdat, zoals de auteurs stellen, de doorsnee verzamelaar deze groepen niet snel tegen het lijf loopt. Wellicht wordt hier het doorzettingsvermogen van verzamelaars wat onderschat, maar begrijpelijk zijn deze keuzes wel. Het is immers erg prettig en stimulerend om met een determinatiewerk zo snel mogelijk aan de slag te kunnen. De verfijningen komen later wel.

Het boek is netjes uitgegeven, waarbij de kleurenplaten met habitatfoto's en soortafbeeldingen van acceptabele druk-kwaliteit zijn, maar de fotografie in enkele gevallen matig is. Aan de kwaliteit van de lay-out en de honderden afbeeldingen in de tabellen is echter gelukkig veel aandacht besteed. Papier en drukkwaliteit zijn hier uitstekend. In de tabellen zijn verschillende lettergroottes gebruikt voor de lopende determinatiesleutel en de aanvullende soortinformatie. Ik vind dat prettig aandoen. De tabel wordt voorafgegaan door een kort hoofdstuk met een overzicht van de geschiedenis van de literatuur, compositie van de loopkeverfauna en een inleiding tot de biogeografie en habitattypen in Griekenland.

Een tweede, eveneens zeer summier, hoofdstuk behandelt de gebruikelijke algemene zaken als morfologie, biologie, ecologie, classificatie en toelichting op het gebruik van de tabel. Alles in deze hoofdstukken is beperkt tot het hoogst noodzakelijke.

Het determineerdeel omvat een hoofdstuk met een tabel voor alle in het gebied voorkomende tribes en genera en een hoofdstuk met 77 soorttabellen voor bovengenoemde pragmatische selectie. Besloten wordt met een checklist van alle soorten die de presentie weergeeft voor vijf deelgebieden: I – Ionische eilanden, M – het Griekse vasteland (behalve Peloponnisos), P – Peloponnisos, A – Aegeïsche Eilanden en C – Kreta. In de laatste kolom van de checklist vinden we tenminste één literatuurreferentie die geraadpleegd werd om de verspreiding te staven. In deze kolom is ook aangegeven of het om een nieuwe soort voor de griekse fauna gaat. Het is jammer dat er geen verbinding is gemaakt tussen de checklist en de plaats in het boek waar de soort behandeld wordt, bijvoorbeeld door middel van een paginaverwijzing of soortnummer. Alle bladzijden zijn wel terug te vinden via de index, maar daar is weer geen onderscheid gemaakt bij soortnamen die in verschillende genera voorkomen. Zo zijn er bijvoorbeeld vier soorten *oertzeni* waarvoor in totaal 18 verwijzingen genoemd worden of de soortnaam *krueperi* met zelfs 25 verwijzingen. Een heel gezocht. In de meeste gevallen wordt in de beschrijvingen van de genera interessante algemene informatie gegeven over taxonomie, soortenrijkdom en biogeografie.

Om terug te komen op op de stand van zaken met betrekking tot de beschrijving van de Europese loopkeverfauna als geheel, kunnen we concluderen dat dit boek een zeer welkome uitbreiding is van de kennis van deze fauna. Op dit moment telt de griekse checklist 962 soorten waarvan 23% endemisch. Voor Italië ligt het soortenaantal op ruim 1300 (waarvan 550 endemisch = 42%) en voor het Iberisch Schiereiland op 1150 (waarvan 584 endemisch = 51%). Het totaal aantal soorten voor het Balkan schiereiland (voormalig Joegoslavië, Albanië, Bulgarije en Griekenland) bedraagt 1597 (waarvan 792 endemisch = 50%). Dit zijn zeer voorlopig cijfers want ik vernam dat er alleen al meer dan 50 *Duvalius*-soorten uit het griekse gebied op beschrijving wachten (A. Casale, persoonlijke mededeling). Ook voor andere delen van de Balkan en het mediterrane gebied zijn nog de nodige aanvullingen te verwachten. Zo zal bijvoorbeeld de nieuw te verschijnen naamlijst voor het Iberisch Schiereiland vergeleken met de meest recente lijst

(Serrano 2003) circa 100 nieuwe taxa voor het gebied bevatten (J. Serrano, persoonlijke mededeling). Als we de bovengenoemde checklists bij elkaar voegen, inclusief het hier besproken werk, komen we thans voor Europa op ongeveer 3200 soorten voor het gebied dat min of meer vergelijkbaar is met de lijst uit 1981 (Europa zonder Caucasus dus), een stijging van meer dan 400 nieuw beschreven of voor de Europese fauna ontdekte loopkeversoorten in 30 jaar! Het mag duidelijk zijn dat we ook in Europa nog ver verwijderd zijn van een bij benadering complete loopkevertabel. Met het boek van Arndt et al. is in elk geval weer een belangrijke bouwsteen geleverd.

Literatuur

- Apfelbeck V 1904. Die Käferfauna der Balkanhalbinsel 1 – Caraboidea. Friedländer.
- Drovenik B & Peks H 1999. Catalogus Faunae – Carabiden der Balkanländer, Coleoptera, Carabidae.
- Schwanfelder coleopterologische Mitteilungen 15: 1-123.
- Forel J & Leplat J 2001. Faune des carabiques de France -1. Magellanes 5: 1-95.
- Forel J & Leplat J 2003. Faune des carabiques de France -11 Magellanes 7: 1-159.
- Forel J & Leplat J 2005. Faune des carabiques de France -10. Magellanes 12: 1-129.
- Guéorguiev BV 2007. Annotated catalogue of the carabid beetles of Albania (Coleoptera: Carabidae). Pensoft.
- Guéorguiev VB & Guéorguiev BV 1995. Catalogue of the ground-beetles of Bulgaria (Coleoptera: Carabidae). Pensoft.
- Müller-Motzfeld G (ed) 2004. Adepaga 1: Carabidae (Laufkäfer). In: Die Käfer Mitteleuropas. Vol. 2. Second edition (Freude H, Harde KW, Lohse GA & Klausnitzer B eds). Elsevier-Spektrum, Akademischer Verlag.
- Serrano J 2003. Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Turin H 1981. Provisional checklist of the European ground-beetles (Coleoptera, Cicindelidae & Carabidae). Monograph of the Netherlands Entomological Society 9: 1-249.
- Vigna Taglianti A 2005. Checklist e Corotipi delle specie di Carabidi della fauna Italiana. In: I Coleotteri Carabidi per la valutazione ambientale e la conservazione della biodiversità (Brandmayr P, Zetto T & Pizzolotto R eds): 186-225. APAT.

Hans Turin (Loopkeverstichting)

Bert Hölldobler & Edward O. Wilson 2011
The leafcutter ants - civilization by instinct

W.W. Norton & Company, London/New York.
ISBN 978-0-393-33868-3. 157 pp. € 18,99

Men neme zo'n 6000 kilo cement en 8000 liter water. Daarmee (en met engelen-

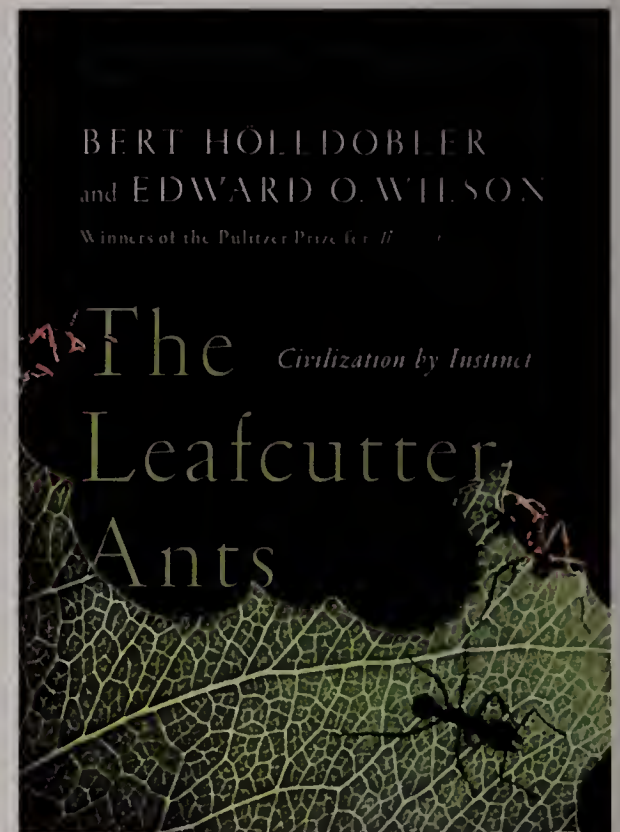
geduld) kun je een afgietsel maken van het nest van één enkele volwassen kolonie van de Atta's, de kampioenen onder de bladsnijdersmieren. Ik wil maar even illustreren hoe groot deze kolonies kunnen worden. Tussen de bedrijven door trekken de auteurs een opvallende conclusie: de 'ecological footprint' van een bladsnijdersmierenkolonie is vergelijkbaar met die van één mens in de ontwikkelingslanden. En een flinke kolonie vreet ongeveer evenveel plantaardig materiaal als één koe.

Ongeveer alles wat er bekend is over deze nijvere zespotige tuinierders, staat beschreven in dit handzame boekje dat ik vorig jaar tijdens een korte trip naar Londen heb gekocht. De auteurs zelf vermelden dat hun nieuwe pennevrucht min of meer een uitgebreide versie is van het (ook al tamelijk gedetailleerde) hoofdstuk dat ze aan deze mieren hebben gewijd in hun standaardwerk 'The Superorganism', waaraan ik al eens een boekbespreking heb besteed (zie EB 70-3). Logisch dus ook dat het begrip superorganisme regelmatig opduikt in de tekst van deze nieuwe uitgave.

Ik vond een onderwerp waarover ik weinig of niets heb kunnen lezen, namelijk de maximale leeftijden die de mieren zelf en hun kolonies (lees: de koninginnen) kunnen bereiken. Dit vermeld ik speciaal omdat het voor iedereen die ooit rondleidingen heeft gegeven over mieren, meer dan de moeite waard is om dit onderwerp even aan te stippen. Zeker als je de levensduur van mieren vergelijkt met die van andere workaholics uit de insectenwereld zoals de sociale bijen. Maar dat is dan ook echt het enige. Want ook voor de doorgewinterde Atta-liefhebber bevat het een schat aan interessante (en soms zeer recent ontdekte) wetenswaardigheden.

Na een korte inleiding (hoofdstuk 1) over de mate waarin juist deze mieren een hoogtepunt vormen in de evolutie van 'het' superorganisme, doen de auteurs min of meer een stapje terug en plaatsen ze de bladsnijdersmieren in engere zin (de genera *Atta* en *Acromyrmex*) in het bredere kader van de Attini, de schimmelverbouwende mieren. Een uitstekende keuze, want juist die naaste familieleden willen nog wel eens onderbelicht blijven bij al dat Atta-spektakel. Daarbij wil ik ook direct mijn bewondering uitspreken voor de vele prachtige afbeeldingen. Niet voor niets zetten aan het eind van het boek de auteurs de vele fotografen even in het zonnetje.

Vanaf hoofdstuk 4 gaan dan alle *Atta*- en *Acromyrmex*-registers open. Daarbij viel het mij ook hier weer op dat de toon, evenals bij de eerdere standaardwerken,



'The Ants' en 'The Superorganism', een beetje een mix is van echt wetenschappelijk (met name als het om chemische verbindingen gaat die een rol spelen bij de communicatie) en meer populair-wetenschappelijk. Zoals we van deze auteurs gewend zijn, is er eigenlijk geen enkele onduidelijke zin in het boek te vinden. Alle onderwerpen worden helder en ondubbelzinnig uit de doeken gedaan. Allereerst de algemene levenscyclus van een kolonie: de bruidsvlucht (die enige frivole maar o zo belangrijke dag uit het leven van een mierenkoningin, een *Atta*-prinses 'doet het' met drie tot acht mannetjes), de koloniestichting en de ontwikkeling van de nieuwe kolonie tot en met het moment dat deze zelf geslachtsdieren (mannetjes en toekomstige koninginnen) begint te produceren. Na dit hoofdstuk dat vooral aan de koningin is gewijd, zijn de werksters aan de beurt. De indeling in kasten, arbeidsverdeling, slimmigheidjes bij het knippen en transporteren van bladeren... alles minutieus beschreven en vervolgens geplaatst in een context van de kolonie als superorganisme dat specifieke behoeften heeft aan grondstoffen en energie.

Voor mij toch de grootste openbaring was het hoofdstuk over de schimmelcultuur. Terecht merken de auteurs op dat met name hier de laatste tijd nog uitermate boeiende, zo niet spectaculaire ontdekkingen zijn gedaan, maar ook nog veel nieuws valt te ontdekken. Hun beschrijving van de evolutionaire 'rat race' tussen de 'geallieerden', dat wil zeggen de mieren, hun eigen schimmel en hun symbiotische bacteriën die weer helpen 'foute' schimmels te bestrijden enerzijds en hun aartsvijand, de parasitaire schimmel *Escovopsis*, hield mij echt op het

puntje van m'n stoel. Waarmee ik terug ben aan het begin van mijn verhaal, want de auteurs besluiten met een bespreking van de enorme omvang van de nesten zelf en de wegen die, al dan niet ondergronds, naar de voedselbronnen leiden. Er zijn niet alleen veel wegen die naar Rome leiden, dat bewijzen deze mieren met hun complexe nesten en wegensystemen.

Kortom: een nieuw meesterwerkje van twee gerenommeerde auteurs, die er weer in slagen een stuk wetenschap te gieten in een boeiende en spannende vorm die voor elke geïnteresseerde leek goed te volgen is. Hun heldere schrijfstijl, in combinatie met de prachtige afbeeldingen en bijna encyclopedische inhoud, maken dit boekje tot een must voor iedereen die zich op welk niveau dan ook wil verdiepen in deze superboeren onder de dieren.

Literatuur

Hölldobler B & Wilson EO 1990. The ants. Harvard University Press.

Hölldobler B & Wilson EO 2010. The superorganism: the beauty, elegance and strangeness of insect societies. W.W. Norton and Company.

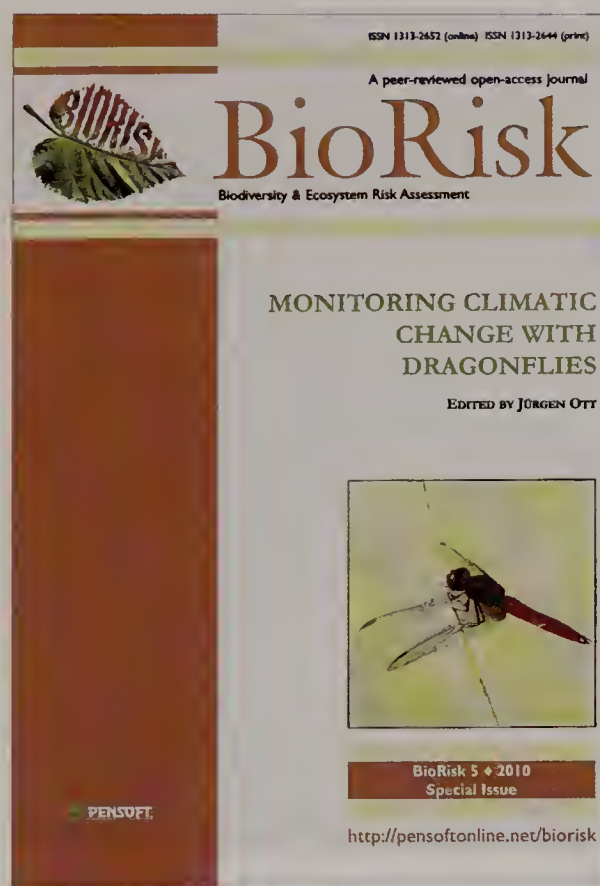
Marten Zijlstra

Jürgen Ott (ed.) 2010

Monitoring climate change with dragonflies

Pensoft Publishers Sofia – Moscow, BioRisk 5. 286 pp. € 62,-

'Climate change is a hot topic' has long become a worn-out phrase, yet here is a volume dedicated entirely to the phenomenon in relation to Odonata. According to the publisher, the book 'provides an important new tool for dealing with arguably the most important environmental challenge facing modern humanity. It provides a solid foundation on which subsequent research can be built, and can help ensure that responses to climate change are as appropriate as possible.' These grand promises are executed in the form of fifteen chapters, of which ten focus on Europe, two each on South Africa and North America, and one on the Peruvian Andes. The tropics are thus largely ignored, as are Asia, Australia and oceanic islands in their entirety. This is



unfortunate, as the unique Australian fauna is known to be very sensitive to the droughts that plagued the continent recently, and the impact of climate change in the tropics is still largely a mystery. This omission, however, is certainly more the result of the absence of research rather than the editor's failure to acquire contributions.

Of the ten Euro-focused papers, seven summarize changes in species occurrence in Belgium, Britain, Germany, The Netherlands and the Ukraine, to quote some headlines: 'Thermophilous dragonfly species in North Rhine-Westphalia', 'Southern dragonflies expanding in Wallonia' and 'Mediterranean dragonflies conquer Flanders'. (Those two separate studies are perhaps more illustrative of the political climate in Belgium.) Thus about half of the volume is rather repetitive, being dedicated to a similar suite of heat-loving species like *Erythromma viridulum* and *Crocothemis erythraea*. From the perspective of these opportunistic species with often tropical roots, climate change is all good news. Of these contributions the Dutch one (Termaat *et al.*) is perhaps best, as we can be proud of one of the best records of dragonfly occurrence in the world. Trends are presented for all species: while almost two-thirds have actually increased since the 1980s, only one in twelve has decreased, these being two species of cool streams

(*Calopteryx virgo*, *Cordulegaster boltonii*), two boreal species of bog lakes (*Coenagrion hastulatum*, *C. lunulatum*) and the more inexplicable *Sympetrum depressiusculum*.

Thus, while there is little focus on the negative impacts of climate change, this may simply be because these are modest in the predominantly thermophilous European fauna. Moreover, most authors argue that the synergy of other impacts, such as the fragmentation and modification of habitats, are more likely to explain decreases in occurrence. Ott identifies the desiccation of bogs as potentially the most serious negative impact of climate change to German Odonata and the loss of *Leucorrhinia dubia* from southern England reported by Parr may be seen in that light. Two studies from Switzerland (Oertli, Wildermuth) show how detailed data may be applied to monitor changing species assemblages locally, whereas Matthews gives a nice review of what impacts climate change has on pond ecology.

Perhaps the most interesting contributions, however, are those that provide a different perspective. Although the data presented by Hoffmann from the Peruvian Andes is (understandably) anecdotic, it offers some of the first examples of possibly changing dragonfly ranges in the tropics. This and the two papers by Samways on South Africa remind us that changes may not only be latitudinal but also altitudinal, and that erratic weather phenomena (like El Niño and La Niña) are as much part of 'climate change' as the well-known 'global warming'.

The editor summarizes that 'all the contributions show that there are already and will be even more changes within dragonfly as well as general aquatic communities, leading to threats for many species, in particular the stenocious ones.' Given the southerners-go-north-in-Europe emphasis of the volume, this is a bit of an overstatement, but the editor's final conclusion is very true: 'We are far from general conclusions and understanding of all factors and effects, as still too many questions are open.' One such question is who will be prepared to pay a formidable 62 euros to read the preliminary answers bound in a book, as PDFs of all the chapters can be downloaded from the Biorisk website: <http://www.pensoft.net/journals/biorisk/issue/5>.

Klaas-Douwe 'KD' B. Dijkstra (NCB Naturalis)

Promoties

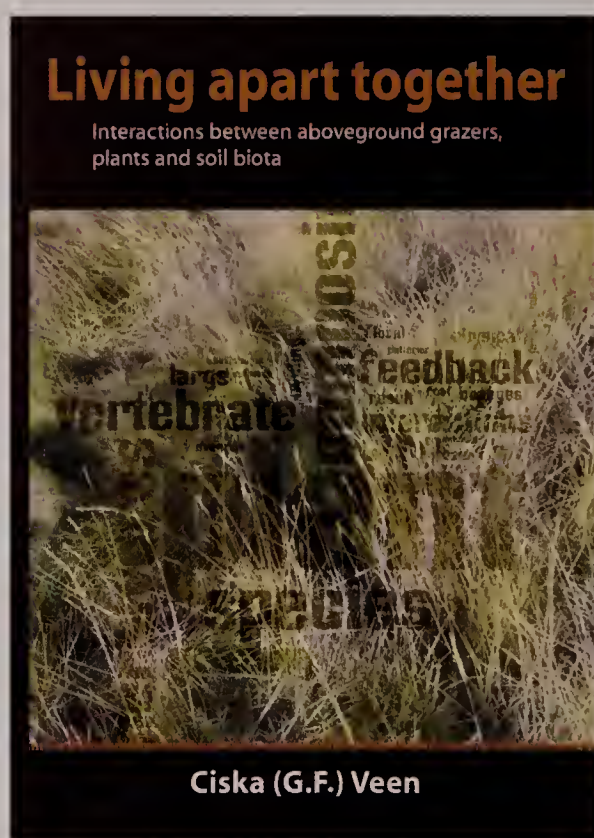
Living apart together – interactions between aboveground grazers, plants and soil biota

Ciska Veen, Rijksuniversiteit Groningen,
promotiedatum 29 april 2011

Organismen die onder- en bovengronds leven, beïnvloeden elkaar doordat ze via planten met elkaar in verbinding staan. Planten leveren voedingsstoffen voor organismen die organisch materiaal verteren en voor onder- en bovengrondse planteneters (herbivoren), plantpathogenen en mutualisten. Op hun beurt hebben onder- en bovengrondse organismen een invloed op de groei van planten en de samenstelling van de plantengemeenschap, omdat ze plantenmateriaal eten, zorgen dat planten een betere toegang hebben tot voedingsstoffen of omdat ze de nutriëntenkringloop in de bodem kunnen veranderen. Dit samenspel tussen onder- en bovengrondse organismen bepaalt hoe goed planten het doen in een gemeenschap en dat heeft belangrijke gevolgen voor de soortensamenstelling in de plantengemeenschap en voor het functioneren van terrestrische ecosystemen.

In de meeste studies zijn de effecten van het samenspel tussen ondergrondse en bovengrondse organismen op één specifieke plantensoort onderzocht, of zijn interacties tussen onder- en bovengrondse ongewervelde (invertebrate) organismen onderzocht. Er is veel minder bekend over de gecombineerde invloed van gewervelde (vertebrate) herbivoren en bodemorganismen op de soortensamenstelling en structuur van een plantengemeenschap. Een belangrijk verschil tussen bovengrondse vertebraten en bodemorganismen is de schaal waarop ze planten en plantengemeenschappen beïnvloeden. Bodemorganismen zijn meestal kleiner en leven in een wereld die bestaat uit een netwerk van bodemdeeltjes gevuld met water en lucht. Ze zijn daardoor beperkt in hun mobiliteit en blijven hun hele leven vooral in de buurt van een enkele plant. Vertebrate herbivoren kunnen daarentegen binnen één dag meerdere kilometers afleggen, waardoor hun invloed op de plantengemeenschap zich over veel grotere afstanden uitstrekt. Deze verschillen in mobiliteit en schaal van invloed kunnen in grote mate bepalen hoe bovengrondse vertebrate herbivoren en bodemorganismen reageren op elkaars veranderingen in groei en soortensamenstelling van planten.

Begrazing door vertebrate herbivoren speelt een sleutelrol bij het vormen van



graslanden wereldwijd. Aan de ene kant eten ze bovengronds plantenmateriaal en dat verandert de concurrentiepositie van plantensoorten. Aan de andere kant veranderen ze bodemfysische eigenschappen en de kringloop van voedingsstoffen in de bodem doordat ze de bodem vertrappen, mest en urine uitscheiden, wortellexudatiepatronen veranderen en de kwaliteit en hoeveelheid dood plantenmateriaal beïnvloeden. Veranderingen in bodemfysische condities en in de soortensamenstelling van planten hebben een groot effect op de soortensamenstelling van bodemorganismen. Bodemorganismen komen voor in een bepaald milieu, maar het is ook bekend dat ze soortspecifieke associaties vormen met planten. Begrazing door koeien en konijnen verandert de lokale soortensamenstelling van nematoden (aaltjes) in de bodem door bodemfysische condities te wijzigen of door de soortensamenstelling van planten te beïnvloeden. Het onderzoek liet zien dat begrazing door vertebraten een groot effect heeft op zowel bodemfysische factoren als de soortensamenstelling in de plantengemeenschap. Echter, alleen de veranderingen in de plantengemeenschap bepalen de nematodensoortensamenstelling, terwijl veranderingen in bodemfysische eigenschappen geen effect hebben. Daarom lijken soortspecifieke associaties tussen planten en bodemorganismen belangrijker voor het bepalen van de lokale soortensamenstelling in de bodemgemeenschap in ons veldexperiment dan de fysische eigenschappen van de bodem.

Veranderingen in de bodemgemeenschapsamenstelling, maar ook in de bodemfysische eigenschappen, hebben op hun beurt een invloed op de groei en de

concurrentiepositie van planten. Dit proces wordt ook wel *plant-soil feedback* (plant-bodemterugkoppeling) genoemd. Aan de ene kant beïnvloeden ondergrondse herbivoren, pathogenen en mutualisten planten direct door het verwijderen van plantenmateriaal of door het aanleveren van limiterende voedingsstoffen. Aan de andere kant hebben organismen die plantenmateriaal verteren een indirect effect op plantengroei. Zij sturen de nutriëntenkringloop aan en beïnvloeden daarbij de beschikbaarheid van voedingsstoffen in de bodem. Effecten van plant-bodemterugkoppeling kunnen zeer soortspecifiek zijn, doordat bepaalde bodemorganismen en plantensoorten specifieke associaties vormen met elkaar. De effecten kunnen variëren van positief tot negatief, afhankelijk van de balans tussen voordelige en schadelijke organismen in de bodem.

In natuurlijke ecosystemen werken de invloeden van vertebrate herbivoren en plant-bodemterugkoppelingen vaak gelijktijdig. Onder- en bovengrondse organismen kunnen de sterkte en richting van elkaars effect op de plantengemeenschap veranderen. Daardoor kan de optelsom van de afzonderlijke effecten van herbivoren en bodemorganismen op de plantengemeenschap verschillen van het effect dat ze hebben in combinatie. Om dit te onderzoeken heb ik in een gecombineerd kas- en veldexperiment (Junner Koeland) gekeken hoe voor vier plantensoorten de plant-bodemterugkoppelingen de dynamiek in de plantengemeenschap controleren in de aan- en afwezigheid van bovengrondse vertebrate herbivoren. In de kas heb ik vier dominante plantensoorten uit het Junner Koeland laten groeien in bodems afkomstig uit proefvlakken begraasd door koeien en konijnen en uit proefvlakken die niet werden begraasd door deze herbivoren. De helft van deze bodems was eerder begroeid door soortgenoten, terwijl de andere helft was begroeid door andere plantensoorten. Onafhankelijk van de begrazingshistorie van de bodem groeiden alle planten slechter in bodems waarop soortgenoten hadden gegroeid, dan in bodems waarop andere plantensoorten hadden gegroeid. Dit betekent dat alle plantensoorten beïnvloed werden door negatieve plant-bodemterugkoppelingen en dat deze terugkoppelingen over het algemeen niet werden veranderd door de historie van bovengrondse begrazing. In het veld vond ik een dergelijke dynamiek, waar verschillende soorten elkaar afwisselen in de tijd en ruimte, in onbegraasde situaties, terwijl begrazing de soortensamenstelling van de vegetatie stabiliseerde. Hieruit blijkt

dat vertebrate herbivoren de negatieve effecten van plant-bodemterugkoppelingen teniet kunnen doen. Waarschijnlijk is de invloed van vertebrate herbivoren op de plantengemeenschap in het veld zo sterk dat bodemorganismen weinig kans krijgen om de plantensamenstelling te sturen.

Het is moeilijk om effecten van bodemorganismen op de plantengemeenschap te kwantificeren in het veld, omdat er heel veel soorten bodemorganismen zijn, omdat een groot deel van die bodemorganismen nog niet is geïdentificeerd en omdat het lastig is om ondergrondse gemeenschappen experimenteel te manipuleren. Effecten van ondergrondse sociale insecten, zoals gele weidemieren (*Lasius flavus*), op de plantengemeenschap zijn makkelijker te bestuderen in het veld, omdat die zich vaak afspelen op een grotere schaal en een grote invloed hebben op de ruimtelijke variatie in plantensoortensamenstelling. Gele weidemieren zijn *ecosystem engineers* (ecosysteembouwers: organismen die hun omgeving zelf creëren of sterk veranderen). Ze leven ondergronds en hebben een grote invloed op de biotische en abiotische eigenschappen van hun omgeving. Om nestbulten te bouwen graven ze zand op. Dit zorgt voor open plekken in de plantengemeenschap waar nieuwe soorten zich kunnen vestigen. Daarnaast veranderen graafwerkzaamheden de doorluchting van de bodem en de hoeveelheid voedingsstoffen, vocht, organisch materiaal en wortelpathogenen in de bodem. Verder houden de mieren actief wortelluizen, ondergrondse planteneters, in hun nestbulten. Ze 'melken' de luizen voor hun honingdauw, een belangrijke voedselbron voor de mieren, en in ruil beschermen ze de luizen in hun nest. Mieren beïnvloeden de plantengemeenschap daarom zowel via de fysieke structuur van de nestbulten als via het effect van hun aanwezigheid op het welzijn van de wortelluizen. In een kasexperiment heb ik bestudeerd hoe nagebootste begrazing (door middel van wegknippen van bovengronds plantenmateriaal), de aanwezigheid van nestbulten van gele weidemieren en de aanwezigheid van gele weidemieren zelf de structuur en soortensamenstelling in de plantengemeenschap beïnvloeden. Op de korte termijn (na 3 maanden) werd de biomassa-productie van planten bepaald door de combinatie van nagebootste begrazing en de aanwezigheid van mierenbulten. Als de planten niet werden geknipt was de biomassa-productie hoger op dan naast mierenbulten, terwijl er geen verschil in productie was als planten wel werden geknipt. Daarentegen, werden de

soortenrijkdom en de soortensamenstelling in de plantengemeenschap op de lange termijn (na 9 maanden) alleen beïnvloed door nagebootste begrazing en niet door de aanwezigheid van mierenbulten. De aan- of afwezigheid van de mieren zelf had geen effect op biomassa-productie, soortenrijkdom en soortensamenstelling. Dit experiment laat zien dat mieren lokale variatie in biomassa-productie kunnen aansturen, maar dat begrazing deze effecten teniet kan doen. Als begrazing intensief is, of voor lange tijd afwezig is, verdwijnen effecten van bodemorganismen op de plantengemeenschap. Deze resultaten bevestigen dat grote, bovengrondse, vertebrate herbivoren effecten van bodemorganismen op de plantengemeenschap teniet kunnen doen.

De schalen waarop onder- en bovengrondse organismen opereren verschillen sterk. Hierdoor zullen de meeste bodemorganismen de plantengemeenschap lokaal beïnvloeden, terwijl effecten van grote herbivoren zich op een grotere schaal uiteten. Dergelijke schaalverschillen kunnen verklaren waarom grote, minder selectieve grazers plant-bodemterugkoppelingen teniet kunnen doen. Op de kwelder van Schiermonnikoog heb ik de plantengemeenschap op en naast mierenbulten van gele weidemieren onderzocht onder begrazing door hazen en onder gecombineerde begrazing door hazen en koeien. Kleine herbivoren, zoals hazen, zijn afhankelijk van een hoge voedselkwaliteit. Ze selecteren hun voedsel heel precies en maken keuzes op een kleine schaal. Koeien daarentegen zijn afhankelijk van grote hoeveelheden voedsel. Ze zijn minder selectief en maken hun voedselkeuze op een grotere schaal. Bovendien zijn ze minder selectief omdat ze een grotere bek hebben. Hazen en koeien kunnen daarom verschillend reageren op vegetatiepatronen die worden gemaakt door gele weidemieren. Ik heb laten zien dat de soortensamenstelling van de plantengemeenschap op en naast mierenbulten sterk verschilt wanneer alleen hazen voorkomen. Op de bulten is de bedekking van zeekeekster sterk afgenomen, terwijl de bedekking van rood zwenkgras was toegenomen. Hazenbegrazing was intensiever op mierenbulten dan ernaast, waarschijnlijk doordat de voedselkwaliteit op de bulten hoger was. Wanneer hazen en koeien samen voorkwamen, was de soortensamenstelling van planten op en naast mierenbulten vergelijkbaar en was er overall een hoge bedekking van rood zwenkgras. De begrazingsintensiteit op en naast mierenbulten was even hoog. De resultaten van dit veldexperiment

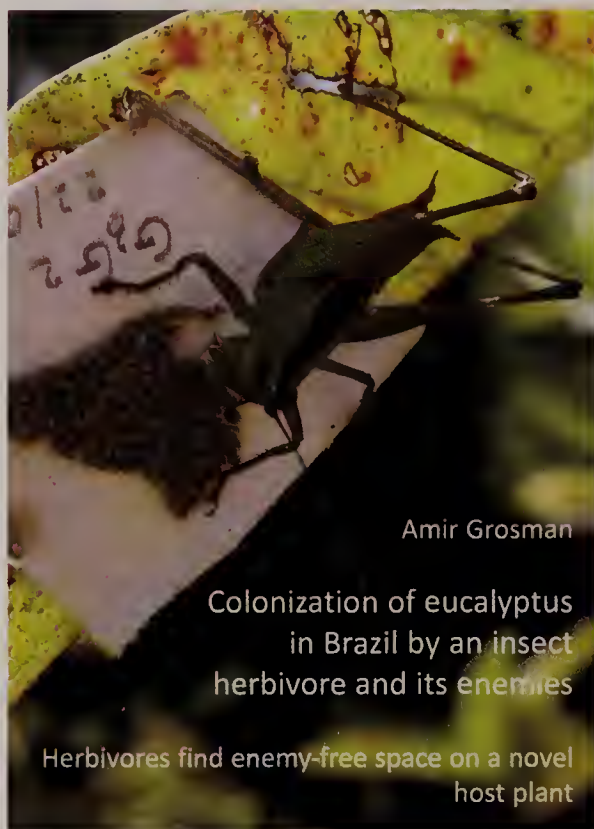
laten zien dat selectieve vertebrate herbivoren lokale heterogeniteit in de plantengemeenschap kunnen stimuleren door selectief te reageren op effecten van plant-bodemterugkoppelingen. Grote grazers daarentegen maken hun voedselkeuze op een veel grotere schaal en doen de effecten van bodemorganismen teniet, waardoor de lokale plantengemeenschap homogener wordt.

In dit proefschrift heb ik laten zien dat bovengrondse vertebrate herbivoren de soortensamenstelling in de bodemgemeenschap beïnvloeden door de soortensamenstelling in de plantengemeenschap te veranderen. Zulke veranderingen in de bodemgemeenschap kunnen op hun beurt de groei en soortensamenstelling van planten veranderen. Plant-bodemterugkoppelingen hebben daardoor een belangrijke invloed op de dynamiek en ruimtelijke patronen in de soortensamenstelling van de plantengemeenschap. In begraasde graslanden kunnen vertebrate herbivoren het effect van plant-bodemterugkoppelingen op de plantengemeenschap echter veranderen. Aan de ene kant kunnen ze ruimtelijke patronen, die bodemorganismen creëren, versterken als ze selectief reageren op lokale veranderingen in de plantenkwiteit of de soortensamenstelling die worden veroorzaakt door bodemorganismen. Aan de andere kant kunnen vertebrate herbivoren effecten van bodemorganismen teniet doen als ze op een grotere schaal opereren en de vegetatie intensief en homogeen begrazen. De potentie van bodemorganismen om de structuur en soortensamenstelling van een plantengemeenschap in een grasland te bepalen is daarom voor een groot deel afhankelijk van de aanwezigheid, selectiviteit en begrazingsintensiteit van bovengrondse vertebrate herbivoren.

Colonization of eucalyptus in Brazil by an insect herbivore and its enemies – Herbivores find enemy-free space on a novel host plant

Amir Grosman, Universiteit van Amsterdam, promotiedatum 11 november 2011

In het begin van de 20e eeuw zijn meer dan tien eucalyptussoorten (familie Myrtaceae) geïntroduceerd in Brazilië vanuit Australië. Inmiddels is er ruim 7 miljoen ha aangeplant met eucalyptus, zowel in grote plantages, als kleinschalig door boeren voor brand- en bouwhout. Eucalyptus produceert veel gifstoffen, ter verdediging tegen vraat door herbivoren. De verwachting was dan ook dit gewas in Brazilië te kunnen telen zonder veel last



Amir Grosman

Colonization of eucalyptus
in Brazil by an insect
herbivore and its enemiesHerbivores find enemy-free space on a novel
host plant

te hebben van plagen. Maar al gauw werd duidelijk dat men zich daarin sterk had vergist. Diverse planteneterende insecten hebben eucalyptus gekoloniseerd – tientallen soorten motten, maar ook kevers, bladsnijdermieren en termieten. Sommige van deze soorten zijn plagen geworden van eucalyptus – ze richten grote schade aan in eucalyptusplantages. Een van de meest beruchte plaagsoorten, de mot *Thyrintina leucocerae* Ringe (Lepidoptera: Geometridae), speelt de hoofdrol in dit proefschrift.

Thyrintina leucocerae komt oorspronkelijk voor op inheemse planten uit dezelfde familie als eucalyptus, bijvoorbeeld guava (*Psidium guajava*). Deze mot is niet bekend als plaag van guava of andere inheemse plantensoorten. Eigenlijk was de soort onbekend totdat hij eucalyptus koloniseerde en één van zijn meest schadelijke plagen werd. Evenals eucalyptus komt guava in Brazilië voor in commerciële plantages, maar ook in kleine boomgaarden. Wilde rassen van guava komen spontaan voor in ongecultiveerde gebieden. Eucalyptus en guavabomen komen vaak naast elkaar voor, waardoor het overstappen van insecten van guava naar eucalyptus in principe makkelijk is. Toch roept de grootschalige en – in het geval van *T. leucocerae* – zeer succesvolle kolonisatie van eucalyptus tal van ecologische vragen op.

Hoe kan het dat een plant die bekend staat als giftig zo snel gekoloniseerd wordt door planteneters? Herbivore insecten eten niet zomaar iedere plant die ze tegenkomen. Ze zijn meestal kieskeurig en eten maar van een beperkt aantal soorten, soms maar één, of zelfs alleen een specifiek deel van die plant.

De meest geaccepteerde verklaring voor die kieskeurigheid luidt: niet elke plant vormt een geschikt dieet voor de planteneter. Soorten verschillen van elkaar in nutriëntensamenstelling maar ook in de gifstoffen en structuren (haren, doorns, enzovoort) die ze gebruiken als verdediging tegen herbivoren. Een planteneter kan zich alleen goed ontwikkelen op een bepaalde soort nadat hij zich heeft aangepast aan deze verdediging. De relatie tussen plant en planteneter is een proces van co-evolutie waarbij de plant steeds nieuwe verdedigingstechnieken gebruikt en de planteneter zich steeds aanpast om zich ook tegen die laatste wapens te verweren.

Hebben dan zoveel insectensoorten in Brazilië zich in één eeuw al kunnen aanpassen aan eucalyptus? En waarom doen planteneters het zo goed op eucalyptus, vaak nog beter dan op de inheemse plantensoorten? Een mogelijke verklaring wordt geboden door de ‘enemy-free space’ (EFS) hypothese: planteneters kiezen hun waardplant niet alleen op basis van de voedselkwaliteit, maar ook op basis van het risico dat ze lopen om zelf opgegeten te worden op de plant. Volgens de EFS-hypothese kunnen herbivore insecten aan hun natuurlijke vijanden (predatoren en parasitoïden) ontsnappen door een alternatieve waardplant te kiezen, ook al is de plant minder geschikt als dieet. Het nadeel dat herbivoren ervaren door minder geschikt voedsel te eten wordt dan gecompenseerd door het voordeel van een lager predatierisico.

Is de EFS-hypothese de verklaring voor de grootschalige kolonisatie van eucalyptus door planteneterende insecten in Brazilië? Hebben deze herbivoren aan hun natuurlijke vijanden kunnen ontsnappen door voor eucalyptus te kiezen? En zo ja, hebben natuurlijke vijanden dan moeite om eucalyptus te koloniseren? Dit zijn de centrale vragen in dit proefschrift. Om deze te bestuderen heb ik veldlocaties in Brazilië gekozen waar guava en eucalyptus naast elkaar voorkomen: twee plantages van iedere plantensoort op een afstand van 0.5-2 km van elkaar. In die boomgaarden heb ik *T. leucocerae*-rupsen verzameld van guava en eucalyptus (verder genoemd de ‘guava-lijn’ en de ‘eucalyptus-lijn’) en iedere lijn doorgekweekt op zijn eigen waardplant. In diezelfde plantages heb ik waarnemingen en experimenten uitgevoerd om *T. leucocerae* en zijn natuurlijke vijanden te kunnen bestuderen en het predatierisico te vergelijken op beide plantensoorten.

Het onderzoek liet zien dat insecten van beide lijnen het evengoed deden op beide planten, en dat voor beide guava de

betere waardplant bleek te zijn: de insecten ontwikkelden zich daar sneller en bereikten een hoger lichaamsgewicht. Als eucalyptus een slechter dieet is dan guava, waarom gebruikt *T. leucocerae* deze waardplant dan en waarom bereikt hij er hoge populatiedichtheden? Om hierop een antwoord te vinden heb ik het risico van predatie en parasitisme vergeleken op beide waardplanten tijdens de gehele ontwikkeling van *T. leucocerae* (de ei-, rups- en popstadia). De verschillen bleken niet uniform te zijn tijdens de ontwikkeling – predatie van eieren en rupsen was lager op eucalyptus, maar parasitisme van rupsen en predatie van poppen waren vergelijkbaar op beide waardplanten. Al met al bleek eucalyptus een veiliger waardplant te zijn voor *T. leucocerae*, maar minder geschikt als voedselbron. Daardoor levert de kolonisatie van eucalyptus door *T. leucocerae* steun voor de EFS hypothese.

Maar waarom is eucalyptus een veiliger waardplant? Gedurende twee jaar heb ik wekelijks in naast elkaar gelegen boomgaarden van eucalyptus en guava waarnemingen gedaan aan de aanwezigheid van natuurlijke vijanden. Alle groepen van natuurlijke vijanden die *T. leucocerae* aanvallen op guava bleken ook voor te komen op eucalyptus, maar in verschillende mate. De aanwezigheid van mieren, spinnen en roofwantsen was lager op eucalyptus, maar de aanwezigheid van roofwespen was vergelijkbaar op beide waardplanten. Parasitoïden kwamen meer voor op eucalyptus.

Tijdens mijn waarnemingen kreeg ik de indruk dat mieren en spinnen zeer belangrijke vijanden waren van *T. leucocerae* op guava. Ze waren aanwezig op praktisch alle guava-bomen, vaak in grote aantallen in vergelijking met andere natuurlijke vijanden en vielen de eieren, rupsen en poppen van *T. leucocerae* aan. De geringere aanwezigheid van mieren en spinnen, maar ook van roofwantsen lijkt de meest waarschijnlijke verklaring voor het lagere predatierisico op eucalyptus. De vraag is dan waarom de aantallen en soorten natuurlijke vijanden op de beide waardplantsoorten verschillen. Ondervinden mieren, spinnen en roofwantsen moeilijkheden bij het koloniseren van eucalyptus?

Predatoren zouden verschillende problemen kunnen hebben met het koloniseren van eucalyptus. Rupsen die eucalyptus eten bevatten de gifstoffen die eucalyptus produceert als verdediging en kunnen daarmee minder eetbaar worden voor predatoren. Maar de waardplant waarop *T. leucocerae* gekweekt was bleek geen effect te hebben op het predatierisico in het veld. Als het niet aan de prooi

ligt, ligt het dan wellicht aan eigenschappen van de waardplant zelf? Tijdens de veldwaarnemingen kreeg ik de indruk dat predatoren meer alternatief voedsel en schuilplaatsen hebben op guava dan op eucalyptus. Mieren gebruiken holtes in guavastammen als nestplaats en spinnen gebruiken de gekrulde bladeren van guava als schuilplaats. Roofwantsen en roofwespen voeden zich met de vruchten van guava. Predatoren zouden zich moeilijker kunnen handhaven op eucalyptus vanwege een lagere beschikbaarheid van alternatieve voedselbronnen en schuilplaatsen. Ook zouden predatoren eucalyptus minder aantrekkelijk kunnen vinden dan guava omdat ze er hun prooien minder goed kunnen vinden.

Door middel van kooiproeven heb ik het zoekgedrag bestudeerd van *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae), een roofwants die *T. leucocerae* aanvalt op eucalyptus en guava. De roofwantsen (oorspronkelijk verzameld in eucalyptusplantages) hadden een voorkeur voor guava, boven eucalyptusplanten met of zonder prooien. Ook bleken de roofwantsen guavaplanten die door rupsen waren aangevreten aantrekkelijker te vinden dan schone guavaplanten, maar ze maakten geen onderscheid tussen eucalyptusplanten met en zonder rupsen. De roofwantsen vinden guava dus aantrekkelijker dan eucalyptus en zijn beter in staat om guavaplanten met prooien te vinden dan eucalyptus. Dit kan de lagere aanwezigheid van predatoren en het lagere predatierisico op eucalyptus verklaren.

Parasitoïden zijn gevoelig voor predatie door predatoren die hun gastheer aanvallen. Een kleiner predatierisico en de geringere aanwezigheid en zoek efficiëntie van predatoren op eucalyptus kan behalve op *T. leucocerae* ook invloed hebben op zijn parasitoïden. De sluipwesp *Glyptapanteles* sp. is een gregaire endoparasitoïd: een volwassen vrouwelijke wesp legt meerdere eieren in een rups. De eieren komen uit, de larven voeden zich en ze verlaten de gastheer pas als ze klaar zijn om te verpoppen. Nadat de larven van *Glyptapanteles* sp. uit *T. leucocerae*-rupsen komen om te verpoppen verandert het gedrag van de rups. De rups stopt met eten, blijft dicht bij de poppen en spint draden om de poppen te bevestigen aan het blad of de tak waarop ze liggen. Gedurende het hele popstadium van de parasitoïden blijft de rups leven. Als predatoren de poppen naderen verjaagt de rups ze of beukt ze van de plant af met harde kopstoten. Na het uitkomen van de poppen sterft de rups, meestal binnen een dag.

Niet-geparasiteerde rupsen vertonen dit gedrag niet. Het gedrag van geparasi-

teerde rupsen verandert daadwerkelijk en de rups fungeert als lijfwacht van de poppen van zijn vijand. Op guavabomen in het veld resulteerde de aanwezigheid van geparasiteerde rupsen in een halvering van de sterfte van parasitoïdenpoppen. Het gedrag lijkt dus geïnduceerd te worden door parasitisme en is alleen voordelig voor de parasitoïden. Het voordeel van deze gedragsverandering is beperkt tot guava – op eucalyptus had de aanwezigheid van de rups geen effect op de overleving van de parasitoïden. Mogelijk worden de predatoren die de poppen aanvallen op eucalyptus minder afgeveerd door de beschermende rups. Wat de reden ook is, het is duidelijk dat het effect van de gedragsverandering van de gastheer op de overleving van de parasitoïden afhankelijk is van de ecologische context.

Deze studie laat zien dat *T. leucocerae* EFS vindt op eucalyptus: eucalyptus is weliswaar als voedselbron van lagere kwaliteit, maar het is wel een veiliger waardplant voor *T. leucocerae*. EFS is de meest waarschijnlijke verklaring voor het feit dat *T. leucocerae* eucalyptus heeft gekoloniseerd en een plaag is geworden. In algemenere zin laat deze studie zien dat, in overeenstemming met de EFS hypothese, herbivoren inderdaad (gedeeltelijk) aan hun natuurlijke vijanden kunnen ontsnappen op een nieuwe waardplant. EFS kan daarmee de kolonisatie van een nieuwe waardplant vergemakkelijken, vooral wanneer de waardplant een minder geschikte voedselbron is.

Studies naar de EFS hypothese hebben tot dusver de situatie vooral bekeken vanuit het perspectief van de planteneeter: is er sprake van een lager predatierisico op de alternatieve waardplant? Welke van de waardplanten is een beter dieet? Deze studie laat zien dat het belangrijk is om de situatie ook vanuit het perspectief van de natuurlijke vijanden te bekijken. *Thyriniteina leucocerae* vindt EFS op eucalyptus, maar we zien ook dat de ontsnapping aan de natuurlijke vijanden niet volledig is. Natuurlijke vijanden volgen *T. leucocerae* naar de nieuwe waardplant, maar sommige vijanden zijn minder effectief op deze nieuwe waardplant. Of natuurlijke vijanden zich aanpassen aan de nieuwe waardplant, waardoor ze bijvoorbeeld in de loop der tijd effectiever planten met prooien kunnen vinden, is nog weinig bestudeerd. Ook is onbekend of de moeilijkheden die bepaalde natuurlijke vijanden ervaren op de nieuwe waardplant de kolonisatie door andere vijanden makkelijker maakt, bijvoorbeeld door lagere (intraguild) predatie of concurrentie. Dit zal EFS op de nieuwe waardplant kunnen verkleinen. Meer inzicht in

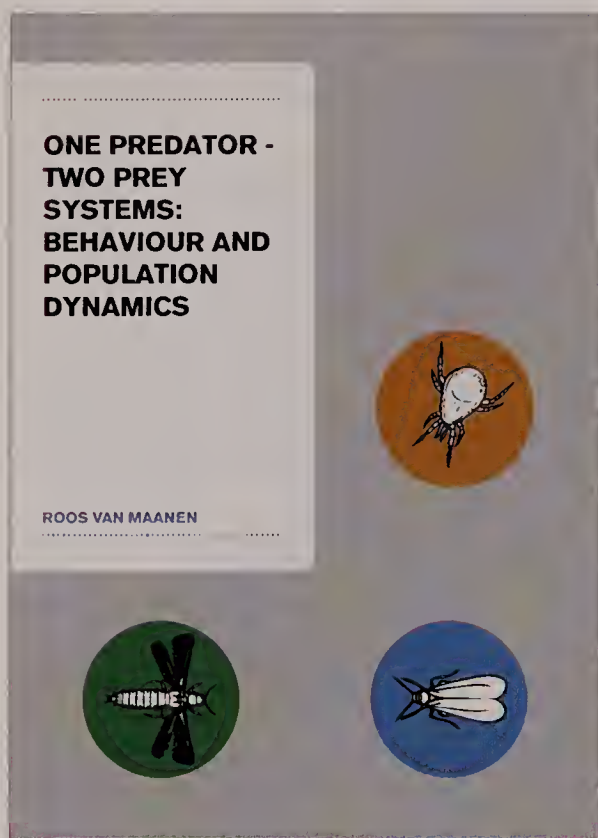
deze aspecten zal helpen om te bepalen hoelang herbivoren op nieuwe waardplanten aan hun vijanden kunnen ontsnappen en daarmee ons inzicht in het belang van EFS voor waardplantkeuze door plantenetende insecten vergroten.

One predator - two prey systems: Individual behaviour and population dynamics

Roos van Maanen, Universiteit van Amsterdam, promotiedatum 18 januari 2012

In dit proefschrift bestudeer ik de interacties tussen twee prooien en hun gezamenlijke rover. In systemen met twee prooien en één rover kunnen indirecte interacties via deze gezamenlijke rover. Theorieën voorspellen dat, wanneer een populatie van een prooi soort wordt toegevoegd aan een systeem dat bestaat uit één roversoort en één prooi soort, de evenwichtsdichtheid van de al aanwezige prooi soort zal dalen, zelfs als de twee prooi soorten niet elkaars concurrenten zijn. Dit komt doordat de evenwichtsdichtheid van de rover-populatie zal stijgen met het toenemen van de dichtheid van de prooi populatie die aan het systeem werd toegevoegd. Deze interactie, die in het Engels *apparent competition* genoemd wordt (er is geen goede Nederlandse term), kan zelfs leiden tot zo'n sterke afname van de dichtheid van de oorspronkelijke prooi dat deze soort verdwijnt uit het systeem. Op kortere termijn, als een evenwichtsituatie nog niet bereikt is, kunnen twee prooi soorten die een gezamenlijke rover hebben, elkaar ook positief beïnvloeden, omdat een stijging in de dichtheid van de populatie van de ene prooi kan leiden tot verzadiging van de rovers, waardoor die minder kunnen eten van de andere prooi soort. Deze interactie wordt *apparent mutualism* genoemd (ook hier is geen goede Nederlandse term voor). In de biologische bestrijding is een interactie als *apparent competition* wenselijk, omdat het resulteert in lagere plaagdichtheden. Dit in tegenstelling tot *apparent mutualism*, waarbij plaagdichtheden juist omhoog gaan.

Biologische bestrijding, met name in kassen, biedt de ideale mogelijkheid om interacties tussen soorten te bestuderen, omdat deze bestaan uit relatief weinig soorten waarbij de soortensamenstelling makkelijk te beïnvloeden is. Het systeem waar ik het meest onderzoek aan heb verricht, bestaat uit een generalistische roofmijt *Amblyseius swirskii*, verscheidene plaagsoorten (kaswittevlies, Californische trips en spintmijt) en komkommer-



planten. Ik heb zowel de directe interacties tussen de plagen onderzocht als de indirecte interacties via de rover, om inzicht te krijgen in de populatiedynamica van plagen. In het bijzonder heb ik onderzocht of deze dynamica positief dan wel negatief is voor biologische bestrijding. Ik heb ook naar het effect van het gedrag van de rover en de prooi op deze interacties gekeken. Een generalistische rover kan namelijk een voorkeur hebben voor een van de twee prooisorten, waardoor de andere prooisort tijdelijk kan ontsnappen (*apparent mutualism*). Een ander voorbeeld is dat van gemengde diëten over het algemeen bekend is, dat zij een positief effect hebben op de reproductie van sommige roversorten, wat maakt dat het toevoegen van een nieuwe soort aan een systeem dat bestaat uit één rover en één plaag, dan niet meer simpelweg staat voor het toevoegen van meer voedsel. Een gemengd dieet kan dan namelijk leiden tot een hogere groeisnelheid van de roverpopulatie en dientengevolge zullen de plaagpopulaties afnemen (*apparent competition*).

Ik laat zien dat de dichtheid van de roverpopulatie veel hoger wordt in aanwezigheid van twee prooisorten dan in aanwezigheid van één prooisort en dat dit al gebeurt in acht weken tijd. Dit leidt tot de daling van de dichtheid van één van de twee prooisorten (de kaswittevlief), terwijl de dichtheid van de andere prooi al laag was, onafhankelijk van de aanwezigheid van de nieuwe prooi. Kortom, de bestrijding van kaswittevlief gaat beter in aanwezigheid van de andere plaagsoort (Californische trips), terwijl de laatste altijd succesvol bestreden wordt.

Laboratoriumexperimenten met de

rover *A. swirskii* laten zien dat de hogere dichtheden van de roverpopulatie die waargenomen werden in de kassen, gedeeltelijk veroorzaakt worden door hogere juveniele overleving en hogere ontwikkelingsnelheid van de roversort op een gemengd dieet van trips en wittevlief. Bovendien bleek dat trips een betere voedselbron vormen dan wittevlief, maar dat een mengsel van de twee plaagsoorten het beste dieet voor de rovers is.

Twee prooisorten die een gezamenlijke rover hebben, blijken elkaars dichtheden ook positief te kunnen beïnvloeden. Deze interactie (*apparent mutualism*) is onwenselijk voor biologische bestrijding. De rover en de prooi moesten een aantal generatiecycli doorlopen voordat de positieve effecten op de prooidichtheid teniet werden gedaan door de negatieve effecten op de prooidichtheid (*apparent competition*).

Daarna heb ik onderzocht of de hoge roverdichtheid die veroorzaakt werd door het gemengde dieet ook invloed had op de populatie van een plaagsoort waarop de rover een klein *per capita* effect heeft. Ik heb daartoe naast trips en wittevlief ook spintmijt (*Tetranychus urticae*), een minder geschikte plaagsoort, toegevoegd. In aanwezigheid van wittevlief en trips werd er minder schade door spintmijt waargenomen, wat waarschijnlijk veroorzaakt wordt door de hoge aantallen rovers in aanwezigheid van trips en wittevlief (meer dan 50 keer hogere populatiedichtheid). Dit laat zien dat effecten van een interactie zoals *apparent competition* ook van invloed zijn op de populaties van soorten die beschouwd worden als ongeschikt voor de rover. Het laat ook zien dat diversiteit aan plaagsoorten de biologische bestrijding verbetert door de toename van de dichtheid van de populatie van de rover. De goede bestrijding van plagen wordt dus niet alleen veroorzaakt door de stijging van de hoeveelheid aanwezige prooi, maar ook door het positieve effect van een gemengd dieet op de groei van de roverpopulatie.

Een ander, en minder voor de hand liggend, voordeel van een gemengd dieet voor generalistische rovers is dat zij een hogere predatiesnelheid kunnen bereiken op de kwalitatief beste prooi. Veel prooisorten kunnen namelijk chemische signalen, afkomstig van rovers, herkennen en deze signalen induceren gedragsveranderingen in de prooi. Deze gedragsveranderingen verminderen het predatierisico voor de prooi. Voorbeelden van zulk anti-rovergedrag zijn: een tegenaanval inzetten, schuilen, stil blijven zitten of aggregeren. Prooien moeten het predatierisico in kunnen schatten om zo

hun gedrag af te stemmen op het aanwezige gevaar. Veel prooisorten kunnen onderscheid maken tussen chemische signalen van verschillende rovers, maar ook bijvoorbeeld tussen rovers die soortgenoten van deze prooi gegeten hebben en rovers die een andere soort gegeten hebben; de prooien reageren sterker op de eerstgenoemde rovers. Dit is begrijpelijk want rovers die soortgenoten van de prooi gegeten hebben, vormen een groter gevaar dan rovers die een andere soort hebben gegeten. Echter, in de literatuur is tot nu toe onderbelicht gebleven dat rovers hier ook hun voordeel mee zouden kunnen doen. Gesteld dat prooien onderscheid kunnen maken tussen gevaarlijke en niet gevaarlijke rovers door middel van prooigerelateerde signalen van een rover, dan zouden rovers zichzelf kunnen "vermommen" door tijdelijk een andere prooisort te eten. Hiermee reduceren ze het anti-rovergedrag, en dus kan de predatiesnelheid op die plaag stijgen.

Heeft een rover daadwerkelijk een grotere kans om een prooi te pakken als hij in aanraking is geweest met chemische signalen van een andere prooisort? Ik heb roofmijten gemerkt met lichaamsvloeistoffen van wittevlief danwel van trips en daarna heb ik deze gemerkte rovers dezelfde prooisort aangeboden of juist de andere prooisort. Rovers die gemerkt waren met trips, aten significant minder tripslarven dan rovers die gemerkt waren met wittevlief. Bovendien schuilden meer tripslarven in aanwezigheid van rovers die gemerkt waren met trips, dan wanneer de rovers gemerkt waren met wittevlief. Ik veronderstel daarom dat rovers inderdaad hun predatiesnelheid op een prooi kunnen verhogen door een gemengd dieet te selecteren.

Concluderend: de resultaten van dit onderzoek laten zien dat de dichtheid van een gezamenlijke rover veel meer kan toenemen in aanwezigheid van twee plaagsoorten dan wanneer er maar één van de twee aanwezig is. Dit kan behalve de grotere hoeveelheid aanwezig voedsel, ook verklaard worden door een hogere ontwikkelingsnelheid en juveniele overleving van de rover op een gemengd dieet. Een ander verklaring kan zijn dat rovers hogere predatiesnelheid kunnen bereiken op de kwalitatief beter prooi door afwisselend twee prooisorten te eten, en zich daarmee chemisch te vermommen.

In het licht van biologische bestrijding veronderstel ik dat het gebruiken van één soort natuurlijke vijanden tegen verschillende plaagsoorten op korte termijn kan leiden tot een minder goed effect op de bestrijding van deze plagen, maar op de langere termijn (acht weken)

een goed effect heeft op de bestrijding van de plagen. Omdat de meeste productiecycli van gewassen langer is dan deze periode, denk ik dat biologische bestrijding verbeterd kan worden door juist generalistische natuurlijke vijanden te gebruiken.

Generalist predators, food web complexities and biological pest control in greenhouse crops

Gerben Messelink, Universiteit van Amsterdam, promotiedatum 5 juni 2012

Planten in agrarische teeltsystemen worden vaak belaagd door verschillende soorten plantenetende insecten en mijten. Biologische bestrijding van deze plagen kan met zowel specialistische als generalistische natuurlijke vijanden. Gedurende lange tijd werden voornamelijk specialistische natuurlijke vijanden gebruikt voor biologische bestrijding, omdat deze sterk zijn aangepast aan hun prooi. Een nadeel van specialistische vijanden is echter dat ze zich slecht vestigen in een gewas wanneer hun prooi niet of in lage dichtheden aanwezig is. Hierdoor zijn doorgaans meerdere introducties van de vijanden nodig waardoor de kosten hoog kunnen oplopen. Bovendien is het resultaat sterk afhankelijk van de juiste timing en de kwaliteit van de ingezette natuurlijke vijanden. Generalistische predators vestigen zich over het algemeen beter in gewassen en kunnen meerdere soorten plagen bestrijden. Echter, generalisten zijn, meer dan specialisten, betrokken bij allerlei interacties tussen soorten, en deze interacties kunnen zowel positief als negatief uitpakken voor de plaagbestrijding.

Een van deze interacties treedt op omdat generalisten indirecte interacties tussen plagen veroorzaken. Plagen kunnen elkaar direct beïnvloeden door concurrentie om plantmateriaal, maar ze kunnen ook indirect effect op elkaar hebben doordat ze de dichtheden van een gezamenlijke predator beïnvloeden. Theoretische modellen voorspellen dat de evenwichtsdichtheid van de gezamenlijke predator toeneemt en dat van de prooi afneemt wanneer een nieuwe prooi-soort wordt toegevoegd aan een systeem van één predator en één prooi-soort. Dit wordt 'apparent competition' genoemd (in het Nederlands zoiets als 'schijnbare concurrentie'), omdat de populatiedynamica van de twee prooien lijkt op de effecten van concurrentie om voedsel, terwijl dit feitelijk wordt veroorzaakt door de gezamenlijke predator. Op de korte termijn, wanneer dichtheden nog niet in even-



wicht zijn, kan deze indirecte interactie tussen plagen ook omgekeerde effecten veroorzaken, doordat toevoeging van een prooi-soort tot verzadiging leidt van de predators. In dat geval heeft de ene prooi-soort dus voordeel bij de toevoeging van een andere prooi-soort en is er sprake 'apparent mutualism', oftewel 'schijnbaar mutualisme'. Deze effecten kunnen ook op de lange termijn optreden in predator-prooi-systemen die geen evenwicht bereiken maar waar populaties sterk fluctueren. Generalistische predators kunnen dus interacties tussen plagen veroorzaken die gunstig zijn voor de bestrijding van deze plagen, maar in sommige gevallen kan dit de bestrijding ervan verminderen.

Een andere vorm van complexiteit in voedselwebben met generalistische predators doet zich voor wanneer deze predators andere natuurlijke vijanden aanvallen en doden. Dit wordt aangeduid als 'intraguild predatie' wanneer de twee soorten van natuurlijke vijanden ook concurreren om dezelfde prooien. De predator die de andere natuurlijke vijand dood wordt dan de 'intraguild predator' genoemd en de andere natuurlijke vijand is dan de 'intraguild prooi'. Evenwichtstheorie over deze interactie voorspelt dat wanneer de natuurlijke vijand (de intraguild prooi) die wordt aangevallen door de andere natuurlijke vijand (de intraguild predator) superieur is als bestrijder van de gedeelde plaag, dit uiteindelijk zal leiden tot een slechtere bestrijding van die plaag. Predators kunnen ook andere natuurlijke vijanden consumeren waarmee ze geen prooi delen. Deze interactie typeer ik als hyperpredatie, omdat

het vergelijkbaar is met hyperparasitisme (sluipwespen die geparasiteerde prooien parasiteren). Hyperpredatie kan in feite worden gezien als apparent competition tussen de alternatieve prooi van de hyperpredator en de gespecialiseerde natuurlijke vijand. Wanneer hyperpredators zich te goed doen aan gespecialiseerde natuurlijke vijanden, zal dat de bestrijding van de prooien van de gespecialiseerde bestrijders verstoren. Dit effect zal sterker zijn wanneer alternatieve prooien de dichtheden van de van de hyperpredators verhogen.

Dit proefschrift gaat over de rol die generalistische predators spelen bij de bestrijding van meerdere plagen in kasteelten van vruchtgroenten. Mijn doel was enerzijds te kijken of de patronen die door de theorieën over apparent competition, apparent mutualism en intraguild predation voorspeld worden ook te herkennen zijn in de populatiedynamica van plagen en predators in kasteelten, en anderzijds, te bepalen in hoeverre dit soort interacties met generalistische predators de biologische bestrijding van plagen beïnvloedt. De plagen die ik heb bestudeerd behoren tot de meest schadelijke soorten in de glastuinbouw, namelijk de kaswittevlieg, Californische trips, spintmijt en bladluis. Het onderzoek startte met de selectie en vergelijking van verschillende soorten generalistische roofmijten voor de bestrijding van trips in komkommer. Verschillende roofmijtsoorten gaven een effectievere bestrijding van trips dan de tot dan toe veelgebruikte soort *Neoseiulus cucumeris*. Opvallend was dat de meest effectieve roofmijten *Typhlodromalus limonicus*, *Amblyseius swirskii* en *Euseius ovalis*, in andere studies ook bestrijders van wittevlieg bleken te zijn. Een logisch gevolg was te bepalen hoe de plaagbestrijding met deze predators verloopt wanneer zowel trips als wittevlieg in hetzelfde gewas aanwezig zijn.

Ik laat zien dat de generalisten *A. swirskii* en *E. ovalis* beide kaswittevlieg beter bestrijden wanneer ook trips aanwezig is. Dit leek een simpele bevestiging van de theorie van apparent competition te zijn, maar er was meer aan de hand. De dichtheden van roofmijten waren opvallend hoog bij de aanwezigheid van beide plagen. Ik vond dat de roofmijt *A. swirskii* zich sneller ontwikkelde op een gemengd dieet van tripslarven en wittevliegeieren ten opzichte van een dieet van alleen trips of wittevlieg. Bovendien was er bij het gemengde dieet nagenoeg geen sterfte van de onvolwassen roofmijtstadia, terwijl bij het dieet van alleen wittevliegeieren tot 40% van de roofmijten stierf. De effecten van apparent competition lijken dus versterkt te

worden door het gunstige effect van het gemengde prooidieet op de predatorpopulatie.

Daarna toets ik de hypothese dat de interactie tussen twee plagen die een predator delen op de korte termijn kan leiden tot verhoogde plaagdichtheden (apparent mutualism). Dit bleek inderdaad het geval te zijn: bestrijding van trips werd in de eerste drie weken vertraagd door de aanwezigheid van kaswittevlieg, maar door de sterke numerieke respons van de roofmijten leidde dit uiteindelijk tot een betere tripsbestrijding in komkommer. Verzadigingseffecten kunnen zich herhaaldelijk voordoen wanneer prooipopulaties aanhoudend schommelen, wat resulteert in het frequent optreden van positieve indirecte interacties tussen de prooisoorten. Die schommelingen kunnen optreden doordat jonge kwetsbare stadia door verzadiging van de predators ontsnappen aan predatie waardoor ze zich ontwikkelen tot onkwetsbare stadia die weer een nieuwe generatie van nakomelingen produceren. Dit kan op zijn beurt weer resulteren in verzadiging van de predators waardoor trips en wittevlieg opnieuw ontsnappen aan predatie. Ik heb geprobeerd dergelijke schommelingen experimenteel na te bootsen door het gelijktijdig loslaten van veel plaagindividuen. Dit resulteerde in een hoge dichtheid van een tweede generatie van wittevlieg, hetgeen inderdaad resulteerde in een aanzienlijke vertraging van de onderdrukking van de tripspopulatie. Tot nu toe was er weinig empirisch bewijs voor het optreden van deze effecten. Met deze kasexperimenten laat ik zien dat dergelijk effecten van schommelende populaties kunnen leiden tot een aanzienlijke vertraging van de plaagbestrijding.

Vervolgens heb ik het systeem van een generalistische roofmijt, trips en wittevlieg verder uitgebreid met spint.

Als modelpredator heb ik opnieuw de roofmijt *A. swirskii* gebruikt. Allereerst laat ik zien dat deze roofmijt niet in staat is om spint op komkommer te bestrijden wanneer dit de enige plaag is. In het laboratorium bleek dat de spintpredatie door deze rover belemmerd wordt door het web waarmee spintmijten zich beschermen tegen allerlei predators. Het verrassende was dat in kasproeven op komkommer de bestrijding van spint met *A. swirskii* verbeterd werd door de aanwezigheid van andere plagen. De bestrijding van spint verliep beter in aanwezigheid van trips dan in aanwezigheid van kaswittevlieg, maar de beste bestrijding van spint vond plaats op planten met zowel trips als wittevlieg. Ook in dit experiment kon verbeterde plaagbestrijding waarschijnlijk verklaard worden door de sterke populatiegroei van roofmijten op een gemengd dieet van trips en wittevlieg. Plaagdiversiteit kan dus de plaagbestrijding met generalistische predators verbeteren, zelfs van plagen die in eerste instantie ongeschikt lijken als prooi.

Er zit ook een keerzijde aan het gebruik van generalistische roofmijten. In kasproeven bleek dat ze zich voeden met de eieren van een belangrijke bestrijder van bladluis: de galmug *Aphidoletes aphidimyza*. De roofmijten zijn geen predators van bladluis en kunnen daardoor bestempeld worden als hyperpredators. Hyperpredatie van galmugeieren door de roofmijt *A. swirskii* resulteerde in een slechtere bestrijding van bladluis in paprika. Bij inzet van generalistische roofmijten tegen trips, wittevlieg en spint, moet er dus rekening worden gehouden met mogelijk negatieve effecten op de bestrijding van bladluis met galmuggen.

In een ander experiment vergelijk ik de effecten van roofmijten met roofwantsen op bladluis in een paprikateelt met specialistische bladluisbestrijders bestaande uit sluipwespen, galmuggen en

trips. De roofmijt *N. cucumeris*, een hyperpredator van galmug, leek de bestrijding van bladluis iets te verslechteren ten opzichte van een gewas met alleen bladluisbestrijders. De roofwants *Orius majusculus*, een intraguild predator van zowel sluipwespen als galmuggen, bleek de bestrijding van bladluis juist aanzienlijk te verbeteren ten opzichte van de behandeling met alleen bladluisbestrijders. In het laboratorium laat ik zien dat deze predator zich met zowel trips als bladluis voedt wanneer beide plagen aanwezig zijn. De trips kan daardoor bijdrage aan de vestiging van de roofwantsen en daarmee de bestrijding van bladluis verbeteren, ondanks het feit dat de roofwantsen zich ook voeden met de specialistische bestrijders van bladluis. Deze studie geeft dus aan dat intraguild predatie tussen natuurlijke vijanden niet per definitie tot een slechtere bestrijding van plagen hoeft te leiden. Dit benadrukt het belang om effecten van generalistische predators op plagen te testen in de juiste context van plagen en bestrijders.

Mijn conclusie is dat generalistische predators zeer waardevol kunnen zijn bij de bestrijding van meerder plagen gelijktijdig, maar dat het belangrijk is om oog te hebben voor mogelijke negatieve effecten. Biologische bestrijding in ecosystemen met meerder plagen en bestrijders vraagt dus om een systeembenadering waarbij rekening wordt gehouden met de onderlinge interacties tussen organismen. Kasproeven waarbij de bestrijding van meerdere plagen met verschillende groepen van natuurlijke vijanden worden geëvalueerd zijn niet alleen van belang voor het verder ontwikkelen van biologische bestrijdingssystemen, maar ook voor het testen van ecologische theorieën over interacties tussen organismen in voedselwebben.

Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38, 8447 EC Heerenveen, 06-524 783 39, secretaris@nev.nl, Informatie over de vereniging en aanmeldingen: www.nev.nl; hier vindt u ook de meest actuele versie van Verenigingsnieuws.

Adreswijzigingen ten behoeve van de NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de **ledenlijst-on-line**.

Correspondentie met betrekking tot **publicaties** van de NEV: Administratie NEV, Plantage Middenlaan 45, 1018 DC Amsterdam [p.a. Artis Bibliotheek].

NEV-agenda

- 17-19 aug Excursieweekend secties Snelen en Ter Haar, Korenburgerveen in Winterswijk
- 25 aug Excursie sectie Hymenoptera, Slikken van Bommende en Het Dijkwater (reservedatum 1 sep)
- 7-9 sep Excursieweekend sectie Everts, Strabrechtse Heide
- 13 okt Najaarsbijeenkomst sectie Ter Haar, Schoonrewoerd

Rectificatie

Bij het artikel 'Entomofauna van de Gooien Vechtstreek' in aflevering 72-3 is op bladzijde 159 per abuis een foto geplaatst van *Elasmucha fieberi* in plaats van *Elasmucha grisea grisea*.

De 167ste NEV-Zomerbijeenkomst te Ameland

Het afgelopen pinksterweekend (25 t/m 28 mei) is door vele enthousiaste entomologen nuttig besteed tijdens de 167ste Zomerbijeenkomst van de NEV op Ameland. Gedurende het lange weekend kon dit eiland naar hartenlust worden geïnventariseerd. Het grootste deel van de ongeveer 50 deelnemers arriveerde op vrijdag per boot op Ameland om in kampeerboerderij 'de Nagtegaal' te Ballum te overnachten. Tevens werd hier de eerste avond een inleiding verzorgd door Lex Varkevisser van Staatsbosbeheer Ameland, waarbij ons duidelijk werd gemaakt welke gebieden we, al dan niet in combinatie met een vergunning, mochten betreden.

Het weekend was zonovergoten, maar met een sterke noordooster wind, wat ongunstig was voor de vliegende insecten. Overdag werden o.a. de natuurgebieden 'De Lange Duinen', 'De Vleijen'



Een groepsfoto van een groot deel van de deelnemers aan de 167ste Zomerbijeenkomst van de NEV. Foto: Jeroen Fokker

en 'De Roosduinen' bezocht. De avonden werden door velen gebruikt voor het determineren en prepareren van de verzamelde insecten, terwijl de nachtvlinders vaak tot in de vroege ochtend aan het inventariseren sloegen. En natuurlijk was er volop gelegenheid voor een goed gesprek.

Tijdens het weekend was er een groot aantal entomologen aanwezig met specialismen in verschillende groepen. Zo waren er onder meer deskundigen op het gebied van kevers, bijen, spinnen, bodemorganismen en vlinders. Hier hebben wij, als generalisten, erg dankbaar gebruik van kunnen maken. Het is enorm leerzaam om met de specialisten mee te kijken om meer over bepaalde groepen te weten te komen.

Ondanks de sterke wind hebben de nachtvlinders een flink aantal mooie, kenmerkende en bijzondere waarnemingen gedaan. Hierbij spant het vlasbekuiltje (*Calophasia lunula*) ongetwijfeld de kroon. Noemenswaardig was dat tijdens de laatste avond enkele enthousiaste eilandbewoners ons expliciet toestemming gaven om 's nachts op hun land te mogen inventariseren. Hierbij heeft zelfs één van de landbeheerders actief geholpen bij de inventarisatie.

Tijdens twee dagen spinnen inventariseren hebben we kennis gemaakt met de verschillende vangtechnieken, waarbij we gebruik hebben gemaakt van een sleepnet, een witte paraplu om spinnen uit de bomen te kloppen en een stemvork. De stemvork werd gebruikt om trillingen in het web te veroorzaken om een verstrikte prooi na te bootsen. Natuurlijk werden de spinnen ook op het oog gezocht. Het was een leuke ervaring om spinnen te zoeken in een vogelhut met enthousiaste vogelaars, waarbij kennis over de verschillende diergroepen werd uitgewisseld. In de vogelhut vonden we een grote groep gevlekte raspinnen (*Crustulina guttata*).

Ook de bodeminvertebraten kregen dit weekeinde genoeg aandacht. Zo werd er een nieuwe soort voor het eiland aangetroffen, de mierenpissebed (*Platyarthrus hoffmannseggii*) en was het penseeltje (*Polyxenus lagurus*) op het lokale kerkhof te vinden. Natuurlijk is een Waddeneiland uitermate geschikt voor het vinden van zoutminnende en zouttolerante soorten, zoals de duizendpoot *Strigamia maritima* en een van de Nederlandse rotsspringers: *Petrobius brevistylis*.

Uiteraard zijn er nog veel meer interessante waarnemingen aan andere groepen verricht, welke in een eindverslag zullen worden gepresenteerd dat later in Entomologische Berichten verschijnt. Tot die tijd kunnen we vast luisteren naar de interviews die van een aantal deelnemers gemaakt zijn tijdens hun bezigheden op het eiland. Deze interviews werden door Raymond Broersma van sectie Thijssse verricht. Deze sectie heeft als doel de beschikbare entomologische kennis zodanig aan te boren dat deze kan worden gebruikt bij het beheer van natuurgebieden en hiermee de ecologische kwaliteit van deze gebieden te handhaven of te verbeteren. Deze interviews zijn vanaf begin juli te beluisteren via de website <http://thijssse.libsyn.com/>. En de bijbehorende foto's zijn te bekijken op <http://nev-thijssse.tumblr.com/>.

Tot slot willen we It Fryske Gea, waterbedrijf Vitens, Staatsbosbeheer en Rijkswaterstaat bedanken voor het verstrekken van de benodigde vergunningen. Uiteraard willen wij Jan Cuppen, Jap Smits en Marlène Heunen bedanken voor de organisatie van deze geslaagde zomerbijeenkomst.

Oscar Franken & Astra Ooms

Entomologische Berichten

72 (4) augustus 2012

- 217 Column
Bruce Schoelitz: Insectenwaan
- 218 A.P.J.A. (Dré) Teunissen, G.F.P. (Cor) Vendrig
Een Nederlandse populatie van de zeldzame en beschermde vermiljoenkever *Cucujus cinnaberinus* (Coleoptera: Cucujidae)
A population of the rare and protected flat bark beetle *Cucujus cinnaberinus* in The Netherlands (Coleoptera: Cucujidae)
- 222 Louwerens-Jan Nederlof, Harald Ames
Verzorging en kweek van de roodschildwoestijnkever (Coleoptera: Tenebrionidae: *Eleodes hispilabris*)
Captive breeding and husbandry of the beetle *Eleodes hispilabris* (Coleoptera: Tenebrionidae)
- 228 J. Dick M. Belgers
De zuidelijke halmboktor *Calamobius filum* (Coleoptera: Cerambycidae) nu ook in Nederland aangetroffen
Calamobius filum, a new longhorn beetle for the Dutch fauna (Coleoptera: Cerambycidae)
- 231 Marije Kuiper, Jinze Noordijk
Hooiwagens (Opiliones) in Groningse akkerranden
Harvestmen (Opiliones) in arable field margins in the province of Groningen, The Netherlands
- 238 Uitgelezen
- 242 Promoties
- Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38
8447 EC Heerenveen
06-524 783 39
secretaris@nev.nl
www.nev.nl

Adreswijziging

ten behoeve van NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de ledenlijst-on-line.

Publicaties

correspondentie met betrekking tot publicaties van de NEV:
Administratie NEV, [p.a. Artis Bibliotheek],
Plantage Middenlaan 45, 1081 DC Amsterdam



ISSN 0013-8827

entomologische berichten

MCZ
LIBRARY
OCT 01 2012

HARVARD
UNIVERSITY

72 (5) oktober 2012



In dit nummer onder meer

De springspin *Sibianor larae* nieuw voor
Nederland

Digitalisering van de entomologiecollecties
van Naturalis



Richtlijnen voor auteurs

Algemeen

Entomologische Berichten bevat, naast het verenigingsnieuws, onderzoeks- en/of thematische artikelen, korte mededelingen, boekbesprekingen, nieuwtjes, enzovoort voor zover het voorhanden is en de ruimte dit toelaat. Soortenlijsten kunnen bij uitzondering worden geplaatst.

Voor de acceptatie van artikelen wordt advies van een of meer referenten buiten de redactie gevraagd. Auteurs wordt verzocht hun manuscript zoveel mogelijk af te stemmen op een recent nummer van *Entomologische Berichten*. Enkele specifieke aanwijzingen volgen hieronder:

- lever het manuscript elektronisch aan in platte tekst;
- geef de volledige titel van het artikel;
- vermeld van alle auteurs de naam en het volledig adres en desgewenst van de eerste auteur ook het e-mailadres;
- een in het Nederlands geschreven artikel begint met een korte Nederlandse en eindigt met een lange Engelse samenvatting, de laatste inclusief een vertaling van de titel; een in het Engels geschreven artikel begint met een korte Engelse samenvatting en eindigt met een lange Nederlandse samenvatting, inclusief de vertaling van de titel. Ook korte mededelingen worden afgesloten met een korte samenvatting (in de andere taal);
- vermeld maximaal vijf trefwoorden (key words); gebruik daarbij geen woorden die ook al in de titel staan;
- wetenschappelijke namen van dieren worden de eerste keer in de hoofdtekst voorzien van de voluit geschreven auteursnaam, waar nodig tussen haakjes geplaatst. Het jaar van beschrijving wordt alleen toegevoegd als dat in de (taxonomische) context noodzakelijk is. Aan Nederlandse plantennamen wordt bij eerste gebruik de wetenschappelijke naam toegevoegd. Nederlandse namen krijgen geen hoofdletters (sint-jansvlinder, krimlinde);
- figuurbijschriften zijn altijd tweetalig; probeer een figuur met bijschrift zo begrijpelijk mogelijk te maken zonder verwijzing naar de tekst;
- zet in tabellen één tab tussen de kolommen;
- plaats bijschriften en tabellen niet in de tekst maar achter de literatuurlijst;
- figuren (foto's, dia's, tekeningen) worden tegelijk met de eerste versie van het artikel aan de redactie opgestuurd. Figuren kunnen als 'hard copy' of digitaal worden aangeleverd. In het laatste geval wordt de auteurs verzocht contact op te nemen met de redactie;
- verwijs niet naar ongepubliceerde artikelen (in prep., in voorb.), tenzij het manuscript ervan geaccepteerd is (in press);
- verwijzingen naar figuren: figuur 8, (figuur 8), figure 8, (figure 8); verwijzingen naar de literatuurlijst: Van der Beek (1991b), (Kempen & Begeer 1955), (Nelson et al. 1972), (Zwakhals 1965c, 1973, Valkemade 1991, Brongersma 1999);
- geef in de literatuurlijst bij boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;

- gebruik bij het noteren van titels van boeken en artikelen alleen hoofdletters wanneer de taal (bijvoorbeeld Duits) dat voorschrijft; geef bij verwijzing naar boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;
- geef mannetje(s) (♂) weer als #m#, vrouwtje(s) (♀) als #v#.

Enkele voorbeelden van de literatuurlijst

Baaijens AM 2001. *Lithophane leautieri* gevestigd in Nederland (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologische Berichten* 61: 153-156.

De Jong H 2000. The types of Diptera described by J.C.H. de Meijere. *Biodiversity Information Series from the Zoölogisch Museum Amsterdam* 1: 1-271.

Docherty MD, Salt T & Holopainen JK 1997. The impact of climate change and pollution on forest pests. In: *Forests and insects* (Watt AD, Stork NE & Hunter MD eds): 229-247. Chapman & Hall.

Hering M 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa: einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. Junk.

Janzen DH 2001. Ethical aspects of the impacts of humans on biodiversity. <http://darwin.eeb.uconn.edu/document-list.html>. Biodiversity documents online.

Richardson IBK 1978. Aquifoliaceae. In: *Flowering plants of the world* (Heywood VH ed): 182-183. Oxford University Press.

Witte JPM 1998. National water management and the value of nature. PhD thesis, Wageningen University.

Thematische artikelen

Het onderwerp dient een breed publiek te interesseren en zodanig geschreven te zijn dat het begrijpelijk is voor amateur- en professionele entomologen. Deze artikelen worden bij voorkeur in het Nederlands gepubliceerd. Thematische artikelen worden rijk geïllustreerd; het wordt op prijs gesteld als de auteur hoogwaardige illustraties (in zwart-wit of kleur) en/of lijntekeningen aanlevert.

Onderzoeksartikelen

Onderzoeksartikelen zijn publicaties waarin originele resultaten worden gepresenteerd. Auteurs wordt verzocht te streven naar optimale leesbaarheid, zodat een brede groep entomologen de artikelen kan begrijpen. Onderzoeksartikelen kunnen in de Engelse of de Nederlandse taal geschreven worden.

Korte mededelingen

In de rubriek Korte mededelingen kunnen korte notities van bijzondere waarnemingen betreffende de fauna van Nederland of elders in Europa worden gepubliceerd. Korte mededelingen bedragen bij voorkeur maximaal 450 woorden. Indien het om niet-Nederlandse fauna gaat wordt de mededeling in het Engels geschreven. Ook korte mededelingen kunnen worden geïllustreerd.

Nieuwtjes

Deze rubriek kan een keur aan onderwerpen bevatten, bijvoorbeeld opmerkelijke gebeurtenissen betreffende de Nederlandse fauna, entomologische websites van speciaal belang of aankondigingen van academische promoties op entomologisch onderzoek. In dit laatste geval kan, naast de naam van promovendus en universiteit en de titel van het proefschrift, een korte samenvatting van het proefschrift worden gegeven.

Uitgelezen

Hier staan recensies of aankondigingen van nieuwe boeken die verondersteld worden interessant te zijn voor een breed publiek binnen de NEV. Spontaan aangeleverde recensies zijn van harte welkom.

Verenigingsnieuws

Het verenigingsnieuws wordt verzorgd door de secretaris. Voor opname van bijvoorbeeld aankondigingen dient met hem contact te worden opgenomen.

Overdrukken

De eerste auteur ontvangt een elektronische overdruk (PDF), die naar believen verspreid en/of afgedrukt kan worden. Indien gewenst kan de vereniging tegen kostprijs zorgen voor hoogwaardige kleurenafdrukken van het artikel.

Colofon

Entomologische Berichten is een uitgave van de Nederlandse Entomologische Vereniging en verschijnt zesmaal per jaar.

Entomologische Berichten publiceert bij voorkeur originele artikelen die betrekking hebben op de entomologie en het resultaat zijn van onderzoek of eigen waarnemingen. Bijdragen van zowel leden als niet-leden zijn welkom.

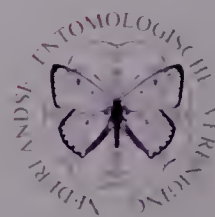
Website <http://www.nev.nl>. Hier zijn onder meer actuele informatie over de vereniging, publicaties van de secties en richtlijnen voor auteurs te vinden.

Redactieadres Redactie Entomologische Berichten, Roghorst 118, 6708 KR Wageningen. jinzenoordijk@hotmail.com

Redactie Jetske de Boer, Jan Bruin, Peter Koomen & Jinze Noordijk (hoofdredacteur)

Ontwerp en vormgeving Maria Schilder, BNO

Foto omslag De bladwesp *Athalia liberta*, Koudekerke, 22 mei 2012. Foto: Albert de Wilde



MCZ
LIBRARY

NOV 01 2012

HARVARD
UNIVERSITY

Column

Nico M. van Straalen

Het Isopoda-dieet

Steeds meer mensen worstelen met hun lichaamsgewicht. Sommigen laten zich opereren om gewicht kwijt te raken en anderen werpen zich vol overgave op een dieet. Je zou denken dat je maar één regel hoeft aan te houden: neem van alles wat, maar eet met mate. Maar zo eenvoudig blijkt het toch niet te zijn. Er zijn hele boekenkasten volgeschreven over de vraag hoe je het beste af kunt vallen. Sommige mensen zijn er erg rijk van geworden. Ik dacht: dat kan ik ook.

Ik vind mijn inspiratie in de natuur. Je ziet in de natuur geen dieren rondlopen die te dik zijn. Kijk maar eens naar een groep als de pissebedden. Daar weet ik toevallig wat van af, vandaar dat ik ze als voorbeeld neem.



Foto: Nico van Straalen

Pissebedden eten ontzettend veel. Je merkt dat zodra je proeven met ze doet, maar je ziet het ook in de natuur. Als je in het bos een stuk boomschors van een dode boom wegtrekt zie je daar achter vaak een stel pissebedden zitten. Ze zitten tegen elkaar aangeschurkt, mannetje aan mannetje. Als je goed kijkt zie je ook hun keutels, een onvoorstelbare hoeveelheid. Het hele holletje achter de boomschors ligt vol met hun uitwerpselen.

Overdag zitten de pissebedden gezellig naast elkaar te keutelen, maar 's nachts trekken ze erop uit en eten ze alles wat los en vast zit: half verteerde bladeren, verse blaadjes van kiemplantjes, een dode worm, schimmels die overal op groeien, korstmossen: alles wat een beetje eetbaar is gaat naar binnen. Maar van alles wat ze eten wordt maar een klein gedeelte opgenomen. De darm van een pissebed is een rechte buis, van voor naar achteren, die niet erg efficiënt werkt. De goed verteerbare bestanddelen van het voedsel worden naar de verteringsklier doorgesluisd, maar het grootste deel gaat linea recta weer naar buiten. Niet veel meer dan 10% van het voedsel van een pissebed wordt werkelijk opgenomen in het lichaam. In ons geval

kan die opname-efficiëntie gemakkelijk oplopen tot 80%, afhankelijk van wat we eten. Wij moeten daar weer van af zien te komen, hoofdzakelijk door ons lichaam te onderhouden en het voedsel zachtjes te verbranden, waardoor we warm blijven. Verder raken we energie kwijt door te bewegen en werk te verzetten. Maar alles wat we opnemen, moeten we ook weer kwijt-raken. De oplossing is dus: minder opnemen!

Pissebedden blijven slank, niet omdat ze zo weinig eten, maar omdat ze zoveel keutels produceren. Dus dit is de basis van mijn nieuwe strategie om af te vallen: meer poepen.

Dat vereist dat het voedsel dat je eet slecht verteerbaar is. In Hawaï schijnt een bijzonder gerecht geserveerd te worden: een

... overdag zitten pissebedden gezellig naast elkaar te keutelen, maar 's nachts trekken ze erop uit en eten ze alles wat los en vast zit...

'bonbon de terre'. Dat is een plak grond die een tijdje in de oven gelegd is. Grond is grotendeels onverteerbaar, terwijl het wel de maag vult. Het schijnt nog gezond te zijn ook, want je krijgt veel mineralen naar binnen, en je komt niet aan. Een ander slecht verteerbaar ding dat in mijn dieet zou passen is bijvoorbeeld zemelen, eventueel opgemengd met zaagsel.

U ziet, ik moet het nog een beetje uitwerken, maar het boekje met mijn dieet komt eraan. Als iemand als Sonja Bakker steenrijk kan worden met boekjes waarin toch allerlei erg voor de hand liggende dingen staan, waarom kan ik dan niet rijk worden met mijn nieuwe revolutionaire dieetconcept?

Ik zit alleen met die pissebedden, want dat is geen naam die er lekker ingaat, commercieel gezien. Daarom noem ik mijn dieet naar de Latijnse naam voor pissebedden: het Isopoda-dieet.

Nico M. van Straalen werkt voor de Faculteit der Aard- en Levenswetenschappen (subafdeling Dierecologie) van de VU in Amsterdam, n.m.van.straalen@vu.nl

Spectaculair grote *Megarhyssa*- sluipwespen in Nederland (Hymenoptera: Ichneumonidae: Rhyssinae)

C.J. (Kees) Zwakhals
J.A.H. (Jap) Smits

TREFWOORDEN

Megarhyssa vagatoria, *Tremex fuscicornis*, stervende berken

Entomologische Berichten 72 (5): 250-253

Megarhyssa vagatoria (Fabricius, 1793) wordt hier gepresenteerd als een nieuwe soort voor de Nederlandse fauna. De soort werd gevonden in de Reuselse Moeren (Reusel, Noord-Brabant), rondvliegend en borend in berkenstammen geïnfecteerd met gastheren: larven van de houtwesp *Tremex fuscicornis*. Voor de gastheerlarven zijn zieke bomen die nog niet dood zijn, het meest geschikt. Zulke bomen zijn zeldzaam. Daarom worden zowel *Tremex* als *Megarhyssa* maar zelden waargenomen. *Megarhyssa vagatoria*-wespen waren in 2011 gedurende een lange periode te zien: van half mei tot eind september; hun gastheren vlogen tussen half augustus en eind september.

Inleiding

Megarhyssa-soorten zijn indrukwekkend grote sluipwespen. Vrouwjes kunnen een lichaamslengte van meer dan 4 cm bereiken, waar dan nog een legboor van zo'n 7 cm bijkomt. De mannetjes zijn kleiner, maar met ca. 3 cm lichaamslengte ook nog respectabel. Ondanks hun vervaarlijke uiterlijk doen ze mensen uiteraard geen kwaad. Het zijn gespecialiseerde ectoparasitoïden van larven van houtwespen (Siricidae). Volgens Fauna Europaea (www.faunaeur.org) komen in Europa vier soorten voor, die alle slechts zelden worden waargenomen. Tot 2010 was er uit Nederland nog geen enkel exemplaar bekend. Inmiddels blijkt er toch een soort in Nederland voor te komen.

Vindplaatsen

De eerste vondst werd gedaan door Jeannette Hoek, die op 10 juni 2010 op de Hoge Veluwe een haar onbekende sluipwesp fotografeerde (figuur 1). Het gaat duidelijk om een ca. 3 cm groot *Megarhyssa*-mannetje op een liggend stuk berkenstam. Hoewel de soort aan de hand van de foto niet met zekerheid kan worden vastgesteld, gaat het vermoedelijk om *M. vagatoria* (Fabricius). Van de vier Europese *Megarhyssa*-soorten parasiteert er één, *M. rixator* (Schellenberg), op larven van grote houtwespen die in naalddhout leven (*Urocera*- en *Sirex*-soorten). Voor *M. perlata* (Christ) en *M. superba* (Schrank) worden in loofbomen levende *Tremex* soorten als gastheer genoemd (Horstmann 1998). In dit geval zou de gastheer *T. fuscicornis* (Fabricius) kunnen zijn die onder andere in berk (*Betula*) leeft. *Tremex fuscicornis* is namelijk in 1999 door L. Witmond nieuw voor Nederland gemeld (Witmond 1999) naar aanleiding van de vangst van één exemplaar tussen 11 en 14 augustus 1997 in een Malaiseval te Papenvoort in Drenthe. Na deze vermelding is nog een exemplaar gevonden te Rijssen en te Rozendaal (Gld) (A.W.M. Mol persoonlijke mededeling). De vindplaats op de Veluwe kon pas 20 augustus 2010

worden bezocht. Er werd toen geen enkele *Megarhyssa* waargenomen, ook geen *Tremex*.

Op 11 en 18 september 2010 vond de tweede auteur een *T. fuscicornis* in de Reuselse Moeren ten zuiden van Reusel in Noord-Brabant (figuur 2). Ook hier zouden dus *Megarhyssa*'s kunnen voorkomen. Daarop is besloten in juni 2011 naar *Megarhyssa* te gaan zoeken, zowel op de Veluwe als in de Reuselse Moeren. Waarschijnlijk dankzij het warme voorjaar van 2011 kon er in de Reuselse Moeren al op 15 mei 2011 een exemplaar gezien en gefotografeerd worden door Frank Neijts. Op 19 mei 2011 leverde een bezoek aan de Veluwe geen waarnemingen op. Vanaf 20 mei 2011 is het gebied van de Reuselse Moeren enige malen bezocht en konden enkele dieren worden verzameld. Zo kon worden vastgesteld dat het in Nederland inderdaad om de soort *M. vagatoria* gaat.

Zoals in figuur 3 te zien is, zijn de wijfjes uitgerust met een lange ovipositor waarmee ze het hout penetreren op zoek naar een houtwespplurve. *Megarhyssa*-wijfjes werden in dit gebied waargenomen terwijl ze actief aan het 'boren' waren in allerlei berken, zowel in dode zonder bladeren, als in levende exemplaren. Die laatste waren dan wel minder vitaal en vertoonden een verminderde bladdichtheid. Die verminderde vitaliteit is het gevolg van maatregelen die Staatbosbeheer treft. Daarbij worden twee doelen nagestreefd: ten eerste een vernatting van het terrein, en ten tweede het terrein meer 'open' maken zodat de bodem meer zon ontvangt om de daar voorkomende gladde slang (*Coronella austriaca* Laurenti) meer ruimte te geven. Het bomenbestand, voornamelijk voornamelijk bestaande uit ruwe en zachte berk (*Betula pendula*, *B. pubescens*), wordt niet alleen uitgedund door bomen te verwijderen, maar ook door ze te 'ringen'. De langzame verhoging van de waterstand leidt er toe dat sommige berken dood gaan. Dat de bomen langzaam afsterven is gunstig voor *Tremex* en dus ook voor *Megarhyssa*.



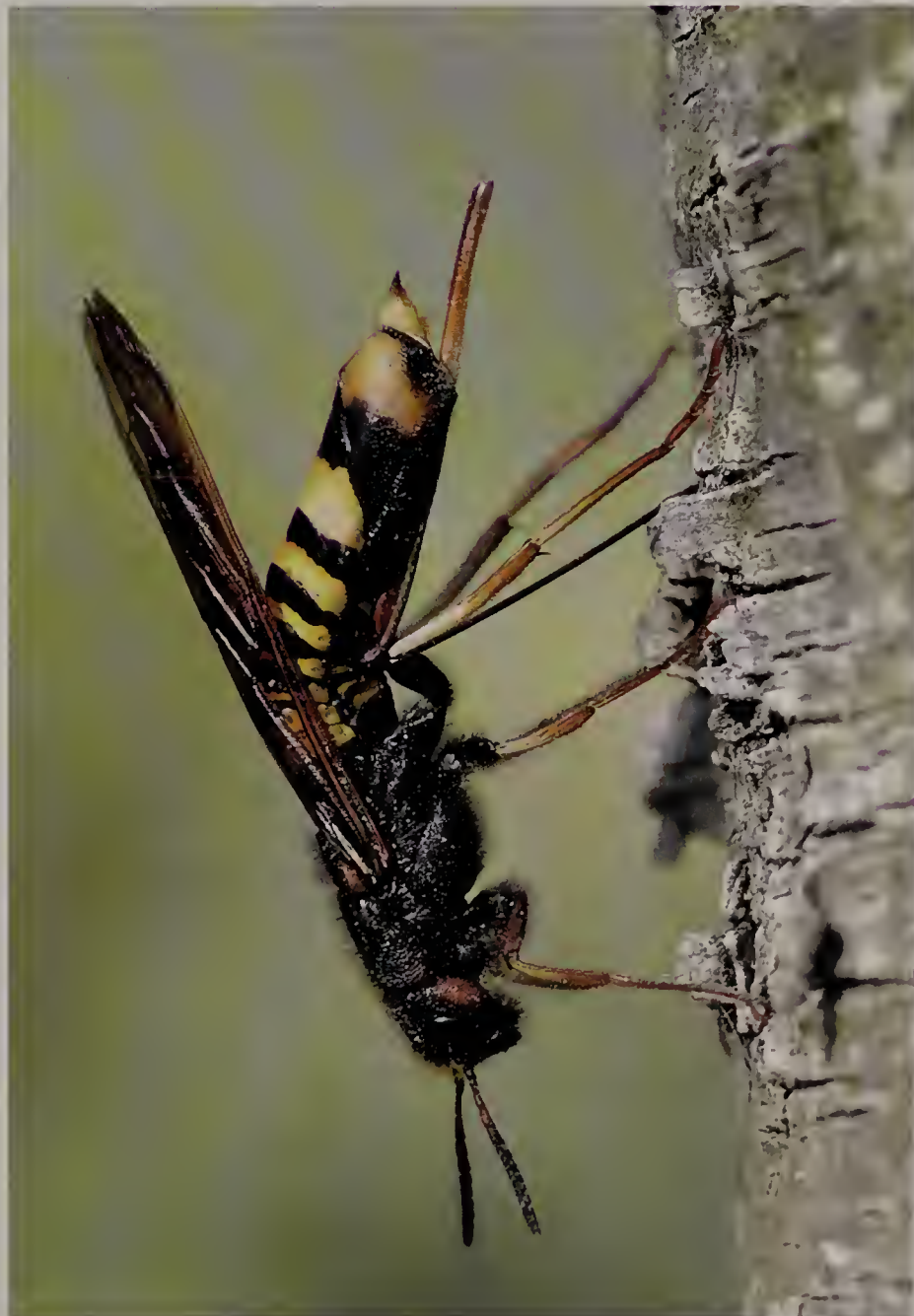
1. *Megarhyssa* mannetje, De Hoge Veluwe, 10 juni 2010. Foto J. Hoek
1. *Megarhyssa* male, De Hoge Veluwe, 10 June 2010.

Op 1 juni 2011 deed de tweede auteur nog twee nieuwe waarnemingen van enkele *M. vagatoria*-vrouwtjes in de nabije omgeving: één langs de Goorloop op de Hapertse Heide en de andere langs het Dalems Stroomke op de Cartierheide, beide keren op door *T. fuscicornis* geïnfecteerde berken. Op ca. 15 km van de Reuselse Moeren vond Lex Peeters op 5 juni 2011 in België in de omgeving van Mol ook enkele exemplaren van *M. vagatoria*. De voorlopig laatste waarneming van het voorjaar was op 7 juli 2011. Daarna begon een periode met koud en nat weer.

Pas op 15 augustus 2011 werd *M. vagatoria* weer waargenomen, nu samen met de gastheer *T. fuscicornis*. Vanaf die datum zijn tot 24 september 2011 zowel *M. vagatoria* als *T. fuscicornis* regelmatig aangetroffen. Dit betekent dat *M. vagatoria* kennelijk over een zeer lange periode actief is: van half mei tot eind september. Aangezien er steeds zowel mannetjes als vrouwtjes werden waargenomen en mannetjes doorgaans vrij kort leven, moeten er over een zeer lange periode steeds weer nieuwe exemplaren uitkomen. Daarbij is de gastheer in een veel kortere periode actief: van midden augustus tot eind september

De gastheer

Aangezien er op de plaatsen waar *M. vagatoria* voorkomt geen andere houtwesp dan *T. fuscicornis* is waargenomen, zal die soort op zijn minst één van de gastheren zijn. De larve van deze houtwesp leeft niet alleen in berk maar ook in allerlei andere loofbomen. De normale ontwikkelingsduur bedraagt twee jaar (Suttrop 2006). Houtwespen dringen met hun ovipositor door in het hout en leggen zo eieren binnen in de boom. Dit gaat alleen goed wanneer de worteldruk niet te hoog is, anders raakt de ovipositor vastgeklemd in het hout en is de wesp ten dode opgeschreven. Dit betekent dat alleen niet geheel gezonde bomen geschikt zijn voor de houtwespen. Afgezaagde bomen voldoen ook aan dat criterium. Zo kan men bijvoorbeeld de bekende reuzenhoutwesp (*Urocerus gigas* (Linnaeus)), die in naaldhout leeft, regelmatig aantreffen op stapels gezaagd dennenhout, tezamen



2. *Tremex fuscicornis* vrouwtje 'borend' in berk, Reuselse Moeren, 11 september 2010. Foto J. Smits
2. *Tremex fuscicornis* female 'drilling' in birch, Reuselse Moeren, 11 September 2010.



3. *Megarhyssa vagatoria* vrouwtje 'borend' in berk, Reuselse Moeren, 30 mei 2011.

Foto J. Smits

3. *Megarhyssa vagatoria* female 'drilling' in birch, Reuselse Moeren, 30 May 2011.

met zijn parasiet *Rhyssa persuasoria* (Linnaeus). Tegelijk met de eieren injecteren de houtwespen een slijmerige vloeistof met oidia (losse stukjes mycelium) van een schimmel. Deze oidia groeien uit tot een nieuw mycelium dat in eerste instantie als voedsel dient voor de jonge houtwesplarven en dat vermoedelijk ook later helpt bij de vertering van het hout. Het mycelium vormt na enige tijd opnieuw oidia: het mycelium valt uiteen in stukjes ter grootte van een cel die later weer tot een compleet mycelium kunnen uitgroeien. Oudere vrouwelijke *Tremex*-larven zijn uitgerust met speciale huidplooien, mycetangia, waarin ze deze oidia verzamelen (Stillwell 1965). Voordat de larve verpopt, wordt in de mycetangia een vloeistof afgescheiden die verhardt tot was-achtige plaatjes waarin de oidia zijn ingebed. Deze plaatjes komen vrij als de larve tot pop vervelt. Door hun grote aantal komen er altijd wel plaatjes op de pop terecht en zijn ze ook 'overall' aanwezig in de zeer kleine holte waarin de pop zich bevindt. Wanneer tenslotte de wesp tevoorschijn komt, beweegt ze de twee ventrale delen van de ovipositor langs elkaar heen en weer. Hierdoor worden de plaatjes naar zakjes aan de basis van de ovipositor getransporteerd, waarin de oidia dan vrijkomen (Francke-Grosmann 1957). Aldus worden oidia van de larve naar het imago van de houtwesp getransporteerd en kan de schimmel opnieuw in het hout worden ingebracht. Volgens Pazoutova & Srutka (2007) betreft het voor *T. fuscicornis* de schimmel *Cerrena unicolor* (Bulliard) Murrill. Deze schimmel is als paddenstoel bekend onder de naam doolhofelfenbankje, een rode lijstsoort.

Zo leven schimmel en houtwesplarve met elkaar in een soort symbiose. De larve kan zich zonder de schimmel niet ontwikkelen (de schimmel kan dat wel zonder larve via de paddenstoel). Maar... de schimmel vormt ook een gevaar voor de larve. Het is namelijk de schimmel die er voor zorgt dat de sluipwesp de houtwesplarve ontdekt. Vluchtige stoffen van de schimmel worden door de sluipwesp gedetecteerd en gebruikt om de locatie van de larve vast te stellen. Dit wordt door Spradbery

(1970) beschreven voor *Rhyssa persuasoria* als parasitoïde van Siricidae (*Urocerus* en *Sirex*) in naaldhout, maar voor *Megarhyssa* zal het niet anders zijn.

In de Verenigde Staten komen ook drie *Megarhyssa*-soorten voor, die alledrie op dezelfde gastheer parasiteren: *T. columba* die in dode beuk en ahorn leeft (Heatwole et al. 1962). Daarbij is het zeer opvallend dat alle drie de *Megarhyssa*-soorten, *M. atrata*, *greenei* en *macrura*, tegelijkertijd op dezelfde boom aanwezig kunnen zijn. Hoe het mogelijk is dat die drie soorten toch onafhankelijk naast elkaar kunnen blijven bestaan, wordt door Heatwole & Davis (1965) beschreven. Belangrijk is dat de larve van *T. columba* in de lengterichting van het hout tunnelt en zo steeds op dezelfde diepte blijft. De diepte waarop de larve zich ophoudt, hangt samen met de mate waarin het hout is afgestorven. De parasiterende *Megarhyssa*-soorten zijn van verschillende grootte met ovipositors van verschillende lengte. Ze leggen alleen een ei nadat de ovipositor geheel in het hout is verzonken. Zo gebruiken de verschillende *Megarhyssa*-soorten gastheerlarven op verschillende diepten in het hout. De Europese *Megarhyssa*-soorten zijn elk zeer variabel in grootte en *T. fuscicornis*-larven bijten hun weg in alle richtingen door het hout. Toch zijn er in Europa ook drie *Megarhyssa*-soorten die op dezelfde gastheersoort parasiteren, namelijk *T. fuscicornis*. Waarop de scheiding tussen de sluipwespensoorten hier berust, is onduidelijk. Wellicht wordt ze bepaald door factoren die te maken hebben met geografie, klimaat of biotoop. Hierover is helaas niets bekend, omdat zowel de gastheer als de sluipwespen zelden worden gevonden, en nog veel minder samen. Verder onderzoek is dus zeer gewenst.

Literatuur

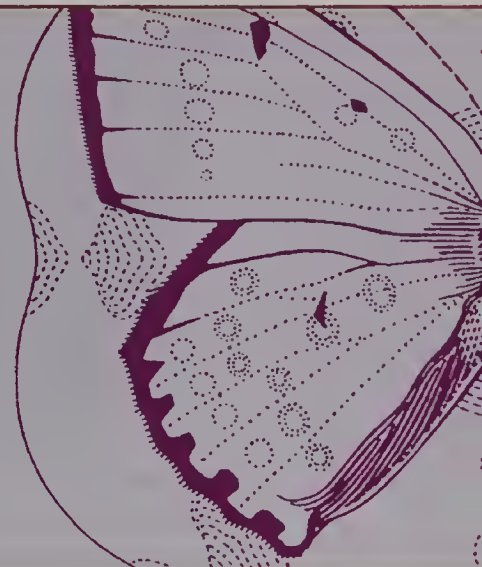
- Francke-Grosmann H 1957. Über das Schicksal der Siricidenpilze während der Metamorphose. Bericht der Wanderversammlung Deutscher Entomologen 8: 37-43.
- Heatwole H, Davis DM & Wenner AM 1962. The behaviour of *Megarhyssa*, a genus of parasitic Hymenoptera (Ichneumonidae: Ephialtinae). Zeitschrift für Tierpsychologie 19: 652-664.
- Heatwole H & Davis DM 1965. Ecology of three sympatric species of parasitic insects of the genus *Megarhyssa* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ecology 46: 140-150.
- Horstmann K 1998. Die europäischen Arten von *Megarhyssa* Ashmead, 1900 (Hymenoptera, Ichneumonidae). Entomofauna 19: 337-352.
- Pazoutova S & Srutka P 2007. Symbiotic relationship between *Cerrena unicolor* and the horntail *Tremex fuscicornis* recorded in the Czech Republic. Czech Mycology 59: 83-90.
- Spradbery JP 1970. Host finding by *Rhyssa persuasoria* (L.), an ichneumonid parasite of Siricid woodwasps. Animal Behaviour 18: 103-114.
- Stillwell MA 1965. Hypopleural organs of the woodwasp larva *Tremex columba* (L.) containing the fungus *Daedalea unicolor* Bull. ex Fries. The Canadian Entomologist 97: 783-784.
- Suttrop A 2006. Beobachtungen zum Verhalten von *Tremex fuscicornis* (Fabricius, 1787) (Hymenoptera, Siricidae) gleichzeitig Erstmeldung für Niedersachsen. Entomologische Nachrichten und Berichte 50: 244-245.
- Witmond L 1999. *Tremex fuscicornis* a new species for the fauna of the Netherlands (Hymenoptera: Siricidae). Entomologische Berichten 59: 138-140.

Geaccepteerd: 4 juni 2012

Summary

***Megarhyssa* new for the fauna of The Netherlands (Hymenoptera: Ichneumonidae: Rhyssinae)**

Megarhyssa vagatoria (Fabricius, 1793) is presented as a new species for the fauna of The Netherlands. It was found in the southern province of Noord-Brabant, flying around and drilling into birch stems infested by its host, the Siricid *Tremex fuscicornis*. The most suitable trees for the host, are those not in a healthy state, but not yet dead. Such trees are rare. Therefore both *Tremex* and *Megarhyssa* are very rarely observed. *Megarhyssa vagatoria* imagines were found in 2011 over a very long period of time: from mid-May till late September; its host between mid-August and late September.



C.J. (Kees) Zwakhals
Dr. Dreeslaan 204
4241 CM Arkel
keeszwakhals@yahoo.com

J.A.H. (Jap) Smits
Wilgenroosstraat 39
5644 CE Eindhoven

First record of the salticid spider *Sibianor larae* (Araneae: Salticidae) in The Netherlands

Joost Vogels

KEY WORDS

Faunistics, heathlands, jumping spiders, suction sampling

Entomologische Berichten 72 (5): 254-258

In May 2008, *Sibianor larae* Logunov was recorded for the first time in two localities in The Netherlands. A single female was collected at the 'Dwingelderveld' heathland reserve, and a single male at the 'Strabrechtse heide' heathland reserve. Distinctive characters between *S. larae* and the closely related species *S. aurocinctus* are discussed. Both sites of encounter were in relatively open heather vegetation, one of them a wet heath (vegetation type *Ericetum tetralicis*), the other a dry heath (vegetation type *Genisto-Callunetum*). The status of European distribution of *Sibianor larae* is discussed. As its Dutch vernacular name, the Belgian proposal 'Roodkniedikpootspringspin' is adopted.

Introduction

In 2008-2009 an investigation of heathland entomofauna was carried out in two localities in The Netherlands: the 'Dwingelderveld' area in the province of Drenthe and the 'Strabrechtse Heide' area in the province of Noord-Brabant. The objectives were to identify the main factors predicting fauna diversity of heathlands, impact of adverse human activities such as increased nitrogen deposition, and effectiveness of management practices aimed at restoring a heathland to its former state. In this article, I report the encounter of *Sibianor larae* Logunov in both areas. Those are the first documented records for this species in The Netherlands.

Background

In 2008 I started to process samples collected from both localities by year-round pitfall trapping and additional suction sampling performed in May, using a Vortis insect suction sampler (Arnold 1994). In the suction samples I came across a female salticid spider difficult to identify, possibly *Sibianor aurocinctus* (Ohlert). Aart Noordam (personal communication) confirmed the specimen was most likely *Sibianor aurocinctus*, but also sent me an article by Logunov (2001). In this article, the genus *Bianor* (among others) is revised and a new genus *Sibianor* is established, in which the species formerly known as *Bianor aurocinctus* is placed. Logunov (2001) also describes several new species of *Sibianor*. My specimen turned out to be one of them: *Sibianor larae*. Soon after, I found another *Sibianor* specimen in a suction sample from the Strabrechtse Heide. This was a male specimen of the same species, providing the opportunity to report here both on male and female characteristics of *Sibianor larae*. These two individuals were the only specimens collected. None of the pitfall traps used in the same sampling scheme provided any *S. larae* specimens, leading to the conclusion that this species is either rare or rarely visits the ground surface.

Distinction between *S. larae* and *S. aurocinctus*

The description of *S. larae* by Logunov (2001) was based on specimens from museum collections formerly identified as *S. aurocinctus*. *Sibianor larae* closely resembles *S. aurocinctus* in both palpal and epigynal structures. However, in males the proportions of the tegula differ. In females the first loop of the insemination duct is usually bigger and thicker in *S. larae* (figure 2). Beside of this, *S. larae* can easily be separated by the red contrasting patella of leg I in both sexes.

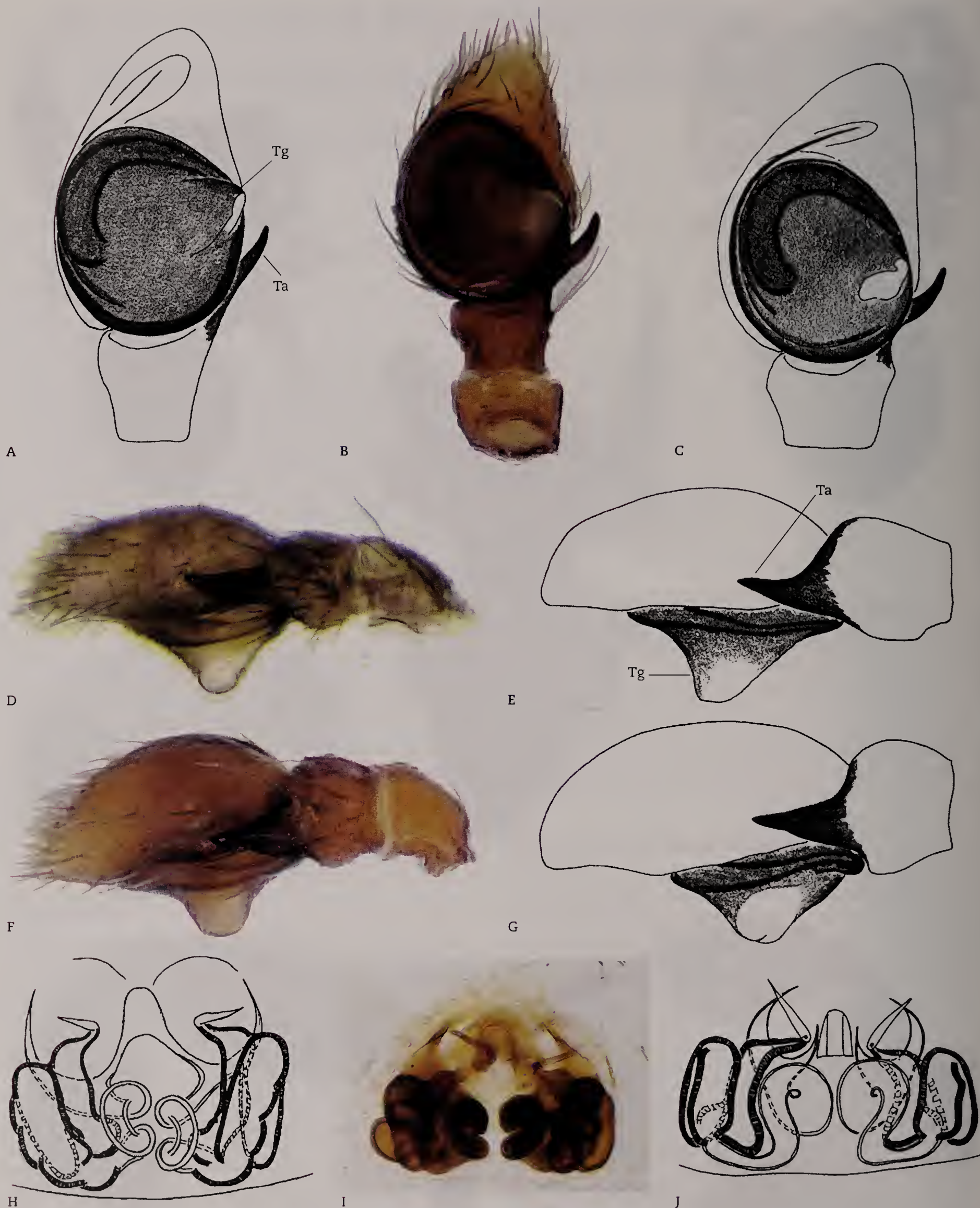
Description of specimens collected

Both the male and female collected match the description by Logunov (2001). Both specimens show the distinctive red coloration of patella I (figure 1). The pattern of coloration of the male tibia I is identical to the drawing by Logunov (2001). In contrast a photograph of leg I of a male *S. aurocinctus* (collection of P. Oger) is also shown (figure 1). Figure 2 shows the male and female copulatory organs of both species. The proportions of the male palp are in agreement with the drawing of *S. larae*. However, examination of the male palp of a specimen of *S. aurocinctus* from Belgium (collection of P. Oger) shows no clear distinctive differences in the proportions of the tegulum between both species (figure 2). There are however, slight differences in the shape of the tibial apophysis when viewed laterally, which is also in agreement with the drawings made by Logunov (2001). In *S. aurocinctus*, the tip of the tibial apophysis is slightly bent upwards, which is not the case in *S. larae*. The lack of additional specimens of both species made it not possible for the author to check whether these differences are consistent between individuals of both species, and therefore cannot be safely used for identification. The shape and size of the first loop of the insemination duct are somewhat intermediate between the drawings of the spermathecae of *S. larae* and *S. aurocinctus*. However, according to Dmitri Logunov (personal communication) *Sibianor* species are poorly distinguishable on the basis



1. Figures from preserved specimens of *Sibirion larae*. A: Female (dorsal view) from Dwingelderveld. B: Male (dorsal view) from Strabrechtse Heide. C: Belgian specimen of a male *Sibirion aurocinctus*. D: Male leg I of *Sibirion larae*. E: Right male leg I, showing red coloration of patella I and proximal part of tibia I. F: male leg I of *Sibirion aurocinctus*. Drawing: D. Logunov; photos: P. Koomen (A,B,E) & P. Oger (C,F)

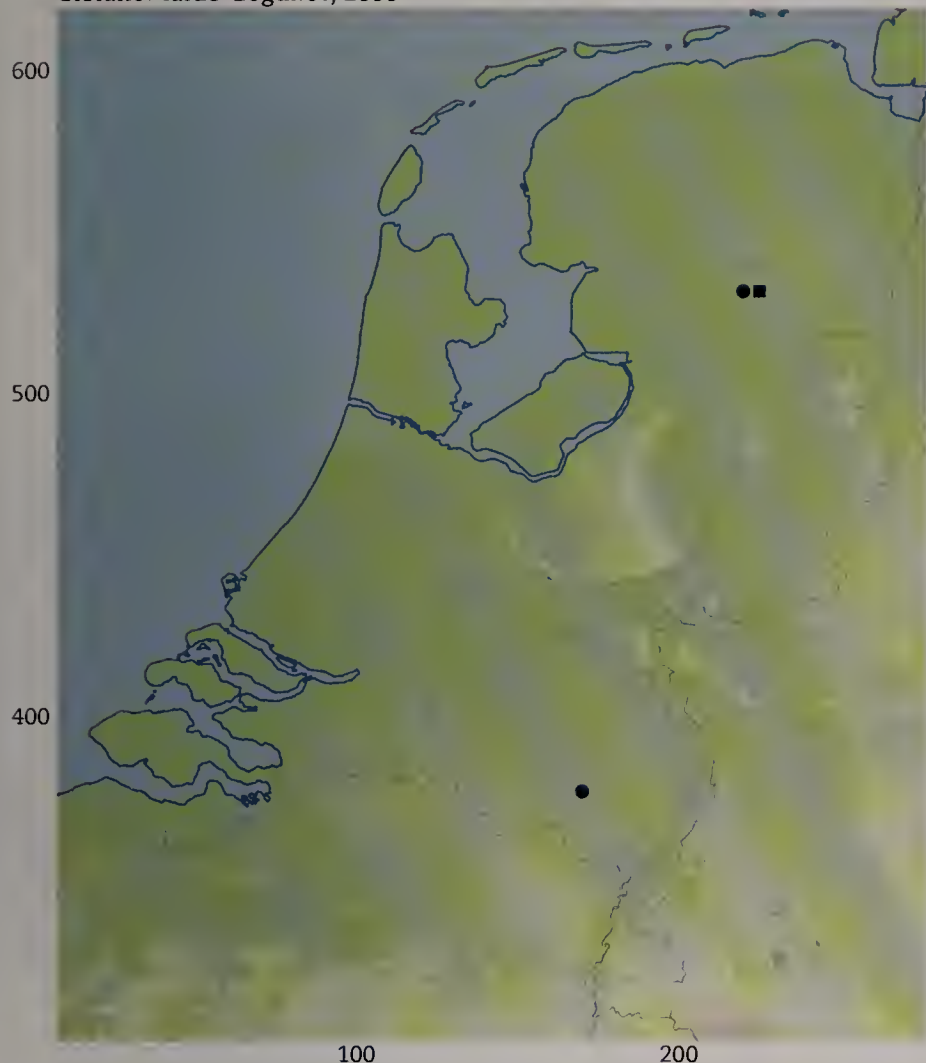
1. Foto's van geconserveerde exemplaren van *Sibirion larae*. A: Vrouwtje (dorsale zijde) van het Dwingelderveld. B: Mannetje (dorsale zijde) van de Strabrechtse Heide. C: Belgisch mannelijk exemplaar van *Sibirion aurocinctus*. D: Poot I van het mannetje van *Sibirion larae*. E: rechterpoot I van mannetje, waarbij de rode kleur van patella I en het proximale gedeelte van tibia I zichtbaar is. F: Poot I van *Sibirion aurocinctus*.



2. Comparison of copulatory organs of *Sibianor aurocinctus* and *Sibianor laeae*, and of the specimens collected. ABC: ventral view. DEFG: lateral view. HIJ: dorsal view. A: Male left palp of *S. aurocinctus*. B: Left palp of male specimen collected. C: Male left palp of *S. laeae*. D: Male left palp of *S. aurocinctus*. E: Male left palp of *S. aurocinctus*. F: Male left palp of *S. laeae*. G: Male left palp of *S. laeae*. H: Spermathecae of *S. aurocinctus*. I: Spermathecae of female specimen collected, showing the first loop of the insemination ducts in the centre. J: Spermathecae of *S. laeae*. Tg= tegulum; Ta= tibial apophysis. Drawings: D. Logunov; photos: P. Koomen (B,F,I) & P. Oger (D)

2. Vergelijkingen van copulatieorganen van *Sibianor aurocinctus* en *Sibianor laeae* met die van de verzamelde exemplaren. ABC: ventraal aanzicht. DEFG: lateraal aanzicht. HIJ: dorsaal aanzicht. A: tekening van mannelijke linkerpalp van *S. aurocinctus*. B: Mannelijke linkerpalp van verzameld mannetje. C: Mannelijke linkerpalp van *S. laeae*. D: Mannelijke linkerpalp van *S. aurocinctus*. E: Mannelijke linkerpalp van *S. aurocinctus*. F: Mannelijke linkerpalp van *S. laeae*. G: Mannelijke linkerpalp van *S. laeae*. H: Spermathecae van *S. aurocinctus*. I: Spermathecae van verzameld vrouwtje. J: Spermathecae van *S. laeae*, met de eerste bocht van het inseminatie kanaal in het centrum. Tg= tegulum; Ta= tibia apofyse.

Sibianor larae Logunov, 2000



3. Records of *Sibianor larae* in The Netherlands. Circles: Records of *Sibianor larae* by the author; square: older record of recently identified *S. larae* by P. Koomen.

3. Nederlandse vindplaatsen van *Sibianor larae*. Cirkels: vondsten van *Sibianor larae* door de auteur; vierkant: oudere vondst van recent als *S. larae* geïdentificeerd individu door P. Koomen

of females, due to a strong intraspecific variation of their spermathecae. Therefore, one should not pay much attention to the intermediate state of the first loop in the insemination duct of the female examined. As mentioned, the same seems to be true for the shape of the tegulum of the male palp. It can be concluded that the easiest way to distinguish both species is by the coloration of tibia I in both sexes.

Description of Dutch *S. larae* sites

Both areas where *S. larae* was found (figure 3) are large, open heathland reserves, managed by Natuurmonumenten (Dwingelderveld) and Staatsbosbeheer (Strabrechtse Heide). The female specimen was collected at the 29th of May 2008 in the Dwingelderveld (RD coordinates: 221.7-533.9): a recently sod-cut (20% bare soil), sheep-grazed wet heath (vegetation type *Ericetum tetralicis*), dominated by bog heather (*Erica tetralix*), but with a rather high coverage of common heather (*Calluna vulgaris*) as well. The male specimen was collected at the 27th of May 2008 in the Strabrechtse Heide (RD coordinates: 170.5-379.2): a dry heath (vegetation type *Genisto-Callunetum*), with a rather high coverage of purple moor grass (*Molinia caerulea*) and common heather, grazed rather intensively by herded sheep.

European status of *S. larae*

The European distribution of *S. larae* is still largely unclear. When described, the species was known from Finland, Sweden, Estonia, and (European) Russia (Logunov 2001). Recently, *S. larae* was reported as a new species for the Belgian fauna (Van Keer et al. 2010). Records of this species also exist from a handful of locations in Germany (Van Keer 2010, Staudt 2011). The occurrence of this species in The Netherlands fits well into its now known European distribution. Both in Belgium and Germany the total number of records are very limited. In both countries, this species is probably rare. This is presumably also true for the Dutch situation.

Possibly some of the Dutch *S. aurocinctus* specimens collected and identified before *S. larae* was described, in fact belong to the latter species. Already, one female specimen formerly identified as *S. aurocinctus*, collected by Peter Koomen (Koomen 1993) in the province of Drenthe has been re-identified as *S. larae* (Figure 3). I invite Dutch arachnologists to check their own and/or museum collections for earlier finds. *Sibianor aurocinctus* s.l. has been recorded in The Netherlands from the provinces of Drenthe, Gelderland, Utrecht, Noord-Holland, Noord-Brabant and Limburg (Van Helsdingen 2011).

Dutch vernacular name

Van Keer et al. (2010) propose 'Roodkniepootspringspin' as its vernacular name in Belgium. In order to keep Dutch spider names in both countries consistent, I propose to use the same name in The Netherlands.

Acknowledgements

The research scheme in which *Sibianor larae* was found, was funded by the former Ministry of Agriculture, Nature Management and Food quality (LNV), currently part of the Ministry of Economy, Agriculture and Innovation (EL&I). Aart Noordam helped me in the initial identification of the specimens and provided me with the article in which the revision of *Bianor* was published. Without his help and suggestions, I would surely have missed that the specimens belongs to a species not yet recorded for The Netherlands. Therefore, his help and assistance are greatly appreciated. Peter Koomen reviewed an earlier version of this article and photographed the specimens and copulatory organs, his help was much appreciated. Pierre Oger kindly permitted the use of his photographs of Belgian collected specimens of *Sibianor aurocinctus*. I thank Dmitri Logunov, author of *Sibianor larae*, for his confirmation of the identification, and for his kind permission to use his drawings in figures 1 and 2.

References

- Arnold AJ 1994. Insect suction sampling without nets, bags or filters. *Crop Protection* 13 (1): 73-76.
- Koomen P 1993. Verslag van de 147e zomervergadering van de Nederlandse Entomologische Vereniging, 12-14 juni 1992, te Ansen (Dr.). Araneida-spinnen, Opiliona-hooiwagens, Ixodida-teken, en Myriapoda-duizend- en miljoenpoten. *Entomologische Berichten, Amsterdam* 53: xxxii-xxix.
- Logunov DV 2001. A redefinition of the genera *Bianor* Peckham & Peckham, 1885 and *Harmochirus* Simon, 1885, with the establishment of a new genus *Sibianor* gen.n. (Aranei: Salticidae). *Arthropoda Selecta* 9: 221-286.
- Staudt A 2011. Nachweiskarten der Spinnentiere Deutschlands (Arachnida: Araneae, Opiliones, Pseudoscorpiones). *Arachnologische Gesellschaft*. Available on: <http://www.spiderling.de/arages/index2.htm>. [Consulted on 09.10.2011]
- Van Helsdingen PJ 2011. Catalogus van de Nederlandse spinnen. Versie 2011.1. Available on: <http://science.naturalis.nl/media/301123/spinnencatalogus%202011.1.pdf>
- Van Keer K, Oger P & Maingeot M 2010. First record of *Sibianor lae* Logunov 2001 (Araneae: Salticidae) for Belgium. *Nieuwsbrief Belgische Arachnologische Vereniging* 25(1): 46-49.

Geaccepteerd: 22 juli 2012

Samenvatting

De springspin *Sibianor lae* (Araneae: Salticidae) nieuw voor Nederland

Sibianor lae Logunov, 2001 wordt voor het eerst gemeld voor de Nederlandse fauna. In mei 2008 werden twee exemplaren in Nederland aangetroffen: een vrouwtje in het heidegebied Dwingelderveld (Drenthe) en een mannetje in het heidegebied de Strabrechtse Heide (Noord-Brabant). Beide vangstlocaties bestonden uit een open heidevegetatie met zowel natte als droge heide. De huidige kennis over de Europese en Nederlandse verspreiding van de soort wordt besproken. De voorgestelde Nederlandse naam volgt een eerder Belgisch voorstel: Roodkniedikpootspringspin.



Joost Vogels
Bargerveen foundation
Radboud University Nijmegen
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
The Netherlands
j.vogels@science.ru.nl

Digitaliseren van de entomologische collecties van Naturalis Biodiversity Center

Joost van Leusen
Maarten Heerlien

TREFWOORDEN

Centrale database, natuurhistorische collecties, registratie

Entomologische Berichten 72 (5): 259-262

Naturalis Biodiversity Center heeft in 2009 een grote som geld ontvangen voor het digitaliseren van zeven miljoen van de naar schatting 37 miljoen beheerde objecten. Het digitaliseren van de objecten vindt plaats in digistraten. De digistraat entomologie heeft als opdracht meegekregen om tot 1 juni 2015 850.000 insecten één op één te registreren. Naast de digistraat entomologie is het 100.000 laden project opgezet dat van elke insectenlade de inhoud registreert en de locatie vastlegt waar de lade is opgeborgen.

Inleiding

De laatste jaren digitaliseren veel Nederlandse erfgoedinstellingen hun cultuurhistorische collecties. Zoveel mogelijk gegevens van objecten uit de collecties worden opgeslagen in digitale bestanden, vaak vergezeld van beeldmateriaal. Hierdoor wordt het nationale erfgoed behoed voor verval en kan de in de collecties besloten informatie beter worden ontsloten voor een breder publiek. Onder andere het Nationaal Archief, het Nederlands Instituut voor Beeld en Geluid, de Koninklijke Bibliotheek en het Rijksmuseum hebben veel bereikt op dit gebied. Sinds enige tijd bouwt ook Naturalis Biodiversity Center hard aan een gedigitaliseerde collectie.

In 2009 kreeg het toen nog op te richten instituut Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis (Naturalis Biodiversity Center) een budget toegekend van het ministerie van Onderwijs, Cultuur en Wetenschap (OCW) uit het Fonds Economische Structuurversterking (FES). Dit fonds beheert meevallers uit de aardgasopbrengsten en financiert onder andere projecten gericht op de groei van de Nederlandse kenniseconomie. Een deel van het toegekende FES-budget is bedoeld om het Zoölogisch Museum Amsterdam (ZMA), de Herbaria van Wageningen en Leiden, en Naturalis te integreren tot één instituut: Naturalis Biodiversity Center. Hierdoor ontstaat een unieke collectie van naar schatting 37 miljoen objecten (figuur 1). Mondiaal behoort Naturalis Biodiversity Center hiermee tot de top vijf van natuurhistorische collecties. Door de samenvoeging zijn de entomologische collecties van Wageningen, het ZMA en Naturalis nu onder één dak gebracht in Leiden. Een ander deel van het budget wordt besteed aan het project FES Collectie Digitalisering (FCD) Met OCW is afgesproken dat op 30 juni 2015 zeven miljoen relevante collectieobjecten digitaal ontsloten zullen zijn. Daarnaast wordt er geïnvesteerd in een permanente infrastructuur voor digitalisering zodat die ook na afloop van het project kan worden voortgezet. Voor de entomologische collecties houdt dit in dat de gegevens van ongeveer 850.000 insecten digitaal zullen worden vastgelegd, en dat er zoveel mogelijk insectenladen zullen worden geregistreerd en geïnventariseerd.

Digitaliseren

Het digitaliseren bestaat hoofdzakelijk uit het digitaal registreren van de gegevens behorende bij de collectieobjecten. Zo nodig worden er ook foto's van de objecten genomen. Deze werkzaamheden worden uitgevoerd in de zogeheten 'digistraten', productieruimten binnen Naturalis Biodiversity Center waar eenzelfde soort objecten wordt gedigitaliseerd. Door de activiteiten in de digistraat te organiseren als in een productieproces, wordt het mogelijk om te specialiseren en te optimaliseren en om zo grote aantallen te digitaliseren. Naast de digistraat entomologie zijn er onder andere straten waar alcoholpotten, glaspreparaten, houtmonsters, (e)vertebraten en herbariumvellen worden gedigitaliseerd. In het museum bevindt zich de molluskenstraat in de zaal Live Science, waar Naturalis Biodiversity Center aan de museumbezoekers laat zien hoe een digistraat er uitziet en wat er allemaal bij komt kijken om objecten stuk voor stuk te digitaliseren.

Welke groepen insecten te digitaliseren

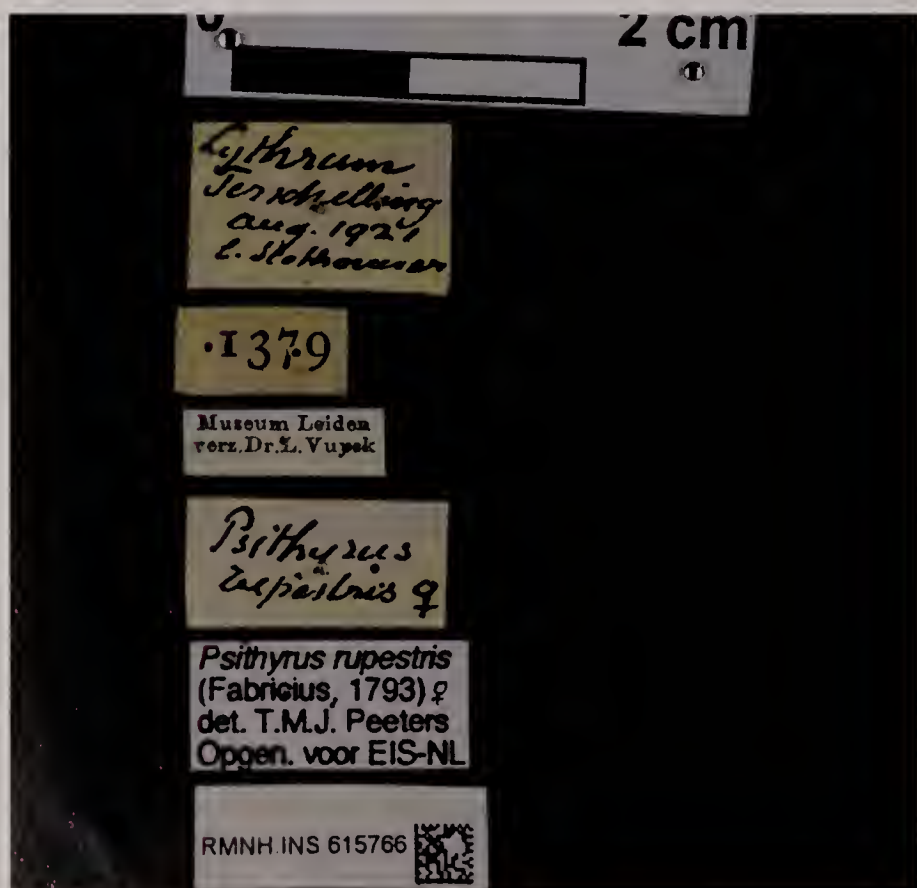
Omdat 850.000 insecten maar een klein deel vormen van de geschatte zeventien miljoen insecten binnen Naturalis Biodiversity Center, worden eerst de deelcollecties gedigitaliseerd waar het instituut een groot belang bij heeft. Om dit belang zo objectief mogelijk te kunnen bepalen, is door alle belanghebbenden een wensenlijst van te digitaliseren groepen insecten opgesteld. Deze lijst is vervolgens voorzien van objectieve criteria, zoals relevantie voor lopend onderzoek. Daarna is er door een brede groep betrokkenen over gestemd. Dit heeft geleid tot een rangorde die ter besluitvorming is voorgelegd aan de stuurgroep van het project. Naast de gekozen groepen insecten is er een vrije ruimte van ongeveer 20 procent om onverwachte extra prioriteiten in te kunnen plannen. De prioritering is dynamisch en zal regelmatig worden herzien om het voortschrijdend inzicht mee te kunnen laten wegen. De eerste gedigitaliseerde deelcollectie is die van de hommels, ongeveer 175.000 stuks. De groepen die nu onderhanden worden genomen zijn de Nederlandse



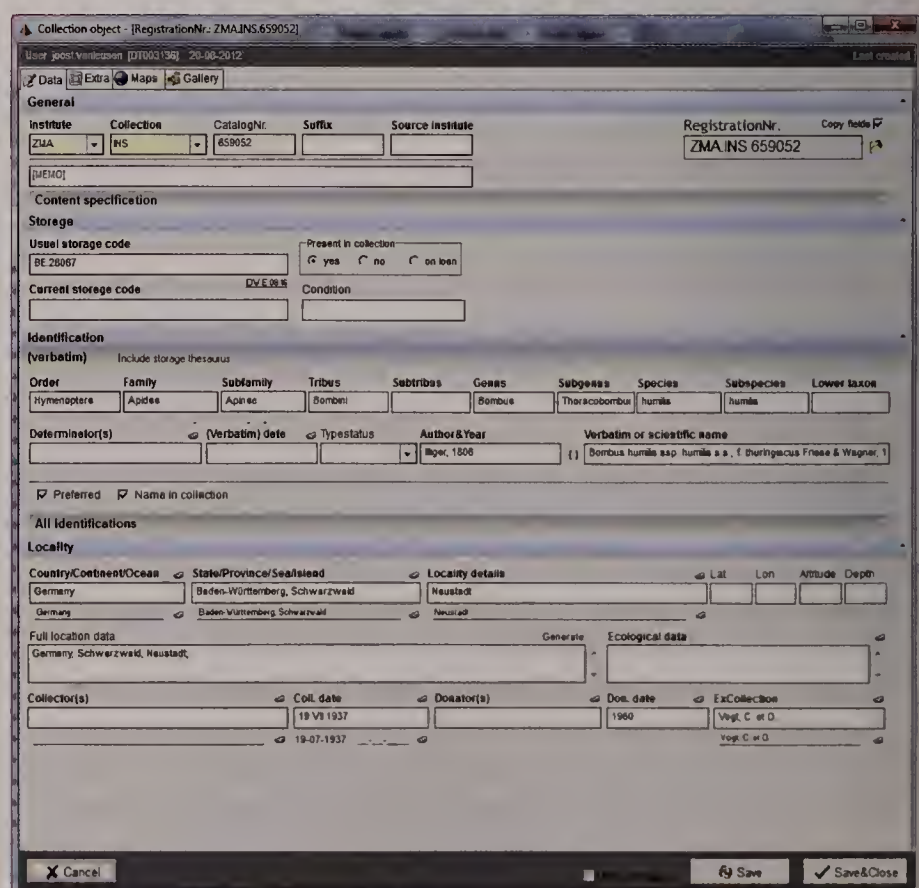
1. De collectie van Naturalis Biodiversity Center is een van de grootste ter wereld. Foto: Naturalis Biodiversity Center
1. The collection of Naturalis Biodiversity Center is one of the largest in the world.



2. Registrator in de entomologiestraat waar de insectencollectie wordt gedigitaliseerd. Foto: Naturalis Biodiversity Center
2. Registrar in the 'entomology street' where the insect collection is being digitized.



3. Variëteit van etiketten aan een speld. Foto: Naturalis Biodiversity Center
3. Variation of labels at a pin.



4. Registratiemenu voor elk gedigitaliseerd insect.
4. Registration screen for every digitized insect.



5. Van elke lade die is gedigitaliseerd wordt een samengestelde foto gemaakt, zoals hier voor de hommels. Foto: Naturalis Biodiversity Center
5. For every collection drawer that is digitized, an image is made, like here for the bumblebees.

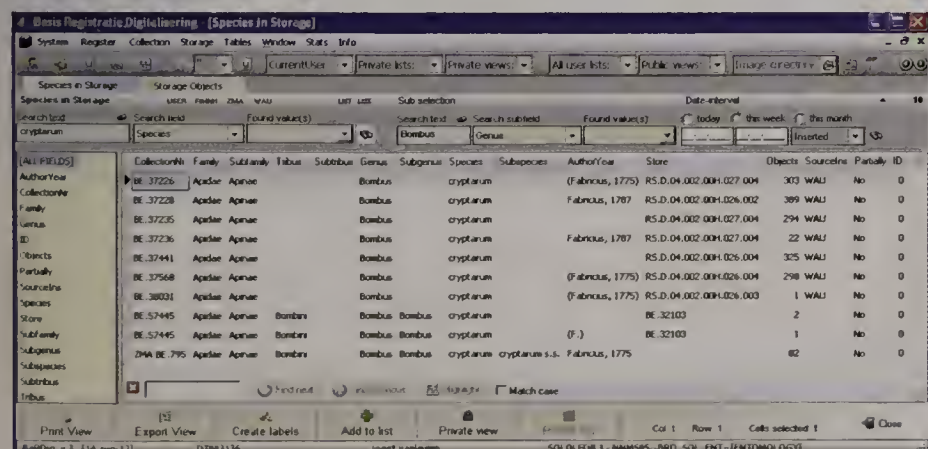
waterkevers, de Nederlandse vlinders, de collectie Everts (kevers) en de typen.

Entomologiestraat

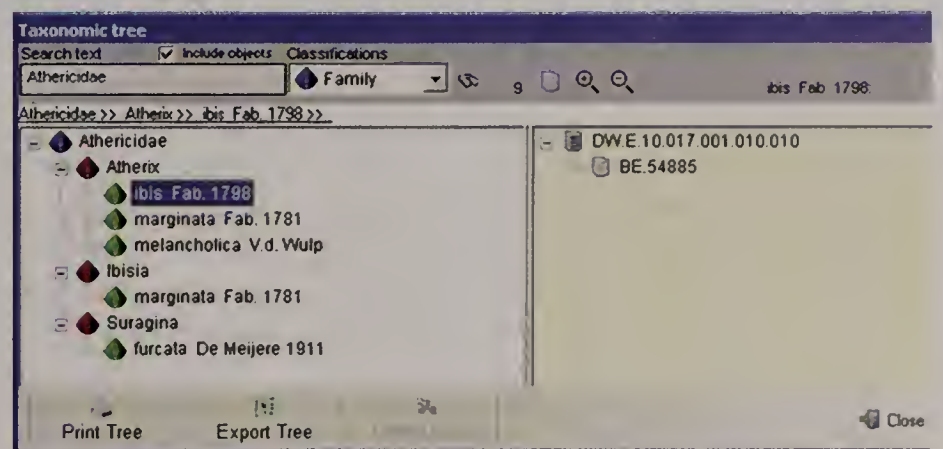
Binnen het pand van Naturalis Biodiversity Center aan de Darwinweg in Leiden is een specifieke ruimte gecreëerd om het digitaliseringswerk aan de entomologische collecties uit te voeren (figuur 2). De te digitaliseren informatie over elk insect staat op etiketjes die aan de speld onder het insect zitten geprikt en, of in de lade bij de insecten. De variatie onder de aangetroffen etiketten is enorm (figuur 3). Het aantal etiketten per insect verschilt, elke verzamelaar heeft zijn eigen handschrift, handschriften verschillen per tijdvak en er zijn verschillende talen gebruikt om de informatie op te schrijven. Vijf dagen in de week is een vaste groep (tijdelijke) medewerkers samen met de collectiebeheerders en onderzoekers bezig om de basisinformatie van de etiketten in te voeren in een centrale database. Aan grote labtafels heeft elke registrator een plek met zijn gereedschap

(pincetten, loep en lamp), een insectenlade, een barcodelezer en een computer. Elk insect uit de lade wordt voorzien van een nieuw etiket met een uniek nummer, waaronder het exemplaar voortaan bekend is in het systeem. Aan dit nummer worden de gegevens toegevoegd die specifiek bij het exemplaar horen. Deze gegevens worden vastgelegd in een tijdelijk door het projectteam ontwikkelde database, de Basis Registratie Digitalisering (BRD). Het nummer wordt op het nieuwe etiket ook weergegeven door een vierkante barcode die met een barcodelezer kan worden gelezen. Een groot verschil met eerdere digitaliseringsprojecten binnen Naturalis Biodiversity Center is, dat nu ook wordt vastgelegd in welke lade het insect zich bevindt. Elke lade heeft een label met een eigen uniek nummer en barcode gekregen. Wordt een exemplaar later verplaatst, dan kan door het scannen van de barcode van insect en lade de verplaatsing in het systeem worden bijgehouden.

In figuur 4 wordt een deel van het scherm getoond van het programma waarin de gegevens door de registratoren worden vastgelegd. Een deel van de gegevens is nodig



6. Informatie-opvraagsscherm van de database Basis Registratie Digitalisering, waarbij de zoekterm cryptarum is gebruikt.
6. Inquiry screen of the registration database of all digitized collection specimens. Here the database has searched for the term cryptarum.



7. Opvraagsscherm voor taxonomische relaties van een afzonderlijke soort.
7. Inquiry screen that shows taxonomic relationships of a certain species.

voor het beheren van de insecten op objectniveau en een deel is van belang voor onderzoek. Het valt buiten de scope van het project om per object *alle* beschikbare gegevens te registreren, bijvoorbeeld de informatie vastgelegd in veldboeken. De bij het insect aanwezige informatie wordt vastgelegd in groepen: algemeen, magazijn, taxonomie, vindplaats en verzamelaar.

Nadat van alle insecten uit een lade de informatie is vastgelegd, wordt er een foto van de lade gemaakt (figuur 5), opgebouwd uit een groot aantal kleinere foto's. Op de samengestelde foto is de scherptediepte en detaillering zodanig dat er ingezoomd kan worden op de individuele insecten en er veel details kunnen worden gezien. Ook is het in veel gevallen mogelijk om vanaf het scherm de barcode te lezen, waarmee de bij een exemplaar behorende informatie opgeroepen kan worden.

100.000 ladenproject

Naast het vastleggen van informatie per insect in de entomologiestraat worden er zoveel mogelijk laden in de entomologiecollectie geregistreerd in het zogeheten 100.000 ladenproject. Hiervoor is een mobiel team opgezet, uitgerust met karretjes, laptops en barcodelezers. Elke lade wordt gekenmerkt door er een label op te plakken met een uniek nummer, ook weer weergegeven door een barcode. Er is een aparte module binnen de BRD ontworpen om de informatie van elke lade vast te leggen. Door met een barcodelezer de code te scannen, wordt het record van de lade opgeroepen. Vervolgens worden de aanwezige soorten en hun aantallen ingevoerd en wordt de locatie van de lade vastgelegd. Op deze manier zijn tussen oktober 2011 en juli 2012 zo'n 65.000 laden verwerkt. Na afloop van dit project zal er binnen Naturalis Biodiversity Center één centraal toegankelijke database zijn, die collectiebeheerders en onderzoekers inzicht verschaft in wat er aan entomologisch materiaal aanwezig is en waar zich dat bevindt.

Mogelijkheden met de BRD na digitalisering

Voor collectiebeheerders verandert er veel. Zij kunnen niet meer zomaar een insect overprikken van de ene in de andere lade, maar ze moeten nu elke verandering en verplaatsing bij gaan houden in de BRD. Daar staat tegenover dat het straks voor een brede groep mensen mogelijk is om in één systeem te zien of een soort binnen Naturalis Biodiversity Center aanwezig is, hoeveel exemplaren er van zijn en waar die zich bevinden.

In het onderstaande voorbeeld (zie ook figuur 6) is er gezocht op de naam *cryptarum*. Deze naam komt in de BRD zowel voor onder de hommels als onder de zweefvliegen. Door de hommels te selecteren blijkt dat er in Naturalis Biodiversity Center tien laden voorkomen met deze hommel, verspreid over de collecties van het ZMA, Wageningen en Leiden, met in totaal 1717 exemplaren. Als in de toekomst bijvoorbeeld de verschillende hommelcollecties geïntegreerd worden, zal de BRD een belangrijk hulpmiddel zijn bij de planning, voorbereiding en uitvoering van de integratie.

Daarnaast zijn er in de BRD verschillende zoekschermen toegevoegd om het beheer van de enorme insectencollectie gemakkelijker te maken en om controles uit te kunnen voeren. Zo is er bijvoorbeeld de mogelijkheid om een taxonomische boom weer te geven (figuur 7). Wil je weten welke genera en soorten Naturalis Biodiversity Center heeft van de Athericidae, dan wordt dat getrapt weergegeven. Links in het plaatje staat de taxonomische indeling, rechts een lijstje met de laden waarin *Atherix ibis* Fabricius gevonden kan worden. Zo kan ook gemakkelijk gecontroleerd worden of de verschillende (taxonomische) niveaus en hun relaties goed zijn geregistreerd.

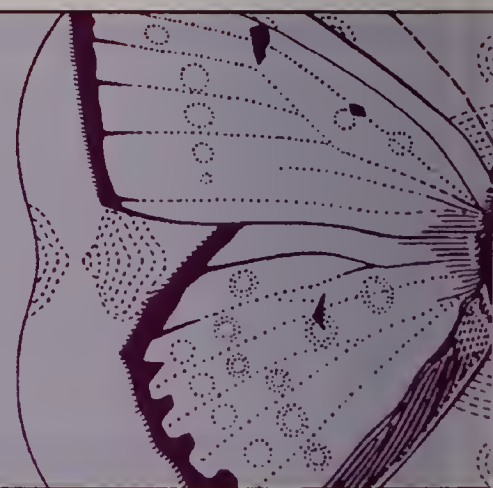
Na het digitaliseren van 850.000 insecten blijven er nog een heleboel over. De entomologiestraat zal ook na het FCD-project blijven bestaan, zodat daar groep na groep gedigitaliseerd kan worden. Dankzij de FES-financiering is de entomologische collectie straks optimaal ontsloten voor beheer en onderzoek. Zowel interne als externe gebruikers zullen een geweldig middel in handen hebben om grootschalig biodiversiteitsonderzoek uit te voeren.

Geaccepteerd: 17 augustus 2012

Summary

Digitizing the entomological collection of Naturalis Biodiversity Center

In 2009 Naturalis Biodiversity Center received a large amount of money to digitize seven million of the 37 million objects in the collection. Digitization of objects takes place in so called 'digistreets'. The digistreet entomology has been presented with the challenge to register 850.000 insects one on one before July the 1st of 2015. In addition to the digistreet, the '100.000 tray project' has been initialized to record the contents of each tray of insects in the collection and to register the location where the tray is stored.



Joost van Leusen & Maarten Heerlien
Naturalis Biodiversity Center
Postbus 9517
2300 RA Leiden
joost.vanleusen@naturalis.nl

Uitgelezen

Kees de Heer (tekst), Elwin van der Kolk & Jasper de Ruijter (Illustraties) 2012

Bijen in beeld

Uitgave KNNV Uitgeverij, Zeist. 32 pp.
ISBN: 9789050114042. Prijs: € 4,95

In de serie '... in beeld' verscheen een boekje in zakformaat (21 × 10 cm) over bijen. Het boekje bevat een aantal inleidende paragrafen, portretten van zestien bijensoorten en besluit met een uitklapbare kaart met daarop tekeningen van alle zestien soorten. Het boekje is rijk geïllustreerd met habitus- en kleurtekeningen van bijen en hun leefomgeving.

In de inleidende paragrafen komen achtereenvolgens aan bod: de leefwijze, het herkennen van bijen, de manieren waarop bijen het stuifmeel transporteren, hun nestbouw, koekoeksbijen en andere vijanden, de families van de bijen, bijenhotels en geschikte vliegplanten. Deze inleidende teksten zijn informatief maar bevatten ook enkele malen onzin. Enkele voorbeelden: 'Alle solitair levende wilde bijen kennen precies één generatie per jaar', 'Hommels en enkele andere wilde bijen hebben gladde angels', 'De meeste wilde bijen hebben alleen een legboor en geen angel, dus die steken helemaal nooit'. Angelloze bijensoorten komen in ons land niet voor, maar zijn beperkt tot de tropen. Alle vrouwelijke bijen in ons land hebben angels en alle mannen zijn angelloos. Alle bijenangels (en ook die van de sociale wespen) dragen weerhaakjes en zijn dus niet glad. Behalve de angels van de honingbij, blijven de angels van andere bijensoorten niet in onze huid achter, omdat ze niet eens onze huid kunnen doorboren en indien dat wel gebeurt, zijn waarschijnlijk de angelspijeren sterk genoeg om deze dunne naalden snel weer uit onze huid terug te trekken. En ook onder de solitaire bijensoorten kennen we diverse soorten met twee of meer generaties per jaar.

Vervolgens worden zestien bijensoorten besproken. Elk portret bevat een of enkele afbeeldingen en een beschrijving van het uiterlijk en de leefwijze in ongeveer 150 woorden. En elk portret besluit met de lengte en de vliegtijd van de soort. Diverse soortteksten bevatten helaas onnauwkeurigheden zoals een verkeerde koekoeksbijrelatie, halmvliegen die si-gaargallen veroorzaken in de stengels van lisdodde in plaats van in riet, de larven van de grote zijdebij die cocons spinnen, etc. De portrettekeningen van de zestien bijensoorten zijn allemaal van bovenaf met de vleugels naar de zij-kanten, zodat je het achterlijf kunt zien. Van de honingbij zijn zowel een konin-



gin, als een dar en een werkster afgebeeld, van de meeste andere bijen alleen een vrouwtje. Alleen bij de grote wolbij, het vosje en de gewone sachembij zijn ook mannetjes afgebeeld. En bij het portret van de gewone maskerbij is ook een kop met het masker van een mannetje afgebeeld. Tenslotte staat op de voorkant van het boekje onder andere een grote tekening van de klokjesdikpoot. Allerlei details zoals kleur, grootte en positionering van de tekeningen zijn voor verbetering vatbaar, maar in algemene zin zijn de tekeningen van redelijke kwaliteit en tonen de grote verschillen tussen de soorten. Over de keuze van de soorten nog een enkele opmerking. De keuze voor de algemeen voorkomende gewone geurgroefbij is juist, maar de wetenschappelijk naam *Lasioglossum pauxillum* duidt op een merkwaardige fout. En de grote afwezige is mijns inziens de tronkenbij (*Heriades truncorum*) een bijensoort die in bijenhotels in de meeste tuinen nestelt. Tevens is het jammer dat dit boekje, en de eveneens onlangs verschenen zoekkaart met prima afbeeldingen van twintig wilde bijensoorten in tuinen, niet op elkaar zijn afgestemd.

Op een overzichtelijke en handige uitklapkaart achterin het boekje worden de zestien bijensoorten afgebeeld met een

verwijzing naar de pagina waar ze besproken worden. Alle soorten zijn daarop tevens verdeeld over de categorieën pootverzamelaars, buikverzamelaars, lijfverzamelaars, kropverzamelaars en koekoeksbij = niet verzamelaar. Deze categorieën staan voor de wijze waarop het stuifmeel wordt getransporteerd. Daarin zijn enkele fouten geslopen want de grote wolbij verzamelt het stuifmeel onder haar buik evenals de tuinbladsnijder en de rosse metselbij. Ze is waarschijnlijk verwisseld met de gewone sachembij, want die verzamelt het stuifmeel aan de poten en niet onder haar buik. Ook vind ik het begrip 'lijfverzamelaar' voor de kleine roetbij ongelukkig gekozen. De kleine roetbij woelt zich zijdelings door een bloem maar kamt het stuifmeel daarna naar de poten, waarbij evenals bij andere pootverzamelaars ook wel stuifmeel aan de haren onder het achterlijf en het borststuk blijft hangen. Dat maakt haar echter nog geen lijfverzamelaar, een te algemeen begrip dat we mijns inziens beter kunnen schrappen, want het is op geen enkele wilde bij in Nederland van toepassing.

Het grote publiek zal zich niet of nauwelijks storen aan de inhoud van dit boekje. Voor de schrijver of uitgever van dit boekje was 't een kleine moeite geweest de inhoud in drie uurtjes door een bijenspecialist te laten controleren. Als KNNV-er beschouw ik dit boekje als een gemiste kans voor de KNNV om in 'het jaar van de bij' 2012 een kleine, maar degelijke bijdrage te leveren aan de informatie over wilde bijen in ons land.

Theo Peeters (Stichting Bargerveen)

Rolf Witt 2009

Wespen

Vademecum Verlag, Oldenburg. 400 pp.
ISBN: 978-3-9813284-0-0. € 40,- (bespreking eerder verschenen in het tijdschrift Natuur.focus)

Wespen hebben geen al te beste reputatie. Vaak worden ze geassocieerd met veeleidelijk bedelgedrag en pijnlijke steken. Dat de kennis van wespen vaak beperkt is, is dan ook geen verrassing te noemen. En dat is spijtig want wespen vormen een interessante en veelzijdige groep. Naast het zeer degelijke zesde deel van de 'Nederlandse Fauna', dat volledig aan wespen en mieren gewijd is, bestaat er nauwelijks literatuur over wespen in het Nederlands. Ook het boek 'Wespen' van Rolf Witt is opnieuw een anderstalig werk, maar door zijn degelijkheid toch zeker de moeite waard om aan te schaffen.



Het boek levert met zo'n 450 schitterende foto's, 160 duidelijke (kleuren)tekeningen en summiere soortbeschrijvingen een mooi overzicht van de diversiteit binnen de wespenwereld. In deze tweede druk zijn nog meer genera en soorten opgenomen, zodat het hele uitgebreide wespenscala aan bod komt. Zo'n 200 soorten uit 150 Midden-Europese genera komen aan bod. Daarnaast geven de foto's vaak een goed beeld van de ecologische behoeften van de verschillende soorten doordat de nestplaats of de prooi soort goed in beeld gebracht worden. Wie zich door het Duits heen kan worstelen, vindt in dit boek verder een zeer uitgebreide beschrijving van de levensstrategieën van de verschillende groepen wespen en enkele noties omtrent biologie, ecologie en taxonomie. Ook is een hoofdstuk opgenomen over de gevolgen van klimaatverandering en volgen tips voor het aantrekken van solitaire wespen in de tuin. Tot slot wordt de waarde van wespen als biologische bestrijders aangehaald.

Een belangrijk deel van het boek betreft het sleutelgedeelte. De grote families worden alle tot op genusniveau uitgewerkt. Voor de blad- en goudwespen en de spinnendoders blijft de tabel eerder vaag en is determinatie enkel tot op het niveau van familie of onderfamilie mogelijk. Gelukkig komen de verschillende genera van deze families wel aan bod bij de soortbeschrijvingen. Voor de groep van de veldwespen en de echte wespen

is een soorttabel voor herkenning van de nesten en de volwassen dieren beschikbaar. De sleutels die in het wespenboek in de reeks 'Nederlandse Fauna' staan, zijn weliswaar van een hogere kwaliteit. Zowel de duidelijkere tekeningen als de mate van volledigheid, waarbij verschillende families meer uitgewerkt zijn tot op genusniveau, pleiten eerder in het voordeel van dit werk. Helaas is het wespen- en mierendeel van de Nederlandse Fauna reeds enkele jaren uitverkocht en zit een herdruk er niet meteen aan te komen. Het boek 'Wespen' van Rolf Witt is echter een goed alternatief dat niet kan ontbreken in de bibliotheek van de rechtgeaarde wespenliefhebber. En wees gerust, je krijgt waar voor je geld.

Jens D'Haeseleer (Natuurpunt Studie, België)

Phil Sterling, Mark Parsons & Richard Lewington 2012

Field guide to the micro-moths of Great Britain and Ireland

British Wildlife Publishing, Dorset.
ISBN 978-0-9564902-1-6. 416 pp.
paperback € 37,-, hardback € 67,50

Jong en oud, iedereen is opgegroeid met het principe dat 'motten' schadelijk en grijs zijn. Het tegendeel is waar en dat bewijst deze veldgids. Van het totaal aantal 'motten' zijn er ongeveer 2200 inheemse Nederlandse soorten, waarvan ongeveer 900 grote nachtvlinders en 1350 soorten microlepidoptera: micro's, micro-nachtvlinders of kleine vlinders. Deze titel behandelt de laatste groep van de in Groot-Brittannië en Ierland voorkomende soorten. Van de ruim 1627 microvlinders bekend van de Britse eilanden en Ierland zijn in deze gids ongeveer 1033 soorten beschreven en 927 geïllustreerd, waarvan ongeveer 92 soorten niet in Nederland voorkomen.

De omslag van deze titel bewijst onmiddellijk dat micro's kleurrijk kunnen zijn, met een imposante illustratie van de vuurmot (*Carcina quercana*). Dit is het werk van allround natuurhistorisch kunstenaar Richard Lewington, die er wederom in geslaagd is om vele honderden soorten tot in detail te illustreren. Hij is één van de weinige illustrators, naast Roland Johansson (onlangs grote prestaties leverend voor de Zweedse serie Nationalnyckeln) en František Gregor (bekend van onder meer de serie Microlepidoptera Palaearctica), die dit kan en kon bewerkstelligen. Het werk van Lewington zien wij onder meer terug in de Field Guide of Moths of Great Britain and



Ireland (2003) en de Fieldguide Dragonflies (2006). Beide werken zijn ook vertaald en bewerkt door De Vlinderstichting, zoals de Veldgids Nachtvinders (2006) en Libellen van Europa (2008). Lewington heeft al eerder kennis kunnen maken met de micro's toen hij illustreerde voor de serie The Moths and Butterflies of Great Britain and Ireland. De auteurs zijn Phil Sterling en Mark Parsons, waarvan de laatste werkzaam bij de Butterfly Conservation en al tientallen jaren betrokken bij het nachtvlinderonderzoek in Groot-Brittannië. Parsons is ook één van de personen achter de Britse rode lijst van de nachtvlinders. Sterling specialiseerde zich iets dieper in de micro's en dat het kweken van de soorten zijn specialiteit en passie is zien wij ook terug in de beschrijvingen en foto's van rupsen en vraatsporen.

Het boek begint aanvankelijk met een pakkende introductie van micro's waarin al spoedig wordt aangegeven dat dit boek uitsluitend de goed herkenbare soorten behandelt en dat de determinatie van veel soorten toch voor specialisten is weggelegd. Het is voor het eerst in de geschiedenis dat één boek, dus niet diverse afzonderlijke delen, plaatjes en beschrijvingen toont van zo enorm veel soorten micro's. Veel mensen vragen zich vaak af of er een taxonomische verklaring bestaat voor het diep gewortelde verschil tussen deze macro's en micro's binnen de vlinderorde. Dit boek geeft hier met de paragraaf 'What defines a micro-moth?' kort maar krachtig een antwoord op: het verschil is puur voor

ons eigen gemak. Recente onderzoeken, bijvoorbeeld van Mutanen *et al.* (2010), tonen aan hoe pijnlijk en onterecht de tweedeling binnen de Lepidoptera is. Zelfs dagvlinders zouden we tegenwoordig tot de micro's kunnen rekenen, als we de fylogenetische oorsprong nagaan. Voorts worden de verschillende type micro's besproken, waarin ook de variaties in de palpen worden beschreven en alle kenmerken worden benoemd. Al met al kan een leek, mede door deze introductie, goed uit de voeten met alle technische termen op het gebied van de anatomie en morfologie. Voor wie meer wil weten is er een onderdeel met verwijzingen naar diverse boeken en (actuele) websites. Het gros van de basale feiten over het verzamelen, taxonomie, levenswijzen, fotografie en beheer wordt compact toegelicht waarna het feitelijke deel begint over de soorten.

Daar waar het determineren begint stuit men veelal op de verwarring met andere insectenordes, zo wordt men hier herinnerd aan het feit dat motmugjes (Psychodidae) en de koolwittevlies (Aleyrodes proletella) vaak verward worden met soorten uit de vlinderorde. De 45 micro-families zijn verwerkt in een luchtige sleutel, opgedeeld in diverse groepen. De 'sleutels' uit het verleden worden hiermee nieuw leven ingeblazen door de begeleidende illustraties.

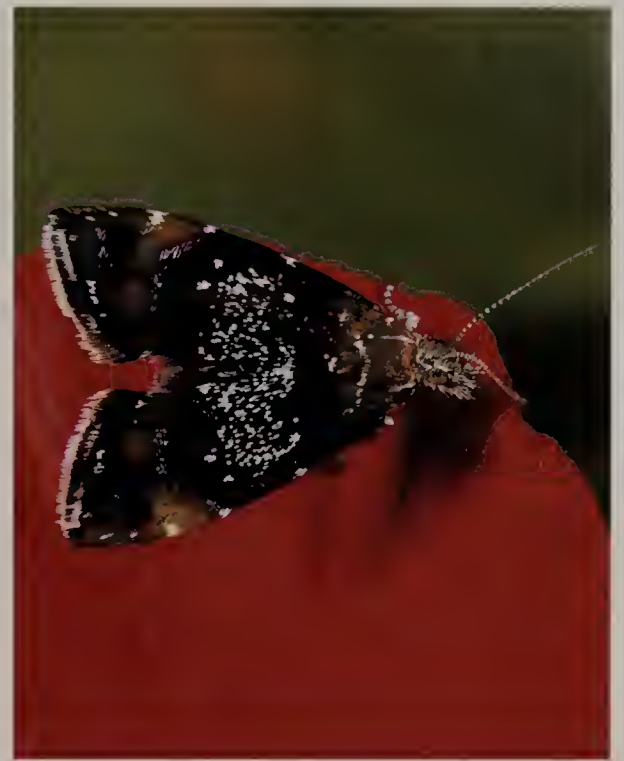
De teksten per soort zijn noodzakelijkerwijze kort gebleven, waar het boek zijn formaat aan dankt. De Britse status wordt genoemd, maar opvallend genoeg niet de Ierse. Elke soort is begeleid met een verspreidingskaartje, informatie over spanwijdte, uiterlijk, voltinisme, biotoop en voedselplant. Prachtige foto's visualiseren de levenswijzen en rusthouding van de soorten. De auteurs menen de goed herkenbare soorten te bespreken in dit boek en de 'lastige' soorten zo veel mogelijk achterwege te laten. Bij families als onder andere de dwergmineermotten (Nepticulidae) en oogklepmotten (Bucculatricidae) is het soortental bedroevend. Van beide families worden slechts twee soorten afgebeeld terwijl er absoluut meer goed herkenbare soorten zijn, opvallend daarbij is dat er wel rups- en mijnenmateriaal wordt afgebeeld zonder verdere informatie over de soorten. Daarmee wordt het boek al onvolledig. Daarentegen zijn omstreden soorten als het stippelmottenduo *Yponomeuta cagnagella* en *Y. malinellus* (Yponomeutidae) wel afgebeeld en beschreven, met een toch wel omslachtige diagnostiek en een verwijzing naar de (zeer overeenkomstige) genitaliën. Dat vormt meteen een risico bij de determinatie. Een goede oplossing was een verzamel-

complexsoort geweest: bijvoorbeeld een illustratie van 'cagnagella-malinellus' met de toelichting dat beide soorten praktisch niet te scheiden zijn. In het boek worden nog een reeks lastige groepen genoemd die de auteurs beter hadden kunnen schrappen of nader kunnen toelichten. Bijvoorbeeld de egaal gouden *Argyresthia*'s (respectievelijk *A. glabratella*, *A. laevigatella*, *A. praecocella*, *A. arceuthina*, *A. aurulentella*) waarbij de algemene egale vormen van *A. goedartella* en *A. brockella* niet zijn geïllustreerd en dit zal ongetwijfeld tot misidentificaties gaan leiden. Voorts *Ocnerostoma pinariella* (te verwarren met *O. friesei*, in dit boek niet beschreven), het genus *Agonopterix*, *Elachista*'s (*E. albifrontella* is beschreven maar de algemene *E. apicipunctella* niet), het genus *Cnephasia* en *Epiblema cirsiaria-scutulana*. En zo zijn er nog wel meer voorbeelden te noemen waar de auteurs toch wat onbegrijpelijke keuzes gemaakt hebben. Daarmee spreken de auteurs zichzelf tegen en hadden zij diverse soorten weg kunnen laten, waardoor er wellicht nieuwe ruimte zou ontstaan voor andere elementen zoals grotere rupsfoto's (met meer details!).

Ook het verschijnsel 'bladminerende micro's' wordt ingeleid met begeleidende voorbeelden van bladmijnen. Deze fotoselectie is van minder kwaliteit, de vensterbank waarop de bladeren zijn gefotografeerd is slordigerwijze nog op de achtergrond zichtbaar. *Stigmella aurella* (Nepticulidae) wordt hier besproken en afgebeeld, maar de (in bladmijn) gelijkende *S. splendidissimella* wordt niet vermeld. De leidende Europese website over deze groep, Bladmineerders.nl (sinds 2007), is hier een gemis in de paragraaf Further reading.

Het is jammer dat de auteurs in dit boek hun eigen koers zijn gaan varen door nieuwe kenmerken te introduceren die bij een groot aantal individuen niet opgaat. Zo is er nog een lastig duo uit de familie grasmotten (Crambidae): *Scoparia ambigualis* en *S. basistrigalis*. In het verleden is het formaat en de vleugelbreedte bij *S. basistrigalis* door de Britten genoemd als kenmerk en bij opgezette dieren gaat dit maar zelden op. Hier wordt nu aan toegevoegd wordt dat de middenvlek en de mate van gebloktheid van de franje geldend zijn als onderscheid met *S. ambigualis*. In collectieseries is er niets zo veranderlijk als de middenvlek en ook de franje is een plausibel kenmerk. Een soortgelijk verhaal is te lezen bij de beschreven en afgebeelde *Acleris ferrugana* en *A. notana*.

Een selectie van lastige soorten wordt achterin het boek nog eens nader gediagnosticeerd met een hoofdstuk over



Veel micro's zijn bijzonder kleurrijke, prachtige insecten. De foto laat *Prochoreutis sehestediana* (Fabricius) zien. Foto: Tymo Muus

de genitaliën. De prepareerwijze is hier toegelicht en voor enkele soorten worden microscopische opnames afgebeeld, met in een tabel en/of de tekst verwerkte toelichting. Ook hier een kleine domper, want in veel gevallen worden uitsluitend de mannelijke genitaliën behandeld. Wie op zoek is naar de vrouwelijke genitaliën, die wordt bijvoorbeeld bij het genus *Bactra* (bladrollers, Tortricidae) doorverwezen naar een niet meer verkrijgbaar boek en een Europees werk met een prijskaartje van circa 100 euro. Het had een absolute kraker kunnen zijn als alle algemeen voorkomende complexsoorten geïllustreerd werden via deze uitstekende microscopische opnamen van de genitaliën, zowel voor de mannelijke als vrouwelijke dieren.

Het boek moet het vooral hebben van Lewington's hoogstaande illustraties, de afbeeldingen van de diverse bladroller-rupsen (Tortricidae) en diverse andere soorten waar nog nooit eerder rupsfoto's van zijn verschenen. De kleurenplaten spreken vaak boekdelen, als men een klein beetje de 'feeling' krijgt met de families dan zal elke beginner en gevorderde toch redelijk wat soorten op naam kunnen brengen. Slechts een aantal illustraties is wat ongelukkig en vertekend, bijvoorbeeld de omhulsels ('zakjes') van de zakdragerrupsen (Psychidae) en *Nemapogon cloacella* (Tineidae), hier met een dusdanige oranje bestuiving dat het meer neigt *N. ruricolellus* te zijn. Ook de waardplanten en levenswijzen zijn een toevoeging. Een nadeel is dat bronnen ontbreken, maar dat is ook een lastige eis bij een veldgids. Zo is er een uiteenlopende levenswijze bij de

oermotten (Micropterigidae) zonder enige documentatie waarbij een discussie te voeren is over de juistheid van de gegevens, dit geldt tevens voor diverse andere soorten.

Met volle bewondering heb ik kennis genomen van dit boek en onlangs heb ik het voor het eerst in het veld toegepast. De titel is in een zachte en (een wat duurdere) harde kaft verkrijgbaar. Een kritisch oog zal, zoals hierboven aangegeven, tegen een aantal heikele punten aan lopen. Dit neemt niet weg dat elke liefhebber, bibliotheek of instelling met ook maar enige binding met insectenfauna, dit boek moet zien als een aanvulling. Elke enthousiasteling op vlindergebied zal zich voornamelijk laten leiden door de grotere en goed herkenbare families, zo-

als de bladrollers, veder-, gras- en lichtmotten. Dit boek leent zich uitstekend voor de determinatie van deze families. Zij die de doorstap willen maken naar de kleinere en meer specialistische groepen rest een goede selectie aan moderne aanvullende literatuur. Na het lezen van de pakkende, begrijpelijke en rijkelijk geïllustreerde inleiding over 'motten' kan niemand meer beweren dat deze organismen grijs en schadelijk zijn, nouja, op een enkeling na. De illustraties spreken boekdelen over de verscheidenheid binnen de microlepidopterafauna. De Britse auteurs hebben een mijlpaal bereikt: voor het eerst een gids over microvlinders waar iedere vlinderaar uit Noordwest-Europa mee uit de voeten kan.

Literatuur

- Dijkstra K-D B & Lewington R 2006. Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing.
- Dijkstra K-D B & Lewington R 2008. Libellen van Europa: Veldgids met alle libellen tussen Noordpool en Sahara. Tirion Uitgevers.
- Mutanen M, Wahlberg N & Kaila L 2010. Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 277: 2839-2848.
- Waring P, Townsend M & Lewington R 2003. Field Guide to the Moths of Great Britain and Ireland. British Wildlife Publishing.
- Waring P, Townsend M, Lewington R, Groenendijk M, Van der Meulen J, Groenendijk D 2006. Nachtvinders, veldgids met alle in Nederland en België voorkomende soorten. Tirion Uitgevers.

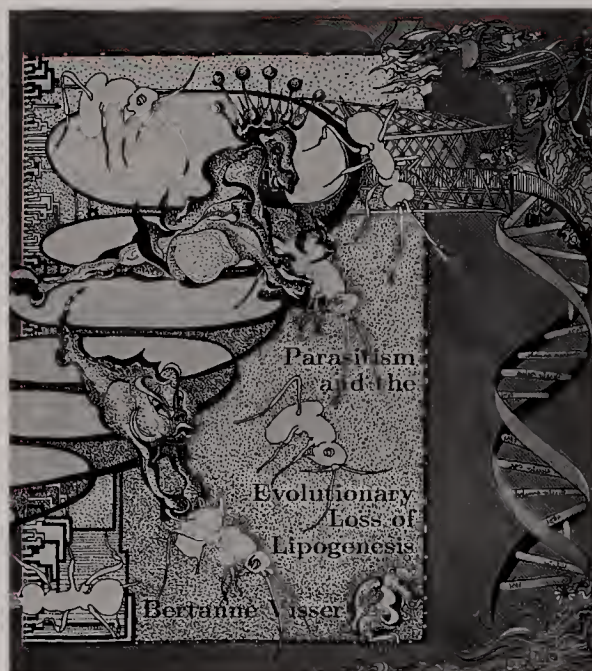
Tymo Muus

Promoties

Parasitism and the evolutionary loss of lipogenesis

Bertanne Visser, Vrije Universiteit Amsterdam, promotiedatum 25 januari 2012

Het verlies van eigenschappen is een belangrijk proces dat bijdraagt aan evolutionaire veranderingen van organismen. Desondanks krijgt onderzoek op dit gebied relatief weinig aandacht en wordt het belang van verloren eigenschappen vaak over het hoofd gezien. Een eigenschap kan als verloren worden beschouwd als er – onder bepaalde omgevingscondities – geen expressie optreedt naar het fenotype, ondanks dat deze eigenschap wel tot expressie kwam in de gemeenschappelijke voorouder. Zo'n situatie kan ontstaan als eigenschappen ongebruikt blijven of als selectie tegen een eigenschap optreedt met een negatief effect op de fitness. Het kan ook voorkomen dat essentiële eigenschappen verloren gaan. In zo'n geval is er vaak sprake van compensatie door een interactiepartner (zoals bij organismen die in symbiose leven) waarbij een bepaalde stof of functie geleverd wordt door een ander organisme. Eén zo'n voorbeeld kan gevonden worden in parasitoïden. Deze insecten parasiteren als larven andere insecten en zijn voor hun vetvoorraden volledig afhankelijk van de gastheer, omdat de volwassenen zelf geen vetten aan kunnen maken. In dit proefschrift werd gekeken naar het evolutionaire verlies van vetaanmaak in parasitoïden, met daarbij twee hoofdvragen: (i) heeft co-evolutie tussen gastheer en sluipwesp geleid tot het verlies van vetaanmaak? en (ii) welke mechanismen liggen ten grondslag aan het verlies van deze essentiële eigenschap?



Om een antwoord te vinden op de eerste vraag is gekeken naar het verband tussen de parasitaire levensstijl en het verlies van vetaanmaak door middel van een fylogenetische analyse. Hierbij werd de vetaanmaak van 24 parasitoïden onderzocht en data voor 70 andere insecten verkregen uit de literatuur. De vetaanmaak is tijdens de evolutie verloren gegaan in drie verschillende orden binnen de insecten die elk een parasitaire levensstijl hebben aangenomen. Daarnaast heeft dit onderzoek laten zien dat de aanmaak van vetten herevolueerde in drie groepen sluipwespen gekarakteriseerd door de brede verscheidenheid aan gastheren die zij parasiteren, ofwel generalisten. Compensatie van de vetreserves door de gastheer heeft geleid tot het evolutionaire verlies van vetaanmaak in het overgrote deel van de parasitoïden. De herevolutie van vetaanmaak in sommige sluipwespen komt waarschijnlijk door een gebrek aan gastheermanipulatie, waarbij een functionele vetaanmaak genoodzaakt blijft.

Veel onderzoekers zijn momenteel geïnteresseerd in het ontstaan van nieuwe eigenschappen en welke mechanismen daaraan ten grondslag liggen. Terwijl onderzoek naar het verlies van eigenschappen in opkomst is, zijn de mechanismen daarachter vrijwel onbekend gebleven. Het tweede deel van dit onderzoek was erop gericht uit te vinden of veranderingen in genexpressie ten grondslag liggen aan het verlies van vetaanmaak in parasitoïden. Hierbij werd gebruik gemaakt van een bekend modelorganisme voor genomisch onderzoek: de sluipwesp *Nasonia vitripennis*. Vrouwtjes van deze soort werden onderworpen aan verschillende behandelingen, waarbij zij toegang kregen tot voedsel of werden gehongerd. Hierna werd gekeken naar expressiepatronen van 28 belangrijke genen betrokken bij het suiker- en vetmetabolisme. Deze studie liet zien dat een vergelijking tussen expressiepatronen van gevoerde en gehongerde sluipwespen sterk afwijkt van patronen gevonden in andere dieren. Essentiële genen betrokken bij de aanmaak van vetten komen nauwelijks tot expressie in de sluipwesp, terwijl deze juist wél een hoge expressie laten zien in bijvoorbeeld de fruitvlieg, *Drosophila melanogaster*.

Het verlies van vetaanmaak in sluipwespen en andere parasitoïden is opmerkelijk omdat alle dieren suikers om kunnen zetten in vetten. Toch hebben parasitoïden een manier gevonden om de kostbare aanmaak van vetten te omzeilen door optimaal gebruik te maken van hun gastheer. De vraag blijft hoe zo'n gebrek aan vetaanmaak van invloed is op andere eigenschappen en onder welke condities we zouden verwachten dat een soort overschakelt van een inactieve naar een actieve vetaanmaak en vice versa. Daarnaast kunnen we nu met een verfijnder

oog gaan kijken naar het precieze genetische mechanisme verantwoordelijk voor het verlies van vetaanmaak in parasitoïden. Kortom, dit proefschrift heeft een aantal belangrijke vragen beantwoordt omtrent het verlies van vetaanmaak in sluipwespen, maar zoals het de wetenschap betaamt blijven er nog genoeg vragen over wat betreft het hoe en waarom bij deze bijzondere dieren de vetaanmaak verloren is gegaan.

Drainage ditches, biodiversity hotspots for aquatic invertebrates. Defining and assessing the ecological status of a man-made ecosystem based on macroinvertebrates

Ralf Verdonschot, Radboud Universiteit Nijmegen, promotiedatum 28 juni 2012

Sloten zijn één van de meest voorkomende zoetwaterecosystemen in Nederland. Ondanks dat deze wateren niet uitsluitend in Nederland te vinden zijn, is het Nederlandse polderlandschap met zijn uitgebreide netwerken van sloten uniek op wereldschaal. Desalniettemin is de ongewerveldenfauna van sloten erg slecht bekend. Het geringe aantal studies dat tot nu toe in sloten is uitgevoerd, geeft aan dat sloten een hoge soortenrijkdom kunnen herbergen en kunnen worden beschouwd als belangrijke bronnen van biodiversiteit in het agrarisch gebied. Dit is verrassend voor een kunstmatig, intensief beheerd systeem met als belangrijkste functie hydrologische infrastructuur ter ondersteuning van de landbouw. Tegelijkertijd maakt de positionering in het agrarisch landschap sloten uitermate kwetsbaar voor verstoringen in de nutriënten- en organische stofhuishouding. Deze verstoringen kunnen resulteren in een verandering van een systeem met een gevarieerde flora en fauna naar een hypertroof, polysaproob systeem gedomineerd door algen, cyanobacteriën of kroos.

De effecten van extreme eutrofiëring en organische belasting op de macrofauna in sloten zijn goed bekend. De kennis van de sturende factoren die de samenstelling van de fauna in de 'standaard poldersloot' (de eutrofe, vegetatierijke sloot) bepalen, is echter beperkt. Deze kennishiaten, in combinatie met het feit dat er geen goed beeld bestaat van het maximaal ecologisch potentieel van sloten, maakt het moeilijk beheersplannen op te stellen om sloten dusdanig te beheeren dat de hydrologische functie van de sloot gecombineerd kan worden met een ecologische functie. In dit proefschrift is beschreven hoe de ruimtelijke configuratie



van habitats en de daar heersende milieufactoren op verschillende hiërarchische schaalniveaus binnen een landschap de samenstelling van macrofaunalevensgemeenschappen beïnvloeden. Verder is beschreven hoe deze kennis kan worden geïntegreerd in de monitoring van macrofauna en beoordeling van de ecologische kwaliteit van sloten.

De macrofauna van agrarische sloten in laagveengebieden werd vergeleken met die van semi-natuurlijke petgaten in nabijgelegen natuurgebieden. Ook werden de belangrijkste (a)biotische factoren vergeleken. De verschillen in deze factoren tussen sloten en petgaten waren groot: sloten bevatten een veel kleiner watervolume, de vegetatie was veel minder gevarieerd, er traden grotere schommelingen in nutriëntenconcentraties op en ze werden regelmatig onderhouden in de vorm van maaien en baggeren. Desondanks was het totaal aantal macrofaunataxa per taxonomische hoofdgroep en het aantal vrij tot zeer zeldzame taxa vergelijkbaar met dat van petgaten. Ook wat betreft functionele eigenschappen van de aanwezige taxa waren de verschillen tussen beide watertypen gering. Verreweg het grootste verschil tussen petgaten en sloten was de grote onderlinge variatie in taxonsamenstelling tussen individuele sloten.

Hoe relevant is de plantensoortensamenstelling van de sloot? Zijn het de kenmerken van de vegetatie zelf – de bouw van de plant – die de samenstelling van de macrofauna op microhabitaatschaal bepalen, of zijn factoren die op een hoger schaalniveau spelen belangrijker, zoals de nutriëntenhuishouding. Dit werd onderzocht met behulp van

kunstmatige substraten waarmee verschillende groeivormen werden nagebootst. In een aantal in milieuomstandigheden variërende sloten werden series substraten geplaatst, waarna de macrofauna twee maanden de tijd had deze te koloniseren. Zowel de taxonomische samenstelling als de functionele samenstelling van de kolonisten (voedingsgroepen, bewegingsgroepen) werden onderzocht. Het bleek dat de intrinsieke slootfactoren, zoals de fysisch-chemische samenstelling van het slootwater en de samenstelling van de vegetatie rondom de kunstplanten voor een groot deel de taxonomische en de functionele samenstelling van de op de substraten aangetroffen levensgemeenschap bepaalden. De directe rol van de groeivorm van de plant was klein. Toch werkten de op een hogere schaal structurerende factoren door op microhabitatschaal via de samenstelling van het epifyton op de structuren. Er was sprake van een interactie-complex waarbij de wisselwerking tussen voedingsstoffen, waterplanten en algen uiteindelijk invloed uitoefende op de faunasamenstelling.

Vervolgens werd onderzocht wat de rol van dispersie is voor de soortensamenstelling van de levensgemeenschappen in sloten. Variatie in soorteneigenschappen, zoals de grootte van de vleugel, kunnen van invloed zijn op de mogelijkheid tot verspreiding en daarmee het koloniseren van geschikte habitats. Er is onderzocht of patronen in soortensamenstelling niet alleen variëren langs milieugradiënten, maar ook of deze een functie zijn van de geografische afstand tussen monsterlocaties. Als dit laatste het geval is, dan speelt de ruimtelijke configuratie een rol in het structuren van macrofaunalevensgemeenschappen. Dit zou betekenen dat dispersiecapaciteit een belangrijke factor is in het generen van patronen in soortensamenstelling. Om te testen of het effect van de ruimtelijke configuratie van locaties op de soortensamenstelling gerelateerd was aan het potentiële dispersievermogen, zijn voor aquatische insecten de vleugeloppervlaktes bepaald als een proxy voor dispersiecapaciteit. Deze zijn vervolgens geaggregeerd tot klassen, waarna geanalyseerd of er een relatie was voor deze verschillende klassen tussen dissimilariteit in taxonsamenstelling, milieuomstandigheden en geografische afstand. Het bleek dat zowel de milieuomstandigheden als afstand een rol speelden, maar het relatieve belang varieerde tussen de vleugelgrootteklassen. Dit geeft aan dat de heterogeniteit tussen individuele sloten niet eenzijdig gegenereerd wordt door de variatie in milieuomstandigheden,

met andere woorden door deterministische factoren. Een deel van de variatie is het gevolg van het onvermogen van macrovertebraten potentieel geschikte plekken te (her)koloniseren.

Er werd een 'multimetric' index ontwikkeld om de ecologische kwaliteit van de Nederlandse sloten te bepalen. Door deze benadering wordt de nadruk niet alleen gelegd op de specifieke soortensamenstelling, maar ook op meer generieke indicatoren zoals diversiteit, verhoudingen tussen soorten, tolerantie voor bepaalde stressoren en functionele eigenschappen van de levensgemeenschap. Aan de hand van een grote dataset met slootmonsters van waterbeheerders, welke routinematig de macrofauna van sloten bemonsteren in combinatie met diverse (a)biotische factoren, is een degradatiegradiënt opgesteld. In totaal werden hiervoor 223 monsters gebruikt, die representatief waren voor de invloed van de gecombineerde stressoren eutrofiëring, organische belasting en een verhoging van de saliniteit. Stapsgewijs werd het onderscheidend vermogen van een groot aantal metrics getest met betrekking tot hun relatie met de degradatiegradiënt. Vijf metrics werden uiteindelijk geselecteerd en geïntegreerd in een multimetric index: het aantal kokerjufferfamilies, het aandeel slakkenfamilies, het aandeel taxa met een voorkeur voor zoet water, de Nederlandse saprobie-index en het aandeel predatortaxa in de levensgemeenschap. In theorie is dit instrument beter in staat om te gaan met de enorme variatie in soortensamenstelling die slootmonsters kenmerkt in vergelijking met bijvoorbeeld het gebruik van alleen indicatorsoorten.

Verspreidingspatronen van macrofaunasoorten kunnen zeer onregelmatig zijn. Dit is bijvoorbeeld het gevolg van kleinschalige, maar frequente verande-

ringen in milieufactoren en het resultaat van verschillen in dispersiecapaciteit. Wanneer macrofauna bemonsterd wordt voor beoordelingsdoeleinden of het vaststellen van langetermijntrends, wordt hiervoor vaak data van één locatie in een polder gebruikt. Het is echter twijfelachtig of monitoringsgegevens die verzameld zijn op één plek wel een goed beeld geven van de aanwezige slootfauna. Eén van de manieren waarop dit probleem aangepakt kan worden, is het opschalen van de bemonstering van een sloot naar de complete polder. Om dit te bereiken – gegeven de beperkte beschikbaarheid van middelen voor routinematige monitoring – moet de gehanteerde methode gemakkelijk en snel toe te passen zijn. Hiervoor wordt een efficiënte en kosteneffectieve methode beschreven: het gebruik van macrofaunafuikjes voor de bemonstering van de slootfauna. Dit is een passieve vangtechniek. De fuikjes worden in de waterkolom of op de bodem geplaatst met de opening horizontaal of verticaal gericht en daar achtergelaten voor een bepaalde tijdperiode. Dieren die zich actief door de waterkolom of over de bodem bewegen worden gevangen wanneer ze in de fuik terecht komen. Vanwege hun gebruiksgemak en een hoge mate van standaardisatie zijn de macrofaunafuikjes een waardevol bemonsteringsinstrument. Grootschalige toepassing van deze techniek kan belangrijke inzichten opleveren in de verdeling van organismen binnen een telkens verschuivend mozaïek van verschillende habitats. Dit geeft inzicht in de kwaliteit van de hele polder in plaats van die van één sloot.

Op basis van de inzichten die verkregen zijn in de verschillende onderzoeken, worden uiteindelijk de mechanismen beschreven die ten grondslag liggen aan het waargenomen biodiversiteitspatroon in

sloten: een hoge soortenrijkdom in sloten in het algemeen, maar met relatief grote verschillen in soortensamenstelling wanneer individuele sloten vergeleken worden. De hoge productiviteit in meso- tot eutrofe sloten leidt voor veel soorten tot de aanwezigheid van voldoende voedsel en andere habitatcomponenten om levensvatbare populaties te kunnen opbouwen en voldoende heterogeniteit waardoor al deze soorten naast elkaar kunnen voorkomen. Desalniettemin, het regelmatig en onverwacht optreden van verstoringen – met name als gevolg van landbouwactiviteiten en waterbeheer – leidt er ook toe dat de omstandigheden in de sloot frequent wisselen. Een polder kan dan ook het beste gezien worden als een telkens verschuivend mozaïek van verschillende habitats. Wanneer deze verschuivingen als gevolg van verstoringen in balans zijn met de herstelsnelheid van populaties van de soorten waaruit de levensgemeenschap bestaat en/of de kolonisationsnelheid vanuit onverstoorde populaties in balans is met het verdwijnen van verstoorde populaties, kan er een hoge biodiversiteit aanwezig zijn in een polder. Echter, als gevolg van deze processen zijn de individuele soorten vaak sterk verspreid aanwezig over de sloten binnen de polder. Welke soorten precies gevonden kunnen worden, hangt af van de verstoringshistorie van de plek, de eigenschappen die de soorten die aanwezig zijn hebben en de stochasticiteit die samenhangt met dispersie. Er kan dan ook geconcludeerd worden dat naast de in een sloot heersende milieuomstandigheden ook de ruimtelijke configuratie en de veranderingen die in de tijd zijn opgetreden essentieel zijn voor het begrijpen van de mechanismen die ten grondslag liggen aan de soortensamenstelling die je in een sloot aantreft.

Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38, 8447 EC Heerenveen, 06-524 783 39, secretaris@nev.nl, Informatie over de vereniging en aanmeldingen: www.nev.nl; hier vindt u ook de meest actuele versie van Verenigingsnieuws.

Adreswijzigingen ten behoeve van de NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de **ledenlijst-on-line**.

Correspondentie met betrekking tot **publicaties** van de NEV: Administratie NEV, Plantage Middenlaan 45, 1018 DC Amsterdam [p.a. Artis Bibliotheek].

NEV-agenda

- 13 okt Najaarsbijeenkomst sectie Ter Haar, Schoonrewoerd
- 20 okt Bijeenkomst afdeling Oost, Pastorie naast de kerk, Rielersweg 69 in Deventer
- 3 nov Najaarsbijeenkomst sectie Snelen, Schoonrewoerd
- 17 nov **Symposium Silent Spring – Rachel Carson, Naturalis Biodiversity Center te Leiden**
- 17 nov Najaarsbijeenkomst sectie Everts, Tilburg
- 14 dec **NEV-Entomologendag, Congrescentrum De Reehorst in Ede**

NEV organiseert symposium in het kader van Silent Spring-jubileum

In 2012 is het 50 jaar geleden dat de Amerikaanse biologe Rachel Carson haar boek 'Silent Spring' uitbracht. Dit boek vestigde de aandacht op milieuproblemen van die tijd, liet het publieke bewustzijn hierover toenemen en heeft geleid tot de oprichting van de Milieubeweging en de eerste Ministeries van Milieu.

Naar aanleiding van dit jubileum organiseert de NEV een symposium over de milieuproblemen van deze tijd in relatie tot de achteruitgang in biodiversiteit. Het doel is om – in navolging van Carson – aandacht te vragen voor de hedendaagse milieuproblematiek. Naast de NEV leveren De Vlinderstichting, De Faunabescherming, Stichting Natuur en Milieu, Vereniging Natuurmonumenten en de Uyttenboogaart-Eliassen Stichting een bijdrage aan de organisatie van dit symposium.

Onderzoekers, beleidsmakers en vertegenwoordigers van diverse belangenorganisaties uit binnen- en buitenland geven vanuit hun achtergrond een visie op het onderwerp. Er zal o.a. aandacht



Rachel Carson

zijn voor de effecten van pesticiden en andere milieuvervuulende stoffen en processen, mogelijke oplossingen en wat nodig is om over te gaan op duurzame en milieuveilige vormen van milieubeheer. De dag staat onder leiding van Prof. dr. Louise E.M. Vet van het NIOO-KNAW en het lezingenprogramma wordt afgesloten met een kritische nabeschouwing op het thema door een gerenommeerd spreker.

Het symposium wordt gehouden op zaterdag 17 november 2012 en vindt plaats in het Naturalis Biodiversity Center te Leiden. Alle NEV-leden worden hierbij van harte uitgenodigd om deze bijzondere dag bij te wonen. Met de organisatie van dit symposium komt de NEV-herfstbijeenkomst te vervallen. Houd voor het definitieve lezingenprogramma en de wijze van aanmelden de verenigingswebsite (www.nev.nl) in de gaten, maar noteer deze datum alvast in uw agenda.

Namens de organisatie,
Joop van Lenteren (Wageningen Universiteit)
Henk Hunneman (NEV)

Tijdschrift voor Entomologie in een nieuw jasje

Het Tijdschrift voor Entomologie (Tve) van onze Vereniging kent een lange historie. Sinds 1857 worden in Tve artikelen gepubliceerd over systematiek, taxonomie, zoögeografie en evolutionaire ontwikkeling van de insectenfauna van (bij voorkeur) het Palaearctische en Indo-Maleise gebied. Het tijdschrift heeft zich in de loop van de tijd ontwikkeld van een verenigingstijdschrift tot een internationaal georiënteerd tijdschrift van wetenschappelijke kwaliteit. Met ingang van 2012 is het Tijdschrift voor Entomologie weer een nieuwe fase ingegaan.

Het tijdschrift wordt vanaf dit jaar namelijk uitgegeven door Uitgeverij Brill uit Leiden. Het is de bedoeling dat jaarlijks drie nummers verschijnen met hoogwaardige artikelen over uiteenlopende insectengroepen en entomologische onderwerpen. De tekst is over het

algemeen in het Engels, soms in het Frans of Duits. Het eerste nummer (jaargang 155, nr. 1) is voor iedereen volledig online te bekijken via de volgende link: <http://booksandjournals.brillonline.com/content/22119434/155/1>.

NEV-leden kunnen zich tegen gereduceerd tarief abonneren op Tve. Ook is de redactie voortdurend op zoek naar goede manuscripten over onderwerpen die passen binnen de scope van het tijdschrift. Neem voor meer informatie een kijkje op de pagina over Tve op de website van Brill: <http://www.brill.nl/tve>.

24ste Nederlandse Entomologendag, vrijdag 14 december 2012, De Reehorst te Ede

Voor de 24e keer organiseert de Sectie Experimentele en Toegepaste Entomologie (SETE) van de NEV de jaarlijkse Entomologendag. Net als in voorgaande jaren in congrescentrum 'De Reehorst', gemakkelijk te bereiken vanuit het hele land, op vijf minuten lopen vanaf het NS station Ede-Wageningen.

Het programma biedt ruimte aan ongeveer 40 lezingen in vier parallelle sessies en een groot aantal posters, waardoor een volledig overzicht van actueel onderzoek aan insecten in Nederland aan bod kan komen. Verreweg de meeste presentaties zijn in het Engels, waardoor ook de buitenlandse deelnemers volledig kunnen participeren. Het lezingenprogramma wordt voorafgegaan door een plenaire lezing van een genodigde spreker. De openingslezing zal gegeven worden door Drs. Rob de Vos (Naturalis Biodiversity Center), met als onderwerp **Op expeditie naar Papua**.

De NEV-dissertatieprijs zal voor de vijfde keer worden uitgereikt en de auteur van het 'beste entomologische proefschrift van het afgelopen jaar' zal een korte lezing houden over zijn/haar onderzoek.

Kortom, het wordt weer een prachtige bijeenkomst en wij hopen dat alle beroeps en amateurs die zich bezighouden met (onderzoek naar) insecten naar deze dag zullen komen – ook studenten en andere geïnteresseerden zijn weer van harte welkom. Door tijdige opgave en betaling bent u verzekerd van reservering van uw gratis lunch, een voorgeprinte naam-badge en € 20 korting op de inschrijving (voor NEV-leden € 45 bij voorinschrijving en betaling vooraf, € 65 bij betaling op de dag zelf).

Voor verdere informatie met betrekking tot de Entomologendag: entomologendag@rug.nl en www.nev.nl.

Graag tot ziens op de Entomologendag!
Jacinta Ellers, voorzitter SETE

Entomologische Berichten

72 (5) oktober 2012

- 249 Column
Nico M. van Straalen: Het Isopoda-dieet
- 250 C.J. (Kees) Zwakhals, J.A.H. (Jap) Smits
Spectaculair grote *Megarhyssa*-sluipwespen in Nederland (Hymenoptera: Ichneumonidae: Rhyssinae)
Megarhyssa new for the fauna of The Netherlands (Hymenoptera: Ichneumonidae: Rhyssinae)
- 254 Joost Vogels
First record of the salticid spider *Sibianor lae* (Araneae: Salticidae) in The Netherlands
De springspin *Sibianor lae* (Araneae: Salticidae) nieuw voor Nederland
- 259 Joost van Leusen, Maarten Heerlien
Digitaliseren van de entomologische collecties van Naturalis Biodiversity Center
Digitizing the entomological collection of Naturalis Biodiversity Center
- 263 Uitgelezen
- 266 Promoties
- Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38
8447 EC Heerenveen
06-524 783 39
secretaris@nev.nl
www.nev.nl

Adreswijziging

ten behoeve van NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de ledenlijst-on-line.

Publicaties

correspondentie met betrekking tot publicaties van de NEV:
Administratie NEV, [p.a. Artis Bibliotheek],
Plantage Middenlaan 45, 1081 DC Amsterdam



ISSN 0013-8827

entomologische berichten

72 (6) december 2012



MCZ
LIBRARY
DEC 20 2012
HARVARD
UNIVERSITY

In dit nummer onder meer

**Hybrideproblemen in het parasitaire
wespengenus *Nasonia***

Waarnemingen aan de Duitse zandloopkever

Inheemse insecten op uitheemse planten



Richtlijnen voor auteurs

Algemeen

Entomologische Berichten bevat, naast het verenigingsnieuws, onderzoeks- en/of thematische artikelen, korte mededelingen, boekbesprekingen, nieuwtjes, enzovoort voor zover het voorhanden is en de ruimte dit toelaat. Soortenlijsten kunnen bij uitzondering worden geplaatst.

Voor de acceptatie van artikelen wordt advies van een of meer referenten buiten de redactie gevraagd. Auteurs wordt verzocht hun manuscript zoveel mogelijk af te stemmen op een recent nummer van *Entomologische Berichten*. Enkele specifieke aanwijzingen volgen hieronder:

- lever het manuscript elektronisch aan in platte tekst;
- geef de volledige titel van het artikel;
- vermeld van alle auteurs de naam en het volledig adres en desgewenst van de eerste auteur ook het e-mailadres;
- een in het Nederlands geschreven artikel begint met een korte Nederlandse en eindigt met een lange Engelse samenvatting, de laatste inclusief een vertaling van de titel; een in het Engels geschreven artikel begint met een korte Engelse samenvatting en eindigt met een lange Nederlandse samenvatting, inclusief de vertaling van de titel. Ook korte mededelingen worden afgesloten met een korte samenvatting (in de andere taal);
- vermeld maximaal vijf trefwoorden (key words); gebruik daarbij geen woorden die ook al in de titel staan;
- wetenschappelijke namen van dieren worden de eerste keer in de hoofdtekst voorzien van de voluit geschreven auteursnaam, waar nodig tussen haakjes geplaatst. Het jaar van beschrijving wordt alleen toegevoegd als dat in de (taxonomische) context noodzakelijk is. Aan Nederlandse plantennamen wordt bij eerste gebruik de wetenschappelijke naam toegevoegd. Nederlandse namen krijgen geen hoofdletters (sint-jansvlinder, krimlinde);
- figuurbijschriften zijn altijd tweetalig; probeer een figuur met bijschrift zo begrijpelijk mogelijk te maken zonder verwijzing naar de tekst;
- zet in tabellen één tab tussen de kolommen;
- plaats bijschriften en tabellen niet in de tekst maar achter de literatuurlijst;
- figuren (foto's, dia's, tekeningen) worden tegelijk met de eerste versie van het artikel aan de redactie opgestuurd. Figuren kunnen als 'hard copy' of digitaal worden aangeleverd. In het laatste geval wordt de auteurs verzocht contact op te nemen met de redactie;
- verwijs niet naar ongepubliceerde artikelen (in prep., in voorb.), tenzij het manuscript ervan geaccepteerd is (in press);
- verwijzingen naar figuren: figuur 8, (figuur 8), figure 8, (figure 8); verwijzingen naar de literatuurlijst: Van der Beek (1991b), (Kempen & Begeer 1955), (Nelson et al. 1972), (Zwakhals 1965c, 1973, Valkemade 1991, Brongersma 1999);
- geef in de literatuurlijst bij boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;

- gebruik bij het noteren van titels van boeken en artikelen alleen hoofdletters wanneer de taal (bijvoorbeeld Duits) dat voorschrijft; geef bij verwijzing naar boeken alleen de naam van de uitgever, niet de plaats van uitgave;
- geef mannetje(s) (♂) weer als #m#, vrouwtje(s) (♀) als #v#.

Enkele voorbeelden van de literatuurlijst

Baaijens AM 2001. *Lithophane leautieri* gevestigd in Nederland (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologische Berichten* 61: 153-156.

De Jong H 2000. The types of Diptera described by J.C.H. de Meijere. *Biodiversity Information Series from the Zoölogisch Museum Amsterdam* 1: 1-271.

Docherty MD, Salt T & Holopainen JK 1997. The impact of climate change and pollution on forest pests. In: *Forests and insects* (Watt AD, Stork NE & Hunter MD eds): 229-247. Chapman & Hall.

Hering M 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa: einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. Junk.

Janzen DH 2001. Ethical aspects of the impacts of humans on biodiversity. <http://darwin.eeb.uconn.edu/document-list.html>. Biodiversity documents online.

Richardson IBK 1978. Aquifoliaceae. In: *Flowering plants of the world* (Heywood VH ed): 182-183. Oxford University Press.

Witte JPM 1998. National water management and the value of nature. PhD thesis, Wageningen University.

Thematische artikelen

Het onderwerp dient een breed publiek te interesseren en zodanig geschreven te zijn dat het begrijpelijk is voor amateur- en professionele entomologen. Deze artikelen worden bij voorkeur in het Nederlands gepubliceerd. Thematische artikelen worden rijk geïllustreerd; het wordt op prijs gesteld als de auteur hoogwaardige illustraties (in zwart-wit of kleur) en/of lijntekeningen aanlevert.

Onderzoeksartikelen

Onderzoeksartikelen zijn publicaties waarin originele resultaten worden gepresenteerd. Auteurs wordt verzocht te streven naar optimale leesbaarheid, zodat een brede groep entomologen de artikelen kan begrijpen. Onderzoeksartikelen kunnen in de Engelse of de Nederlandse taal geschreven worden.

Korte mededelingen

In de rubriek Korte mededelingen kunnen korte notities van bijzondere waarnemingen betreffende de fauna van Nederland of elders in Europa worden gepubliceerd. Korte mededelingen bedragen bij voorkeur maximaal 450 woorden. Indien het om niet-Nederlandse fauna gaat wordt de mededeling in het Engels geschreven. Ook korte mededelingen kunnen worden geïllustreerd.

Nieuwtjes

Deze rubriek kan een keur aan onderwerpen bevatten, bijvoorbeeld opmerkelijke gebeurtenissen betreffende de Nederlandse fauna, entomologische websites van speciaal belang of aankondigingen van academische promoties op entomologisch onderzoek. In dit laatste geval kan, naast de naam van promovendus en universiteit en de titel van het proefschrift, een korte samenvatting van het proefschrift worden gegeven.

Uitgelezen

Hier staan recensies of aankondigingen van nieuwe boeken die verondersteld worden interessant te zijn voor een breed publiek binnen de NEV. Spontaan aangeleverde recensies zijn van harte welkom.

Verenigingsnieuws

Het verenigingsnieuws wordt verzorgd door de secretaris. Voor opname van bijvoorbeeld aankondigingen dient met hem contact te worden opgenomen.

Overdrukken

De eerste auteur ontvangt een elektronische overdruk (PDF), die naar believen verspreid en/of afgedrukt kan worden. Indien gewenst kan de vereniging tegen kostprijs zorgen voor hoogwaardige kleurenafdrukken van het artikel.

Colofon

Entomologische Berichten is een uitgave van de Nederlandse Entomologische Vereniging en verschijnt zesmaal per jaar.

Entomologische Berichten publiceert bij voorkeur originele artikelen die betrekking hebben op de entomologie en het resultaat zijn van onderzoek of eigen waarnemingen. Bijdragen van zowel leden als niet-leden zijn welkom.

Website <http://www.nev.nl>. Hier zijn onder meer actuele informatie over de vereniging, publicaties van de secties en richtlijnen voor auteurs te vinden.

Redactieadres Redactie Entomologische Berichten, Roghorst 118, 6708 KR Wageningen. jinzenoordijk@hotmail.com

Redactie Jetske de Boer, Jan Bruin, Peter Koomen & Jinze Noordijk (hoofdredacteur)

Ontwerp en vormgeving Maria Schilder, BNO

Foto omslag Mijn van *Aulagromyza luteoscutellata* (Diptera, Agromyzidae) op wilde kamperfoelie. Het Zwanenwater, 22 juli 2012. Foto: Albertine Ellis-Adam



Column

Ken Kraaijeveld

DIY-genomics

Rond de tijd dat u dit leest, moet het gaan gebeuren. Twee bedrijven hebben aangekondigd machines op de markt te zullen brengen die het complete genoom van een mens kunnen aflezen voor minder dan duizend dollar. In een paar uur tijd. Minder dan \$1000 voor 3.000.000.000 DNA letters! Om dat in een context te plaatsen: tien jaar geleden duurde zo'n exercitie tien jaar en kostte het een slordige \$3.000.000.000. Onderzoekers likken hun vingers af bij de mogelijkheden van deze technische vooruitgang. IT-ers buigen zich over de dataopslagproblemen die deze zal opleveren. En ethici krabben zich achter de oren over de maatschappelijke consequenties die een en ander met zich mee zal brengen. Want vergis u niet: het zal niet bij \$1000 blijven.

De tijd is niet ver weg dat we zelf een beetje van ons wangslijmvlies in een apparaatje stoppen, dit verbinden met onze laptop en onze DNA-sequentie weten. DNA-onderzoek zal niet langer voorbehouden zijn aan obscure onderzoekers in schimmige laboratoria. Jan-met-de-pet zal ook een kijkje kunnen nemen. Maar dat is nog even toekomstmuziek. Voorlopig is \$1000 nog best veel geld voor Jan, Henk en Ingrid.

Er zijn legio vragen waar een amateur zo mee aan de slag kan. Het zal natuurlijk even wennen zijn. Genomics is niet de meest simpele tak van sport. Maar dat is een kwestie van oefenen. Nog begin vorige eeuw waren faunistiek en taxonomie het exclusieve terrein van professionele biologen in ivoren torens. Die vakgebieden zijn nu vrijwel volledig overgenomen door amateurs. Met vergelijkende genomics zal het niet anders gaan. Je ziet het nu al in de medische wereld. Onderzoekers die werken aan de genen voor bloedstolling of spierontwikkeling zoeken in hun vrije tijd op hoe die genen er uit zien bij fruitvliegen en zakpijpen. Voor de lol, maar altijd levert het interessante inzichten op.

*... kent u niemand met een dure sequencing-machine?
Leg uw idee dan voor aan de Stichting Leve DNA! ...*



Maar wacht eens even! Niet alle genomen bestaan uit 3.000.000.000 letters. Die van Diptera, Coleoptera en Hymenoptera hebben er meestal niet veel meer dan 300.000.000. Dat is tien keer minder dan het menselijke genoom. En dus is het aflezen tien keer zo goedkoop. Eind 2012 kan Jan-de-amateur-entomoloog het genoom van zijn favoriete insect laten aflezen voor \$100. Het genoom van jouw langpootmug op een usb-stick voor de prijs van een tank benzine! Zelfs al doe je er helemaal niks mee, dan is dat toch een leuk hebbeding.

Maar Jan doet er natuurlijk niet niks mee. Jan wil weten wat zijn langpootmug een langpootmug maakt. In welke stukken DNA lijkt een langpootmug op een fruitvlieg en in welke juist niet? Waarom hebben sommige krekels zo verschrikkelijk veel DNA? Hoeveel verschillende soorten parasitaire wespen zitten er nou eigenlijk echt in dat bosje aan het eind van de straat? Hij kan gaan zoeken naar de genen die betrokken zijn bij kleurfasen van waterjuffers of de voelsprietlengte van boktorren.

Kent u niemand met zo'n dure sequencing-machine? Leg uw idee dan voor aan de Stichting Leve DNA! (www.levdna.nl) en wie weet kunnen zij iets voor u regelen. Weet u niet waar u moet beginnen met analyseren? Alle benodigdheden staan gratis op het internet. Een eerste voorzet kunt u vinden op www.kenkraaijeveld.nl/genomics/bioinformatics. De tijd is rijp. Entomologen kunnen het voortouw nemen in de Do-It-Yourself-genomics. Jan-de-amateur-entomoloog kan Nederlanders laten zien wat je uit een genoom kunt leren en hoe je dat doet. Zo zijn we er straks allemaal klaar voor als we ons eigen genoom ook voor \$100 kunnen laten aflezen.

Ken Kraaijeveld is docent bioinformatica aan de Hogeschool Leiden. ken@kenkraaijeveld.nl

Hybrideproblemen in het parasitaire wespengenus *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae)

Tosca Koevoets

TREFWOORDEN

Evolutionaire genetica, geslachtsspecifieke patronen, soortsvorming

Entomologische Berichten 72 (6): 270-277

Sinds Darwin's boek *The Origin of Species* is verschenen, is er veel onderzoek gedaan naar de processen die een rol spelen bij soortsvorming. Wanneer populaties niet meer in contact staan met elkaar, zullen ze langzaam van elkaar gaan veranderen totdat er andere soorten zijn ontstaan. Uiteindelijk zullen deze soorten genetisch zo veranderd zijn, dat het combineren van DNA van de verschillende soorten niet meer mogelijk is, wat geuit wordt in allerlei problemen in de hybride nakomelingen. Deze problemen blijken in het beginstadium van soortsvorming anders te zijn in mannetjes dan in vrouwtjes. Om te onderzoeken waar dit door komt, is gebruik gemaakt van parasitaire wespesoorten uit het geslacht *Nasonia*. Wespen hebben geen geslachtschromosomen, maar vrouwtjes ontstaan uit bevruchte eitjes en mannetjes uit onbevruchte eitjes. Vrouwtjes hebben dus twee keer zoveel DNA als mannetjes. Ook bij wespen bleken mannetjes kwetsbaarder voor hybridisatie dan vrouwtjes. Deze kwetsbaarheid werd zelfs nog groter onder stressvolle omstandigheden. Dit werd veroorzaakt doordat mannetjes minder genetische variatie hebben, maar ook doordat ze minder DNA hebben. Via een speciale genetische techniek kon gezorgd worden dat bevruchte eitjes (dus eigenlijk bestemd om vrouwtjes te worden) zich tot mannetjes ontwikkelen. Daardoor kon onderzocht worden wat belangrijker is: mannetje zijn of de hoeveelheid DNA. Natuurlijk lag het antwoord in het midden: beide facetten bleken belangrijk. Dit onderzoek toonde aan dat genetische interacties, de hoeveelheid DNA en de genetische variatie belangrijke aspecten zijn bij het ontstaan van soorten.

Reproductieve isolatie

Wanneer we het hebben over verschillende soorten, dan lijkt het begrip 'soort' op het eerste oog heel intuïtief: een kat is een andere soort dan een hond. Het precies definiëren, volgens wetenschappelijke richtlijnen, van wat een soort is, blijkt toch lastig: is een chihuahua een andere soort dan een Deense dog (figuur 1)?

Wetenschappers hebben veel tijd geïnvesteerd in het bedenken van soortconcepten (de regels rond de definitie van wat een soort is) die voor alle disciplines binnen de biologie aanvaardbaar zijn. Hoewel de wetenschap het niet eens is over een overkoepelend concept, is er wel één definitie die populair is onder wetenschappers: het Biologische Soort Concept. Dit concept zegt dat individuen tot dezelfde soort behoren wanneer ze levensvatbare en vruchtbare nakomelingen kunnen voortbrengen, of wanneer ze dat theoretisch zouden kunnen (denk aan de Deense dog en de chihuahua). Met andere woorden: verschillende soorten zijn reproductief van elkaar geïsoleerd, omdat ze geen vruchtbare nakomelingen kunnen maken (Coyne 1992). Voor een kat en een hond is het dan ook duidelijk dat we over verschillende soorten spreken. Maar bijvoorbeeld een paard en een ezel kunnen onderling wel nakomelingen produceren;

muilieren of muilezels. Deze zogenaamde 'hybriden' zijn echter niet vruchtbaar, waardoor paarden en ezels dus niet tot dezelfde soort kunnen worden gerekend. De mechanismen die ten grondslag liggen aan de reproductieve isolatie worden verdeeld in twee groepen. Ten eerste barrières die voorkomen dat een eikel van de ene soort wordt bevrucht door een zaadcel van de andere soort. Een bevruchte eikel is een zygoot, dus wordt dit mechanisme prézygotische isolatie genoemd. Ten tweede, barrières die voorkomen dat een zygoot zich ontwikkelt tot een vruchtbare hybride (postzygotische isolatie) (Coyne & Orr 1998).

Postzygotische isolatie richt zich op de problemen die ontstaan in hybride nakomelingen doordat biologische informatie van twee verschillende soorten wordt gecombineerd. Deze postzygotische isolatie is echter vaak niet volledig: lijken de twee soorten nog veel op elkaar, dan zijn de hybrideproblemen (sterfte en steriliteit, ook wel incompatibiliteiten genoemd) in de nakomelingen vaak kleiner dan wanneer de twee hybridiserende soorten sterk van elkaar verschillen. Met andere woorden, hoe verder de soorten van elkaar geëvolueerd zijn, des te groter zijn de incompatibiliteiten in de nakomelingen na hybridisatie. Door technologische vooruitgang is het nu mogelijk om de beginstadia van het soortsvormingsproces te onderzoeken in



1. Een chihuahua (links) en een Deense dog (rechts). Zouden we deze twee hondenrassen tot dezelfde soort (hond, *Canis lupis*) moeten rekenen? Dat is volgens het Biologische Soort Concept nog maar de vraag. Foto: skynetblogs.be

1. A chihuahua (left) and a great Dane (right). Should we consider these different dog breeds as the same species (dog, *Canis lupis*)? According to the Biological Species Concept this is open to interpretation.

termen van welke mechanismen leiden tot incompatibiliteiten. Hopelijk kunnen we middels dit onderzoek bijdragen aan het vinden van antwoord op het raadsel dat Darwin in 1859 beschreef in zijn boek *The Origin of Species*: hoe ontstaan verschillende soorten?

Haldane's Regel

Zoals al gezegd, is de vordering van het soortsvormingsproces van belang voor de mate waarin eventuele hybride nakomelingen problemen ondervinden. Wanneer soortsvorming in het beginstadium is, dan zullen hybriden weinig incompatibiliteiten (sterfte en steriliteit) vertonen. Wanneer de soortsvorming gevorderd is, dan zullen de hybriden zeer sterke incompatibiliteiten vertonen (Coyne & Orr 1998). Echter, wanneer de soortsvorming nog niet gevorderd, maar wel substantieel is, dan is er een stadium waarin mannelijke en vrouwelijke hybriden verschillend reageren op hybridisatie. Haldane was de eerste die hierin een patroon ontdekte en hij beschreef dat wanneer slechts één geslacht problemen ondervindt van hybridisatie, dat dit altijd het geslacht is met twee verschillende geslachtschromosomen: het heterogametische geslacht. Dit betekent dat in organismen met XY-geslachtsbepaling (veel voorkomend onder zoogdieren, vissen en insecten) mannelijke hybriden zwakker zijn en bij ZW-geslachtsbepaling (voornamelijk vogels en vlinders) vrouwelijke hybriden zwakker zijn (Haldane 1922). Dit patroon bleek zeer wijdverspreid te zijn binnen de dierenwereld en wordt daarom met Haldane's Regel aangeduid (Schilthuisen et al. 2011).

Wetenschappelijk onderzoek naar Haldane's Regel heeft aangetoond dat verschillen in incompatibiliteiten tussen 1hetero- en homogametische hybriden inderdaad optreedt in het beginstadium van soortsvorming. Dit heeft ervoor gezorgd dat

veel soortsvormingsonderzoek gericht is op de mechanische achtergrond van Haldane's Regel in de hoop dat dit meer licht kan werpen op de drijvende krachten achter soortsvorming.

Dobzhansky-Muller interacties

De interacties tussen genen zijn cruciaal voor het functioneren van onze cellen. Zo zijn er genen die voor eiwitten coderen die werkzaam zijn in het aan- of uitzetten van andere genen: transcriptiefactoren. Vaak vormen deze factoren grote eiwitcomplexen die perfect moeten samenwerken voor de functies die ze uitvoeren. Interacties tussen genen worden epistatische interacties genoemd.

De oorzaak van hybride-incompatibiliteiten wordt onder andere toegeschreven aan het verstoren van epistatische interacties. Bijvoorbeeld: het eiwit gecodeerd door gen A moet samenwerken met een eiwit gecodeerd door gen B. Deze epistatische interacties verlopen prima, totdat de populatie van individuen gescheiden wordt, bijvoorbeeld door een overstroming. Nu zijn er plotseling twee populaties, die onderling geen nakomelingen meer produceren door geografische isolatie. Als de isolatie lang duurt, zullen er willekeurig veranderingen (mutaties) optreden in de nucleotidenvolgorde van zowel gen A als van gen B. Omdat mutaties willekeurig ontstaan, zullen dat nooit dezelfde veranderingen zijn. Alle mutaties die de samenwerking tussen gen A en gen B verstoren, zullen via natuurlijke selectie verdwijnen, maar uiteindelijk zullen er toch verschillen ontstaan in beide genen in de gescheiden populaties. Daardoor is het mogelijk dat normaal gesproken gen A_1 de functie van gen B_1 aanzet in populatie 1, en A_2 hetzelfde doet voor gen B_2 in populatie 2. Maar de combinatie van A_1 en B_2 is niet door het 'filter' van natuurlijke selectie gegaan, wat ervoor kan zorgen dat A_1 niet goed werkt in het activeren van B_2 . Deze hybride zal zich niet kunnen ontwikkelen doordat de interactie tussen twee genen is verstoord (figuur 2). Deze verstoorde interacties worden ook wel Dobzhansky-Muller (DM) interacties genoemd, naar de bedenkers van dit model (Orr 1997). Via dit proces kunnen de twee populaties uiteindelijk twee verschillende soorten worden.

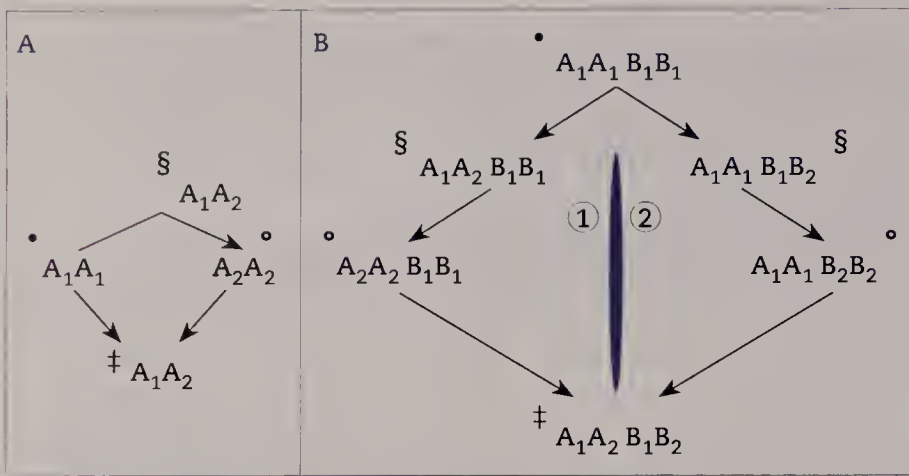
DM-interacties verklaren Haldane's Regel

Doordat DM-interacties verantwoordelijk worden gehouden voor de problemen die optreden in hybride nakomelingen, worden er op basis van deze DM-interacties verklaringen gezocht voor de constatering dat juist het heterogamete geslacht kwetsbaarder is voor hybridisaties (Haldane's Regel). De drie belangrijkste theorieën die hiervoor zijn voorgesteld, worden de dominantie, snelle-mannen en snelle-X theorieën genoemd (Orr 1997).

De dominantietheorie

Diploïde, seksueel voortplantende organismen krijgen één chromosoomset van elke ouder. Ze hebben dus elk gen in hun genoom twee keer. In het geval van hybride organismen betekent dit dat ze voor de meeste genen een variant hebben van soort 1 en een variant van soort 2. Dit geldt echter niet voor alle genen. Er zijn ook geslachtschromosomen die niet verschillen tussen mannen en vrouwen: autosomen. De autosomen zijn altijd in tweevoud aanwezig, maar de genen op de geslachtschromosomen zijn alleen in tweevoud aanwezig in het homogametische geslacht (dus in XX-vrouwen en ZZ-mannen). XY-mannen (of ZW-vrouwen) hebben slechts één kopie van de genen die alleen maar op het X (of Z)-chromosoom liggen (figuur 3).

De dominantietheorie verklaart dat de nadelige DM-interacties in hybriden vaak worden opgeheven doordat er twee



2. Het Dobzhansky-Muller two-locus model voor hybride-incompatibiliteiten. Paneel A bekijkt de evolutie van een nieuw allel voor een enkel locus. Het nieuw ontstane A_2A_2 genotype kan niet evolueren uit het voorouderlijke A_1A_1 zonder door het letale A_1A_2 stadium te gaan. Paneel B bekijkt twee interacterende loci die nieuwe allelen evolueren in aparte populaties. Het verschil tussen A en B is dat in A het letale hybride genotype gelijk is aan het intermediaire genotype, terwijl in B deze genotypen verschillen. • = voorouderlijke genotype; ° = nieuwe genotype; § = intermediaire stadium; ‡ = letale hybride.

2. The Dobzhansky-Muller two-locus model for hybrid incompatibility. Panel A considers the evolution of a derived allele at a single locus. The derived A_2A_2 genotype cannot evolve from the ancestral A_1A_1 without going through the lethal A_1A_2 genotype. Panel B considers two interacting loci that evolve derived alleles in separate populations. The difference between A and B is that in A the lethal hybrid genotype is equal to the intermediate state, whereas in B these differ. • = ancestral genotype; ° = derived genotype; § = intermediate state; ‡ = lethal hybrid.

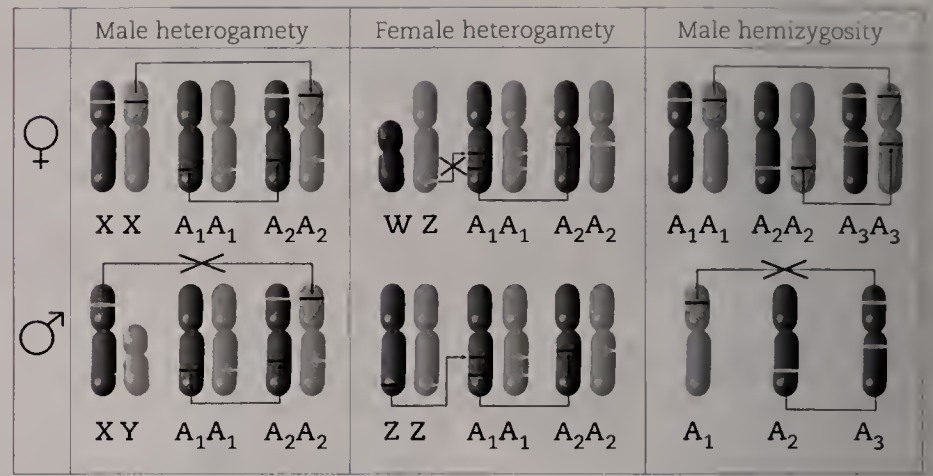
verschillende varianten van genen aanwezig zijn en de goede interacties de negatieve effecten van de slechte interacties kunnen compenseren: dominantie. De enige problemen die nu nog op kunnen treden zijn interacties met de genen die op het X-chromosoom liggen in mannen (of op de Z in vrouwen in geval van vrouwelijke heterogametie), omdat er dan slechts één variant is en er dus niet kan worden gered door een tweede, betere variant (zie figuur 3).

De snelle-mannentheorie

In de natuur kiezen vrouwen met welke man zij paren en moeten de mannen moeite doen om vrouwen ervan te overtuigen dat zij de beste kandidaat zijn. Hierdoor ontstaat er een grote druk op de mannen om zich steeds optimaal aan te passen aan de wensen van de vrouwen om beter te zijn dan de andere mannen in de omgeving en daardoor meer nakomelingen te kunnen produceren. Deze druk wordt seksuele selectie genoemd. Omdat deze mannen meer nakomelingen produceren, wordt deze optimale aanpassing ook vaker doorgegeven aan de volgende generatie. Hierdoor veranderen de genen die verantwoordelijk zijn voor mannelijke eigenschappen sneller. Als men de varianten tussen soorten vergelijkt, dan hebben genen die coderen voor 'mannelijke' eigenschappen meer verschillen dan de genen die verantwoordelijk zijn voor 'vrouwelijke' eigenschappen. Dit is de basis voor de snelle-mannentheorie.

De verwachting is dat interacties tussen genen sneller worden verstoord als dit interacties zijn tussen genen die extreem van elkaar verschillen dan wanneer dit interacties zijn tussen genen die minder van elkaar verschillen. Als extreme genvarianten vaker voorkomen in mannen, is de verwachting dat mannen meer problemen zullen hebben na hybridisatie dan vrouwen.

Een nadeel van deze theorie is dat ze goed opgaat onder mannelijke heterogametie (XX-vrouwen en XY-mannen), maar juist tegenovergesteld werkt onder vrouwelijke heterogametie (ZW-vrouwen en ZZ-mannen). Bij dit laatste mechanisme



3. Versimpeld model van epistatische interacties in hybriden onder verschillende vormen van seksdeterminatie. Verschillende gekleurde chromosomen komen van verschillende soorten. Dominante allelen zijn zwart en recessieve allelen zijn grijs. De optredende epistatische interacties zijn weergegeven door de zwarte pijlen. Negatieve epistatische interacties door een kruis door de pijl. A = autosoom; W = vrouwelijk specifieke sekschromosoom; X = algemeen sekschromosoom; Y = mannelijk specifiek sekschromosoom; Z = algemeen sekschromosoom. Bron: Koevoets & Beukeboom 2009

3. Simplified model of epistatic interactions in hybrids under different modes of sex-determination. Differently coloured chromosomes are from different species. Dominant alleles are black and recessive alleles are grey. The occurring epistatic interaction is given by the solid-black arrow. Negative epistatic interactions are indicated by a cross through the arrow. A=autosome; W = female specific sex chromosome; X = general sex chromosome; Y = male specific sex chromosome; Z = general sex chromosome. Source: Koevoets & Beukeboom 2009

voorspelt Haldane's Regel namelijk dat vrouwelijke hybriden extra problemen ondervinden bij hybridisatie, terwijl de snelle-mannentheorie voorspelt dat onder dit mechanisme ook hybride mannen alsnog extra problemen ondervinden. Toch is er bewijs te vinden dat de snelle-mannentheorie opgaat voor (sommige) soorten met mannelijke heterogametie (dus XY-mannen) (Schilthuizen et al. 2011).

De snelle-X-theorie

Naast seksuele selectie, vindt er ook natuurlijke selectie plaats op mannen en vrouwen. Deze natuurlijke selectie grijpt aan op alle eigenschappen die de overleving en voortplanting van individuen vergroot. Wanneer er een genvariant (allel) is ontstaan die voordelig is voor de overleving of voortplanting, dan zal de frequentie van dit allel in de populatie snel toenemen. Echter, het probleem is dat deze goede eigenschappen van een genvariant vaak slechts tot uitdrukking komen wanneer er geen andere variant in het genoom aanwezig is. Dus kan een dergelijke variant zich sneller verspreiden op plekken van het genoom waar maar één kopie van een gen beschikbaar is: op het X-chromosoom in mannen (of Z in vrouwen). Hierdoor zal het X-chromosoom meer extreme varianten van genen bevatten in de populatie dan de autosomen. Deze extreme varianten geven op hun beurt weer meer problemen in mannelijke hybriden, omdat er in mannen alleen het X-chromosoom aanwezig is waar het 'probleemgen' op ligt, terwijl in vrouwen ook nog een X-chromosoom aanwezig is met een correct gen.

Wanneer er geen verschillende geslachtschromosomen zijn

Er zijn echter ook soorten waar de geslachtsbepaling niet plaatsvindt op basis van twee verschillende geslachtschromosomen. Waar er onder heterogametie altijd een chromosoom is dat alleen in mannen of vrouwen voorkomt, hebben mannen en vrouwen onder haplodiploidie allemaal dezelfde chromosomen (autosomen). Echter, onder haplodiploidie hebben



4. De parasitaire wesp *Nasonia vitripennis*. (a) Een vrouwtje legt eitjes in een vliegenpop. (b) Mannetjes verdedigen agressief een plekje bij de uitsluitpopening van de vliegenpop om met uitkomende vrouwtjes te paren. Foto's: Peter Koomen

4. The parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. (a) Female oviposits in a fly pupa. (b) Males aggressively defend a site near their emergence hole in order to mate with emerging females.

vrouwtjes twee kopieën van elk autosoom, terwijl mannen van elk autosoom maar één kopie hebben.

Haplodiploidie heeft grote gevolgen voor hybridisatie. Vrouwelijke hybriden krijgen van elke ouder één chromosoomset en hebben dus van elk gen twee varianten: één van de ene soort en één van de andere soort. Wanneer deze vrouwtjes nakomelingen krijgen, dan zullen de mannelijke nakomelingen van elk gen maar één kopie krijgen. Deze is oorspronkelijk ofwel van de ene soort, ofwel van de andere soort afkomstig (figuur 4). Maar omdat de genen bij de reproductie eerst 'door elkaar zijn geschud' (recombinatie), is de combinatie van kopieën wel veranderd. Aangezien genen in een genoom met elkaar moeten samenwerken en de mannen dan weer een kopie van de ene soort en dan weer een kopie van de andere soort hebben, zullen de geninteracties in de haploïde hybride mannen moeizaam verlopen.

Haplodiploïde soorten zijn oorspronkelijk nooit betrokken in onderzoek naar Haldane's Regel. De mechanismen die ten grondslag liggen aan Haldane's Regel (dominantie, snelle mannen en snelle-X) zijn echter zeer goed toepasbaar op de overerving van de chromosomen onder haplodiploidie. Het opstellen van hypothesen over de toepassing van haplodiploïden in onderzoek naar Haldane's Regel was dan ook de eerste fase van mijn promotieonderzoek (Koevoets 2012, Koevoets & Beukeboom 2009). Door het verschil tussen diploïde hybride vrouwtjes en haploïde hybride mannetjes is de verwachting dat diploïde vrouwtjes veel beter bestand zullen zijn tegen hybridisatie dan haploïde mannetjes. Deze hypothese en de onderliggende mechanismen vormen de basis van mijn onderzoek.

Vraagstellingen

De soorten waar ik me op heb gericht zijn haplodiploïde sluipwespen van het genus *Nasonia*. Dit genus bestaat uit vier soorten: *N. vitripennis* (Walker), *N. longicornis* (Darling & Werren), *N. giraulti* (Darling and Werren) en *N. oneida* (Raychoudhury et al.) (zie Darling & Werren 1994, Raychoudhury et al. 2010). De wespen zijn tussen de 1,5 en 2 mm groot en de soorten verschillen het duidelijkste in mannelijke vleugellengte (figuur 4).

Hybridisatie in de natuur tussen de soorten wordt voorkomen door een bacterie die de soorten bij zich dragen. Deze *Wolbachia*-bacterie voorkomt dat hybride nakomelingen zich

ontwikkelen door de chromosomen van de vader te laten samenklonteren in de bevruchte eicel. Door de wespen in het laboratorium antibiotica te voeren is het mogelijk om de bacteriën te verwijderen en hybridisaties tussen de soorten te bewerkstelligen. Echter, dit leidt tot verschillende maten van postzygotische isolatie afhankelijk van het specifieke soortspaar dat wordt onderzocht. Omdat er weinig bekend was over de hybridisatie van *N. vitripennis* en *N. longicornis*, heb ik me op deze soorten gericht. Eerst moest er een hypothese opgesteld worden omtrent de mechanismen die ten grondslag liggen aan Haldane's Regel in combinatie met haplodiploidie. Daarna werd er gekeken of er signalen te vinden waren van hybrideincompatibiliteiten tussen deze soorten (iets dat al voor twee andere soortsparen was onderzocht). Nieuw binnen het *Nasonia*-onderzoek was de tweede vraag, namelijk of de genomische incompatibiliteiten heviger waren in mannetjes dan in vrouwtjes. Na het in kaart brengen van de incompatibiliteiten tussen *N. vitripennis* en *N. longicornis*, werden deze diepgaander onderzocht. Zo werd de vraag beantwoord hoe temperatuursfluctuaties de hevigheid van incompatibiliteiten beïnvloeden. Ook werd er ingegaan op het mechanisme dat verantwoordelijk is voor de verschillen in hybride incompatibiliteiten tussen *Nasonia*-mannetjes en -vrouwtjes. Als laatste werd er over meerdere generaties gekeken of de incompatibiliteiten gevonden in de voorgaande experimenten teruggebracht konden worden tot de verantwoordelijke genen.

Incompatibiliteiten tussen *N. vitripennis* en *N. longicornis*

De soorten *N. vitripennis* en *N. longicornis* werden gekruist en de problemen in de eerste generatie vrouwtjes zijn gemeten (Koevoets et al. 2012a). Ondanks dat er wel enige sterfte en steriliteit werd gevonden in hybride vrouwtjes, was een groot deel van de vrouwtjes vruchtbaar. Deze vrouwtjes werden gebruikt om de hybrideproblemen te meten in hun mannelijke hybride nakomelingen. Het werd duidelijk dat hybride mannetjes voor een deel worden geveld door sterfte, maar belangrijker, dat de overgebleven (levensvatbare) mannelijke hybriden steriel waren. Hiermee werd aangetoond dat er genomische incompatibiliteiten optreden wanneer *N. vitripennis* en *N. longicornis* worden gekruist en dat de problemen groter zijn in mannetjes dan in

Kader 1

Moleculaire merkers

Aangezien het genoom (al het DNA bij elkaar) van een soort vaak uit miljoenen nucleotiden (A, T, G en C) bestaat, is het qua kosten en tijd momenteel onmogelijk om al het DNA van verschillende individuen te analyseren voor wetenschappelijke experimenten. Daardoor worden moleculaire merkers gebruikt die verspreid over het genoom voorkomen en daarmee het hele genoom vertegenwoordigen.

Een moleculaire merker is een 'mijlpaal' op het genoom die naar een specifieke plek op het DNA wijst (een locus; is Latijn voor plek). Dit locus kan van alles zijn maar moet verschillend zijn tussen de soorten die vergeleken worden. Voor een goede vertegenwoordiging van het genoom moeten meerdere loci per chromosoom bekeken worden in de analyse. Hoe meer loci, hoe beter, maar er is een evenwicht tussen het aantal te analyseren individuen en loci: wanneer slechts tientallen individuen geanalyseerd worden, dan heeft het geen toegevoegde waarde om duizenden loci te analyseren en vice versa.

Het type merker wordt genoemd naar wat er op het locus voorkomt of de manier waarop het bekeken wordt. De meest populaire technieken op dit moment zijn microsatellieten en SNP's. Microsatellieten zijn plekken op het DNA waar een bepaalde nucleotidencombinatie heel vaak voorkomt (bijvoorbeeld ATATATATATATATAT). Een dergelijke microsatelliet verandert heel snel in het aantal herhalingen over verschillende generaties en er zijn daardoor vaak veel verschillende lengtevarianten te vinden binnen en tussen soorten. De lengte van de kopieën kan vergeleken worden met behulp van een makkelijke

scheidingsmethode: kleine stukken DNA lopen makkelijker door een gelfilter dan grote stukken en kleine stukken hebben minder AT's dan grote stukken. In het geval van dit onderzoek zijn meerdere microsatellieten gebruikt. Deze zijn geselecteerd op basis van het verschil tussen *N. vitripennis* en *N. longicornis*. Voor elke microsatelliet is dus bekend welke lengte er voor *N. vitripennis* staat en welke voor *N. longicornis*. Zo zijn we in staat om over een chromosoom van een wesp te bepalen welk deel van het chromosoom van de grootouder van *N. vitripennis* komt en welke van de grootouder van *N. longicornis*. Deze genetische kaarten worden samengesteld uit de gegevens van alle wespen van een bepaalde kruising (zie bijvoorbeeld figuur 6).

SNP's (single nucleotide polymorphisms) zijn nucleotideverschillen tussen soorten op één heel specifieke locatie van het genoom. Een nadeel van dit type merker is dat er maar twee varianten per SNP bestaan (bijvoorbeeld op een bepaalde plek zien we altijd een A of een G, maar geen T of C), maar het grote voordeel is dat SNP's in grote aantallen in het genoom te vinden zijn en dat de huidige technieken steeds efficiënter worden in het analyseren van duizenden SNP's tegelijk. Dit komt doordat het maken van meerdere kopieën of het scheiden op basis van kopiegrootte zoals bij microsatellieten bij veel SNP-technieken niet meer nodig is. Echter, zoals boven vermeld, is het analyseren van duizenden merkers slechts informatief wanneer er ook honderden individuen kunnen worden gebruikt. Wanneer dit efficiënt gedaan kan worden (wat de laatste jaren voor steeds meer soorten gerealiseerd is), zullen SNP-merkers wetenschappelijke analyses gaan domineren.

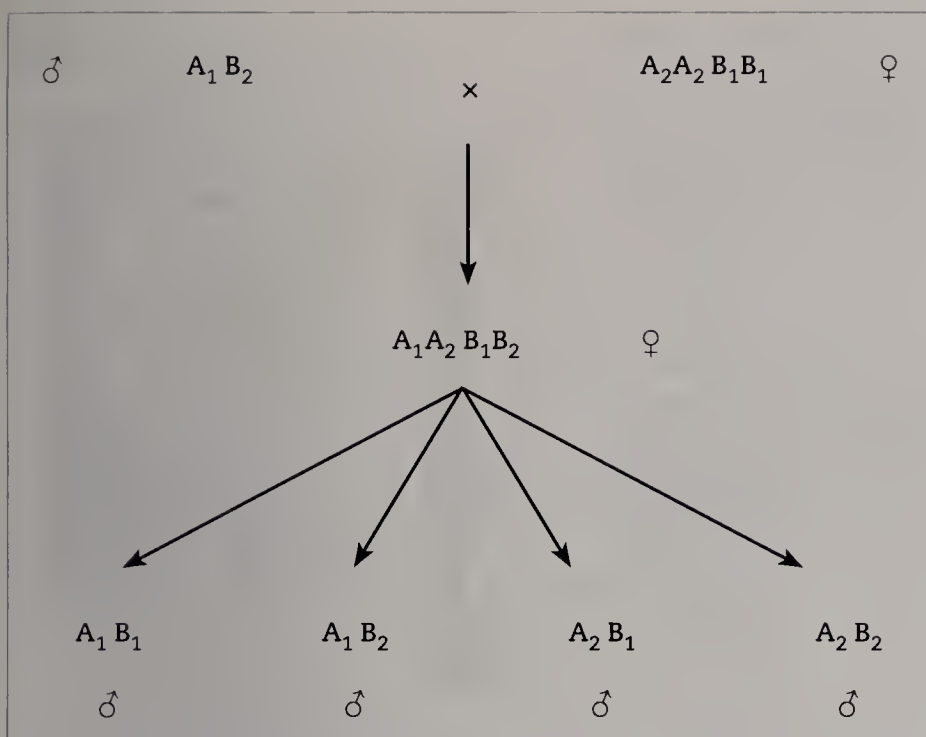
vrouwtjes. Doordat de vrouwelijke hybriden per kruising genetisch identiek zijn aan elkaar (één chromosoom van *N. vitripennis* en één van *N. longicornis*), was genetische analyse van deze vrouwtjes niet informatief (figuur 5).

De mannelijke hybriden zijn echter allemaal verschillend doordat zij telkens een andere mix van het genetisch materiaal van de moeder krijgen. De vraag was of mannelijke hybriden met specifieke DNA-combinaties beter overleven dan mannetjes met andere DNA-combinaties. Daartoe werd het DNA van de hybride mannetjes geanalyseerd voor specifieke stukken DNA die als merker kunnen dienen: microsatellieten (zie kader 1). Deze analyse biedt inzicht in het genetische mechanisme achter hybridesterfte (de steriliteit kon niet genetisch worden onderzocht, door het zeer kleine aantal fertiele mannetjes). De verwachting was dat de mannetjes voor elke DNA-merker 50% kans hadden om de *N. vitripennis* of *N. longicornis* variant van hun moeder te krijgen, want de moeder heeft beide varianten en geeft maar één van de twee door. Eerst werd dit bepaald voor de mannelijke hybride embryo's, omdat dit de verdeling van DNA-combinaties weergeeft voordat de mannelijke hybriden sterven. De overerving in de embryo's was voor elke DNA-merker inderdaad 50:50. In de volwassen mannelijke hybriden bleek dit ook voor de meeste plekken op het DNA te gelden, slechts enkele plekken weken hierin af (figuur 6). Deze verschillen bleken samen te hangen met de herkomst van de grootmoeder van de mannetjes (*N. vitripennis* of *N. longicornis*). Dit belang van de soort van de grootmoeder wees op effecten van niet zozeer het genoom in de celkern, maar van het genoom in de omgeving van de celkern: cytoplasmatische effecten. De inhoud van de cel, het cytoplasma, wordt alleen via de moeder doorgegeven.

Het cytoplasma bevat allerlei belangrijke componenten die samenwerken met het DNA in de celkern, zoals de mitochondriën. Mitochondriën hebben hun eigen genoom waarvan ze eiwitten produceren. Maar om energie voor de cellen te produceren importeren de mitochondriën eiwitten uit de celkern en maken grote eiwitcomplexen van hun eigen eiwitten en de eiwitten uit de celkern. Omdat de mitochondriën via de moeder overerven, heeft een hybride mannetje dus *N. vitripennis* mitochondriën als zijn grootmoeder *N. vitripennis* was, maar *N. longicornis* mitochondriën als zijn grootmoeder *N. longicornis* was. Wat opviel toen het DNA van de hybride mannetjes werd geanalyseerd, was dat wanneer een hybride *N. vitripennis* mitochondriën had, dat deze meer DNA van *N. vitripennis* had en wanneer een hybride *N. longicornis* mitochondriën had, dat deze vaker DNA van *N. longicornis* had. De plekken waar deze verstoring optrad in het DNA was niet hetzelfde tussen deze twee groepen hybriden (cytoplasma van *N. vitripennis* versus cytoplasma van *N. longicornis*). Deze resultaten tonen aan dat zowel de genen in de celkern als die van de mitochondriën van één en dezelfde soort moeten zijn voor het goed functioneren van een individu. Dit is het gevolg van adaptatie tussen genen binnen een soort (co-evolutie).

De effecten van temperatuur

Door tegenstrijdige resultaten van verschillende experimenten kwam de vraag naar voren hoe stabiel hybride incompatibiliteiten zijn tussen soorten, met andere woorden: als de omstandigheden waarin de hybriden opgroeien veranderen, leidt dit dan tot andere of grotere problemen? Om dit te testen werden



5. Overerving onder haplodiploidie. Twee specifieke plekken op het DNA (A en B) erven onafhankelijk van elkaar over. Van elke plek zijn twee varianten bekend (1 en 2), die verschillend zijn tussen de soorten. Als mannen haploïd zijn, hebben ze dus van beide plekken maar één kopie, waar vrouwen er twee hebben. Wanneer de twee soorten hybridiseren ontstaan er hybride vrouwen die van beide plekken twee varianten hebben. Wanneer ze haploïde eicellen maken, krijgen deze één variant van A (A_1 of A_2) en één variant van B (B_1 of B_2), en er zijn dus vier verschillende mogelijkheden in de hybride mannen. Wanneer we echter het hele genoom bekijken, zijn er zo goed als oneindig veel mannelijke combinaties mogelijk.

5. Genetic inheritance under haplodiploidy. Two specific locations on the DNA (A and B) inherit independently from each other. Each location has two variants (1 and 2), that are different between species. Due to the haploidy of males, they have only a single copy of the two locations, while females carry two copies. When two species hybridize, hybrid female offspring is created that have two variants for two locations. When these hybrid females now produce haploid eggs, these eggs inherit one variant from location A (A_1 and A_2) and one variant from location B (B_1 and B_2), and thus there are four possible combinations in the haploid hybrid males. However, when we consider the entire genome, there are indefinite male combinations possible.

de kruisingen tussen *N. vitripennis* en *N. longicornis* herhaald en de ontwikkelende mannetjes uit de tweede generatie (dus de unieke nakomelingen van hybride moeders, zie figuur 5) onder verschillende temperaturen opgegroeid. De verstoring van ontwikkeling werd bepaald in de vorm van vertraagde ontwikkeling of sterfte, evenals de steriliteit van de levensvatbare volwassen hybriden. Het werd duidelijk dat hybride mannetjes veel sterker reageren op temperatuursveranderingen dan normale mannetjes en dit uitte zich in alle parameters die getest werden: hybride mannetjes onder temperatuurstress vertoonden meer sterfte, meer verstoring van de ontwikkeling en meer steriliteit. Het DNA van de hybride mannetjes werd wederom geanalyseerd met microsatellieten om te testen of temperatuurstress tot meer verstoring zou leiden op dezelfde plekken op het DNA (dezelfde interacties tussen genen zijn verstoord) of juist op meer plekken, maar met een vergelijkbare verstoring (meer geninteracties geven problemen onder temperatuurstress). De uitslag van de analyse liet beide patronen zien. De verhoogde sterfte leidde tot meer verstoring op plekken die bij standaardtemperatuur al een verstoring lieten zien en het aantal plekken met een significante verstoring nam toe. In alle gevallen was de verstoring gekoppeld aan de oorsprong van het cytoplasma: meer DNA van *N. vitripennis* in combinatie met mitochondriën van *N. vitripennis* en vice versa. De resultaten laten duidelijk zien dat de incompatibiliteiten tussen de genen van verschillende soorten sterk afhankelijk zijn van omge-

vingsfactoren. Doordat in de natuur telkens andere selectiedruk optreed, maakt dit het waarschijnlijk dat hybriden in de natuur sterker leiden onder incompatibiliteiten en het af zullen leggen tegen niet-hybriden.

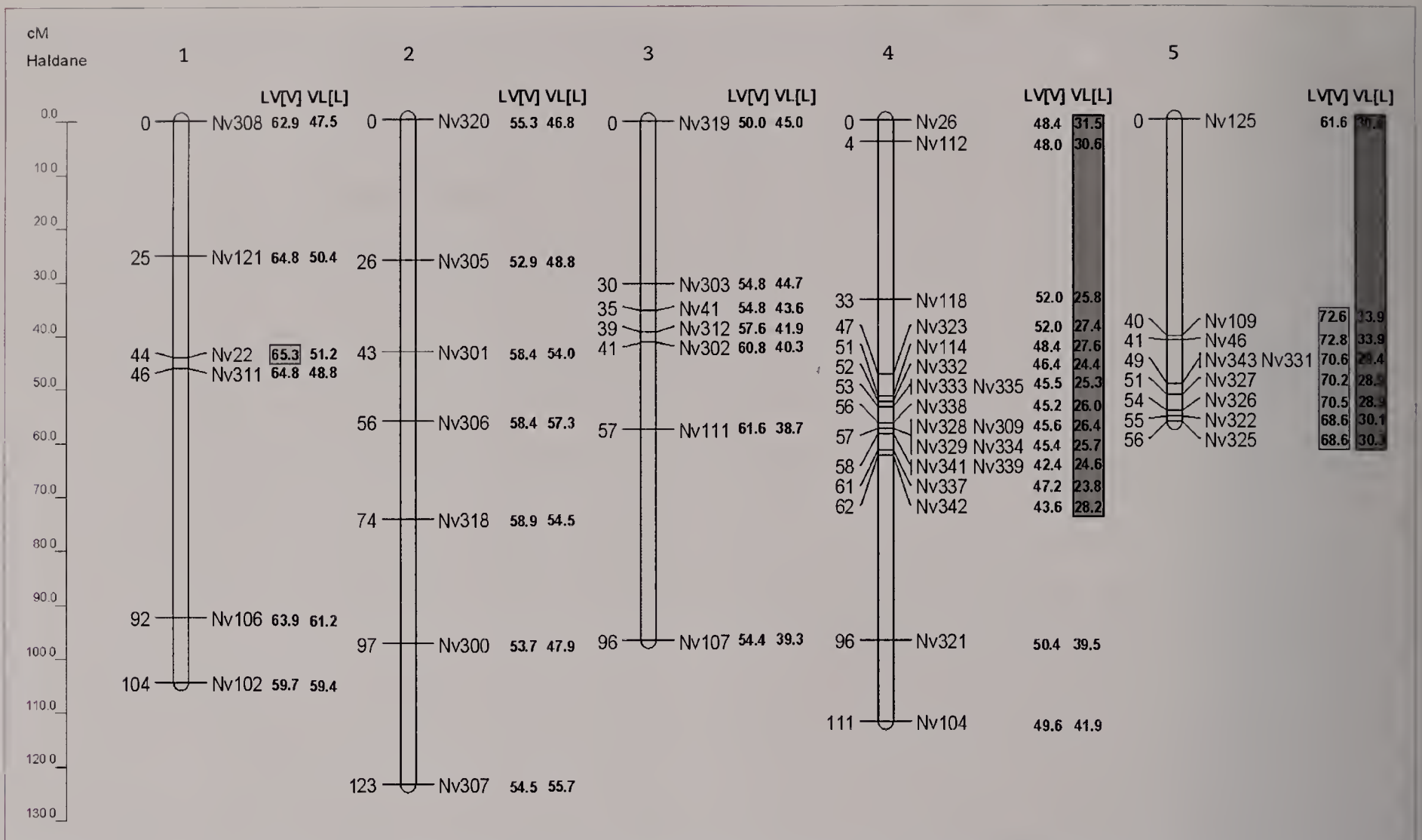
De effecten van ploëdiegraad

Zoals eerder werd beschreven ondervinden vrouwelijke hybriden minder problemen dan mannelijke hybriden. Dit was ook verwacht op basis van hypothesen die gesteld werden als verklaring voor Haldane's Regel (Koevoets & Beukeboom 2009). In haplodiploïde soorten zou de dominantietheorie leiden tot meer problemen in mannetjes doordat mannetjes van elk stuk DNA maar één variant hebben, terwijl vrouwen er twee hebben. De snelle-mannentheorie voorspelt dan ook dat hybride mannetjes meer problemen hebben doordat mannelijke genen sneller evolueren. De snelle-X-theorie voorspelt wederom dat mannetjes meer problemen ondervinden van hybridisatie, maar in dit geval doordat genen die belangrijk zijn voor mannetjes (en een deel van de algemene genen) haploïd zijn en dus sneller kunnen evolueren.

In eerder onderzoek kon echter geen onderscheid worden gemaakt tussen de mechanismen die ten grondslag liggen aan het patroon van mannelijke kwetsbaarheid (Koevoets *et al.* 2012a). Daarom richtte een volgend experiment zich specifiek op het onderscheiden van de dominantie en de snelle-mannentheorie: hebben mannetjes meer last van hybridisatie door hun 'man-zijn' (hun uiterlijk, of fenotype) of doordat ze maar een enkel genoomkopie hebben (hun ploëdiegraad, of genotype)?

Om dit te testen werd een speciale techniek gebruikt om embryo's die zich eigenlijk tot vrouw zouden moeten ontwikkelen, toch tot man te laten ontwikkelen. Deze speciale mannetjes hadden hierdoor het mannelijke uiterlijk, maar toch twee genoomsets (diploïd). Er konden dus directe vergelijkingen worden gemaakt tussen genetisch identieke mannetjes en vrouwtjes en fenotypisch identieke haploïde en diploïde mannetjes. Wanneer de snelle-mannentheorie zeer belangrijk zou zijn voor Haldane's Regel in *Nasonia*, dan zouden deze speciale diploïde mannetjes dezelfde problemen laten zien als haploïde mannetjes. Als daarentegen de dominantietheorie zou gelden dan zouden diploïde mannetjes minder problemen moeten laten zien dan haploïde mannetjes. De uitkomsten lieten inderdaad zien dat diploïde mannetjes veel minder problemen ondervonden van hybridisatie dan normale haploïde mannetjes (zowel gemeten als sterfte en steriliteit). Dit gaf duidelijk aan dat het mannelijk fenotype minder belangrijk is voor het ontstaan van hybrideproblemen.

Daarnaast liet het DNA van de hybride mannetjes en vrouwtjes verschillende patronen zien. Op sommige plekken van het DNA was het duidelijk een voordeel om twee verschillende varianten te hebben. Individuen met *N. longicornis* mitochondriën hadden bijvoorbeeld een hogere overlevingskans met een mix van DNA van *N. longicornis* en *N. vitripennis* dan alleen met DNA van *N. vitripennis*. Dit was volledig in lijn met de verwachtingen op basis van de dominantietheorie. Daarnaast lieten sommige plekken van het DNA zien dat het belangrijk is om meer DNA te hebben en dat meerdere varianten van het DNA niet per se nodig zijn: combinaties van *N. longicornis* mitochondriën en daarnaast één kopie van het DNA van *N. vitripennis* zijn slechter voor de overlevingskans dan *N. longicornis* mitochondriën in combinatie met twee kopieën van het DNA van *N. vitripennis*. Dit laatste patroon duidt erop dat dosering van het DNA erg belangrijk is voor het functioneren van de cellen en een hogere dosis van bepaalde genen kan zowel positief als negatief uitwerken.



6. *Nasonia vitripennis* en *N. longicornis* koppingskaart met allelfrequenties in de hybriden. Het percentage *N. vitripennis* allelen over alle hybriden van één kruising zijn weergegeven naast de merkers. De merkers met significante verstoorde overerving zijn weergegeven in licht- en donkergrijs (cytoplasma van *N. vitripennis* en *N. longicornis* respectievelijk). Bron: Koevoets et al. 2012a

6. *Nasonia vitripennis* and *N. longicornis* linkage map with allelic recovery rates. The percentage of *N. vitripennis* alleles over all hybrids of one cross are indicated next to the markers. Markers with significant segregation distortion are indicated in light grey (*N. vitripennis* and *N. longicornis* cytoplasm respectively). Source: Koevoets et al. 2012a

Incompatibiliteiten over meerdere generaties

Problemen als gevolg van hybridisatie zijn niet onder alle omstandigheden hetzelfde. In het laboratorium was materiaal beschikbaar van wespen met mitochondriën van *N. vitripennis* met verschillende percentages van DNA van *N. vitripennis* and *N. longicornis*. Door opeenvolgende generaties hybridevrouwtjes terug te kruisen met mannetjes van *N. longicornis*, krijgen de nakomelingen telkens een hoger percentage DNA van *N. longicornis* in combinatie met de mitochondriën van *N. vitripennis* die via de moeder blijven overerven. Na enkele terugkruisingen met *N. longicornis* werden de lijnen gedurende meerdere generaties in stand gehouden. Op basis van de incompatibiliteiten tussen *N. vitripennis* en *N. longicornis* (Koevoets et al. 2012a, 2012b) was de vraag hoeveel DNA van *N. longicornis* geïntroduceerd kon worden in een lijn met mitochondriën van *N. vitripennis* en welke plekken op het DNA van *N. longicornis* weerstand zouden bieden tegen de samenwerking met mitochondriën van *N. vitripennis*.

De beschikbare wespen werden eerst geanalyseerd met microsattelieten, waarna een beperkte set werd geanalyseerd met een nog nauwkeurigere methode op nucleotidenniveau (Single Nucleotide Polymorphisms) om een zeer gedetailleerd beeld te krijgen van het DNA van de speciale hybridelijnen (zie kader 1). Het werd duidelijk dat in de eerste generaties na de hybridisatie het DNA van *N. vitripennis* op bepaalde plekken in het voordeel was in combinatie met mitochondriën van *N. vitripennis*. Echter, hoe meer generaties er werd ingeteeld of teruggekruist met *N. longicornis*, hoe meer DNA van *N. longicornis* er in de wespen bleek voor te komen. De plekken op het DNA die eerder problemen gaven wanneer ze *N. longicornis* waren in combinatie met mitochondriën van *N. vitripennis* (Koevoets et al. 2012a, 2012b),

konden uiteindelijk toch gecombineerd worden wanneer het genoom voornamelijk *N. longicornis* was.

Deze resultaten duiden wederom op het belang van de manier waarop een hybridisatie-experiment wordt uitgevoerd. Verschillende omstandigheden kunnen verschillende plekken op het DNA aantonen die belang zijn bij de scheiding van soorten. Naast dat het overgrote deel van het DNA van *N. longicornis* uiteindelijk bleek te functioneren in combinatie met mitochondriën van *N. vitripennis*, zijn er wel plekken op het genoom geïdentificeerd die niet geschikt zijn voor deze samenwerking. De genen die gecodeerd worden door deze plekken van het genoom vormen een uitgangspunt voor onderzoek naar welke precieze genen verantwoordelijk zijn voor de incompatibiliteiten tussen *N. vitripennis* en *N. longicornis*.

Conclusies

Ik heb de hypothese gesteld dat, in analogie met Haldane's Regel, hybride vrouwtjes van haplodiploïde soorten minder problemen ondervinden bij hybridisatie dan mannetjes. Deze hypothese is bevestigd met behulp van de hybridisatie van de parasitaire wespen *N. vitripennis* en *N. longicornis*. Genetische analyses hebben een verband aangetoond tussen specifieke plekken op het DNA die voordelig zijn wanneer ze van een bepaalde soort afkomstig zijn in combinatie met cytoplasma (waarschijnlijk de mitochondriën hierin) van diezelfde soort. Deze plekken op het DNA zijn echter sterk afhankelijk van omgevingsfactoren en stress kan de uitkomsten van de hybridisatie experimenten beïnvloeden. Verder blijken mannelijke hybriden vooral kwetsbaar te zijn doordat zij een lagere ploïdiegraad hebben dan vrouwtjes, en niet zozeer doordat zij minder

genetische variatie hebben. Hoe belangrijk dit mechanisme in soorten is buiten haplodiploidie, staat open voor verder onderzoek, maar het is duidelijk dat de dosering van DM-interacties een belangrijkere rol in moeten gaan nemen binnen de theorieën die Haldane's Regel verklaren.

Dankwoord

Ik wil prof. Leo W. Beukeboom en Louis van de Zande bedanken voor hun begeleiding, advies en steun tijdens mijn

promotieonderzoek. Prof. Jürgen Gadau, dr. Oliver Niehuis en Joshua Jackson dank ik voor het delen van hun kennis over vergelijkbaar onderzoek in *N. vitripennis* en *N. giraulti*. Daarnaast dank ik de groep Evolutionaire Genetica van de Rijksuniversiteit Groningen voor hun rol tijdens vele aspecten van mijn onderzoek. Speciale dank gaat hierbij uit naar Eveline Verhulst, Anna Rensink, Hernán Morales Villegas en Steven Ferber. Naast Leo en Louis, dank ik ook Ton Ferber voor hun bijdrage aan dit artikel.

Literatuur

Coyne JA 1992. Genetics and Speciation. *Nature* 355: 511-515.

Coyne JA & Orr HA (1998). The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B Biological Sciences* 353: 287-305.

Darling DC & Werren JH 1990. Biosystematics of *Nasonia* (Hymenoptera: teromalidae): Two new species reared from birds' nests in North America. *Annales of the Entomological Society of America* 83: 352-370.

Haldane JBS 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *Journal of Genetics* 12: 101-109.

Orr HA 1997. Haldane's rule. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 195-218.

Raychoudhury R, Desjardins CA, Buellesbach J, Loehlin DW, Grillenberger BK, Beukeboom LW, Schmitt T & Werren JH 2010. Behavioral and genetic characteristics of a new species of *Nasonia*. *Heredity* 104: 278-288.

Schilthuizen M, Giesbers MCWG & Beukeboom LW 2011. Haldane's rule in the 21st century. *Heredity* 107: 95-102.

Koevoets T 2012. Deadly combinations. Hybrid incompatibilities in the parasitic wasp genus *Nasonia*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.

Koevoets T & Beukeboom LW 2009. Genetics of

postzygotic isolation and Haldane's rule in haplodiploids. *Heredity* 102: 16-23.

Koevoets T, Niehuis O, Van de Zande L & Beukeboom LW 2012a. Hybrid incompatibilities in the parasitic wasp genus *Nasonia*: negative effects of hemizygoty and the identification of transmission ratio distortion loci. *Heredity* 108: 302-311.

Koevoets T, Van de Zande L & Beukeboom LW 2012b. Temperature stress increases hybrid incompatibilities in the parasitic wasp genus *Nasonia*. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 304-316.

Geaccepteerd: 1 oktober 2012

Summary

Hybrid incompatibilities in the parasitic wasp genus *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae)

Since Darwin's publication *The Origin of Species*, much research into the processes that play a role in speciation has been performed. My PhD research focused on the early stages of speciation. When different populations are no longer in contact, they will slowly diverge from each other. Eventually these groups will have changed genetically so much, that combining the DNA of different species is no longer possible, leading to problems in the hybrid offspring. These problems in the early stages of speciation appear to be different in males compared to females. To find the reason for this difference, parasitic wasp species from the genus *Nasonia* were used. Wasps have no sex chromosomes. Females of these wasps develop from fertilized eggs and males from unfertilized eggs; females thus are diploid and have twice the amount of DNA of haploid males. Both males and females were monitored for genetic problems that arise upon crossing two *Nasonia* species. In wasps, males proved also more vulnerable to hybridization than females. This vulnerability even increases under stress. This is because males have less genetic variability, but also because they have less DNA. Through a special genetic technique we can force fertilized eggs (normally destined to be female) to develop as males. In this way it could be assessed whether being male or the amount of DNA was the most important factor. Of course the answer was in the middle: both facets are important. This research demonstrated that genetic interactions, the amount of DNA and the genetic variation are important aspects of speciation.



Tosca Koevoets

Rijksuniversiteit Groningen

Centre for Ecological and Evolutionary Studies (CEES)

Evolutionary Genetics Group

Postbus 11103

9700 CC Groningen

tkoevoets@yahoo.com

Waarnemingen aan de Duitse zandloopkever (Coleoptera: Carabidae: *Cylindera germanica*)

Ron Felix

TREFWOORDEN

Biologie, Budel-Dorplein, fenologie, habitat, voortplanting

Entomologische Berichten 72 (6): 278-287

In juli 2010 zijn zeven exemplaren van de Duitse zandloopkever gevangen in Budel-Dorplein. De dieren werden in een terrarium gezet voor een kweekexperiment en gedragswaarnemingen. In 2011 bleken larven aanwezig, waarvan er zich in de loop van de zomer vier tot imago ontwikkelden. Deze dieren hebben zich voortgeplant. Begin 2012 bleek weer een aantal larven de winter overleefd te hebben. Er hebben zich toen tien imago's ontwikkeld. Het terrarium stond buiten, kreeg gedurende een deel van de dag zon (waarbij de temperatuur hoog op kon lopen) en was gedeeltelijk afgedekt tegen teveel neerslag. Zodra de vorst inviel, is in beide winters de bak binnen gezet, waarna de larven veel sneller dan in de natuur actief werden. Imago's en larven werden gevoerd met zeer jonge krekeltjes, fruitvliegen en springstaarten. Van de gedragingen zijn aantekeningen gemaakt, die zijn uitgewerkt tot voorliggend artikel.

Inleiding

De Duitse zandloopkever, *Cylindera germanica* (Linnaeus) (figuur 1), is de kleinste en zeldzaamste zandloopkever die momenteel in Nederland voorkomt. Er is weinig literatuur over zijn biologie. In de meeste gevallen betreft het beschrijvingen van incidentele waarnemingen, waardoor het moeilijk is een compleet beeld van de biologie en fenologie van de kever te schetsen. De voornaamste bronnen vormen Trautner & Detzel (1994) en Turin (2000), die de aanwezige literatuurgegevens bij elkaar brengen. Poluzzi (1943) heeft waardevolle veld- en kweekwaarnemingen gedaan.

De Duitse zandloopkever komt in vrijwel geheel Europa voor, behalve in IJsland, Ierland, Noorwegen, Zweden en Denemarken. Hij wordt verder gevonden in Klein-Azië en Siberië tot in Mantsjoerije, ontbreekt in grote delen van Groot-Brittannië en het Iberisch Schiereiland en op Sardinië. Vooral in West-Europa is hij waarschijnlijk op veel plaatsen verdwenen en lijkt thans beperkt tot enkele eng begrensde vindplaatsen (Trautner & Detzel 1994). Populaties lijken meestal gering in omvang (Horion 1941, Poluzzi 1943).

In Nederland was de kever vóór 1966 bekend van Zeeland (Zierikzee, 1850), Gelderland (Ruurlo en Nijmegen, 1850), Zuid-Holland (Den Haag, 1850 en Hoek van Holland, 1935), Drenthe (Dwingeloo, Kraloër Heide, 1960), Noord-Brabant (Eindhoven, 1850 en Deurne, 1944) en Limburg (Valkenburg, 1850). Deze gegevens zijn ontleend aan het handvangstbestand van de landelijke loopkeverdatabank van de Loopkeverwerkgroep en EIS-Nederland en de collectie Everts. Everts (1898) vermeldt de omstreken van Maastricht, 'zou ook bij Utrecht, Ede, Nijmegen en Groningen voorkomen en bij Wageningen gezien zijn.' Van ná 1966 is hij alleen nog bekend van de Noord-Brabant en Limburg (Muilwijk & Felix 2010). In 1974 is de soort gemeld van Venlo (Zwarte Water). De achteruitgang heeft doorgezet en momenteel is er slechts één gebied bekend waar de soort voorkomt

op de grens van Noord-Brabant en Limburg de omgeving van de zinkfabriek bij Budel-Dorplein (Noord-Brabant, gemeente Cranendonck). Van deze omgeving is de soort al jaren bekend. Alle waarnemingen van 2011 en 2012 op de site van Waarneming.nl (september 2012) van Budel-Dorplein, Weert en Cranendonck zijn van dezelfde plek, namelijk die ten zuiden van het Ringselven.

Op 13 juli 2010 werden van deze plek zeven exemplaren verzameld en in een terrarium geplaatst om waarnemingen te doen aan het gedrag. De bodem van het terrarium werd gevuld met enkele plaggen van de vanglocatie. In dit artikel worden literatuurgegevens over habitat en biologie vergeleken met eigen waarnemingen aan kevers in het veld en in het terrarium.

Gegevens uit de literatuur

Habitat

Volgens Trautner & Detzel (1994) komt de Duitse zandloopkever vooral voor op zon-geëxponeerde, verstoorde bodems met een sterk wisselende vochtigheidsgraad. De larven worden gevonden in zwak zandige tot kleiige leembodems met kalk. Everts (1898) geeft als biotoop in Nederland: 'Zeer zeldzaam op akkers en stoppelvelden in de heidestrecken en vooral kalk- en leemgrond'. Horion (1941) vermeldt eveneens een voorkeur voor kalk, leem en mergel. De favoriete begroeiing bestaat uit lage tred- en pioniersvegetatie met open plekken. Vroeger is de soort vaak gemeld van (braakliggende) akkers (o.a. Everts 1898, Reitter 1908, Horion 1941, Mandl 1954), maar Poluzzi (1943) heeft ze daar jaren lang vergeefs gezocht. Hij vond ze op schaars begroeide terreinen met harde, vaste schrale bodem en op tijdelijk onbebouwde, gemaaide velden. Volgens Horion (1941) leeft de soort op droge grasvelden, erosieplekken, ontginningsgebieden



1. Duitse zandloopkever, *Cylindera germanica*. Foto: Jinze Noordijk
1. Cliff tiger beetle, *Cylindera germanica*.

en oefenterreinen, zoals weinig gebruikte voetbalvelden en speelvelden. Turin (2000) meldt de soort van heideachtige streken en van weinig bemeste akkers op zand, vooral stoppelvelden. Horion (1941) maakt reeds melding van het verdwijnen van geschikte biotopen door modernere landbouwmethoden en het gebruik van kunstmest.

Dispersie en voortplanting

In tegenstelling tot andere inheemse zandloopkevers (*Cicindela*-soorten) vliegt de Duitse zandloopkever zelden, maar verbergt zich bij verstoring zeer snel lopend in dichte vegetatie of in bodemspleten (Trautner & Detzel 1994). Burmeister (1939) zegt dat de soort slechts zelden vliegt en dat hij alleen bij het vluchten af en toe vlieg pogingen doet en dan korte stukjes en laag vliegt, met name in zuidelijke landen als het zonnig en heet is. Horion (1941) meldt dat de soort 'in unseren Gauen (Altreich)' niet vliegt. En Everts (1898): 'zij loopt snel rond, doch vliegt zelden op'. Hetzelfde zegt Mandl (1954) die eraan toe voegt dat de soort 's nachts vaak op sterk licht komt gevlogen. Turin (2000) vermoedt dat het een nomadische soort is die een korte dispersiefase heeft met volledig ontwikkelde vliegspieren en vleugels. Desender vond echter geen functionele vliegspieren (H. Turin persoonlijke mededeling).

Imago's en larven (drie stadia: L1, L2, L3) zouden zich voeden met kleine insecten, waarbij mieren vooral voor de larven een grote rol spelen (Trautner & Detzel 1994, Poluzzi 1943). Poluzzi (1943) verwijst naar Burmeister (1939), volgens wie het imago heel soms overwintert. Zelf veronderstelt hij echter van niet, aangezien hij de Duitse zandloopkever pas in de laatste dagen van juni vond, in tegenstelling tot de wél overwinterende groene

zandloopkever, *Cicindela campestris* Linnaeus, en de basterdzandloopkever, *Cicindela hybrida* Linnaeus. Er is waarschijnlijk geen tweejarige ontwikkeling (Turin 2000).

Volgens Turin (2000) verschijnen de imago's in de (late) zomer en vindt de voortplanting plaats in het najaar. In Baden-Württemberg (Trautner & Detzel 1994) werden van mei tot september imago's aangetroffen met een maximum in juli; de aantallen in mei en september waren zeer gering. Midden augustus werden nog enkele L3-larven aangetroffen tussen talrijke larven van eerdere stadia. Volgens Poluzzi (1943) overwintert de larve, vindt de verpopping plaats in het volgende voorjaar (meestal tussen midden mei en midden juni) en duurt het popstadium ongeveer 20 dagen. De meeste imago's vond hij vanaf eind juni tot midden juli. Deze fenologie wordt onderschreven door Zwitserse vangsten die voor vangpotten een maximum laten zien in juni-juli en voor de handvangsten in juli-augustus (H. Turin persoonlijke mededeling).

De larve verpopt zich op de bodem van een gang in de grond (Turin (2000), die tussen de 4 (L1) en 12 cm (L3) diep zou zijn. Burmeister (1939) meldt een 1-2 mm hoge wal rondom de monding van de gang. Trautner en Detzel (1994) hebben deze wal niet kunnen waarnemen. Volgens Faasch (1968) zijn de gangen van larven van de basterd- en de groene zandloopkever 15-20 (L1) tot gemiddeld 40 cm (L3) diep, maar kunnen ze, afhankelijk van de hardheid van de bodem en de hoogte van de grondwaterspiegel, minder diep zijn: soms maar zo'n 5 cm.

Volgens Poluzzi (1943) zijn de gangen van de Duitse zandloopkever 5-8 cm diep, recht, met in de herfst een diameter van 3-4 mm tot 6 mm vlak voor de verpopping. Rondom de opening zijn steeds resten van geconsumeerde insecten te zien. Hij heeft enkele keren gezien hoe larven deze resten en gronddeeltjes



2. Voormalig biotoop van de Duitse zandloopkever anno 2009 bij Budel-Dorplein. De kruidenbegroeiing was te dicht en er werden geen exemplaren gevonden. Op de achtergrond de zinkfabriek. Foto: Jinze Noordijk

2. Former biotope of the cliff tiger beetle in 2009 near Budel-Dorplein. Weed growth was too dense and not any specimen was found. The zinc factory is in the background.

met kracht van zich af gooiden. De opening wordt in het najaar bij de eerste kou afgesloten. Gedurende zijn observaties was dat 21 oktober. In de herfst zijn de larven ongeveer 6 mm lang en in het laatste stadium 12-14 mm. Zij voeden zich met allerlei insecten en mogelijk met spinnen. Op 15 maart 1942 vond hij, voor het eerst in dat voorjaar, bij regenachtig weer en 12 °C enkele gangen van 5-8 cm diep, waar hij met een grasspriet larven uit peuterde. De larven die hij in bloemenvazen had laten overwinteren, hadden hun gangen eveneens geopend. Rondom elke opening lag een wal van aarde. Na verloop van tijd verschenen er steeds meer openingen in het terrein, alle van dezelfde diameter. Vanaf 12 april kon hij mieren bemachtigen om te voederen; voor die tijd deed hij dat met wormpjes, maar wist niet of die geaccepteerd werden. In het veld waren half april de gangen iets breder geworden. Half mei vond hij in het veld de eerste poppen en waren steeds meer gangen gesloten. De bovenste 2 cm van de gangen waren dichtgestopt. Onderaan de gang was een verbrede kamer gemaakt. Het zand dat daarmee vrij kwam, was waarschijnlijk gebruikt om de gang bovenaan dicht te maken. Rondom de voormalige ingang lag het bezaaid met vleugels van bijen en poten van mieren. In zijn kweekopstelling waren alle gangen in die periode nog open. Een pop die hij op 14 mei had uitgegraven en in een kunstmatige poppenwieg had geplaatst, kwam 30 mei uit. Waarschijnlijk was de pop al drie à vier dagen oud, waarmee het gehele popstadium ongeveer 20 dagen bestreek.

Eigen waarnemingen

Ten westen van Budel-Dorplein is de soort verscheidene jaren achtereenvolgens aangetroffen op en naast vaste zandige padjes door deels vergraste heide en in een aanplant van jonge bomen (Loozer Heide). Dit terrein is enkele jaren geleden afgegraven ten behoeve van afdekking van met cadmium vervuilde grond van de zinkfabriek (A.P.J.A. Teunissen persoonlijke mededeling), waardoor de Duitse zandloopkever en de daar voorkomende goudrandschallebijter, *Carabus nitens* Linnaeus, zijn verdwenen. Voorts werden in 2002 Duitse zandloopkevers aangetroffen op schaars begroeide taluds van droge sloten in de noordwesthoek

van het terrein van de zinkfabriek (Rob Felix persoonlijke mededeling). Dit terrein is overigens daarna niet meer bezocht. De soort is al jaren bekend van een heideachtige strook lemige grond ten zuiden van de zinkfabriek en het Ringselven, maar dit biotoop is recent eveneens op de schop gegaan. De niet vergraven plekken op deze locatie, waren anno 2009 sterk vergrast en deels bezet met opslag van jonge bomen (figuur 2). De bodem bestaat hier uit lemig zand gemengd met kleine sintels van de zinkfabriek, maar met een vaste structuur. Toen het gebiedje vóór 2009 de Duitse zandloopkever nog herbergde, bestond de begroeiing uit korte kruiden en grassen met veel grote open plekken ertussen. Deze populatie is wellicht verhuisd naar een naastgelegen plek waarvan de toplaag is afgegraven voor de aanleg van een talud, met enkele hogere en enkele diepere



3. Biotoop in 2012 op ca. 200 m van de voormalige vindplaats van figuur 2. Foto: Ron Felix

3. Biotope in 2012 at ca. 200 m from former biotope in figure 2.



4. Larve van de Duitse zandloopkever halverwege een gang langs het glas. Foto: Ron Felix

4. Larva of cliff tiger beetle halfway his burrow along the glass.



5. Gangen van L3-larven. De middelste heeft een lage wal rondom de opening. Foto: Ron Felix

5. Burrows of L3 larvae. The middle one has a low bank around the opening.

delen. Hier bestaat de bodem uit lemig zand, zonder sintels, maar eveneens met korte grassen en kruiden en hier en daar grote pollen pitrus, met een bedekkingspercentage van ongeveer 50-70%, maar ook met grote stukken die nauwelijks of niet begroeid zijn. In 2009 en 2010 was de Duitse zandloopkever hier talrijk. Half juli 2010 was het lang droog geweest en zaten de dieren uitsluitend in het diepere, vochtiger deel, dat 's winters gewoonlijk onder water staat (figuur 3). In Budel-Dorplein zijn imago's waargenomen in de maanden juni, juli en augustus.

Het eerste jaar

Op 13 juli 2010 werden zeven exemplaren geplaatst in een terrarium van 51x36x35 cm (lxbxh). Het aantal mannetjes en vrouwtjes is niet vastgesteld. De in het terrarium geplaatste plaggen, afkomstig van de vangplek, zorgden voor een substraathoogte van 10-14 cm. Met opzet werden plaggen gekozen met daarin enkele kleine pollen half-verdord kort gras voor dekking. Verder is het weinige aanwezige strooisel intact gelaten, waarbij tevens de oppervlakte van de plaggen zo min mogelijk verstoord werd. Het terrarium werd afgedekt met een deksel met horrengaas. Om te voorkomen dat een flinke regenbui het terrarium zou veranderen in een aquarium, werd enkele centimeters boven het deksel nog een afdekking gemaakt van doorzichtig acrylaat, dat op zonzekere dagen weggenomen werd. Door de afdekking te verschuiven kon meer of minder regen worden toegelaten. Het terrarium stond van aanvang tot begin november 2010 buiten, maar werd binnen gezet toen het begon te vriezen. Buiten ontving de bak in juni ongeveer vier uur zon per dag (voornamelijk in de ochtend), vroeger en later in het jaar minder. In droge perioden werd af en toe gesproeid.

Vanaf het moment van plaatsing in het terrarium tot eind augustus werden paringen waargenomen, zowel bij zonnig droog weer als bij somber vochtig weer. De mannetjes sprongen daarbij op elk vrouwtje dat ze tegenkwamen, zonder inleidende balts. Faasch (1968) vermeldt ditzelfde gedrag van de basterd- en groene zandloopkever. Bij deze soorten duurt de copulatie gemiddeld zeven respectievelijk tien minuten. De

copulatieduur bij de Duitse zandloopkever is niet vastgelegd. Wel is waargenomen dat het mannetje nog langere tijd op de rug van het vrouwtje werd meegenomen, zelfs wanneer het vrouwtje bezig was eieren te leggen. Dit gedrag heeft Faasch (1968) ook bij de beide andere zandloopkeversoorten waargenomen. Vaak werd het mannetje gedwongen zich los te maken, doordat het vrouwtje zich spartelend op de rug gooide. Bij de ei-afzetting stak het vrouwtje haar achterlijf telkens opnieuw in een klein, zelf gegraven kuiltje van enkele mm diep. Hoe het kuiltje gegraven werd is niet waargenomen. Ongeveer een week na de ei-afzetting verschenen er gaatjes in de grond, waarin de kopjes van de larven zichtbaar waren. De gaatjes verschenen vrijwel uitsluitend op de vochtige plekken. Nadat een droge zijde van het terrarium aan milde regen was blootgesteld, verschenen ook daar massaal gaatjes. Op plekken met vegetatie waren zelden gaatjes te zien. Regelmatig is waargenomen dat gaatjes verdwenen of in onbruik raakten (opening half afgesloten door kleine spinsels of ongerechtigheden), terwijl op andere plaatsen weer gaatjes opdoken. Tot in oktober waren nog enkele gaatjes van gangen te zien. Daarna waren ze snel verdwenen. Er konden geen waarnemingen worden gedaan aan etende larven.

Sommige gangen werden pal langs het glas gegraven (figuur 4). Ze waren meestal schuin of hadden een knik naar beneden. Ze liepen soms door tot op de bodem. Een enkele maal werd waargenomen dat een gang twee uitgangen had, met een splitsing voor de laatste vier à vijf centimeter. Ook Burmeister (1939) vermeldt dat zandloopkeverlarven soms gangen hebben met twee uitgangen. Soms waren gaten duidelijk afgesloten met zandkorrels. Bij het glas was dan te zien dat de larve halverwege of dieper in de gang zat. Mogelijk sloten de larven de gang af nadat ze voldoende gegeten hadden: tegen vuil, weersinvloeden, predators, parasieten of hinderlijke insecten die de gang wilden inspecteren of als schuilplaats wilden gebruiken. Meestal bleven de gangen echter gewoon open. Er kropen regelmatig krekeltjes in. Het deel van de gang vanaf de opening stond steeds loodrecht op de hellingshoek van de bodem. In sterk hellende oppervlakken (steiler dan ongeveer 30°) werden geen gaten waargenomen. De gangen in het terrarium konden



6. F1 Duitse zandloopkever in het terrarium. De penis is naar buiten gestoken en wordt regelmatig naar voren onder het abdomen gekromd. Er verschijnt een druppeltje aan het uiteinde. Foto: Ron Felix

6. F1 cliff tiger beetle in terrarium. The penis is extended and regularly bent forward underneath abdomen, a droplet of liquid appearing at its apex.

niet dieper gaan dan 10 cm. De larven met een gang langs het glas bevonden zich vaak halverwege de gang (figuur 4), soms op de bodem. Rond diverse mondingen van gangen zijn de door Burmeister (1939) en Poluzzi (1943) waargenomen wallen van ca. 1 mm hoog gezien (figuur 5).

Bij nadering renden de Duitse zandloopkevers in het terrarium vaak in paniek tegen de ruiten op, maar vonden snel rust. Er leek geen voorkeur voor verbergen in vegetatie of iets anders. In het terrarium werden nooit vlieg pogingen waargenomen, ook niet bij zeer heet weer. Imago's werden af en toe halverwege of bovenin grashalmen aangetroffen. Ook Faasch (1968) zag haar kevers regelmatig in de vegetatie of hoog in het horrengaas van het terrarium rusten of overnachten.

Imago's en larven werden gevoerd met zeer jonge huiskrekeltjes, fruitvliegjes en springstaartjes, zoals die in terrarium-zaken verkrijgbaar zijn. Een enkele maal werden wegmieren, *Lasius cf. niger* (Linnaeus), toegevoegd en soms bladluizen. De imago's aten kleine krekeltjes en fruitvliegen. De indruk bestond dat een prooi groter dan de halve lengte van de zandloopkever, met rust gelaten of zelfs gemeden werd. De krekels maakten bij nadering van de kever vaak schokkerige en trillende bewegingen die duidelijk een schrikeffect hadden, evenals hun lange zwaaiende antennes.

Alle zeven imago's waren in oktober 2010 overleden.

Het tweede jaar

In de winter van 2010/2011 is het terrarium gedurende de vorstperiode in een ruimte gezet waar overdag de temperatuur kon oplopen tot rond 15 °C en 's nachts tot enkele graden boven het vriespunt bleef. Op 1 februari 2011 werd één groot gat (L3-stadium?) gezien en twee iets kleinere (L2). De op dat moment kurkdroge grond werd besproeid en er werd een lamp boven de bak gezet. Enkele dagen later waren twee gaten verdwenen, maar waren juist buiten de lichtkring twaalf nieuwe gaatjes te zien, waarvan twee met een grotere doorsnede dan de andere tien. Na enkele dagen was het grote gat weer terug op de oorspronkelijke plek en waren er 22 gaatjes zichtbaar: twee grote, enkele middelgrote en vele kleinere. Het aantal gaatjes wisselde per dag. Uiteindelijk werden er 27 geteld. Eind maart werd de bak weer buiten gezet. Vanaf eind maart tot half mei zijn geen waarnemingen gedaan.

In totaal zijn in 2011 vier F1-imago's uit de pop gekropen.

Het eerste imago, een mannetje, verscheen op 31 mei. Het was op deze dag 14-15 °C en regenachtig, bewolkt weer. Af en toe stak het dier zijn penis naar buiten, waar dan een druppeltje aan hing (figuur 6). Soms zat hij onder een minuscuul blaadje verscholen.

Bij zonnig weer (tussen 9.30 en 14.00 uur) was het mannetje alert en actief, maar zat bij hoge temperaturen vaak in de lengte van de schaduw van een grasspriet. Dit is meerdere malen waargenomen. De temperatuur kon oplopen tot 43 °C. Het mannetje kon kiezen voor schaduw omdat de bak voor een deel was afgeschermd, maar was toch soms in de felle zon te zien. Bij hogere temperaturen was hij ook 's avonds actief, bijvoorbeeld eenmaal om 20.00 uur bij 26 °C en om 21.30 uur bij 24 °C.

Na ongeveer een week bleek het mannetje zich verstopt te hebben in een oude larvengang en daar te zijn overleden, mogelijk toch als gevolg van de hitte. De larven schenen geen last te hebben van de hitte: hun kopjes bleven ook bij felle zon en hoge temperaturen zichtbaar.

Een tweede imago, een mannetje, werd waargenomen op 14 juni in de namiddag, bij afwisselend zwaar bewolkt en stralend weer. Het derde exemplaar, een vrouwtje, werd op 8 juli waargenomen, om 10.30 uur bij 22 °C. Vanaf dat moment werd regelmatig gecopuleerd. Enkele malen is waargenomen dat het mannetje bij een poging tot paren door het vrouwtje werd afgeveerd middels het door Faasch (1968) beschreven afweergedrag: bij het bestijgen wierp het vrouwtje zich spartelend op de rug. Het mannetje hield enkele seconden vol tot hij zich uit de voeten maakte.

Op 27 juli werd waargenomen dat het vrouwtje eieren legde, om 19.00 uur bij 21 °C: ze stopte regelmatig haar achterlijf in hetzelfde kuiltje van enkele millimeters diep. Het leek er op dat meerdere eieren in één kuiltje werden gelegd. Drie dagen later, op 30 juli, waren de eerste larvengaatjes te zien van ca. 1 mm doorsnee op ca. 10 cm van het kuiltje. Het is overigens niet duidelijk of er eerdere ei-afzettingen zijn geweest dan 27 juli.

Op 1 augustus liep er een vierde imago, een mannetje, rond. De gaatjes van de larven waren toen overigens verdwenen. Het vrouwtje legde op 4 augustus, om 19.00 uur bij 25 °C en lichte regen, opnieuw eitjes op ongeveer dezelfde plek, net als 19 augustus om 11.30 uur bij 18 °C op ca. 10 cm van de vorige plek, en op 24 augustus om 20.30 uur bij 20 °C. Vanaf eind augustus tot 29 september zijn geen waarnemingen gedaan. Op 29 september lagen de drie imago's dood in het terrarium, hoewel er nog voedsel aanwezig was, en werden slechts enkele gaatjes van L2(?) -larven waargenomen.

Derde jaar

In de winter van 2011-2012 heeft de bak buiten gestaan tot het half-januari 2012 flink begon te vriezen. Het substraat was toen vrij nat door een periode met veel neerslag. Er is verlichting en verwarming aangebracht in de vorm van twee kogellampjes van elk 25 W. Het horrengaas werd vervangen door fijne nylon vitrage om ontsnappen van voedsel voor de larven tegen te gaan.

Op 2 februari, drie dagen nadat de bak was binnen gezet, waren er plotseling 33 gaten te zien, allemaal even groot (ca. 3 mm in diameter). Dat aantal groeide in de dagen daarna uit tot maximaal 45, maar vaak waren er tientallen minder. Bij de ontdekking van de gaten stak één nog levende, maar sterk verschrompelde larf half uit een gat. Deze was de volgende dag dood. Slechts eenmaal is waargenomen dat een larf zich verplaatste, op 9 februari 2012 overdag om 12.30 uur. Helaas was het niet mogelijk de larve blijvend te observeren, maar na 30 minuten was hij verdwenen. Hij was waarschijnlijk in een an-

7. Pop van de Duitse zandloopkever.
Foto: Tim Faasen
7. Pupae of cliff tiger beetle.



der gat gekropen; er was geen aanwijzing dat er een nieuw gat gegraven was. Deze larf was ongeveer 12-13 mm lang, zag er wel doorvoed uit en gaf de indruk weinig moeite te hebben zich te verplaatsen. Ook Faasch (1968) maakt er melding van dat larven zich buiten de gangen goed kunnen voortbewegen.

Door de lampen varieerde de temperatuur tijdens de vorstperiode van 18-20 °C overdag tot 8 °C 's nachts, na de vorstperiode tot 25 à 26 °C overdag. Eind februari waren, vrij plotseling, bijna alle gaten verdwenen; slechts enkele 'vervallen' gaten waren open. Gevreesd werd dat alle larven gestorven waren door verandering van de afsluiting die de luchtvochtigheid en -circulatie teveel deed stagneren: er lagen beschimmelde dode vliegjes op de bodem.

Op 3 april werd de bak weer buiten gezet. Tevens werden enkele scheppen zand uit de bak genomen om te achterhalen wat er met de larven gebeurd kon zijn. Tot grote verrassing werden drie witte poppen met donkere ogen gevonden (figuur 7). Deze poppen zaten niet geheel op de bodem van de gang, maar ongeveer halverwege; één ervan zat zelfs slechts één centimeter onder het oppervlak, verticaal. De vondst van de poppen was dus ongeveer vijf weken na het verdwijnen van de gangen.

Het eerste imago (vrouwje) verscheen op 24 april, 55 dagen na het verdwijnen van de gaten. In de laatste dagen van april verschenen weer twee imago's en op 4 mei wederom drie, zodat er nu in totaal zes imago's rondliepen. Het geslacht werd, behalve dat van het eerste exemplaar niet vastgesteld. Vanaf 4 mei tot 18 juni zijn geen waarnemingen gedaan. Op 18 juni bleek één exemplaar dood, de volgende dag lag er weer een dode, maar liepen er toch weer zes exemplaren rond. Er waren die dag dus weer twee uit de pop gekomen. Er werden paringen waargenomen, soms triootjes, en er werden eieren afgezet. Op 26 juni bleken wederom twee exemplaren overleden en werden de overige vier uitgezet in het terrein in Budel-Dorplein. Op 30 juni en op 5 juli werden het negende en tiende exemplaar 'geboren'. Op die laatstgenoemde dag werd weer een copula waargenomen. Vanaf 23 juli tot 20 augustus werden frequent copula's en eiafzettingen waargenomen, waarbij de ene keer het vrouwje de punt van het achterlijf regelmatig in hetzelfde gat duwde en de andere keer haar achterlijf langdurig in het gat gestoken hield. Op 25 augustus werden talloze gaatjes van L1-larven waargenomen, maar niet geteld. Op 29 augustus bleek de man overleden. Vanaf 1 september tot 20 september zijn geen waarnemingen gedaan. Op 20 september bleken 20 gaatjes, afgaande op de diameter van L2 larven, aanwezig. Verschillende van deze gaatjes, maar niet allemaal, hadden wederom een wal rondom de opening. Dit maal soms zelfs hoger dan 2 mm.

Van de drie poppen die op 3 april opgegraven werden, heeft er één nogal wat handelingen ondergaan en reizen gemaakt. Hij is meegenomen naar Leiden in een filmpotje in opgerold vochtig keukenpapier, om er een foto van te maken. Dit is door computerproblemen mislukt. Thuis werd de pop in een filmpotje met een kunstmatige gang in vochtig zand bewaard, afgedekt met een stukje keukenpapier. Tien dagen later maakte hij op dezelfde wijze de reis naar Tim Faasen voor een foto (figuur 7). Thuis werd hij weer in het potje met zand gezet en het potje werd op 4 mei in het terrarium gezet. Op 18 juni bleek het potje leeg: de pop was normaal gemetamorfoseerd.

Discussie

De gedrags- en voortplantingswaarnemingen zijn uitsluitend in het terrarium gedaan. Ze kunnen daarom niet zonder meer leiden tot conclusies die gelden voor dieren in de vrije natuur.

Biotoop en dispersie

Van oudsher worden aardappel- en stoppelvelden als geschikte biotopen genoemd. Toch worden ze daar al heel lang niet (meer) gevonden (Poluzzi 1943). De reden hiervoor zou kunnen zijn dat deze terreinen tegenwoordig machinaal bewerkt worden en meer bemest dan vroeger, toen de bodem waarschijnlijk minder verstoord werd en de gewasdichtheid vele malen lager was (Horion 1941). Bovendien kan het zijn dat toenemend gebruik van insecticiden een belangrijke rol speelt.

Everts (1898), Mandl (1954) en Burmeister (1939) melden dat de soort vliegt, hoewel zelden. Ik heb de Duitse zandloopkever nog nooit zien vliegen (zelfs niet bij een temperatuur van meer dan 40 °C), Poluzzi (1943) en Horion (1941) ook niet, en ik ken er geen concrete waarnemingen van. Turin (2000) meldt dat de soort wellicht nomadisch is, zou (kunnen) vliegen en een korte dispersieperiode kent. De situatie rond Budel-Dorplein lijkt er echter op te duiden dat de soort weinig dispersie vertoont en bij verslechtering van de biotoop (lopend?) op zoek gaat naar een alternatief in de directe omgeving. Bij het ontbreken daarvan zou de soort dan ter plekke verdwijnen. Voor een soort die zou kunnen vliegen lijkt het moeilijk te verklaren dat hij in Nederland uit diverse provincies is verdwenen, terwijl het niet aannemelijk is dat daar geen geschikte terreinen zijn vergelijkbaar met die in Budel-Dorplein: vast en dicht van structuur en schaars begroeid, overeenkomstig de door Poluzzi (1943) en Trautner & Detzel (1994) genoemde terreintypen.

8. Fenologie van de Duitse zandloopkever. Legenda: lichtere kleur = deel van de maand óf gering aantal exemplaren.
8. Fenology of the cliff tiger beetle. Legend: lighter colour = part of the month or only few specimens.

stadium	auteur	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	bron/scource
imago	Poluzzi													veldwaarneming/field observation
imago	Trautner & Detzel													veldwaarneming/field observation
imago	Felix													terrariumwaarneming/observations in terrarium
pop/pupppae	Poluzzi													veld- en terrariumwaarneming/observations in field and terrarium
pop/pupppae	Felix													terrariumwaarneming/observations in terrarium
larven/larvae	Poluzzi													veld- en terrariumwaarneming/observations in field and terrarium
larven/larvae	Felix													terrariumwaarneming/observations in terrarium
eiafzetting/ponding	Felix													terrariumwaarneming/observations in terrarium
copulatie/copulation	Burmeister													onbekend/unknown
copulatie/copulation	Felix													terrariumwaarneming/observations in terrarium

Fenologie (figuur 8)

Volgens Turin (2000) zijn imago's in de natuur aan te treffen van mei tot augustus, in zeer geringe aantallen in mei en juni en in zeer hoge aantallen in juli en augustus. Trautner & Detzel (1994) melden de soort in zeer geringe aantallen van mei, in grote aantallen in juni, juli en augustus en in zeer geringe aantallen in september. Volgens Burmeister (1939) overwintert het imago heel soms. Dat zou de zeer geringe aantallen in mei kunnen verklaren die Trautner & Detzel (1994) en Turin (2000) vermelden. Van de basterd- en groene zandloopkever is bekend dat zij als imago overwinteren (Faasch 1968) en daarom in maart al kunnen worden waargenomen (Turin 2000). Bij deze twee soorten duurt de ontwikkeling van ei tot larve ongeveer 30 dagen bij een temperatuur van gemiddeld 20 °C overdag. De ei-afzetting vindt vrijwel aansluitend op de copulatie plaats (Faasch 1968). In het terrarium werd verscheidene malen waargenomen dat er direct na de paring eieren werden afgezet. Het is overigens niet bekend of deze ei-afzettingen het gevolg waren van eerdere copulaties. Het lijkt erop dat de ontwikkeling van ei tot larve in het terrarium 3-7 dagen duurde, hoewel het ook hier mogelijk is dat de eerste gangetjes afkomstig zijn van eerder gelegde eitjes. De gangetjes verschenen overigens in de directe omgeving van de plek waar de ei-afzetting werd waargenomen.

Volgens Faasch (1968) duurt de totale ontwikkeling van ei tot imago bij de basterd- en groene zandloopkever in het algemeen een jaar. Slechts in uitzonderlijk ongunstige omstandigheden deden sommige larven er twee of zelfs drie jaar over. Voor de Duitse zandloopkever lijkt een eenjarige ontwikkelingsduur, afgaande op eigen waarnemingen en die van Poluzzi (1943), eveneens aannemelijk. Bij Poluzzi (1943) verscheen de eerste kever op 30 mei in zijn kweekopstelling, bij mij op 31 mei 2011. Waarschijnlijk werden de larven door het binnenshuis plaatsen en verwarmen van het terrarium, een maand vroeger actief dan in het veld. Mogelijk dat een vroeg en warm voorjaar ook het moment van verschijnen in de natuur vervroegt. Dat zou een alternatieve verklaring kunnen zijn voor de incidentele waarnemingen in mei.

Mogelijk waren de meeste larven eind 2010 in het L2-stadium toen zij in overwintering gingen, hoewel hun gaten in het daarop volgende voorjaar verschilden in grootte, op enkele grotere na. Na de tweede winter echter hadden alle gaten eenzelfde doorsnede, zoals ook Poluzzi (1943) opmerkt. Deze larven zaten waarschijnlijk reeds in het L3-stadium, aangezien hun gangen

nauwelijks of niet breder geworden waren toen ze na een paar weken blijkbaar verpopten. De larve die het eerst actief rondkroop, was 12-13 mm lang en dat is de lengte die Poluzzi (1943) voor L3-larven opgeeft. Volgens Faasch (1968) zijn individuele verschillen in ontwikkeling waarschijnlijk het gevolg van biotische en abiotische factoren zoals voedselaanbod, temperatuur en vochtigheid. Het verschil tussen beide jaren in de diameter van de gangopening direct na de winterslaap lijkt echter vooralsnog moeilijk precies te verklaren. Aangenomen mag worden dat in beide voorafgaande zomers de spreiding in ei-afzetting van ongeveer een maand, zou leiden tot een verschil in grootte en daarmee ontwikkelingsstadium van de larven. Het lijkt niet aannemelijk dat er reeds eieren in de meegenomen pluggen aanwezig waren. Er zijn namelijk geen gangen waargenomen tot direct na de ei-afzetting van de meegenomen imago's. Toch zijn de gaten direct na de winterslaap in 2011 aanmerkelijk verschillend in doorsnee en die in 2012 allemaal gelijk. Bovendien lijkt het niet aannemelijk dat op zo'n klein oppervlak als het terrarium in het eerste jaar wél grote verschillen in de groeiomstandigheden van de larven aanwezig zouden zijn en in 2012 niet.

De doorsnee van de openingen in het terrarium was begin februari 2012 zo'n 3 mm en niet 6 mm zoals Poluzzi (1943) meldt. Ook andere waarnemingen weken af. De plaats van de pop in de gang en de duur van het popstadium komen niet overeen met de gegevens van Turin (2000) en Poluzzi (1943) (zie ook eerdere tekstdelen). De poppenwieg die Poluzzi (1943) onderaan de gang meldt en die doet vermoeden dat de larven horizontaal verpoppen, is niet waargenomen. De poppen die halverwege en bovenin hun gang gevonden werden, zaten gewoon verticaal, zoals een larve dat normaal doet. De pop heeft aan weerszijden van het abdomen een uitsteeksel, waarmee hij zich blijkbaar in de gang verankert (figuur 7).

Volgens Poluzzi (1943) duurt het popstadium ongeveer 20 dagen. De waarnemingen in 2012 tonen aan dat dit stadium van 55 dagen tot ongeveer 127 dagen kan duren. De gaten verdwenen eind februari tegelijkertijd, hetgeen erop duidt dat de verpopping aanbreekt, omdat alle gaten ook even groot waren. De laatste imago van 5 juli moet dus ongeveer 127 dagen als pop in de grond gezeten hebben. De reden van deze spreiding in metamorfose is niet duidelijk. Aangenomen mag worden dat op een dergelijk klein oppervlak als de kweekopstelling, de factoren die de ontwikkeling beïnvloeden voor alle larven min of meer dezelfde zullen zijn.

De activiteit van imago's schijnt meer bepaald te worden door de temperatuur dan door de tijd van de dag of het al dan niet schijnen van de zon. Bij hoge temperaturen waren ze zeer actief en alert; bij lage temperaturen, bewolkt en regenachtig weer waren ze veel rustiger en zaten ze langer stil, maar waren wel zichtbaar. Bij hoge temperaturen en felle zon zochten de kevers vaak beschutting en verkoeling in de vegetatie of op kleine schaduwplekjes, zoals onder een dor blaadje of grasspriet. Imago's konden tot laat in de avond actief zijn.

In 2011 was het hoogste aantal waargenomen gangen 27, waaruit zich uiteindelijk vier imago's (F1, 3 ♂♂ en 1 ♀) hebben ontwikkeld, een percentage van ongeveer 15%. In 2012 zijn in totaal 45 gangen geteld, waaruit zich tussentwintig imago's (F2, minimaal twee ♀♀) hebben ontwikkeld, een percentage van ongeveer 22%. Er zijn geen gegevens bekend over de verhoudingen tussen larven-imago's en ♂♂ en ♀♀ in het veld. Bij een bezoek aan het terrein in Budel-Dorplein in juni 2012 werden 18 imago's geteld. Aangenomen mag worden dat het aantal larven een veelvoud daarvan is. Het aantal imago's in de kweekopstelling lijkt niet extreem laag ten opzichte van het aantal larven, zeker niet de F2-generatie. Er zijn echter geen gegevens bekend over de rol van de populatiedichtheid op de ontwikkeling en over sterfte van larven als gevolg van droogte, te hoge vochtigheid en te weinig zon of te lage temperaturen in het veld. Mogelijk dat ook predators (sluipwespen en/of sluipvliegen?) een rol spelen bij het aantal imago's dat zich uiteindelijk ontwikkelt.

Over de levensduur van de Duitse zandloopkever zijn geen gegevens bekend. Zoals hierboven vermeld meent Burmeister (1939) dat het imago heel soms overwintert. In het terrarium is van enkele exemplaren te berekenen hoe lang zij geleefd hebben. Het eerste mannetje van 2011 buiten beschouwing gelaten (hij leefde slechts een week), is de kortste levensduur minimaal zes weken geweest en de langste langer dan tien weken, maar niet langer dan veertien weken. Alle exemplaren, ook degene die op 1 augustus 2011 geboren werd, waren in beide jaren eind september dood.

Voortplantingsgedrag

Mannetjes van de basterd- en de groene zandloopkever worden na de copulatie vaak nog een tijd op de rug van het vrouwtje meegedragen (Faasch 1968). Dit gedrag is ook waargenomen bij de Duitse zandloopkever. Faasch (1968) veronderstelt dat een mannetje, door te blijven zitten totdat de eieren gelegd worden, een copulatie met een volgend mannetje voorkomt. Hiermee wordt de kans vergroot dat de gelegde eieren alleen door hem bevrucht zijn. Er zijn 'triootjes' waargenomen, waarbij het bovenste mannetje dus geen kans had door de aanwezigheid van het eerste mannetje.

Waarschijnlijk worden meerdere eieren bij elkaar in eenzelfde kuiltje gelegd, dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld de strandzandloopkever, *Cicindela maritima* Latreille & Dejean, die de eieren verspreid schijnt te leggen (Turin 2000).

De eerste larven van de nieuwe generatie van Duitse zandloopkevers zijn al vanaf de derde week in juli aanwezig. Hierdoor is het mogelijk dat tegelijkertijd L1-larven en latere stadia van het voorgaande jaar aanwezig zijn. Larven kunnen tot begin oktober actief zijn.

Gedrag van larven

De larven graven hun eerste gangen in de directe omgeving van de plek waar de eieren zijn gelegd, maar verspreiden zich later. Waarschijnlijk migreren ze over het bodemoppervlak en niet onder de grond; langs de glazen wanden zijn nooit

dwarsgangen waargenomen. Ook daarna zoeken de larven af en toe een andere plek op. Hierbij lijkt vochtigheid een belangrijke rol te spelen. Zo waren gangen in het terrarium steeds te vinden op plaatsen waar regen toegang had tot de bodem. Faasch (1968) nam bij de basterd- en de groene zandloopkever af en toe daadwerkelijk migratie over de bodem waar, waarna larven hetzij zelf nieuwe gangen groeven, hetzij voorgeboorde gangen accepteerden of reeds bewoonde gangen van andere larven binnen kropen. Zij schrijft de migratie eveneens toe aan minder gunstige omstandigheden in de oude situatie. Directe nabijheid van andere larven lijkt geen probleem te zijn: de openingen van gangen kunnen pal naast elkaar liggen. Migratie in het terrarium kan het gevolg zijn van de beperkte ruimte met weinig plaatsen met een geschikt microklimaat. De gangen kunnen allerlei vormen hebben, in tegenstelling tot wat Poluzzi (1943) en Faasch (1968) hebben waargenomen: volgens hen gaan ze recht naar beneden. Maar ook Burmeister (1939) vermeldt dat ze allerlei richtingen op kunnen gaan tot zelfs vrijwel horizontaal, mede afhankelijk van obstakels in de bodem.

De larven sluiten hun gangen waarschijnlijk tijdelijk af wanneer ze voldoende gegeten hebben, en meer permanent wanneer ze verpoppen of in winterrust gaan, maar mogelijk ook bij langdurige droogte. In 2010 en 2011 waren geen gangen meer te zien vanaf begin oktober. In 2012 waren geen gangen meer te zien vlak na de eerste kleine openingen toen een periode van droogte optrad. Toen het na enkele weken regende, waren de gangen plotseling terug en waren de openingen duidelijk groter. De larven waren dus gegroeid en hadden blijkbaar intussen toch gegeten. Het is onduidelijk hoe en waar ze dat deden.

In het terrarium konden de gangen niet dieper gaan dan ongeveer 10 cm. Ze waren wellicht iets langer, omdat ze zelden recht naar beneden liepen. Het is niet duidelijk of korte gangen bij de ontwikkeling een negatieve rol spelen. Verondersteld mag worden dat door korte gangen het weer (temperatuur en vochtigheid) meer invloed op de larven en de poppen uitoefent dan bij lange gangen, zowel in het veld als in de kweekopstelling. Zowel in 2011 als in 2012 verschenen de eerste larven na de winter al vroeg: op of rond 1 februari. Dit had waarschijnlijk te maken had met de relatief warme opstelling van het terrarium vergeleken met buiten. Poluzzi (1943) vond de eerste larven in het veld pas rond 15 maart, evenals in een kweekopstelling die buiten stond.

Voedsel van de larven

In de literatuur (Trautner & Detzel 1994, Poluzzi 1943) worden mieren (zonder vermelding van de soort) als belangrijk voedsel voor de larven gezien. Poluzzi (1943) kon echter pas een maand na signalering van de eerste larven mieren als voedsel verzamelen en aanbieden. In de kweekopstelling werden mieren (*Lasius cf. niger*) slechts sporadisch toegevoegd. Zowel de larven en imago's van de eerste en de tweede generatie en de larven van de derde generatie hebben het vrijwel geheel zonder mieren moeten stellen. Of dit invloed op de voortplanting en ontwikkeling heeft gehad is moeilijk te zeggen, maar het aantal imago's dat zich tussentwintig ontwikkelde lijkt niet gering, zeker in 2012. Het is mogelijk dat mieren pas later in de ontwikkeling belangrijk worden: voor jonge larven zijn de mieren te groot. Er zijn overigens geen onderzoeken bekend waarin de mierensoorten in de biotoop van de Duitse zandloopkever geïnventariseerd zijn, alsmede de nabijheid van mieren nesten bij de larvengangen.

Faasch (1968) onderzocht prooivangst door de larven. Ze experimenteerde met voorwerpjes die varieerden in grootte,

contrast, vorm en beweging. De larven bleken vooral geïnteresseerd in donkere voorwerpen tegen een lichte ondergrond, voorwerpen die bewogen en voorwerpen van 3-5 mm grootte. Vorm leek van geen belang. Mieren ter grootte van de wegmier (*Lasius niger*) en vergelijkbare soorten, lijken daarmee de ideale prooi kenmerken te hebben. In het veld zijn echter, naast mieren, voldoende andere insecten die aan het door Faasch (1968) gevonden prooiprofiel voldoen, zoals pasgeboren veldkrekeltjes, donkere fruitvliegen, kleine kortschildkevers, bijtjes en spinnetjes. Zo werd in 2012 een imago geobserveerd in het terrarium die een kleine kortschildkever verorberde. De lichtgekleurde, pasgeboren huiskrekeltjes uit de terrariumzaak lijken daarmee wellicht minder aantrekkelijk als voedsel. Pasgeboren veldkrekeltjes waren helaas zelden beschikbaar en werden slechts af en toe gegeven, maar ze kregen wel donkere en lichte fruitvliegen.

Conclusies

Verschillende waarnemingen in de kweekopstelling komen overeen met gegevens uit de geraadpleegde literatuur. Zo komt de biotoop in Budel-Dorplein goed overeen met dat wat Trautner & Detzel (1994) en Poluzzi (1943) beschrijven. Het lijkt onwaarschijnlijk dat heden ten dage geschikt biotopen voor de Duitse zandloopkever ontbreken, maar verspreiding kan belemmerd worden doordat de dieren op onze breedtegraad niet vliegen. Habitatversnippering vormt dus een grote bedreiging. De meningen over vlieggedrag lopen uiteen, maar evenals Horion (1941) heb ik de soort noch in het veld (waaronder Rhône-oeveren in Zuid Frankrijk), noch in het terrarium ooit vlieg pogingen zien doen.

Er werd waargenomen dat imago's soms in de top van gras halmen rustten en zelfs overnachtten, net zoals Faasch (1968) beschrijft. Ook het eerder beschreven en opvallende gedrag van vrouwtjes om van opdringerige mannetjes af te komen werd geobserveerd.

In het terrarium werd waargenomen dat een larve zich over de grond verplaatste, iets waar ook Faasch (1968) melding van maakt voor de basterd- en groene zandloopkever. Verschillende larvengangen, vooral die pas gegraven of onderhouden zijn, hebben een wal rondom de opening, zoals Burmeister (1939) die waarnam. Deze wal is overigens na een regenbui vaak weg. Gangen bleken soms twee uitgangen te hebben, een waarneming die Burmeister (1939) eveneens deed.

Andere bevindingen wijken af van die in de literatuur. De veronderstelling dat mieren essentieel zijn in het voedselpakket voor larven en imago's lijkt niet zonder meer aannemelijk. Allerlei insecten in het veld voldoen aan de kenmerken van een voorkeursprooi zoals Faasch (1968) die vond. Zeker in de L1-fase zijn de larven te klein om mieren ter grootte van de wegmier te verschalken. Bovendien is de Duitse zandloopkever in meerdere generaties vrijwel zonder mieren gekweekt. Die voorkeur zou meer door de grootte en de kleur van de mieren dan door essentiële voedingsstoffen bepaald kunnen zijn.

Volgens verschillende bronnen (Poluzzi 1942 en Turin, 2000) zouden larven zich verpoppen onderaan de gang in een brede poppenwieg. De drie poppen die werden opgegraven zaten veel hoger, van halverwege de gang tot één centimeter onder het oppervlak. Het popstadium zou ongeveer twintig dagen duren (Poluzzi, 1943). In mijn kweekopstelling hebben de imago's in 2012 een popstadium van ongeveer 55 tot bijna 130 dagen gehad. Poluzzi (1943) vermeldt voor de opening van gangen van L3-larven een doorsnee van 6 mm. Dit lijkt onwaarschijnlijk groot en is mogelijk een vergissing. De larven in februari 2012 hadden vlak voor hun verpoping een doorsnee van ongeveer 3 mm maar waren even groot als Poluzzi voor een L3-larve

opgaf. Volgens Poluzzi (1943) gaan de gangen van de larven recht naar beneden. Volgens Burmeister (1939) lopen de gangen vaak schuin of hadden bochten, zoals ook in mijn terrarium werd waargenomen.

De Duitse zandloopkever blijkt een relatief makkelijk te kweken kever, zelfs in een kleine primitieve kweekopstelling. Opmerkelijk in dit verband is dat in februari 2012 45 larvengangen geteld werden, afkomstig van één F1-vrouwtje, waaruit zich uiteindelijk tien F2-imago's ontwikkelden. In een dergelijke kweekopstelling zijn factoren als kwantiteit van voedsel en de afwezigheid van predators eenvoudig positief te beïnvloeden. Factoren als zonexpositie, temperatuur, vochtigheidsgraad en kwalitatief voedselaanbod zijn slechts in beperkte mate te beïnvloeden. In het veld zullen deze factoren echter eveneens variëren en niet altijd optimaal zijn. Bevolkings- of populatiedichtheid van zowel larven als imago's zal in het veld een andere rol spelen dan in een terrarium, waar de ruimte die ter beschikking staat per definitie sterk beperkt is. Het is echter onbekend wat de invloed van deze factor is op de uitval en de ontwikkeling van larven en imago's. De ontwikkeling in het terrarium lijkt geen nadeel ondervonden te hebben van een hoge bevolkingsdichtheid.

Algemeen wordt verondersteld dat zandloopkevers alleen actief zijn bij relatief hoge temperaturen en als de zon schijnt. De waarnemingen in het terrarium laten zien dat zij ook, zij het in mindere mate, actief zijn als het relatief koel, regenachtig en somber weer is of 's avonds bij relatief hoge temperaturen.

Ten slotte

Belangrijke habitateisen voor de Duitse zandloopkever lijken: (1) Veel zon; een voorwaarde is dus een lage bedekkingsgraad van de begroeiing, met schaduwelementen in de vorm van enkele grassen en kruiden en oneffenheden in het terrein. (2) Een lemige en/of kalkrijke bodem. (3) Plaatselijk een hoge vochtigheid van de bodem, vooral voor de larven. Het terrein waar de soort op dit moment in Budel-Dorplein wordt aangetroffen, lijkt optimaal aan deze voorwaarden te voldoen en ook de kweekopstelling voldeed in voldoende mate aan deze eisen. Verruiging door hoge (schijn)grassen en kruiden en opslag van struiken en jonge bomen ligt echter op de loer. Het gedeelte van het terrein waar de soort een tiental jaren geleden werd aangetroffen is geheel vergrast en bedekt met kruiden; de soort is daar verdwenen. De biotoop waar de soort nu gevonden wordt, dreigt eveneens overgroeid te worden met pitrus, berken en dennen. Wil men de biotoop in stand houden, dan zal enige vorm van beheer moeten plaats vinden. Tegelijkertijd lijkt het zinvol om grenzend aan de huidige biotoop nieuwe terreinen geschikt te maken, zodat de soort uitbreidingsmogelijkheden heeft in geval van extreme droogte of wateroverlast. Dit betekent een zekere accidentering, die de dieren in staat stelt om met name in de voortplantingstijd de plekken met de juiste vochtigheidsgraad op te zoeken.

Dankwoord

Hans Turin en Rob Felix leverden taalkundig en inhoudelijk commentaar, waarmee het oorspronkelijke manuscript duidelijk verbeterd werd. Tim Faasen leverde een fraaie foto van een pop en Jinze Noordijk maakte foto's van een imago en de voormalige vindplaats. Zij worden daarvoor hartelijk bedankt. Ook dank aan Dré Teunissen en Cor Vendrig voor hun gezelschap bij de bezoeken aan Budel-Dorplein en hun veldkennis en Ben Brugge voor geleverde informatie.

Literatuur

Burmeister F 1939. Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage. I. Bd. Adephaga. Hans Goecke Verlag.
Everts E 1898. Coleoptera Neerlandica 1. Martinus Nijhoff.
Faasch H 1968. Beobachtungen zur Biologie und zum Verhalten von *Cicindela hybrida* L. und *Cicindela campestris* L. und experimentelle Analyse ihres Beutefangverhaltens. Zoologische Jahrbücher. Abteilung Systematik Ökologie und geographie der Tiere, Jena. Band 95: 477-522.

Horion A 1941. Faunistik der deutschen Käfer I. Adephaga-Caraboidea. Hans Goecke Verlag.
Mandl K 1954. Die Käferfauna Österreichs. II. Die Cicindeliden Österreichs. Koleopterologische Rundschau 32: 105-122.
Mulwijk J & Felix R 2010. Carabidae. In: Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera) (Vorst O ed). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11: 40-52.
Poluzzi C 1943. Observations relatives aux divers stades de *Cylindera germanica* Linné. Mitteilungen Schweizerische Entomologische Gesellschaft 19: 82-91.

Reitter E 1908. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Nach der analytischen Methode bearbeitet I. K.G. Lutz Verlag.
Trautner J & Detzel P 1994. Die Sandlaufkäfer Baden-Württembergs (Coleoptera: Cicindelidae): Verbreitung, Lebensraumsprüche, Gefährdung und Schutz. Weikersheim Margraf.
Turin H 2000. De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). Nederlandse Fauna 3. NNHM Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland.

Geaccepteerd: 4 oktober 2012

Summary

Observations on *Cylindera germanica* (Coleoptera: Carabidae)

The cliff tiger beetle is one of the most rare Cicindelids in The Netherlands. Before 1966 it was found on several places, but since 1997 it is only known from Budel-Dorplein (Noord-Brabant) and surroundings. The species prefers a loamy and/or chalky habitat that is scarcely grown with low vegetation. In July 2010 seven specimens of the cliff tiger beetle, *Cylindera germanica* (Linnaeus), were captured near Budel-Dorplein and put into a terrarium with the objective to let them breed and to observe the behaviour of adults and larvae. During late spring and summer 2011 four adults emerged, mated and deposited eggs. Larvae hatched. In February 2012 larvae were still found alive in the terrarium. The terrarium was placed outdoors except in frosty weather. It received sunlight during a part of the day and it was sheltered against too much rain. This year ten adults emerged. Indoors, during the winters of 2010/2011 and 2011/2012 larvae became active much earlier than in nature. Larvae and adults were fed with tiny crickets, fruitflies and springtails. Some observations agree with data from literature. Like Burmeister (1939) a low bank around the opening of the larvae burrow was observed. Adults are seen resting in top of grass-blades (Faasch 1968). Burrows can be branched and have two openings (Burmeister 1939). Females can get rid of copulating males by throwing themselves on their back and sprawling (Faasch 1968). Larvae will move on the surface searching for better places (Faasch 1939). Compared with data from literature some observations were different. It is not likely that ants are needed in the food of larvae and adults. The cliff tiger beetle was easily bred without ants, till at least the third generation of larvae. Instead of pupation at the bottom of their burrows (Poluzzi 1943) pupae were found halfway or even just beneath the surface. The phase of the pupae should last about 20 days, according to Poluzzi (1943), but in 2012 this phase lasted 55 till 127 days.



Ron Felix
Hazelaarlaan 51
5056 XP Berkel Enschtot
013-5333276
r.felix3@kpnplanet.nl

Native insects on non-native plants in The Netherlands: curiosities or common practice?

Kim Meijer
Chris Smit
Leo W. Beukeboom
Menno Schilthuizen

KEY WORDS

Herbivorous insects, introduced plants, inventory, phytophagous insects

Entomologische Berichten 72 (6): 288-293

In The Netherlands, close to 10% of all plant species occurring in natural habitats are non-native: species that were introduced from e.g. North America or Asia. Insect communities on non-native plants tend to get little attention from many (amateur) entomologists in The Netherlands for two main reasons. First, it is assumed that non-native plant species are not commonly used by herbivorous insects as host plants. Second, many entomologists consider insects associated with non-native plants of minor interest. Here, we give an overview of a large number (99) of native herbivorous insect species collected from non-native plant, clearly showing that non-native plants are used often as host plants.

Introduction

Non-native species can cause serious economic damage. In North America more than 50,000 species of plants, animals and microbes have been introduced, causing an estimated \$137 billion damage annually (Pimentel 2001). Furthermore, in many countries non-native species have a large effect on native species and therefore also on the natural ecosystems in which they occur. The numbers of non-native species introduced are hard to estimate accurately; often it is difficult to determine if species are established, especially for smaller taxa (insects, microbes, etc.), but there is no doubt that the numbers are vast. To give some examples, in most countries at least 10% of the plant species are introduced, ranging up to almost 50% in New Zealand (Heywood *et al.* 1989). In California, USA more than a thousand non-native plants have established (Graves & Shapiro 2003) and in Hawaii between 460-690 plant species have established (Mueller-Dombois & Loope 1990). The Netherlands is no exception concerning the introduction of non-native species. Naturalis Biodiversity Centre provides detailed information about non-native species in The Netherlands, e.g. on their website www.soortenregister.nl. The present version of the list shows in total 275 non-native plant species have been classified as established in The Netherlands, which is about 9.1% of all plant species, occurring in natural habitats.

Most introduced species never establish, but part of the species does and some even become pests. It remains unclear why some non-native species become successful and sometimes even become invasive (e.g. Agrawal & Kotanen 2003, Blossey & Nötzold 1995, Colautti *et al.* 2004, Keane & Crawley 2002, Mitchell & Power 2003, Torchin *et al.* 2003). The 'escape' from natural enemies has been proposed as one major factor enhancing the success of non-native species. Both the 'Enemy Escape Hypothesis' (Jones & Lawton 1991) and the more commonly used 'Enemy Release Hypothesis' (ERH) (Williamson 1996) suggest

that species shifting to a novel environment (e.g., ecosystem or host) suffer less from natural enemies like predators, parasites, herbivores and pathogens. Blossey & Nötzold (1995) suggested the 'Evolution of Increased Competitive Ability Hypothesis' (EICA) as possible explanation of the success of non-native species. The EICA predicts that if plants escape from their herbivores, they will allocate fewer resources to herbivore defence and will be favoured by natural selection. Because of this, the species will evolve a relatively higher competitive ability than native species. Hull-Sanders *et al.* (2007) refined the EICA by stating that non-native plants mainly escape from specialist herbivores. The process predicted by the EICA is most likely not only applicable to plants, but also to other groups of species, with different types of enemies like predators, parasites and pathogens.

In The Netherlands, little is known about native insects occurring on non-native plant species. Furthermore, non-native plants tend to get little attention from (amateur) entomologists. This is partly due to general belief that non-native species are hardly used by insects as host plants. Furthermore, many entomologists consider insects associated with non-native plants uninteresting, since their ecological interaction is not natural. In this study we give an overview of native phytophagous (hereafter called herbivorous) insect species collected on non-native plants in The Netherlands. With this overview we hope to give insight in how commonly native insects occur on non-native plants.

Methods

In the period 2008-2011, herbivorous insects were collected on a wide variety of (mainly woody) non-native host plants on different locations in The Netherlands. Part of the plant species sampled was established, occurring in natural habitats, such as



1. *Rhagoletis alternata* larva emerging from a Japanese rose berry (*Rosa rugosa*). Photo: Kim Meijer

1. Een larve van *Rhagoletis alternata* kruipt uit een bes van rimpelroos (*Rosa rugosa*).

forests. The rest of the plant species occurred in more cultivated areas like parks, gardens and rural areas. The non-native plant species sampled originated mainly from North America and Asia, a few originated from East or South-East Europe. Three collection methods were used. (1) Sweep netting: plants were sampled by sweeping through the branches with a net (50 cm diameter) for approximately 5-20 seconds. This method was used for all types of plants (herbaceous plants, shrubs, small trees and trees with low branches). (2) Beating: plants were sampled by beating or shaking branches above a 1 m² sheet for approximately ten seconds. This method was not used for herbaceous plants. (3) Visual searching: after collecting by either sweep netting or beating plants were checked for the presence

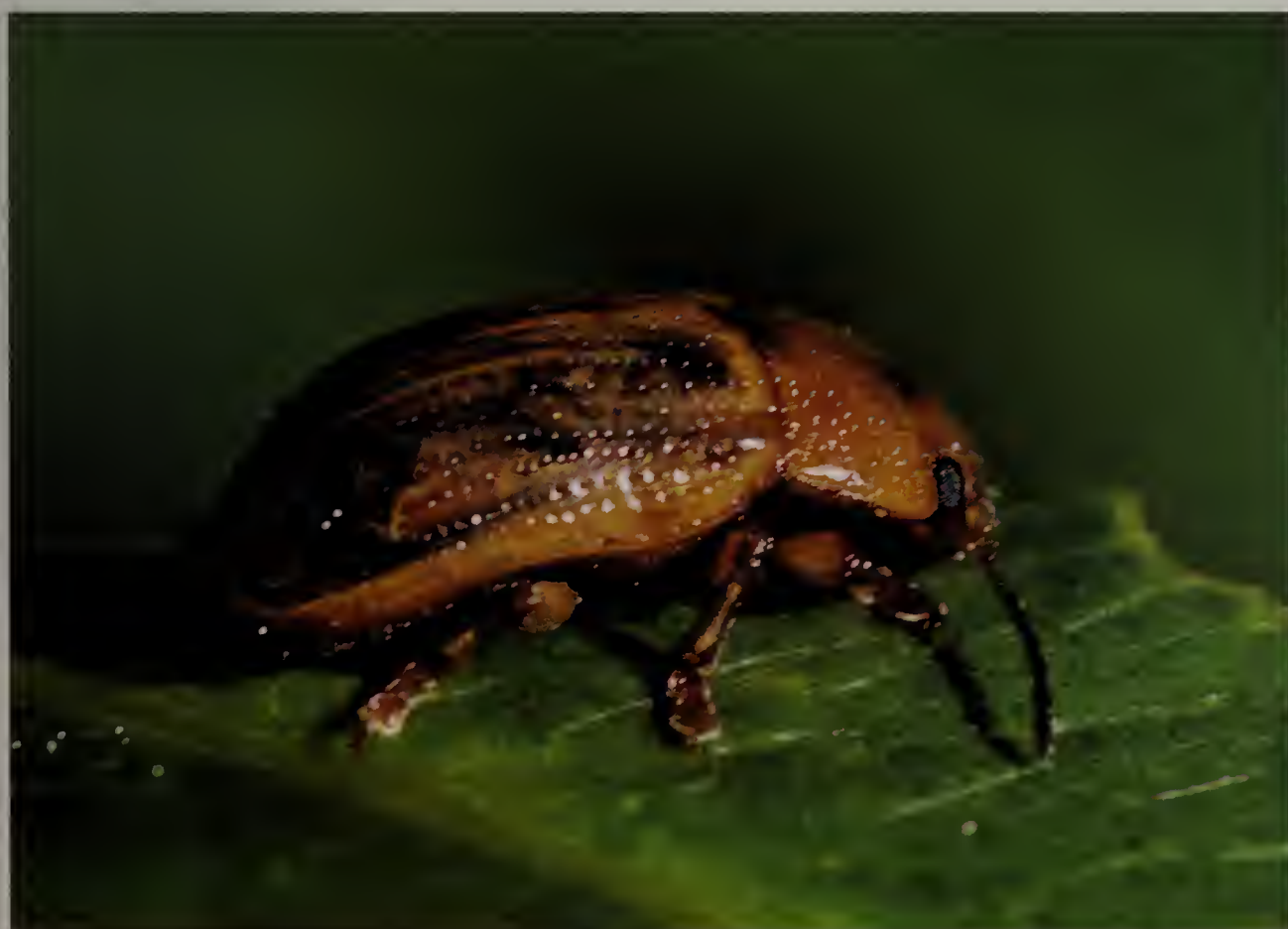
of leafminers and galls. This method was used for all types of plants. After collection, insects were stored in alcohol (70%), and either identified by one of the authors or sent to specialists for identification.

Results and discussion

Table 1 gives an overview of all native herbivorous insect species observed on non-native plants, including insect order, family and feeding guild, and plant type (woody or herbaceous). In total, 99 native herbivorous insect species were collected from 36 different non-native plants: 24 Coleoptera, 9 Diptera, 19 Hemiptera, 7 Hymenoptera, 39 Lepidoptera and 1 Thysanoptera. These insects belong to five different feeding guilds. Most insect species found were either leaf chewers (55), sap feeders (18) or leaf miners (21). The rest were berry or seed feeders (4) and one galler.

Most insect species were found only on a single non-native host plant species, but some insects occurred on several (up to five) plant species. Because not all sampling methods were applied to all plant species, it is not possible to compare differences in the number of native insect species found. For example, most native insect species (60) have been found on black cherry (*Prunus serotina*). However, black cherry was sampled more extensively than other plant species, as it was one of the study organisms during other studies by the authors in the same period. We collected a few non-native insect species on non-native plants, which were excluded from the list. For example we found *Asiphonaphis pruni* (Wilson & Davis) (Hemiptera: Aphididae) on black cherry, *Graphocephala fennahi* (Young) (Hemiptera: Cicadellidae) on common rhododendron (*Rhododendron ponticum*) and *Macrosaccus robiniella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae) on black locust (*Robinia pseudoacacia*). These six species originate from North America.

Some of the observations listed in table 1 should be considered with care. For some species (leafminers, galls and berry/seed feeders) the direct interaction with the host plant is clear. These are species that live inside the plant (often as larvae) and in this stage are unable to switch to a different plant. For other insect species (different species of Coleoptera



2. *Gonioctena quinquepunctata* on black cherry (*Prunus serotina*). Photo: Kim Meijer

2. Het vijfstippelig struikhaantje (*Gonioctena quinquepunctata*) op Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*).

Table 1. List of herbivorous insects found on non-native plants in The Netherlands in the period 2008-2011. Of each insect species the order, family and feeding type is shown. Of each plant species the growth form and country/region of origin is shown. BSF = Berry or seed feeder; LC = Leaf chewers; LM = Leafminer; SF = Sap feeder; G = Galler. W = Woody; H = Herbaceous. AS = Asia; JA = Japan; C_AS = Central Asia; NA = North America; CH = China; S_EU = Southern Europe; E_EU = Eastern Europe; SE_EU = South-eastern Europe; E_AS = Eastern Asia; W_AS = Western Asia.

Tabel 1. Lijst van hebbivore insecten gevonden op uitheemse planten in Nederland in de periode 2008-2011. Van ieder insect is de orde, de familie en het foerageertype gegeven. Van iedere plant is de groeivorm en het land/regio van oorsprong gegeven. BSF = Bes- of zaadeter; LC = Bladeter; LM = Bladmineerder; SF = Sapzuigend; G = Gal. W = Houtig; H = Kruidachtig. AS = Azië; JA = Japan; C_AS = Centraal-Azië; NA = Noord-America; CH = China; S_EU = Zuid-Europa; E_EU = Oost-Europa; SE_EU = Zuidoost-Europa; E_AS = Oost-Azië; W_AS = West-Azië.

Insect order	Insect family	Insect species (feeding type)	Host plant (growth form, origin)	
Coleoptera	Apionidae	<i>Protapion fulvipes</i> (Fourcroy) (LC)	<i>Prunus laurocerasus</i> - Cherry laurel (W, E_EU)	
		<i>Protapion nigritarse</i> (Kirby) (LC)	<i>Fallopia japonica</i> - Japanese knotweed (H, JA)	
	Cerambycidae	<i>Tetrops praeustus</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
	Chrysomelidae	<i>Gonioctena quinquepunctata</i> (Fabricius) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
	Curculionioidea	Curculio glandium (Marsham) (LC)	<i>Curculio glandium</i> (Marsham) (LC)	<i>Fallopia japonica</i> - Japanese knotweed (H, JA)
			<i>Curculio pyrrhoceras</i> (Marsham) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		Furcippus rectirostris (Linnaeus) (LC)	<i>Furcippus rectirostris</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus laurocerasus</i> - Cherry laurel (W, E_EU)
			<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Magdalis ruficornis</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA)	
		<i>Otiorhynchus crataegi</i> (Germar) (LC)	<i>Skimmia japonica</i> - Skimmia (W, JA)	
		<i>Otiorhynchus dieckmanni</i> (Magnano) (LC)	<i>Aucuba japonica</i> - Spotted laurel (W, JA)	
		<i>Otiorhynchus singularis</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Aucuba japonica</i> - Spotted laurel (W, JA)	
		<i>Phyllobius argentatus</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Phyllobius maculicornis</i> (Germar) (LC)	<i>Ginkgo biloba</i> - Ginko (W, JA)	
		<i>Phyllobius oblongus</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Phyllobius pyri</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Phyllobius virideaeris</i> (Laicharting) (LC)	<i>Cornus controversa</i> - Giant dogwood (W, JA)	
		<i>Polydrusus cervinus</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Rhamphus oxyacanthae</i> (Marsham) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Sciaphilus asperatus</i> (Bonsdorff) (LC)	<i>Hydrangea macrophylla</i> - Hortensia (W, JA)	
		Strophosoma capitatum (Geer) (LC)	<i>Strophosoma capitatum</i> (Geer) (LC)	<i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA)
			<i>Crataegus viridis</i> - Green hawthorn (W, NA)	
		Strophosoma melanogrammum (Forster) (LC)	<i>Strophosoma melanogrammum</i> (Forster) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
			<i>Prunus laurocerasus</i> - Cherry laurel (W, E_EU)	
	Tychius picirostris (Fabricius) (LC)	<i>Tychius picirostris</i> (Fabricius) (LC)	<i>Berberis thunbergii</i> - Japanese barberry (W, JA)	
		<i>Crataegus viridis</i> - Green hawthorn (W, NA)		
	Latridiidae	<i>Cortinichra gibbosa</i> (Herbst) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
<i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA)				
Rhynchitidae	<i>Caenorhinus paucillus</i> (Germar) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)		
Diptera	Agromyzidae	<i>Amauromyza verbasci</i> (Bouché) (LM)	<i>Buddleja davidii</i> - Summer lilac (W, CH)	
		<i>Aulagromyza cornigera</i> (Griffiths) (LM)	<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)	
	Aulagromyza hendeliana (Hering) (LM)	<i>Aulagromyza hendeliana</i> (Hering) (LM)	<i>Lonicera tatarica</i> - Tartarian honeysuckle (W, W_AS)	
		<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)		
	Aulagromyza luteoscutellata (De Meijere) (LM)	<i>Aulagromyza luteoscutellata</i> (De Meijere) (LM)	<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)	
		<i>Lonicera tatarica</i> - Tartarian honeysuckle (W, W_AS)		
	Chromatomyia loniceriae (Robineau-Desvoidy) (LM)	<i>Chromatomyia loniceriae</i> (Robineau-Desvoidy) (LM)	<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)	
		<i>Impatiens glandulifera</i> - Himalayan balsam (H, AS)		
	Phytoliriomyza melampyga (Loew) (LM)	<i>Phytoliriomyza melampyga</i> (Loew) (LM)	<i>Impatiens glandulifera</i> - Himalayan balsam (H, AS)	
		<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)		
	Tephritidae	<i>Anomoia purmunda</i> (Harris) (BSF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Cotoneaster sternianus</i> - Stern's cotoneaster (W, W_AS)		
		<i>Rhagoletis alternata</i> (Fallén) (BSF)	<i>Rosa rugosa</i> - Japanese rose (W, E-AS)	
		<i>Rhagoletis cerasi</i> (Linnaeus) (BSF)	<i>Lonicera tatarica</i> - Tartarian honeysuckle (W, W_AS)	
	Hemiptera	Acanthosomatidae	<i>Acanthosoma haemorrhoidale</i> (Linnaeus) (SF)	<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)
			<i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA)	
		Aphididae	<i>Aphis spec.</i> (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
<i>Myzus spec.</i> (SF)			<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
Rhopalosiphum padi (Linnaeus) (SF)		<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)		
Aphrophoridae		<i>Aphrophoraalni</i> (Fallén) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
Cercopidae		<i>Cercopis vulnerata</i> (Rossi) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)		
Haematoloma dorsata (Ahrens) (SF)		<i>Haematoloma dorsata</i> (Ahrens) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)		
Cicadellidae		<i>Alnetoidea alneti</i> (Dahlbom) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
		<i>Edwardsiana frustrator</i> (Edwards) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)	
	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)			
Empoasca vitis (Goethe) (SF)	<i>Empoasca vitis</i> (Goethe) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)		
	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)			
Coreidae	<i>Coreus marginatus</i> (Linnaeus) (SF)	<i>Mahonia aquifolium</i> - Oregon-grape (W, NA)		
	<i>Rosa rugosa</i> - Japanese rose (W, E-AS)			

Insect order	Insect family	Insect species (feeding type)	Host plant (growth form, origin)
	Lygaeidae	<i>Kleidocerys resedae</i> (Panzer) (SF)	<i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA) <i>Fagus grandifolia</i> - American beech (W, NA) <i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA) <i>Berberis thunbergii</i> - Japanese barberry (W, JA) <i>Fallopia japonica</i> - Japanese knotweed (H, JA)
	Miridae	<i>Campyloneura virgula</i> (Herrich-Schaeffer) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA) <i>Robinia pseudoacacia</i> - Black locust (W, NA)
		<i>Harpocera thoracica</i> (Fallén) (SF)	<i>Larix kaempferi</i> - Japanese larch (W, JA)
		<i>Lygocoris pabulinus</i> (Linnaeus) (SF)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Pentatomidae	<i>Palomena prasina</i> (Linnaeus) (SF)	<i>Acer japonicum</i> - Japanese maple (W, E_AS) <i>Tilia americana</i> - American linden (W, NA)
	Psychidae	<i>Cacopsylla spec.</i> (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris apterus</i> (Linnaeus) (SF)	<i>Hibiscus syriacus</i> - Rose of Sharon (W, AS)
Hymenoptera	Cynipidae	<i>Aphelonyx cerricola</i> (Giraud) (G)	<i>Quercus cerris</i> - Turkey oak (W, S_EU)
	Pamphiliidae	<i>Neurotoma spec.</i> (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Tenthredinidae	<i>Metallus pumilus</i> (Klug) (LM)	<i>Rubus spectabilis</i> - Salmonberry (W, NA)
		<i>Pareophora pruni</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Periclista spec.</i> (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Profenusa pygmaea</i> (Klug) (LM)	<i>Quercus palustris</i> - Pin oak (W, NA)
	Torymidae	<i>Megastigmus aculeatus</i> (Swederus) (BSF)	<i>Rosa rugosa</i> - Japanese rose (W, E-AS)
Lepidoptera	Bucculatricidae	<i>Bucculatrix thoracella</i> (Thunberg) (LM)	<i>Tilia mongolica</i> - Mongolian linden (W, AS)
	Coleophoridae	<i>Coleophora spec.</i> (LC)	<i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA) <i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Coleophora coracipennella</i> (Hübner) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Coleophora hemerobiella</i> (Scopoli) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Elachistidae	<i>Perittia obscurepunctella</i> (Stainton) (LM)	<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)
	Geometridae	<i>Operophtera brumata</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Phigalia pilosariaa</i> (Denis & Schiffermüller) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Gracillariidae	<i>Cameraria ohridella</i> (Deschka & Dimic) (LM)	<i>Aesculus flava</i> - Yellow buckeye (W, NA) <i>Aesculus glabra</i> - Ohio buckeye (W, NA) <i>Aesculus hippocastanum</i> - Horse-chestnut (W, SE_EU)
		<i>Phyllonorycter emberizaepenella</i> (Bouché) (LM)	<i>Symphoricarpos albus</i> - Common snowberry (W, NA)
		<i>Phyllonorycter leucographella</i> (Zeller) (LM)	<i>Malus domestica</i> - Apple (W, C_AS)
		<i>Phyllonorycter spec.</i> (LM)	<i>Quercus prinus</i> - Chestnut oak (W, NA)
	Lymantriidae	<i>Euproctis chrysorrhoea</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Euproctis similis</i> (Fuessly) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Lymantria dispar</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Orgyia antiqua</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Lyonetiidae	<i>Lyonetia clerkella</i> (Linnaeus) (LM)	<i>Prunus laurocerasus</i> - Cherry laurel (W, E_EU) <i>Amelanchier spec.</i> - Shadbush (W, NA) <i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Nepticulidae	<i>Ectoedemia albifasciella</i> (Heinemann) (LM)	<i>Quercus palustris</i> - Pin oak (W, NA)
		<i>Stigmella aurella</i> (Fabricius) (LM)	<i>Rubus spectabilis</i> - Salmonberry (W, NA)
		<i>Stigmella centifoliella</i> (Zeller) (LM)	<i>Rosa rugosa</i> - Japanese rose (W, E-AS)
		<i>Stigmella microtheriella</i> (Stainton) (LM)	<i>Corylus colurna</i> - Turkish hazel (W, AS)
		<i>Stigmella samiatella</i> (Zeller) (LM)	<i>Quercus frainetto</i> - Hungarian oak (W, SE_EU)
	Noctuidae	<i>Agrochola lota</i> (Clerck) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Amphipyra pyramidea</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Cosmia trapezina</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Craniophora ligustri</i> (Denis & Schiffermüller) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Cucullia spec.</i> (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Diloba caeruleocephala</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Eupsilia transversa</i> (Hufnagel) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Orthosia cerasi</i> (Fabricius) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
			<i>Quercus rubra</i> - Northern red oak (W, NA)
		<i>Orthosia cruda</i> (Denis & Schiffermüller) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Orthosia incerta</i> (Hufnagel) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Orthosia gracilis</i> (Denis & Schiffermüller) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Orthosia populeti</i> (Fabricius) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Perigrapha munda</i> (Denis & Schiffermüller) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Psychidae	<i>Psyche casta</i> (Pallas) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Tischeriidae	<i>Coptotriche marginea</i> (Haworth) (LC)	<i>Rubus spectabilis</i> - Salmonberry (W, NA)
	Tortricidae	<i>Archips rosana</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
		<i>Archips xylosteana</i> (Linnaeus) (LM)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
	Yponomeutidae	<i>Yponomeuta evonymella</i> (Linnaeus) (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)
Thysanoptera	Thripidae	<i>Limothrips cerealium</i> Haliday (LC)	<i>Prunus serotina</i> - Black cherry (W, NA)



3. Firebugs (*Pyrrhocoris apterus*) on the fruits of a rose of Sharon (*Hibiscus syriacus*). Photo: Menno Schilthuizen
3. Vuurwantsen (*Pyrrhocoris apterus*) op de vruchten van tuinhibiscus (*Hibiscus syriacus*).

and Lepidoptera (larvae), and Hemiptera) this interaction is less certain. Individuals capable of flight are often observed on non-feeding plants, especially late in the season. Furthermore e.g. caterpillars sometimes fall from their host plant, ending up on a different plant species below the original one. This happens, for example, with *Orthesia* caterpillars (Lepidoptera: Noctuidae), falling from oak trees (*Quercus*) onto different shrub species growing below (K. Meijer personal observation).

Conclusion

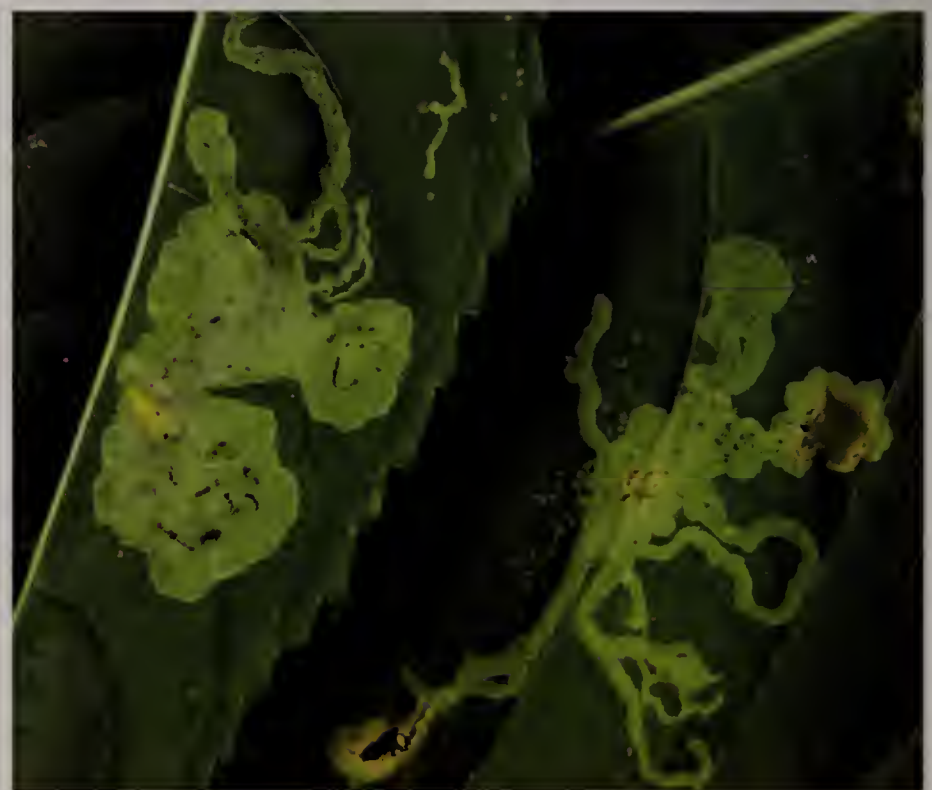
The general believe amongst many entomologists is that non-native plants are 'empty'. But our results clearly show the opposite. In general, non-native plants are far from empty, even though there are great differences between plant species. For example, common rhododendron (*Rhododendron ponticum*) has been sampled many times, but no native insects have been found, while on black cherry 60 insect species have been found (including a leafmining and a berry feeding species).

Furthermore, there is a census that insect species occurring on non-native plants are of no interest. This is very unfortunate, since these cases can be used to study e.g. the Enemy Release Hypothesis, or the adaptation of herbivorous insects to novel host plants and vice versa. Furthermore, studying these cases could provide us with important knowledge on the possibilities for biocontrol of pest species like the black cherry.

We hope that our results will stimulate entomologists to study insects on non-native plants in The Netherlands. Furthermore, we welcome additional observations of native insects occurring on non-native plants to enlarge the list of species shown in table 1. We particularly welcome formally-identified insect and plant species, as well as photographs and specimens (dry or in alcohol) of the insects.

Acknowledgements

We thank Berend Aukema (Naturalis Biodiversity Centre), Ping-Ping Chen (Netherlands Food and Consumer Product Safety Authority, Plant Protection Service), Willem Ellis (Naturalis Biodiversity Centre), Theodoor Heijerman (Wageningen University), John T. Smit (European Invertebrate Survey - Nederland), Marja van der Straten (Netherlands Food and Consumer Product Safety Authority, Plant Protection Service) and Jaap Winkelman (European Invertebrate Survey - Nederland) for the identification of collected samples, and all people who send us observations.



4. The leafmining fly *Phytoliriomyza melampyga* in the leaves of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*). Photo: Kim Meijer
4. De bladmineerende vlieg *Phytoliriomyza melampyga* in de bladeren van reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*).

References

- Agrawal AA & Kotanen PM 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6: 712-715.
- Blossey B & Nötzold R 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887-889.
- Colautti R, Ricciardi A, Grigorovich I & MacIsaac H 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7: 721-733.
- Cox GW. 1999. Alien species in North America and Hawaii: impacts on natural ecosystems. Island Press.
- Graves SD & Shapiro AM 2003. Exotics as host plants of the California butterfly fauna. *Biological Conservation* 110: 413-433.
- Heywood VH, Drake JA, Moony HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M & Williamson M 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. In: *Biological invasions, a global perspective* (1 eds): 31-60. John Wiley and Sons.
- Hull-Sanders HM, Clare R, Johnson RH & Meyer GA 2007. Evaluation of the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis: loss of defence against generalist but not specialist herbivores. *Journal of chemical ecology* 33: 781-99.
- Jones CG & Lawton JH 1991. Plant chemistry and insect species richness of British unpeppifers. *Journal of Animal Ecology*: 767-777.
- Keane RM & Crawley MJ 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-170.
- Mitchell CE & Power AG 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625-627.
- Mueller-Dombois D & Loope L 1990. Some unique ecological aspects of oceanic island ecosystems. *Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 32: 21-27.
- Pimentel D 2001. Economical and environmental impacts of invasive species and their management. *Pesticides and you* 21: 10-11.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ & Kuris AM 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.
- Williamson MH 1996. *Biological invasions*. Chapman and Hall.

Accepted: 9 October 2012

Samenvatting

Inheemse insecten op uitheemse planten in Nederland: een zeldzaamheid of niet?

Bijna 10% van de plantensoorten die in Nederland in het wild voorkomen zijn uitheems. Deze soorten zijn geïntroduceerd vanuit bijvoorbeeld Noord-Amerika of Azië en hebben zich gevestigd in de Nederlandse natuur. Desondanks worden uitheemse planten vaak genegeerd door (amateur)entomologen; slechts weinigen onderzoeken uitheemse planten op bloembezoekende of herbivore insecten. Dit gebrek aan aandacht wordt ten dele veroorzaakt door de algemeen gevestigde overtuiging dat uitheemse planten niet of nauwelijks als waardplant gebruikt worden door inheemse insecten. Daarnaast worden waarnemingen van herbivore insecten op uitheemse planten vaak gezien als oninteressant, omdat het geen oorspronkelijke ecologische interactie betreft. In deze studie geven wij een overzicht van een groot aantal herbivore insecten gevonden op uitheemse planten, namelijk aan de hand van 99 insectensoorten. Dit is een duidelijke indicatie dat dit fenomeen algemener is dan gedacht. Verder hopen wij (amateur)entomologen te overtuigen van het belang van dit soort waarnemingen. Het kan ons veel leren over het succes van sommige invasieve plantensoorten, de eventuele bestrijding hiervan en de interacties tussen inheemse en uitheemse soorten.



Kim Meijer

Evolutionary Genetics
University of Groningen
P.O. box 11103
9700 CC Groningen
k.meijer@rug.nl

Chris Smit

Community and Conservation Ecology
University of Groningen
P.O. box 11103
9700 CC Groningen

Leo W. Beukeboom

Evolutionary Genetics
University of Groningen
P.O. box 11103
9700 CC Groningen

Menno Schilthuizen

Naturalis Biodiversity Centre
P.O. box 9517
2300 RA Leiden

Uitgelezen

Rheinheimer, Joachim & Michael Hassler 2010
Die Rüsselkäfer Baden-Württembergs
LUWB Landesanstalt für Umwelt, Messungen
und Naturschutz baden-Württemberg, Karls-
ruhe. ISBN 978-3-89735-608-5. € 49,80

Een boek van 944 pagina's helemaal over snuitkevers! Dat is voor elke soort meer dan een hele pagina. Voor bijna 50 euro krijg je meer dan 2,2 kg boek: dat is meer dan 2,8 gram per soort en nog geen 7 cent per soort! Om maar te beginnen waar de meeste boekbesprekingen eindigen: dit boek is een absolute aanrader voor iedere coleopteroloog en mag zeker niet ontbreken in de boekenkast van een ieder die zich met snuitkevers bezig houdt. Ik zal laten zien waarom.

Het dikke boek bevat zo ontzettend veel informatie dat het ondoenlijk is om in het bestek van deze boekbespreking alle onderwerpen die in het boek behandeld worden, aan bod te laten komen. Gewoon de inhoudsopgave kopiëren zou misschien nog het meest informatief geweest zijn. Maar zelfs die beslaat al vijf pagina's. Ik heb toch maar een poging gewaagd.

Na een korte inleiding (het enige dat kort is in dit boek) volgt hoofdstuk 2, over de biologie en ecologie van snuitkevers. Dit hoofdstuk begint met een bespreking van de bouw en anatomie, waarna de gehanteerde classificatie wordt besproken. De Scolytidae en de Platypodidae, die op grond van moleculair onderzoek door veel auteurs binnen de Curculionidae worden geplaatst, worden hier als aparte families behandeld, in navolging van Kirejtshuk et al. 2009. Ik kan wel instemmen met de gedachtegang, maar vind het persoonlijk wel jammer dat deze twee taxa niet behandeld worden. In het hoofdstuk wordt uitgebreid ingegaan op de ontwikkelingsbiologie en levenswijze van snuitkevers; er zijn onder meer paragrafen over voedselplanten, economische betekenis, vijanden van snuitkevers, er wordt verteld waar en hoe je ze kan verzamelen.

Hoofdstuk 3 is een bespreking van de snuitkeverfauna van een aantal biotopen dat voorkomt in Baden-Württemberg. Dit gedeelte is prettig geïllustreerd met foto's, zodat de lezer er zin in krijgt om daar te gaan verzamelen: zelf zou ik graag naar de Kaiserstuhl willen, bijvoorbeeld om *Stasiodis parvulus* (Fabricius) te verzamelen, die daar regelmatig wordt aangetroffen.

In hoofdstuk 4 gaat het over bedreigingen en bescherming van snuitkevers. Geconstateerd wordt dat snuitkevers vooral door hun geringe grootte minder

geschikt zijn om als doelsoort te fungeren dan bijvoorbeeld grote en zogenoemd aai-bare soorten uit andere families, zoals de heldenboktor, die in Midden-Europa doelsoort is bij beheer van oude eikenbossen. Ook is voor snuitkevers nauwelijks of geen rol weggelegd als ecologische kensoorten, hoewel *Acalles*-soorten iets kunnen zeggen over de geschiedenis van de bossen waarin ze voorkomen.

Hoofdstuk 5 gaat vooral over aantallen snuitkevers, in heden en verleden. In tabel 9 kunnen we lezen dat er in Baden-Württemberg 770 soorten zijn vastgesteld (Scolytidae & Platypodidae niet meegenomen) waarvan er nu nog 721 voorkomen. De laatste paragraaf in dit hoofdstuk gaat over rode lijsten. En in een bijlage wordt aan elke snuitkeversoort een rode-lijstcategorie toegekend. Omdat ik een haat/haat verhouding heb met rode lijsten, wil ik daar wat dieper op in gaan. Er worden tien categorieën onderscheiden die geformuleerd zijn door Ludwig et al. (2006) en aansluiten bij het IUCN-systeem. Volgens het systeem van Ludwig et al. worden er vier criteria gebruikt bij de indeling van soorten in rode-lijstcategorieën: 1) de actuele verspreiding, gebaseerd op gegevens van ten minste de laatste 25 jaar, 2) het aantalsverloop op lage termijn, gebaseerd op gegevens van de laatste 50 tot 150 jaar, 3) het aantalsverloop op korte termijn, gebaseerd op de laatste 10 tot 25 jaar, en 4) risicofactoren op basis van welke verwacht mag worden dat er een negatieve aantalsontwikkeling in de nabije toekomst zal voordoen. Elk van deze criteria kent een indeling in klassen. Op basis van de vier criteria wordt een soort ingedeeld in een rode-lijstcategorie. In totaal komen 242 soorten op de rode lijst te staan, en dat is 31 procent. Voor heel Duitsland is dat 42 procent: Baden-Württemberg zorgt goed voor zijn snuitkevers.

Zoals vaak, zijn van veel soorten maar beperkt verspreidingsgegevens voorhanden en veel soorten zijn daarom voorlopig ingedeeld. Gelukkig relativeren de auteurs daarom zelf ook hun eigen indeling enigszins en beschouwen de huidige indeling als een eerste indicatie.

Voor snuitkeverkenners wil ik graag enkele voorbeelden noemen van soorten die ook in Nederland voorkomen, en die op de rode lijst terecht gekomen zijn. Achter de namen staat tussen haakjes het aantal Nederlandse provincies waaruit de betreffende soort bekend is, als grove maat voor zeldzaamheid in ons land. In de categorie 'met uitsterven bedreigd' zien we slechts drie soorten, namelijk *Ceutorhynchus posthumus* Germar (10), *Otiorhynchus ligneus* (Olivier) (5), *Sibinia tibialis* (Gyllenhal) en *Trichosirocalis*



spurneyi (Schulze) (1). Het aantal soorten in de categorie 'sterk bedreigd' is groter en betreft onder meer *Bagous lutosus* (Gyllenhal) (1), *Bagous tubulus* (Caldara & O'Brien) (6), *Lixus iridis* Olivier (6), *Nanophyes globulus* (Germar) (5), *Orchestes jota* (Fabricius) (9), *Sibinia primita* (Herbst) (9), *Smicronyx coesus* (Reich) (1) en *S. reichii* (Gyllenhal) (3). Het zal je niet verbazen dat ik de pagina's met de rode lijst inmiddels uit mijn exemplaar van het boek heb verwijderd.

In hoofdstuk 6, op pagina 157, begint eindelijk het systematische deel met de besprekingen van de soorten. De auteurs volgen een classificatie waarbij de snuitkevers (Curculionoidea) worden opgedeeld in zeven families: de Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae, Apionidae, Nanophyidae en de Curculionidae.

De sleutels in het boek zijn gebaseerd op die in de snuitkeverdelen van de serie *Die Käfer Mitteleuropa's* (Freude et al. 1965-2011), maar ze zijn compact samengevat en bewerkt. Voor beginners is het mogelijk lastig om de sleutels in dit boek te gebruiken. Om te beginnen wordt er geen sleutel gegeven naar de families toe. Per familie worden sleutels gegeven naar de soorten als het om een beperkt aantal genera (en soorten) gaat, zoals bij de Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae en Nanophyidae. Bij de Apionidae gaat de eerste sleutel direct naar een aantal soorten (in geval van soortenarme genera) en verder naar genera, waarvan dan aparte sleutels worden gegeven. De Attelabidae omvatten zo weinig soorten dat een sleutel overbodig werd geacht. Bij de Curculionidae is de situatie wat ingewik-

kelder. Deze familie wordt opgedeeld in 17 onderfamilies. Er is echter geen sleutel voor de onderfamilies maar per onderfamilie zijn er sleutels naar genera, soorten of een combinatie van beide. De verschillende taxonomische categorieën tussen soort en familie worden steeds kort besproken (synoniemen, oudere indelingen, verspreiding, diversiteit).

Het grootste en het meest interessante deel van het boek zijn de soortbesprekingen. Per soort komen de volgende onderwerpen aan de orde: synoniemen, levenswijze, in dien relevant: economische betekenis (indien relevant), verspreiding en bedreigingen. Bij de levenswijze wordt aangegeven in welk habitat de soort voorkomt, wat de voedselplanten zijn, wat er bekend is over de ontwikkeling, etc. Dit deel is rijk geïllustreerd met foto's van habitats en/of voedselplanten. Van de meeste soorten wordt daarnaast een foto gegeven (van een levend exemplaar, vaak op de voedselplant). Het voorkomen in Europa wordt globaal geschetst; daarnaast wordt aangegeven waar de soort in Duitsland voorkomt en, meer in detail, in Baden-Württemberg. Van de zeldzamere soorten wordt nog meer informatie gegeven en worden locaties en datums genoemd.

Na het systematische deel volgen, in hoofdstuk 7, de platen met afbeeldingen: op 81 pagina's worden alle behandelde soorten (848) afgebeeld. Van sommige soorten wordt zowel een mannetje als een vrouwtje afgebeeld. Als ik goed geteld heb is dit bij zes soorten het geval, waaronder de bij ons inheemse *Omphalapion laevigatum* (Paykull), *Rhopalapion longirostre* (Olivier), *Protapion dissimile* (Germar) en *P. difforme* (Germar).

Van veel soorten is ook het mannelijk genitaal afgebeeld, soms als foto, soms als lijntekening. Van twee soorten is zelfs een foto van de spermatheca toegevoegd. Van *Simo hirticornis* (Herbst) en *S. variegatus* (Boheman) zijn in Midden-Europa geen mannetjes bekend en deze soorten kunnen het beste worden onderscheiden op basis van de vorm van de spermatheca.

De foto's zijn van erg goede kwaliteit en zo goed dat ze voor een deel gebruikt kunnen worden om tot een soortherkenning te komen (maar pas op: plaatjes kijken is voor specialisten!). Daarnaast zijn ze natuurlijk geweldig handig als controle na een determinatie met behulp van de sleutels in het boek zelf of die in Freude, Harde en Lohse.

Hoofdstuk 8, het laatste hoofdstuk, is de literatuurlijst. Ik heb zitten tellen en kom op maar liefst 1375 literatuurbronnen, maar voor het geval er zich fact-checkers onder de lezers bevinden: de literatuurlijst bevat bijna 1400 referenties.



1. *Trachodes hispidus* is niet zeldzaam in Baden-Württemberg, in Nederland is de soort bekend uit vier provincies. Foto: Theodoor Heijerman

Het appendix, ten slotte, bevat onder meer een dankbetuiging en een lange lijst van medewerkers aan het boek. De foto's zijn op enkele uitzonderingen na, allemaal door beide auteurs gemaakt. Er zijn enkele foto's (enkele bladmineers, larve van *Cionus hortulanus* (Geoffroy)) van 'onze' Willem Ellis. Ook de eerder besproken rode lijst is opgenomen in de appendix en het boek eindigt met een register van wetenschappelijke namen. Het is een beetje jammer dat alleen verwijzingen worden gegeven naar het systematische deel en niet naar de andere hoofdstukken.

Het boek gaat over de snuitkevers van Baden-Württemberg. De vraag is of dit boek alleen van belang is voor inwoners van deze Duitse deelstaat of hebben ook Nederlandse coleopterologen wat aan het boek? Of anders gezegd: hoeveel overlap is er eigenlijk tussen de snuitkeverfauna van Nederland en die van Baden-Württemberg?

In Nederland komen 4163 keversoorten voor, waarvan er 590 behoren tot de Curculionidae s.s., dat wil zeggen de snuitkeverachtigen zonder de Scolytidae en de Platypodidae. Van de 6817 keversoorten die in Duitsland voorkomen behoren er 934 tot de Curculionidea s.s. Voor Baden-Württemberg worden 5129 keversoorten gemeld, waarvan er 770 tot de snuitkeverachtigen (ex Scolytidae en Platypodidae) behoren. Baden-Württemberg heeft dus 180 snuitkeversoorten meer dan Nederland. Dit is opvallend omdat deze deelstaat kleiner is van oppervlak dan Nederland: 35.751 km² versus 41.528 km². Nu bestaat 18% van het oppervlak van Nederland uit water en in water komen aanmerkelijk minder snuitkeversoorten voor dan op land. Je kunt dus zeggen dat beide gebieden ongeveer

even groot zijn.

De vraag is nu hoeveel van onze 590 soorten zich bevinden onder de 770 soorten van Baden-Württemberg. Ik heb uren zitten turven: in Nederland komen 51 soorten voor die niet in Baden-Württemberg voorkomen en deze worden dus niet behandeld in het boek. Dat is bijna 9% en jammer. De Nederlandse coleopterologen krijgen er echter 231 soorten voor terug, die wel in Baden-Württemberg voorkomen, maar niet in Nederland. Het kan dus erg lonend zijn voor soortenjagers om in deze deelstaat de vakantie door te brengen.

Curculionideologen die zich gespecialiseerd hebben in de Nemonychidae, Rhychitidae, Attelabidae en/of Nanophytidae hebben geluk: alle Nederlandse soorten van deze families worden behandeld. Degenen die zich alleen bezig houden met breedsnuitsnuitkevers (Anthribidae) missen slechts één soort, namelijk *Ene-dreytes hilaris* Fähræus. Van de 85 soorten Apionidae die in Nederland voorkomen worden er slechts drie niet behandeld. Bij de Curculionidae is de situatie ernstiger: van de 465 Nederlandse soorten zijn er 188 die niet in Baden-Württemberg voorkomen en dus onbesproken zijn.

Om iets duidelijker te laten worden wat je in het boek kan aantreffen, wil ik een voorbeeldje uitwerken. Eén van mijn favoriete snuitkevers is *Trachodes hispidus* (Linnaeus) (figuur 1). Wat is er over deze soort te vinden in het boek?

De soort behoort binnen de Curculionidae tot de subfamilie van Molytinae en het tribus Trachodini. Het is de enige soort binnen dit tribus. *Trachodes hispidus* kan gedetermineerd worden met behulp van de sleutel voor de genera en soorten van de Molytinae.

Vertegenwoordigers van de Trachodini komen vooral voor in Zuidoost-Azië, waar veel lastig te onderscheiden soorten voorkomen, die in de strooisellaag leven en in dode twijgen. Het genus *Trachodes* omvat bijna 20 soorten waarvan er twee in Europa voorkomen. De Duitse naam voor het genus luidt Totholzrüssler. *Trachodes hispidus* komt behalve in Europa ook in Noord-Amerika voor. *Trachodes hispidus* wordt de Schuppiger Totholzrüssler genoemd en komt voor in bossen waar hij leeft in dood hout van vooral loofbomen. De larven leven in gangen in vochtig vermolmd hout en de pop bevindt zich in de vraatgangen. De soort komt in Noord-, Oost- en Midden-Europa voor en is in Duitsland wijdverbreid. In Baden-Württemberg is de soort tamelijk algemeen. In lage gebieden is ze iets talrijker dan op grotere hoogten. Er zijn 47 waarnemingen bekend van na 1950. Het is een niet bedreigde soort die dus niet op de rode lijst geplaatst is. De soort wordt afgebeeld in levende lijve en als geprepareerd exemplaar.

In de paragraaf over overwinteringsstrategieën wordt de *Trachodes hispidus* nog genoemd als een van de soorten die als imago in de bodem overwintert en 's winters in aanspoelsel kan worden aangetroffen.

Tot slot een paar kritiekpuntjes, al zijn deze er nauwelijks. Ik schreef al dat het jammer is dat de auteurs de Scolytidae en Platypodidae niet tot de snuitkeverachtigen rekenen. En de rode lijst is natuurlijk een misser. Nog een ergerpuntje: alle soorten zijn voorzien van een populaire naam. Enkele voorbeelden: Krummrüssliger Stockrosen-Spitzmausrüssler, Langarmiger Pappel-Kätzchenrüssler, Raustreifiger Dickmaulrüssler. Gelukkig komt de Grünlicher Bogenfurchenrüssler niet in Nederland voor. Eén echt foutje staat er toch wel in: figuur 648 en 649 (plaat 71) laten dezelfde soort zien, namelijk *Rhinoncus albicinctus* (Gyllenhal), terwijl in figuur 649 een *R. perpendicularis* (Reich) had moeten staan. Maar dit foutje heb ik weer niet zelf ontdekt: Jan Burgers maakte me hierop attent.

Alle lof dus voor dit geweldige boek. Een verplicht boek voor iedereen die aan snuitkevers doet. En ik hoop dat deze publicatie menigeen zal aanzetten om over te stappen en vanaf nu aan snuitkevers te gaan doen.

Literatuur

- Freude H, Harde KW & Lohse A (eds) 1965-2011. Die Käfer Mitteleuropas. Band 1-15. Spectrum Akademischer Verlag / Goecke & Evers.
Kirejtshuk AG, Azar D, Beaver RA, Mandelshtam MY & Nel A 2009. The most

ancient bark beetle known: a new tribe, genus and species from Lebanese amber (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). Systematic Entomology 34: 101-112.

Ludwig G, Haupt H, Gruttke H & Binot-Hafke M 2006. Methodische Anleitung zur Erstellung Roter Listen gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze. BfN-Skripte 191. Bundesamt für Naturschutz.

Theodoor Heijerman
Wageningen Universiteit

Antonia Zurbuchen & Andrea Müller 2012
Wildbienenchutz - von der Wissenschaft zur Praxis

Haupt Verlag, Bern. 162 pp.
ISBN 978-3-258-07722-2. € 40,-

Na de eerder dit jaar verschenen Duitstalige veldgids voor wilde bijen (Amiet & Krebs 2012) en het licht verteerbare 'Wildbienen, die anderen Bienen' (Westrich 2011) hebben onze oosterburen opnieuw een schitterend bijenboek uitgebracht. Dit keer wordt voluit de kaart van de terreinbeheerder getrokken. De auteurs, zelf onderzoekers aan de Universiteit van Zürich, maakten een grondige analyse van de bestaande vakliteratuur en probeerden de antwoorden op een aantal vragen rond wilde bijen en bescherming te leveren.

Naast een inleiding, een synthese en een uitgebreide literatuurlijst bestaat het boek uit acht hoofdstukken. Deze behandelen onder andere de kwantitatieve bloembehoeften van wilde bijen, het belang van kleine landschapselementen als nestplaatsen voor wilde bijen, landschappelijke structuren als barrières voor foeragerende bijen, wilde bijen in een stedelijke omgeving en de voedselconcurrentie tussen honingbijen en wilde bijen.

Elk hoofdstuk begint met een kadering van het thema. Hierna worden enkele vragen over wilde bijen en bescherming geposteerd. Antwoorden worden gezocht aan de hand van een analyse van de beschikbare literatuur. Op het einde van het hoofdstuk worden deze antwoorden nogmaals overzichtelijk samengevat en elk hoofdstuk wordt afgerond met enkele concrete beheermaatregelen en pistes voor verder onderzoek. Het geheel wordt afgewerkt met fraaie foto's van bedreigde bijensoorten, geschikte bijenhabitats en goede nestgelegenheden.

Het hoofdstuk over de kwantitatieve bloembehoeften sprak mij het meest aan en is ook vrij uniek. Enkele theoretische bedenkingen gaan dit hoofdstuk vooraf. Zo leren we dat de grote variabiliteit in het benodigde aantal bloemen bij gespecialiseerde bijen afhangt van de grootte



van deze bijensoort en het pollenvolume van de respectievelijke waardplant. Een analyse van de relevante Europese literatuur resulteert vervolgens in een overzichtstabel met het minimum aantal benodigde bloemplanten voor de bevoorrading van één nestcel van gespecialiseerde bijen. Zo wordt het belang van grote aantallen bloeiende planten voor wilde bijen op een bevattelijke en overzichtelijke manier voor de terreinbeheerder weergegeven. Het hoofdstuk wordt afgesloten met mogelijke negatieve effecten van stuifmeeltekort en de effecten van massadrachten zoals koolzaad en phacelia.

Dit boek is zowel door de sobere vorm als de iets zwaardere inhoud niet meteen geschikt als nachtkastjesliteratuur. Voor geïnteresseerde natuurliefhebbers en -beheerders is het echter een sterk aan te raden werk.

Literatuur

- Amiet F & Krebs A 2012. Bienen Mitteleuropas - Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. Haupt Verlag.
Westrich P 2011. Wildbienen, die anderen Bienen. Haupt Verlag.

Jens D'Haeseleer
Natuurpunt Studie, België

Tim Termaat & Vincent J. Kalkman 2012

Basisrapport Rode Lijst Libellen 2011 volgens Nederlandse en IUCN-criteria.

Brachytron 14(2): 75-186. €12,50 (te bestellen via brachytron.nl)

Er zijn weinig toepassingen van het gebruik van verspreidingsgegevens dat zoveel controverser oproept dan het opstellen van een rode lijst. Enerzijds wordt alom erkend dat een handzame indeling in hapklare brokken (bedreigd! ernstig bedreigd!!) helpt bij het inzichtelijk maken van de noodzaak tot bescherming. Anderzijds is er veel gemor over slecht reproduceerbare methoden en soms over onbegrijpelijke uitkomsten (zie daarvoor onder andere Heijerman & Turin 1998). Feit is dat rode lijsten in het natuurbeleid een vrij belangrijke positie innemen. Mede omdat rode lijsten vaak worden opgesteld voor de beter bekende en vaak grote en 'aai-bare' soorten draagt dit bij tot een (te) kleine rol van insecten in het natuurbeleid en -beheer. Maar nu is er een rode lijst van de libellen. Hoewel nog steeds een vrij goed onderzochte en aai-bare groep, zijn het wel insecten. Bovendien is het maar liefst de tweede rode lijst die voor libellen is opgesteld (de vorige stamt uit 1997 aan de hand van Wascher *et al.* 1998), en dat maakt het mogelijk een tussenbalans te maken over de libellen in Nederland.

In Nederland zijn 71 soorten libellen in het wild waargenomen. Hiervan zijn 65 beschouwd door de opstellers van het rapport. De overige soorten zijn zeldzame zwervers die zich tot nu toe niet langdurig (meer dan tien jaar) hebben voortgeplant in Nederland. Een groot deel van de tekst gaat over de gebruikte rekenmethoden. Er zijn eigenlijk twee rode lijsten opgesteld: een met de gangbare Nederlandse criteria en een met de internationale IUCN-criteria. De Nederlandse methode vergelijkt de periode 1900-1960 met de periode 1999-2009 en kijkt naar trends in aantallen en verspreidingsgebied. De IUCN-methode kijkt alleen naar de ontwikkelingen in de laatste tien jaar en beschouwt de uitsterfkans voor een soort. Ook moest de eerste rode lijst uit 1997 opnieuw worden uitgerekend om deze goed te vergelijken met de huidige rode lijst. De criteria zijn namelijk iets gewijzigd en enkele uitgangspunten zijn opnieuw onder de loep genomen. Zo beschouwen de auteurs de waarnemingen van de bronlibel (*Oxygastra curtisii*) uit de eerste helft van de vorige eeuw (in mijn ogen terecht) toch als langdurig voortplantend, waar dat bij het opstellen van de vorige rode lijst nog niet het geval was.

De uitleg van de gebruikte rekenmethoden leidt tot een soms moeilijk te



volgen tekst. Daar komt bovenop dat de auteurs gaandeweg de rekensommen wegingen hebben toegepast en niet voor elke soort dezelfde rekenmethodiek hebben gebruikt. Zo is bij het vaststellen van trends in verspreiding gebruik gemaakt van de zogenaamde Chao2-methode (om 'vroeger' en 'nu' te vergelijken) met aanvullend gebruik van occupancymodellen voor een gedetailleerder beeld over de periode 1999-2009. Deze twee methoden zijn als een ketting aan elkaar geregen voor een compleet beeld. Maar helaas bleken die occupancymodellen niet voor alle soorten geschikt te zijn, dus is voor sommige soorten helemaal teruggevallen op de Chao2-methode. Aanvullend bleek die Chao2-methode op basis van 'expert judgement' toch niet zulke goede schattingen op te leveren voor maar liefst zeven soorten. De auteurs hebben besloten de schatting van het historische verspreidingsareaal in zes gevallen handmatig naar beneden bij te stellen en in één geval naar boven bij te stellen. Nu zal dit voor u een soort van hocus pocus lijken. Ik kan er twee dingen over zeggen. Als eerste wrekt zich hier de wens van de overheid om tot een 'wetenschappelijke' benadering te komen om het natuurbeleid op te stoelen, terwijl de onderliggende verspreidingsdata in het algemeen (en bij insecten wellicht in het bijzonder) zeer divers zijn en zich eigenlijk niet lenen voor een recht toe recht aan-analyse. Dat gezegd hebbende moet ik daaraan toevoegen dat de auteurs binnen dat spanningsveld een integere afweging hebben gemaakt en zo goed en zo kwaad als het kan hebben gecorrigeerd voor die veelvormigheid van de data. Het is soms nodig om al dan niet op basis van expert

judgement aanpassingen van de rekenmethoden te maken. Inzichtelijk is het voor de lezer echter niet, en ik wens de opsteller van de derde rode lijst alvast succes....

De nieuwe rode lijst maakt echter wel duidelijk dat het redelijk goed gaat met libellen in Nederland. De nieuwe lijst is kleiner: 23 in plaats van 27 soorten vallen in een van de bedreigingscategorieën. Acht soorten staan niet meer op de rode lijst (met als grootste 'stijger' de rivierrombout, *Gomphus flavipes*, die op de vorige lijst nog als verdwenen stond) en zes soorten zijn naar een lichtere categorie gegaan. Vier soorten zijn daarentegen nieuw op de rode lijst. Van deze zijn de kleine tanglibel (*Onyogomphus forcipatus*) en zuidelijke oeverlibel (*Orthetrum brunneum*) recente aanwinsten die vanwege hun zeldzaamheid op de lijst staan. Verassend is echter de plaatsing van maanwaterjuffer (*Coenagrion lunulatum*) en ven-glazenmaker (*Aeshna juncea*). Dit maakt duidelijk dat het met de soorten van vennen nog steeds slecht gesteld is in Nederland. Ook venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*), speerwaterjuffer (*Coenagrion hastulatum*) en oostelijke witsnuitlibel (*Leucorrhinia albifrons*) staan nog (te) hoog op de rode lijst. Opmerkelijk is dat het allemaal meer noordelijke of continentale soorten betreffen, terwijl een zuidelijke vensoort als tengere pantserjuffer (*Lestes virens*) juist in geen bedreigingscategorie meer valt. Zou het warmer worden van de vennen hiermee te maken hebben? Ook een aantal soorten van stromend water is op de rode lijst blijven staan, hetgeen duidelijk maakt dat ondanks recente verbeteringen, de kwaliteit van de Nederlandse beken en rivieren nog onder de maat is.

Elke soort wordt kort besproken en voorzien van mooie kleurenfoto's. Daar waar mogelijk zijn trendgegevens gepubliceerd uit het Landelijk Meetnet Libellen. De auteurs hebben vergelijkingen gemaakt met rode lijsten uit omringende landen en de soorten van de Habitatrichtlijn onder de loep genomen. Zo zit deze publicatie vol met cijfers en tabellen die voor libellenkenners nog lang stof tot nadenken zullen geven. Een klein punt van kritiek betreft het hoofdstuk over bedreigingen en maatregelen. Deze tekst is vrij algemeen en (te) weinig specifiek. Hierdoor kan soms een verkeerde indruk ontstaan. Bijvoorbeeld alsof opschonen van vennen vaak een goede maatregel is en ook over het herstel van laagvenen wordt net niet de kern geraakt. Bijzonder is de grafiek met de ontwikkeling van het aantal waarnemingen van libellen in Nederland. In 2009 konden een duizelingwekkende 80.000 waarnemingen worden bijgeschreven in de databestanden.

Deze publicatie is een nieuwe mijlpaal in de kennis over libellen in Nederland. De lijst zal hopelijk zijn weg vinden naar een robuust herstel van watersystemen zodat ook veel andere soorten zullen profiteren. Want dat maakt deze publicatie duidelijk: een goed natuur- en milieubeleid werpt zijn vruchten af, maar er moet ook nog veel gedaan worden aan de kwaliteit van de Nederlandse natuur!

Literatuur

Heijerman Th & Turin H 1998. Rode Lijsten: zinvol of vol onzin? Entomologische Berichten 58: 92-104.

Wasscher M, Keijl GO & Van Ommering G 1998. Bedreigde en kwetsbare libellen van in Nederland. Rapport IKC Natuurbeheer nr. 30. Ministerie van LNV.

Robert Ketelaar

Vereniging Natuurmonumenten

P. van den Broek, J. van Everdingen, F. Gassner & M. Evenblij 2012

Ziekte van Lyme: nasleep van een tekenbeet

Bio-wetenschappen en Maatschappij, 31^e jaargang, cahier 1. Stichting BWM, Den Haag. 67 pp. ISBN 978-90-73196-66-7. € 6,-

Zo'n twintig- à dertigduizend Nederlanders per jaar lopen de ziekte van Lyme op. Dat aantal zal naar verwachting de aankomende jaren alleen maar toenemen. Dit cahier van de Stichting Bio-Wetenschappen en Maatschappij (BWM) bundelt in een beknopt boekje van 67 pagina's de meest actuele informatie over deze ziekte. Veel gerenommeerde wetenschappers en andere specialisten die recentelijk aan de ziekte van Lyme of aan teken hebben gewerkt, hebben aan het cahier bijgedragen.

Het boek begint met een beschrijving van de biologie en ecologie van verschillende tekensoorten, waaraan de verspreiding van de ziekte van Lyme wordt gekoppeld. De publicatie heeft als ondertitel 'nasleep van een tekenbeet'. Deze ondertitel is van toepassing op zeker meer dan de helft van de inhoud. In enkele hoofdstukken worden de ziekteverschijnselen en de diagnosemethodes beschreven. De ziekte van Lyme wordt veroorzaakt door de *Borrelia*-bacterie die verschillende vormen kan aannemen, zich op verschillende plekken in het lichaam kan nestelen en verschillende ziekteverschijnselen kan veroorzaken. Dit wordt geïllustreerd aan de hand van een aantal casussen. Ondanks dat de materie best complex is, worden de diverse



uitingsvormen van de ziekte van Lyme helder uiteen gezet.

Wat het cahier bijzonder interessant maakt, is dat de medische testen om de ziekte van Lyme aan te tonen worden beschreven, inclusief alle onzekerheden over de efficiëntie. Ook worden de voor- en nadelen van behandelmethodes besproken. Diagnosestelling en behandeling van chronische besmetting met de *Borrelia*-bacterie komen hierbij uitgebreid aan bod. Hierbij gaan de auteurs eventuele andere oorzaken van chronische ziekteverschijnselen die lijken op die van de ziekte van Lyme niet uit de weg. Zo hoeft bij chronische pijn niet alleen aan de ziekte van Lyme gedacht te worden, maar bijvoorbeeld soms ook aan psychologische oorzaken.

Na de medische en wetenschappelijke uitdieping van de ziekte wordt het boekje afgerond met een verhandeling over maatregelen om besmetting met de *Borrelia*-bacterie te voorkomen. Die preventieve maatregelen liggen op het vlak van natuurbeheer, maar ook op het gebied van persoonlijke verzorging. Het aantal Lyme-besmettingen kan substantieel verminderd worden door communicatie richting burgers in het algemeen en medewerkers die veel buiten werken in het bijzonder.

De Lyme-specialisten identificeren een aantal kennislacunes rond de ziekte met een doorkijkje naar de toekomst: een zogenaamd 'Deltaplan tegen Lyme'. De auteurs van het hoofdstuk over het zogenaamde Deltaplan geven globaal aan wat zo'n Deltaplan zou moeten behelzen, maar specificeren dit niet nader. In het kort komt het concept er op neer dat alle betrokken organisaties beter moeten samenwerken en dat meer tijd en energie in communicatie over preventieve maatregelen gestoken moet worden.

Een fiks aantal specialisten heeft aan het cahier meegeschreven. Het kan dan

ook niet uitblijven dat hierdoor enkele feitjes her en der worden herhaald. Dit maakt de teksten niet minder prettig leesbaar. Door de vele illustraties, de tekstinzetten en de goede opmaak is het cahier toegankelijk voor de geïnteresseerde lezer.

De Stichting Bio-Wetenschappen en Maatschappij (BWM) brengt vier maal per jaar een cahier uit; elk gewijd aan een onderwerp uit de biowetenschappen met telkens speciale aandacht voor de maatschappelijke gevolgen. Per hoofdstuk staan enkele vragen over de stof in de kantlijn, die aan het einde van het hoofdstuk worden beantwoord. De vragen, de tekstblokken en de vele illustraties maken de boekjes prettig leesbaar en bijvoorbeeld bruikbaar in het onderwijs.

De cahiers kunnen individueel worden besteld voor slechts 6 euro per stuk. Het is ook mogelijk een abonnement te nemen voor 22 euro per jaar. Daarnaast zijn alle cahiers als pdf te verkrijgen op de website <http://bwm.trefcon.nl/index.php>.

José Vos

Stichting Kenniscentrum Dierplagen

S. Jeffery, C. Gardi, A. Jones, L. Montaarella, L. Marmo, L. Miko, K. Ritz, G. Peres, J. Rombke & W.H. van der Putten (eds) 2010

European atlas of soil biodiversity

Publications Office of the European Union, Luxembourg. 128 pp.

ISBN 978-92-79-15806-3 (hardback). € 25,-

Voor mij ligt de European atlas of soil biodiversity. Harde koft, paarse met witte opdruk. Een flink formaat, 43x31 cm (!) en zwaar aanvoelend; in dit opzicht een echte atlas. Volgens de Van Dale is een atlas een 'boek met geografische en of andere kaarten, met afbeeldingen die bij de tekst van een werk horen of een verzameling prenten, portretten, tekeningen die betrekking hebben op (de geschiedenis van) een stad, een streek of een land'. Al deze beschrijvingen zijn min of meer van toepassing op dit lijvige boekwerk. Deze atlas geeft een inleiding op het bodemleven, de functies die bodemorganismen vervullen en de bedreigingen waar bodemflora en -fauna aan bloot staan. Dit alles voorzien van veel foto's en illustraties.

De directe aanleiding tot het schrijven van deze atlas was het uitroepen van 2010 tot het jaar van de biodiversiteit door de Verenigde Naties. Dan mag de bodem met zijn enorme diversiteit aan levensvormen uiteraard niet ontbreken. Een theelepeltje graslandbodem bevat

EUROPEAN ATLAS OF SOIL BIODIVERSITY



meer dan 1.000.000.000 organismen en meer dan 10.000 soorten bacteriën en kilometers schimmeldraad. Zet je een voet (in mijn geval schoenmaat 43) op een gemiddelde loofbosbodem en dan sta je al snel op 100.000 nematoden, 1250 beerdiertjes en rotiferen, 1250 mijten, 750 springstaarten, 500 potwormen en een tiental kevers, pissebedden, miljoen- en duizendpoten. Je zou bijna niet meer van het pad af durven te stappen.

De biodiversiteit onder de grond is verbijsterend en ecologisch gezien moeilijk te begrijpen. Door een collega is deze soortenrijkdom eens bestempeld als 'the enigma of soil animal species diversity' (Anderson 1975). Want hoe is een dergelijk enorme diversiteit ecologisch te verklaren? Een andere collega was eveneens diep onder de indruk van de enorme rijkdom en noemde de bodem 'the poor man's tropical rainforest' (Giller 1996). Je hoeft niet ver te reizen om de indruk die een tropisch regenwoud kan oproepen te beleven; je neus in de bodem steken is voldoende. Met deze atlas proberen de redacteuren, met hulp van 61 co-auteurs en 164 fotografen, de enorme diversiteit in de bodem zichtbaar te maken en te illustreren dat de bodem een essentieel onderdeel uitmaakt van onze leefomgeving en dat bodemorganismen een belangrijke rol vervullen voor het leven op aarde. Daarnaast zou de atlas moeten dienen als gids voor niet-specialisten om informatie over deze onzichtbare wereld zichtbaar te maken. Zijn de schrijvers in hun opzet geslaagd?

De atlas bestaat uit twee delen. In het eerste deel wordt in een negental hoofdstukken de bodem uitgebreid beschreven: functies, ecologie, methoden om

biodiversiteit vast te stellen, verspreiding van organismen in Europa, bedreigingen voor biodiversiteit en de rol ervan in politiek en onderwijs. Elk hoofdstuk is rijk geïllustreerd met kleurenfoto's en diagrammen die uitnodigen om de bijbehorende teksten te lezen. In het hoofdstuk over de bodem als leefmilieu wordt in heldere bewoording inzicht gegeven hoe de bodem is opgebouwd en vooral hoe bodemorganismen betrokken zijn bij bodemvorming. De wisselwerking tussen organismen en structuur, humusvorming en wortels wordt uitgelegd. In hoofdstuk drie komt een aantal grote biomen aanbod, zoals bossen, velden, weiden, maar ook landbouwbodems en bodems in de tropen en in de stad. De schrijvers hebben kort voor elk bioom de nieuwste inzichten weten te schetsen. Interessant is de beschrijving van de invloed van extreme klimaatomstandigheden, zoals koude en hitte, op bodemorganismen. Het daarop volgende hoofdstuk behandelt bodemfuncties, en het belang van biodiversiteit voor het goed verlopen van deze functies. Biodiversiteit is van belang voor een reductie van bodemerosie, onderdrukking van plantenziekten, de productie van antibiotica, het opruimen van vervuilende stoffen (bioremediatie) en de industrie (bijvoorbeeld blauwschimmelkaas). Er wordt een poging gedaan de rol van bodemorganismen in deze ecosystemendiensten uit te drukken in economische waarde: 1542 biljoen dollar op wereldschaal.

De belangrijkste bedreigingen voor bodemorganismen zijn veranderend landgebruik, afname in bodemorganische stof, bodemverontreiniging en -compactie. Deze en andere bedreigingen worden in hoofdstuk 5 behandeld. Drie ervan zijn eruit gelicht en worden verder toegelicht: brand, invasieve soorten en klimaatverandering. Interessant zijn de topografische kaarten waarop de bedreigingen zijn geplot. Het zal niet verbazen dat ons overbevolkte landje goed scoort voor menige bedreiging.

Hoofdstuk 6 is helaas kort; vier pagina's met Europese verspreidingskaartjes van belangrijke bodemfaunagroepen. Per land is het aantal soorten per groep gegeven. De informatie is gebaseerd op Fauna Europaea, de meest overzichtelijke bron, maar helaas alweer sterk verouderd. Zo zouden volgens de atlas maximaal 124 soorten springstaarten in Nederland voorkomen, terwijl de teller toch alweer op 234 soorten staat. Ook voor België is het opgegeven aantal soorten veel te laag. Hetzelfde geldt voor de mijten. Voor de andere bodemfaunagroepen lijken de schattingen redelijk goed met de werkelijkheid overeen te komen.

Het volgende hoofdstuk, ook relatief kort, beschrijft de ecologie van bodemorganismen en gaat wat dieper in op de biogeografie, dichtheden en invloed van bodemtype op voorkomen van de groepen en behandelt levensgeschiedenisstrategieën en evolutionaire ontwikkelingen. Het voorlaatste hoofdstuk van dit eerste deel geeft allerlei methoden waarmee je bodembiodiversiteit kunt vaststellen, van de allernieuwste genetische methodieken tot extractiemethoden voor veel bodemfaunagroepen die hun waarde hebben bewezen. Als je zelf aan de slag wilt kun je hier wat technieken oppikken. Hoofdstuk negen handelt over de rol die de politiek speelt in allerlei facetten die met bodembiodiversiteit te maken hebben en het belang van een goede educatie. Al met al geeft dit eerste deel een goede eerste kennismaking van wat er speelt in de bodem, met name voor de geïnteresseerde leek.

In een multi-auteur bijdrage als deze atlas sluiten altijd kleine foutjes, dat is onvermijdelijk. Waar ik me wel aan heb gestoord is de vaak foutieve naamgeving in het tweede deel van de atlas. In deze tekst (van 35 pagina's) worden de belangrijkste groepen van bodemorganismen geïntroduceerd. In één tot twee pagina's wordt elke groep voorgesteld, met veel informatie over vormenrijkdom, voedsel en ecologie, en geïllustreerd aan de hand van veel (niet altijd) mooie foto's. Voor de groepen waar ik het overzicht van heb kwam ik veel fouten tegen in de foto-bijchriften. Bij de springstaarten laat fig. IX.II *Entomobrya multifasciata* zien en niet *E. nivalis* en fig. IX.IX toont ook *Proisotoma minuta* die juist niet zijn te zien in foto IX.VIII, maar daar wel worden aangekondigd. De beentaster (Protura) afgebeeld in fig. XII.I behoort niet tot de Parajapygidae (dit is een Diplura-familie), deze familie is afgebeeld in de figuur ernaast. Bovendien zijn de Parajapygidae een familie en geen genus. In fig. XIV.IV worden twee oprolmiljoenpoten foutief als pissebedden aangemerkt. In fig. XVII.VIII zijn de bijchriften bij de oprolpissebedden omgedraaid. In fig. XIX.VII staat een typefout: de naaktslak heet *Arion* i.p.v. *Ario* (het is de soort *A. ater*). Soms ontbreekt de naamgeving terwijl het dier vanaf de foto is te herkennen: in fig. X.IX staan van links naar rechts vertegenwoordigers van de mijtenfamilies Cunaxidae, Scutacaridae, Labidostomatidae en Cheyletidae. Fig. XIV.VI toont een *Lithobius* (duizendpoot) en XVIII.I een *Calosoma* (loopkever). Met een extra redigeerstap waren deze onvolkomenheden makkelijk te vermijden geweest. Het is ook jammer dat niet duidelijk is wie voor de verschillende groepsteksten



Wie met schoenmaat 43 op een loofbosbodem stapt, staat gemiddeld op zo'n 750 springstaarten. Hier is *Neanura muscorum* afgebeeld. Foto: Jan van Duinen

verantwoordelijk is. Maar deze kritische opmerkingen ten spijt, de niet-specialistische lezer krijgt een aardig overzicht van de vormenrijkdom in de bodem en een schat aan ecologische informatie van de belangrijkste groepen van bodembewoners.

Atlas was een Griekse mythologische reus, drager van de hemelbol (later wereldbol). Net als Atlas draagt de bodem, met al zijn grotendeels onzichtbare bewoners en cruciale bodemprocessen het leven op aarde. Dit boek is een aanrader voor een ieder die niet vertrouwd is met het bodemleven en zich wil informeren over de vormenrijkdom van bodem-

organismen en hun functionele betekenis in de bodem. Hiervoor hoeft het boek niet eens gekocht te worden, het is namelijk ook gratis te downloaden op een website van de Europese Commissie: http://eusoils.jrc.ec.europa.eu/library/maps/Biodiversity_Atlas/Download.cfm. Voor doorgewinterde bodemecologen bevat deze atlas niet veel geheimen, maar voor deze groep is dit boek ook niet geschreven. Zij zijn beter af met een ander net verschenen boek over het belang van bodemorganismen voor ecosysteemdiensten: *Soil ecology and ecosystem services* (Wall et al. 2012) – ook van harte aanbevelen!

Literatuur

- Anderson JM 1975. The enigma of soil animal species diversity. In: *Progress in soil zoology* (J Vanek ed): 51-58. Academia.
- Giller PS 1996. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity and Conservation* 5: 135-168.
- Wall DH, Bardgett RD, Behan-Pelletier V, Herrick JE, Jones TH, Ritz K, Strong DR, Van der Putten WH 2012. *Soil ecology and ecosystem services*. Oxford University Press.

Matty P. Berg

Vrije Universiteit, Amsterdam

Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38, 8447 EC Heerenveen, 06-524 783 39, secretaris@nev.nl, Informatie over de vereniging en aanmeldingen: www.nev.nl; hier vindt u ook de meest actuele versie van Verenigingsnieuws.

Adreswijzigingen ten behoeve van de NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de **ledenlijst-on-line**.

Correspondentie met betrekking tot **publicaties** van de NEV: Administratie NEV, Plantage Middenlaan 45, 1018 DC Amsterdam [p.a. Artis Bibliotheek].

NEV-agenda

- 14 dec 2012 NEV-Entomologendag, Congrescentrum De Reehorst, Ede
- 27 jan 2013 Bijeenkomst afdeling Noord, Leeuwarden
- 9 feb 2013 NEV-Winterbijeenkomst, vergadercentrum Hoog-Brabant, Utrecht
- 9 mrt 2013 Mierenwerkgroepbijeenkomst, NMC Zeist

24^e ENTOMOLOGENDAG

Vrijdag 14 december 2012

De Reehorst, Ede-Wageningen

- 14 december** Voor de 24e keer organiseert de Sectie Experimentele en Toegepaste Entomologie (SETE) van de Nederlandse Entomologische Vereniging (NEV) de **jaarlijkse Entomologendag**.
- Waar?** In congrescentrum 'De Reehorst', gemakkelijk te bereiken vanuit het hele land, op 5 minuten lopen vanaf het NS station Ede-Wageningen.
- Actueel onderzoek aan insecten** Het programma biedt ruimte aan ongeveer 40 **lezingen** en een groot aantal **posters**, waardoor een volledig overzicht van actueel onderzoek aan insecten in Nederland aan bod kan komen. Verreweg de meeste presentaties zijn in het Engels, waardoor ook de buitenlandse deelnemers volledig kunnen participeren.
- Iedereen is welkom** Wij hopen dat alle **beroeps en amateurs** die zich bezighouden met (onderzoek naar) insecten deze dag zullen komen – ook studenten en andere geïnteresseerden zijn van harte welkom.
- Openingslezing** Drs. **Rob de Vos**, verbonden aan de afdeling Entomologie van NCB-Naturalis (Leiden), zal spreken over zijn **Expedities naar het Verre Oosten**.
- Programma** De lezingen worden gehouden in **vier parallelle series**. De thema's zijn deels afhankelijk van de aanmeldingen en worden later bekendgemaakt. Regelmatig terugkerende thema's zijn: Invasieve insecten, Natuurbeheer, Klimaat en insecten, Biologische bestrijding, Life history en evolutie, Gedrag en ecologie, Medische entomologie, Biogeografie, Faunistiek. Het definitieve programma wordt in november opgesteld (zie daarvoor www.nev.nl).
- Info-stands** De NEV, KNNV en NJN presenteren zich in informatiestands, gedurende de gehele dag. Aan het eind van de dag zal een nagelnieuw boek worden gepresenteerd...
- Proceedings** Engelstalige manuscripten voor de *proceedings* kunnen door deelnemers die hun werk presenteren uiterlijk op de dag zelf worden ingeleverd. De bundel verschijnt uitsluitend nog digitaal (pdf). Kort na de bijeenkomst zal hij op de website van de NEV (www.nev.nl) geplaatst worden (*open access*). Auteurs krijgen een elektronische overdruk van hun bijdrage.
- Beste proefschrift** De **NEV-dissertatieprijs** zal worden uitgereikt en de auteur van het 'beste entomologische proefschrift van het afgelopen jaar' zal een lezing houden over zijn/haar onderzoek. Informatie over deze prijs en richtlijnen voor deelnemers aan de competitie zijn te vinden op www.nev.nl.
- Aanmelding en informatie** Door **tijdige opgave en betaling** bent u verzekerd van reservering van uw gratis lunch, een voorgedrukte naam-badge en € 20 korting op de inschrijving (voor NEV-leden € 45 bij voorinschrijving en betaling vooraf, € 65 bij betaling op de dag zelf).
VOOR EEN EFFICIËNTE ORGANISATIE WORDEN REGISTRATIE EN BETALING VOORAF ZEER OP PRIJS GESTELD.
Vermeld bij uw voorinschrijving en betaling uw NEV lidmaatschapsnummer; ook niet-leden blijven natuurlijk van harte welkom.
Voor verdere informatie met betrekking tot de Entomologendag: entomologendag@gmail.com en www.nev.nl.

Graag tot ziens op de Entomologendag!

Entomologische Berichten

72 (6) december 2012

- 260 Column
Ken Kraaijeveld: DIY-genomics
- 261 Tosca Koevoets
Hybrideproblemen in het parasitaire wespengenus *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae)
Hybrid incompatibilities in the parasitic wasp genus *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae)
- 278 Ron Felix
Waarnemingen aan de Duitse zandloopkever (Coleoptera: Carabidae: *Cylindera germanica*)
Observations on *Cylindera germanica* (Coleoptera: Carabidae)
- 288 Kim Meijer, Chris Smit, Leo W. Beukeboom, Menno Schilthuizen
Native insects on non-native plants in The Netherlands: curiosities or common practice?
Inheemse insecten op uitheemse planten in Nederland: een zeldzaamheid of niet?
- 294 Uitgelezen
Verenigingsnieuws

Nederlandse Entomologische Vereniging

De Warring 38
8447 EC Heerenveen
06-524 783 39
secretaris@nev.nl
www.nev.nl

Adreswijziging

ten behoeve van NEV en voor Entomologische Berichten en Tijdschrift voor Entomologie bij voorkeur zelf aan te brengen via de ledenlijst-on-line.

Publicaties

correspondentie met betrekking tot publicaties van de NEV:
Administratie NEV, [p.a. Artis Bibliotheek],
Plantage Middenlaan 45, 1081 DC Amsterdam



ISSN 0013-8827

ENT
2620

entomologische berichten

deel 72

2012

MCZ
LIBRARY

FEB 14 2013

HARVARD
UNIVERSITY

uitgegeven door de

Nederlandse Entomologische Vereniging

redactie

Jetske de Boer

Jan Bruin

Peter Koomen

Jinze Noordijk



ISSN 0013-8827

World list: Ent. Ber., Amst.

Druk: GVO drukkers & vormgevers

De volgende personen becommentarieerden artikelen voor jaargang 72:

C. van Achterberg
J.D.M. Belgers
J.C. Biesmeijer
Th. Heijerman
W.R.B. Heitmans
P. Karels
R.M.J.C. Kleukers
M.M. Kwak
A.J. Loonstra
R. Moenen
E. Morriën
H. Nieuwenhuijsen
F. van Nunen
Th.M.J. Peeters
E.H. Poelman
I.P. Raemakers
M. Reemer
I. Sibrandi
H. Siepel
J. Smit
M.J. Sommeijer
A.J. Termorshuizen
H. Turin
A. Vliegenthart
O. Vorst
Th. Zeegers

De redactie is hen hiervoor zeer erkentelijk.



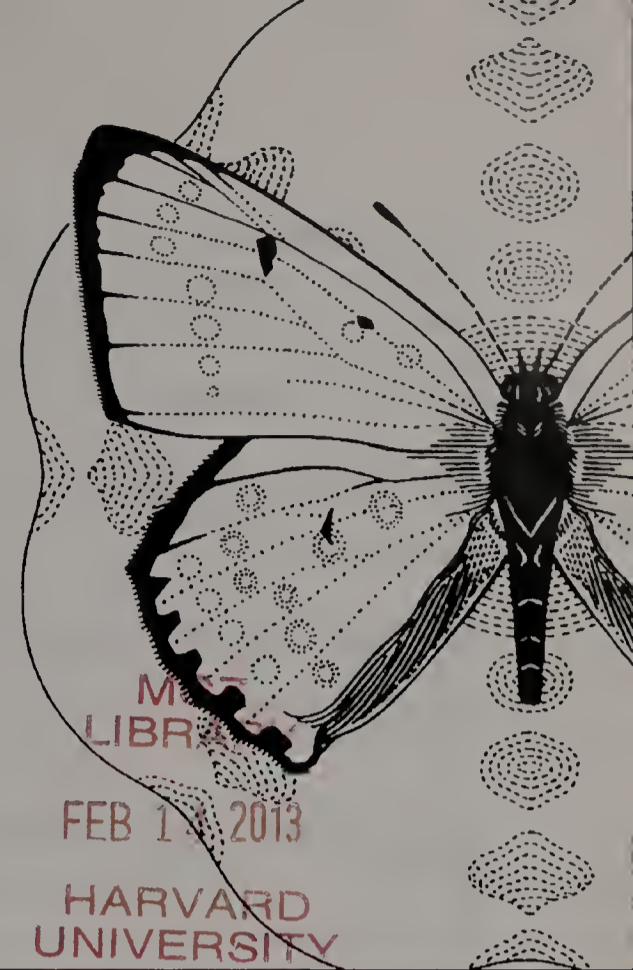
Register

Over jaargang 72 (2012), nummers 1-2 tot en met 6

Samengesteld door Peter Koomen

Deze index geeft toegang via de wetenschappelijke soortnaam, of via de naam van een hoger taxon als een soortnaam niet vermeld is. De pagina verwijst per artikel uitsluitend naar de eerste keer dat een naam in de tekst voorkomt.

- * een nieuw taxon voor de Nederlandse Fauna
- * a taxon new to the Dutch fauna
- ** een nieuw taxon voor de wetenschap
- ** a taxon new to science



BACTERIA – Bacteriën

Wolbachia 66, 273

ISOPODA – Pissebedden

asellus, Oniscus 155
danicus, Haplophthalmus 155
hoffmannseggii, Platyarthrus 155
hypnorum, Ligidium 155
muscorum, Philoscia 155
provisorius, Trichoniscus 155
pusillus, Trichoniscus 155
rathkii, Trachelipus 155
scaber, Porcellio 155
vulgare, Armadillidium 155

OPILIONES – Hooiwagens

bimaculatum, Nemastoma 234
canestrinii, Opilio 234
dentigerum, Nemastoma 233
ephippiatus, Lacinius 231
lugubre, Nemastoma 173, 233
morio, Mitopus 234
opilio, Phalangium 231
palpinalis, Lophopilio 173
quadridentatus, Homalenotus 234
ramosus, Dicranopalpus 173
rotundum, Leiobunum 234
saxatilis, Opilio 233
triangularis, Rilaena 231
tridens, Oligolophus 231

ACARI – Mijten en teken

*alicola, Anoetus 76, 143
alicola, Hypopus 77
Anoetus 78
baccarum, Anystis 173
bakeri, Typhlodromus 173
brevipodus, Oligonychus 173
Cheletophyes 76
cucumeris, Neoseiulus 247
destructor, Varroa 2, 14, 106
discrepans, Anoetus 77
Ereynetes 76
finlandicus, Euseius 173

Glyphanoetus 78
graminis, Amblyseius 173
halicticola, Histiostoma 81
Histiostoma 78
kissophila, Bryobia 157, 173
lachodechiana, Bryobia 173
laurae, Typhlodromus 173
limonicus, Typhlodromalus 247
lineola, Cenopalpus 173
Macrocheles 76
masseei, Typhlodromips 173
osmiaie, Chaetodactylus 63
ovalis, Euseius 247
Parasitellus 76
pulcher, Cenopalpus 173
richteri, Typhlodromus 173
ricinus, Ixodes 173
rubrioculus, Bryobia 173
soleiger, Paraseiulus 173
swirskii, Amblyseius 245
talbii, Paraseiulus 173
Trigonholaspis 76
triporus, Paraseiulus 173
ununguis, Oligonychus 173
urticae, Tetranychus 246

PSEUDOSCORPIONES – Bastaardschorpioenen

carcinoides, Neobisium 173

ARANEAE – Spinnen

aurocinctus, Sibirianor 254
*larae, Sibirianor 254

CHILOPODA – Duizendpoten

calcaratus, Lithobius 155
carpophagus, Geophilus 155
flavus, Geophilus 155
forficatus, Lithobius 155
hortensis, Cryptops 155
melanops, Lithobius 155
microps, Lithobius 155
truncorum, Geophilus 155

DIPLOPODA – Miljoenpoten

angustus, Polydesmus 155
caeruleocinctus, Cyldroiulus 155
denticulatus, Polydesmus 155
fuscus, Proteroiulus 155
inconstans, Polydesmus 155
lagurus, Polyxenus 155
marginata, Glomeris 155
punctatus, Cyldroiulus 155
pusillus, Brachyiulus 155
sabulosus, Ommatoiulus 155
scandinavicus, Julus 155
superus, Brachydesmus 155

COLLEMBOLA – Springstaarten

albinus, Cyphoderus 156
albocincta, Entomobrya 156
anglicana, Isotoma 156
aquatica, Podura 156
cincta, Orchesella 156
cinereus, Vertagopus 156
corticalis, Entomobrya 156
cyaneus, Lepidocyrtus 156
flaviceps, Spatulosminthurus 151, 156
fusca, Allacma 156
lanuginosa, Entomobrya 156
lignorum, Lepidocyrtus 156
maritima, Xenylla 156
multifasciata, Entomobrya 156
muscorum, Neanura 156
nigromaculatus, Sminthurus 156
nivalis, Entomobrya 156
notabilis, Parisotoma 156
palustris, Isotomurus 156
platani, Willowsia 156
villosa, Orchesella 156
viridescens, Bourletiella 156
viridis, Isotoma 156
viridis, Sminthurus 156
vulgaris, Tomocerus 156

ODONATA – Libellen

boltonii, Cordulegaster 241
depressiusculum, Sympetrum 241
dubia, Leucorrhinia 241

- erythraea, Crocothemis 241
 hastulatum, Coenagrion 241
 lunulatum, Coenagrion 241
 virgo, Calopteryx 241
 viridulum, Erythromma 241
- BLATTODEA – Kakkerlakken**
- sylvestris, Ectobius 156
- DERMAPTERA – Oorwormen**
- auricularia, Forficula 156
 media, Apterygida 156
- ORTHOPTERA – Sprinkhanen, krekels**
- albomarginatus, Chorthippus 204
 biguttulus, Chorthippus 204
 maculatus, Myrmeleotettix 204
- HETEROPTERA – Wantsen**
- abietis, Eremocoris 159
 acuminata, Aelia 159
 affinis, Scolopostethus 159
 albicinctus, Psallus 158
 ambiguus, Psallus 158
 ampliata, Tingis 158
 angustulus, Ischnocoris 159
 antennatus, Teratocoris 158
 apterus, Himacerus 159
 apterus, Pyrrhocoris 291
 argentatus, Gerris 158
 ater, Capsus 158
 baccarum, Dolycoris 159
 basalis, Orthops 158
 betuleti, Psallus 158
 bicolor, Tritomegas 159
 bipunctata, Loricula 158
 brevipennis, Plinthisus 159
 buenoi, Microvelia 158
 caelestialium, Trigonotylus 158
 calcarata, Stenodema 158
 campestris, Orthops 158
 carinata, Acetropis 158
 cervinus, Pinalitus 158
 chrysanthemii, Plagiognathus 158
 cimicoides, Ilyocoris 158
 cincta, Chartoscirta 158
 cinerea, Nepa 157
 cinnamopterus, Pilophorus 158
 clavivulus, Cymus 159
 confusus, Anthocoris 159
 convergens, Dictyla 158
 coriaceus, Orthocephalus 158
 custos, Arma 159
 decoratus, Scolopostethus 159
 dilatatus, Megalonotus 159
 dolabrata, Leptopterna 158
 elongata, Notostira 158
 exilis, Loricula 158
 ferrugata, Leptopterna 158
 ferus, Nabis 159
 flavilinea, Deraeocoris 158
 flavoquadrimaculatus, Dryophilocoris 158
 flavosparsus, Orthotylus 158
 fuliginus, Stygnocoris 159
 fulvomaculatus, Closterotomus 158
 geniculatus, Peritrechus 159
 gimmerthalii, Acetropis 158
 glandicolor, Cymus 159
 gracilentata, Hydrometra 158
 grisea, Elasmucha 159
 grossipes, Gastroides 159
 haemorrhoidale, Acanthosoma 159, 290
 histrionius, Cyllecoris 158
 humeralis, Phimodera 153, 159
 humuli, Dictyla 158
 interstinctus, Elasmotethus 159, 290
 klugii, Aelia 159
 lacustris, Gerris 158
 laevigata, Stenodema 158
 laticollis, Orius 159, 159
 limbosus, Legnotus 159
 limitata, Sigara 158
 linearis, Ranatra 157
 linnaei, Hesperocorixa 158
 lituratus, Piezodorus 159
 lutescens, Deraeocoris 158
 maerkelii, Pithanus 158
 majusculus, Orius 159, 248
 marginatus, Coreus 159, 290
 melanocephalus, Cymus 159
 melanocephalus, Phylus 158
 minutissima, Plea 158
 minutus, Orius 159
 miriformis, Myrmus 159
 mirmicoides, Himacerus 158
 modestus, Oxycarenus 159
 montanus, Psallus 158
 nasutus, Amblytulus 158
 nemoralis, Anthocoris 159, 159
 nigricornis, Elatophilus 159
 nigrispinus, Podisus 245
 norwegicus, Closterotomus 158
 Notonecta 158
 odontogaster, Gerris 158
 oleracea, Eurydema 159
 pabulinus, Lygocoris 158, 291
 pacificus, Tropidosteptes 158
 parallela, Pachytomella 158
 parvula, Acalypta 158
 perrisi, Psallus 158
 pictus, Scolopostethus 159
 pinetella, Plesiodema 158
 prasina, Palomena 159, 291
 pratensis, Lygus 158
 privignus, Kleidocerys 159
 pselaphiformis, Loricula 158
 pulicarius, Chlamydatius 158
 pullus, Chlamydatius 158
 punctata, Corixa 158
 punctatus, Rhacognathus 159
 pusillus, Hebrus 158
 pusillus, Temnostethus 159
 quercus, Psallus 158
 resedae, Kleidocerys 159, 291
 reticulata, Microvelia 158
 roseus, Conostethus 158
 ruber, Deraeocoris 158
 ruficeps, Hebrus 158
 rufipennis, Dichroscytus 158
 rufipes, Pentatoma 159
 rugosus, Nabis 159
 ryeii, Drymus 159
 sabuleti, Ischnodemus 159
 sahlbergi, Hesperocorixa 158
 saltatoria, Saldula 158
 schillingii, Chorosoma 159
 semistriata, Sigara 158
 simulans, Anthocoris 159
 smreczynskii, Physatocheila 158
 stagnorum, Hydrometra 158
 staphyliniformis, Pterotmetus 159
 striata, Sigara 158
 striatellus, Rhabdomiris 158
 striatus, Miris 158
 tenellus, Orthotylus 158
 thomsoni, Scolopostethus 159
 thoracica, Harpocera 158, 291
 thoracicus, Gerris 158
 thymi, Nysius 159
 tibialis, Heterocordylus 158
 tripustulatus, Liocoris 158
 typhae, Chilacis 159
 urticae, Heterogaster 159
 variabilis, Psallus 158
 varians, Psallus 158
 virgula, Campyloneura 291
 viridis, Notonecta 158
 wagneri, Capsus 158
 wagneri, Psallus 158
- AUCHENORRHYNCHA – Cicaden**
- albostrigata, Alebra 160
 alneti, Alnetoidea 290
 alni, Aphrophora 290
 aurata, Eupteryx 160
 Balclutha 160
 basilinea, Euides 160
 Cercopis 160
 distinguendus, Cixius 160
 dorsata, Haematoloma 290
 fennahi, Graphocephala 289
 Fieberiella 160
 flavicollis, Oncopsis 160
 flori, Cicadula 160
 frustrator, Edwardsiana 290
 hamata, Dicranotropis 160
 minor, Neophilaenus 160
 ocellaris, Errastunus 160
 pascuellus, Arthaldeus 160
 pellucida, Javesella 160
 pilosus, Tachycixius 160
 punctata, Balclutha 160
 quadrinotata, Cicadula 160
 reticulata, Ulopa 160
 sexnotatus, Macrosteles 160
 striatella, Laodelphax 160
 urticae, Eupteryx 160
 viridis, Cicadella 160
 vitis, Empoasca 290
 vulnerata, Cercopis 290
- STERNORRHYNCHA – Blad- en schildluizen, witte vliegen**
- Aphis 290
 brassicae, Brevicoryne 212
 Cacopsylla 291
 foersteri, Baeopelma 160
 melanoneura, Cacopsylla 160
 Myzus 290
 padi, Rhopalosiphum 290

persicae, Myzus 196, 212
proletella, Aleyrodes 265
pruni, Asiphonaphis 289
vaporariorum, Trialeurodes 196

THYSANOPTERA – Tripsen

ajugae, Oxythrips 157
albopilosus, Thrips 157
angusticeps, Thrips 157
*badius, Anaphothrips 151, 156
bicolor, Oxythrips 157
brevicornis, Thrips 157
cerealium, Limothrips 291
dentipes, Bolothrips 157
distinguendus, Haplothrips 157
eastopi, Dendrothrips 157
ericae, Ceratothrips 157
fungi, Hoplothrips 157
fuscipennis, Thrips 157
intermedius, Aeolothrips 156
intonsa, Frankliniella 157
kroli, Euchaetothrips 157
latiareus, Thrips 157
major, Thrips 157
manicatus, Chirothrips 157
minutissimus, Thrips 157
*minutus, Haplothrips 151, 157
niger, Haplothrips 157
nigropilosus, Thrips 157
obscurus, Anaphothrips 156
pedicularius, Hoplothrips 157
physapus, Thrips 157
roepkei, Thrips 157
rufus, Aptinothrips 156
stylifer, Aptinothrips 157
subtilissimus, Haplothrips 157
tabaci, Thrips 157
Thripidae 196
trehernei, Thrips 157
tunicatus, Platythrips 157
urticae, Thrips 157
validus, Thrips 157
vulgatissimus, Thrips 157

COLEOPTERA – Kevers

abdominalis, Mordellochroa 167
abietis, Hylobius 169
acridula, Notaris 169
adonidis, Entomoscelis 209
advena, Ahasverus 167
aeneovirens, Neocoenorrhinus 168
aeneum, Callidium 168
aeneus, Malachius 166
aeneus, Meligethes 167
aeneus, Olibrus 167
aequalis, Helophorus 163
aequata, Dinaraea 165
aeratus, Dasytes 166
aerosa, Chaetocnema 168
aeruginosus, Cidnopus 166
aestiva, Epuraea 167
affinis, Enochrus 164
affinis, Harpalus 163
affinis, Olibrus 167
affinis, Plateumaris 168
affinis, Psylliodes 168, 194
Agapanthia 228

agaricinum, Scaphisoma 164
albipes, Philonthus 164
alliariae, Ceutorhynchus 169
alni, Agelastica 168
alni, Poecilium 168
alpinus, Philonthus 164
alternans, Leptophloeus 167
Altica 195
aluta, Limnebius 164
amicula, Atheta 165
analys, Amischa 165
analys, Cercyon 163
analys, Stenoria 71
anceps, Lyprocorrhe 165
angulata, Thiasophila 165
angustatus, Gyrohypnus 164
angustatus, Hydrochus 163
angustatus, Hydroporus 162
anisotomoides, Nargus 164
anthracinus, Pterostichus 163
apicalis, Atomaria 167
apicatus, Holobus 165
appendiculatus, Gabrius 164
apricans, Protapion 168
aquaticus, Notiophilus 163
arcuatus, Thinodromus 164
arenarius, Platystethus 164
argentatus, Phyllobius 168, 290
arida, Chaetocnema 168
arietis, Clytus 168
articulatum, Bembidion 163
asperatus, Sciaphilus 169, 290
assimile, Protapion 168
ater, Aphodius 165
ater, Hylastes 170
ater, Ilybius 162
aterrima, Acrotona 165
aterrimus, Ectinus 165
atomaria, Acrotrichis 164
atra, Hispa 168
atra, Thinonoma 165
atramentaria, Atheta 165
atrata, Phosphuga 164
atratum, Protopirapion 168
atripes, Lagria 167
atrum, Agathidium 164
attelaboides, Cimberis 168
aurata, Crepidodera 168
auritus, Scymnus 167
autographus, Dryocoetes 170
axyridis, Harmonia 167, 177, 197
bajulus, Hylotrupes 228
balteatus, Ampedus 165
barbicornis, Magdalis 169
basalis, Atomaria 167
bella, Bolitochara 165
betulae, Deporaus 168
bicolor, Bibloporus 165
bidentatus, Pityogenes 170
bidentatus, Silvanus 167
bifasciata, Cartodere 167
bifasciatum, Rhagium 168
biguttata, Epuraea 167
biguttatus, Notiophilus 163
bimaculata, Tournotaris 169
bimaculatus, Stenus 164
binotatus, Anisodactylus 163
binotatus, Stenus 164
bipunctata, Adalia 167

bipunctatus, Laccobius 164
bipunctatus, Psammoecus 167
bipustulata, Aleochara 165
bipustulata, Tritoma 167
bipustulatum, Sphaeridium 163
bipustulatus, Agabus 162
bipustulatus, Malachius 166
bipustulatus, Rhizophagus 167
Blepharida 208
bodoanus, Xyleborus 170
boleti, Cis 167
boleti, Diaperis 167
boopoides, Quedius 164
boops, Stenus 164
bracata, Plateumaris 168
brevicollis, Nebria 163
brevicollis, Telmatophilus 167
brevipalpis, Helophorus 163
brevis, Quedius 164
breviventer, Gabrius 164
bruchoides, Rhinoncus 169
brunnea, Plataraea 165
brunneum, Obrium 168
brunneus, Sericus 165
brunnipes, Lathrobium 164
brunnipes, Ocypus 164
buprestoides, Melasis 165
caesus, Peltodytes 162
calmariensis, Galerucella 168
cambricus, Sitona 169
campestris, Cicindela 162, 279
canaliculata, Drusilla 165
canescens, Atheta 165
capitatum, Strophosoma 169, 290
caraboides, Melandrya 167
Carabus 239
carbonaria, Magdalis 169
caricis, Telmatophilus 167
carinata, Silpha 164
carinifrons, Trixagus 165
carpini, Acalyptus 169
cassidoides, Corylophus 167
castaneipennis, Cercyon 163
castaneum, Tetrogium 168
castaneus, Cis 167
castaneus, Pissodes 169
castaneus, Sphaeriestes 168
castor, Rhinoncus 169
celata, Atheta 165
cerasi, Magdalis 169
cervinus, Polydrusus 169, 290
chalcographus, Pityogenes 170
chrysanthemii, Mantura 168
chrysomeloides, Rhyzobius 167
Cicindela 239, 279
cicindeloides, Stenus 164
ciliaris, Leiodes 164
cinctus, Quedius 164
cinerascens, Erichsonius 164
cinereus, Dicronychus 166
cinereus, Graphoderus 162
*cinnaberinus, Cucujus 218
circellaris, Geostiba 165
clavicornis, Noterus 162
clavicornis, Stenus 164
clavipes, Donacia 168
clypeata, Metopsia 164
coarctata, Tachyusa 165
coarctatus, Cyphon 165

coarctatus, Enochrus	164	dubius, Ptinus	166	fusciclavis, Cis	167
coccinea, Pyrochroa	168, 219	dubius, Sphindus	166	fuscipes, Hydrobius	164
cochleariae, Phaedon	168	duftschmidi, Oulema	208	fuscirostre, Exapion	168
coenobita, Onthophagus	165	dulcamarae, Pria	167, 195	fusculus, Heterocerus	165
coenosus, Aphodius	165	dulcamarae, Psylliodes	168, 194	gallicus, Bledius	178
cognata, Acrotichis	164	Duvalius	239	garneysi, Anaspis	168
comma, Stenus	164	Eleodes	222	geminus, Hydroglyphus	162
communis, Amara	163	elongatulus, Ampedus	165	germanica, Cylindera	278
complicans, Encephalus	165	elongatulus, Neuraphes	164	germanus, Xyleborus	170
concinnum, Megasternum	164	elongatum, Nemozoma	166	gibbosa, Cortinicara	167, 290
confusum, Agathidium	164	elongatus, Tillus	199	glaber, Brachypterus	166
congregata, Podontia	208	emarginatus, Spercheus	163	glabriculus, Octotemnus	167
conmaculata, Hypera	169	equiseti, Grypus	169	glandium, Curculio	169, 290
connexus, Litargus	167	ericae, Micrelus	169	glaucus, Phyllobius	168
consputus, Acupalpus	178	erichsonii, Rugilus	164	globosus, Dyschirius	163
consputus, Anthracus	175	ernesti, Dryops	165	globosus, Ootypus	167
constrictus, Ceutorhynchus	169	erysimi, Ceutorhynchus	169	globulus, Anacaena	164
convexusculus, Cercyon	163	erythrocephalus, Hydroporus	162	globulus, Ephistemus	167
coracinus, Meligethes	167	exclamationis, Phyllotreta	168	graminis, Chrysolina	168
cordigera, Stictoleptura	228	exigua, Acrotona	165	granaria, Oligota	165
coriaria, Atheta	165	exiguus, Acupalpus	163	granarius, Aphodius	165
cornutum, Ennearthron	167	fagi, Silvanoprus	167	grandicollis, Acrotichis	164
corticalis, Orthoperus	167	familiaris, Amara	163	grandis, Helophorus	163
corticinus, Carpelimus	164	fasciata, Anaspis	168	grapii, Rhantus	162
crassicornis, Noterus	162	fascicularis, Acrotichis	164	griseus, Galerucella	168
crataegi, Otiorhynchus	290	fastuosa, Chrysolina	168	griseus, Sitona	169
crinifer, Limnebius	164	femoratus, Leiopus	228	grossepunctatus, Bidessus	162
croceicollis, Oedemera	167	fenestratus, Heterocerus	165	guttiger, Ilybius	162
cruentatum, Apion	168	ferruginea, Neocrepidodera	168	guttula, Bembidion	178
cruentus, Quedius	164	ferrugineum, Cerylon	167	gyllenhali, Hydroporus	162
crux, Archarius	169	ferrugineus, Pityophagus	167	haematodes, Apion	168
cryptica, Cantharis	166	ferrugineus, Rhizophagus	167	haematodes, Cucujus	219
cupreus, Elaphrus	163	figurata, Cantharis	166	haemorrhoea, Oxypoda	165
cupreus, Involvulus	168	filum, Calamobius	228	haemorrhoidalis, Aphodius	165
cupreus, Poecilus	163	fimetarius, Aphodius	165	haemorrhoidalis, Athous	166
curtirostre, Perapion	168	fimetarius, Bisnius	164	haemorrhoidalis, Cercyon	163
cuspidatus, Hydrovatus	162	fiorii, Thryogenes	169	haemorrhoidalis, Liopterus	162
cyanea, Ischnomera	167	flava, Anaspis	168	harpalinus, Bradycellus	163, 175
cyaneus, Dasytes	166	flaveola, Cassida	168	helopioides, Oodes	163
Cychrus	239	flavicollis, Acupalpus	163	hemisphaericus, Scirtes	165
decemguttata, Calvia	167, 197	flavicollis, Haliplus	162	hermanni, Hygrobia	162
decemlineata, Leptinotarsa	195	flavicornis, Magdalis	169	heydeni, Haliplus	162
decempunctata, Adalia	167	flavicornis, Paromalus	164	hilaris, Cyphon	165
decipiens, Amischa	165	flavimanus, Meligethes	167	hispidulus, Crypturgus	170
decipiens, Cantharis	166	flavipes, Stenus	164	hispidus, Pogonocherus	168
decoratus, Hygrotus	162	foensis, Dematochroma	208	hispidulabris, Eleodes	222
decorus, Philonthus	164	foensis, Rhyparida	208	histeroides, Cerylon	167
dejeani, Dorytomus	169	formicarius, Thanasimus	166	histrion, Enicmus	167
dentatus, Cryptophagus	167	formicetorum, Stenus	164	holomelaena, Mordella	167
denticollis, Megarthrus	164	formosus, Polydrusus	169	hortensis, Chaetocnema	168
depressus, Aphodius	165	fossor, Aphodius	165	horticola, Phyllopertha	165
depressus, Pediacus	218	fossor, Clivina	178	humeralis, Anisotoma	164
depressus, Rhizophagus	167	fossulata, Brachygluta	165	humeralis, Sitona	169
dermestoides, Pediacus	218	foveatus, Syntomus	163	hyalinus, Laccophilus	162
dermestoides, Trixagus	165	foveolata, Oligella	164	hybrida, Cicindela	162, 279
dieckmanni, Otiorhynchus	290	fracticornis, Gyrohypnus	164	hydrolapathi, Perapion	168
difficilis, Meligethes	167	frontalis, Anaspis	168	hypnorum, Tachyporus	165
dilatatus, Badister	163	frumentarium, Apion	168	ictericus, Aphodius	165
diligens, Pterostichus	163	fuliginator, Iberodorcadion	228	immaculatus, Haliplus	162
discoideus, Philonthus	164	fuliginosum, Agonum	163	immaculatus, Sepedophilus	164
dispar, Acrotichis	164	fulva, Rhagonycha	166	immersa, Dadobia	165
dispar, Rhizophagus	167	fulvicornis, Crepidodera	168	immigrata, Trichiusa	165
dispar, Xyleborus	170	fulvicornis, Stenus	164	immune, Pirapion	168
dissimile, Protapion	168	fulvipes, Protapion	168, 290	imperialis, Demetrias	163
distincta, Epuraea	167	fulvus, Micropeplus	164	imperialis, Hedobia	166
dolorosa, Limnobaris	169	fumida, Leptusa	165	impressa, Corticaria	167
domesticum, Trypodendron	170	funestus, Zyras	165	impressopunctatus, Hygrotus	162
dorsalis, Cryptophagus	167	fungi, Acrotona	165	impressus, Carpelimus	164
dubia, Anomala	203	fusca, Cantharis	166	impressus, Cercyon	163
dubius, Acupalpus	163	fusca, Atomaria	167	impressus, Stenus	164

inaequalis, Hygrotus	162	maculatus, Platambus	162	nigripennis, Sepedophilus	178
incanus, Brachyderes	169	maculicornis, Phyllobius	168, 290	nigripes, Atheta	165
inconspectus, Rhinoncus	169	manca, Gyrophaena	165	nigrita, Philonthus	164
incrassatus, Stenus	164	marchicum, Perapion	168	nigrita, Pterostichus	163
inquisitor, Calosoma	162	marginata, Donacia	168	nigritarse, Protapion	168, 290
inquisitor, Rhagium	168	marginatum, Agonum	163	nigriventris, Rhagonycha	166
integer, Cryptophilus	167	marginatus, Dalopius	165	nigroflavus, Ampedus	165
intermedia, Agapanthia	228	marginellus, Cymbiodyta	164	nigromaculatus, Exochomus	167
intermedia, Myllaena	165	marinus, Cercyon	163	nitens, Attelabus	168
intermedius, Leptacinus	164	marinus, Gyrimus	162	nitens, Carabus	280
intricatus, Scolytus	170	maritima, Cicindela	285	nitidicollis, Philonthus	164
ioptera, Phyllodrepa	164	marmoratus, Nanophyes	168	nitidiusculus, Stenus	164
juno, Stenus	164	marseuli, Epuraea	167	nitidulus, Tachyporus	164
kunzei, Ptiliola	164	maura, Ocyusa	165	nitidum, Ptenidium	164
labiatus, Agabus	162	maurorufus, Quedius	164	nitipennis, Quedius	164
laevana, Atheta	165	melanarius, Amalorrhynchus	169	nodifer, Cartodere	167
laevigatus, Proteinus	164	melanarius, Hydroporus	162	nonstriata, Aphthona	168
laevioctostriatus, Nalassus	167	melanocephalus, Calathus	178	novemdecimpunctata, Anisosticta	167, 197
laevipennis, Cyphon	165	melanocephalus, Cercyon	163	nubilus, Helophorus	163
laeviusculus, Euaesthetus	164	melanogrammum, Strophosoma	169, 290	nuchicornis, Onthophagus	165
lanuginosa, Aleochara	165	melanopus, Oulema	208	nymphaeae, Galerucella	168
lapathi, Cryptorhynchus	169	melanura, Odacantha	163	obesus, Carpelimus	164
laqueatus, Oxytelus	164	melanura, Stenurella	168	obliqua, Bolitochara	165
lardarius, Stephostethus	167	meliloti, Tychius	169	obliquum, Bembidion	163
lateralimarginalis, Cybister	162	melolontha, Melolontha	165	oblongoguttata, Myzia	167
lateralis, Cantharis	166	memnonia, Magdalis	169	oblongopunctatus, Pterostichus	163
lateralis, Cercyon	163	memnonius, Hydroporus	162	oblongus, Laccornis	162
lateralis, Sericoderus	167	metallica, Protaetia	165	oblongus, Phyllobius	168, 290
laticollis, Phratora	168	metallicum, Scaphidema	167	obscura, Cantharis	166
laticornis, Agrilus	165	micans, Cis	167	obscura, Oulema	168
latifrons, Stenus	164	millefolii, Olibrus	167	obscurus, Agriotes	165
latissima, Agaricochara	165	minimum, Melanapion	168	obscurus, Helochares	164
latus, Harpalus	163	minus, Kissister	164	obscurus, Helophorus	163
lemnae, Tanysphyrus	169	minus, Ochthebius	164	obscurus, Oxypselaphus	163
lepidus, Microrhagus	165	minor, Dorcatoma	166	obstrictus, Ceutorhynchus	169
lepidus, Sitona	169	minor, Molorchus	168	obtusus, Tachyporus	164
lewisi, Atomaria	167	minor, Pterostichus	163	obtusus, Trixagus	165
lignorum, Tachinus	165	minutum, Cryptopleurum	164	ocellatus, Cryptocephalus	168
lignosa, Rhagonycha	166	minutus, Bibloporus	165	ochraceus, Byturus	167
limbata, Anacaena	164	minutus, Helophorus	163	ochripes, Phyllotreta	168
limbatum, Omophron	163	minutus, Laccobius	164	ochropterus, Enochrus	164
limosus, Bagous	169	minutus, Laccophilus	162	ochropus, Meligethes	167
lineare, Dolichosoma	166	minutus, Limonius	166	oleracea, Altica	168
linearis, Denticollis	166	mixtus, Stenolophus	163, 178	olivacea, Gonioctena	168
linearis, Magdalis	169	molitor, Tenebrio	226	onopordi, Ceratapion	168
linearis, Paradromius	163	mollicomus, Barypeithes	169	opaca, Aclypea	164
linearis, Xantholinus	164	molochinus, Quedius	164	opaca, Oxypoda	165
lineatus, Agriotes	165	monoceros, Notoxus	168	opacus, Bledius	164
linnei, Leiopus	168	monostigma, Demetrias	163	opacus, Hylastes	170
liquidus, Olibrus	167	montandonii, Acrotrichis	164	orbiculare, Coelostoma	163
livida, Cantharis	166	moraei, Cryptocephalus	168	orbiculatus, Aspidiphorus	166
lividus, Helochares	164	morion, Tinotus	165	orbiculatus, Rugilus	164
longiceps, Paradromius	163	morosus, Meligethes	167	orphana, Acrotoma	165
longiceps, Temnocerus	168	muralis, Sitaris	41, 71, 143, 229	ovata, Amara	163
longicollis, Monotoma	167	murinus, Agrypnus	166	ovatus, Hyphydrus	162
longicornis, Atheta	165	murinus, Ontholestes	164	ovatus, Otiorhynchus	168
longitarsis, Parocyusa	165	nana, Acrotrichis	164	oxyacanthae, Rhamphus	170, 290
longiventris, Xantholinus	164	nanus, Temnocerus	168	padi, Cyphon	165
loti, Ischnopterapion	168	napi, Psylliodes	168	pallens, Antherophagus	167
lunatum, Sphaeridium	163	nebulosus, Anthribus	168	pallescens, Epuraea	167
lunulatus, Lordithon	164	nebulosus, Dorytomus	169	palliatus, Hylurgops	170
lurida, Anaspis	168	nebulosus, Leiopus	168	pallida, Cantharis	166
lurida, Oedemera	168	nerais, Thryogenes	169	pallidulus, Agriotes	165
luridus, Dryops	165	nigella, Pachnida	165	palustris, Hydraena	164
lutescens, Anacaena	164	niger, Hemicrepidius	166	palustris, Hydroporus	162
luteus, Cychramus	167	nigra, Atheta	165	paradoxa, Cantharis	166
lythri, Altica	168	nigrescens, Orthoperus	167	parallelepipedus, Paromalus	164
macrocera, Atheta	165	nigricans, Cantharis	166	parallelus, Tychius	169
macropalpus, Bythinus	165	nigriceps, Lithocharis	164	parva, Oligota	165
maculata, Anaspis	168	nigricornis, Phytoecia	228	parvulus, Acupalpus	163

pascuorum, Mecinus	170	pusillum, Ptenidium	164	salicis, Tachyerges	170
pauxillus, Caenorhinus	290	pusillus, Aphodius	165	salicivorus, Archarius	169
pauxillus, Neocoenorhinus	168	pusillus, Crypturgus	170	sanctae-helenae, Acrotrichis	164
pectinicornis, Ptilinus	166, 199	pusillus, Dryophilus	166	sanguineum, Pyrrhidium	219
pedicularius, Kateretes	166	pusillus, Tychius	169	sanguineus, Ampedus	165
pellucida, Cantharis	166	pygmaeus, Cercyon	163	sanguinolenta, Cassida	168
pellucidus, Barypeithes	169	pyraeaster, Mecinus	169	saxesenii, Xyleborus	170
pericarpius, Rhinoncus	169	pyri, Phyllobius	168, 290	scalesianus, Hydroporus	162
perpendicularis, Rhinoncus	169	pyrrhoceras, Archarius	169	scarabaeoides, Sphaeridium	163
phellandrii, Prasocuris	168	pyrrhoceras, Curculio	290	scintillans, Quedius	164
phlegmatica, Magdalis	169	quadracollis, Monotoma	167	scortillum, Amalus	169
phyllocola, Anthonomus	169	quadrifasciatum, Bembidion	163	sculpturatus, Anotylus	164
Phytoecia	228	quadrifasciatum, Scaphidium	164	sculptus, Oxytelus	164
piceum, Olophrum	164	quadrifasciatum, Dromius	163	scutellaris, Stenichnus	164
piceus, Hydrophilus	164	quadrifasciatum, Nedyus	169	scutellata, Coccidula	167
picina, Ocyusa	165	quadrifasciata, Harmonia	167	sedecimguttata, Halyzia	167
picrostris, Tychius	169, 290	quadrifasciatus, Exochomus	167, 197	sedecimpunctata, Tyttaspis	167
pictus, Graptodytes	162	quadrifasciatus, Mycetophagus	167	sellatus, Tapeinotus	169
pilicornis, Loricera	163	quatuordecimpunctata, Propylea	167, 197	semicuprea, Donacia	168
piliger, Gabrius	164	querceti, Ceutorhynchus	169	seminulum, Chaetarhria	164
pilosus, Cidnopus	166	quinquepunctata, Coccinella	197	semiobscurus, Quedius	164
pilosus, Orchestes	170	quinquepunctata, Goniocenta	289	semistriatus, Saprinus	164
pini, Pissodes	169	quisquiliarius, Philonthus	164	sempunctata, Coccinella	167, 197
piniperda, Tomicus	170	radiolus, Aspidapion	168	septrionis, Oulema	168
placidus, Trichocellus	179	rapae, Ceutorhynchus	169	sericea, Plateumaris	168
plagiatus, Philopeden	169	rectirostris, Anthonomus	169	serraticornis, Pyrochroa	168
Plagiometriona	208	rectirostris, Furcipes	290	setulosus, Cryptophagus	167
planata, Uleiota	167	reflexus, Cryptophagus	167	sexpunctatum, Agonum	163
planirostris, Salpingus	168	regensteiniensis, Sitona	169	sicula, Lesteva	164
planus, Hydroporus	162	regimbarti, Anaspis	168	signatum, Trypodendron	170
planus, Larinus	169	renipustulatus, Chilocorus	167	similata, Amara	163
Platyderus	239	reticulatus, Bolitophagus	167	simile, Betulapion	168
plebeja, Amara	163	rhaeticus, Pterostichus	163	similis, Antherophagus	167
plumbeum, Xestobium	199	rhododactylus, Phloeophthorus	170	similis, Onthophagus	165
plumbeus, Dasytes	166	Rhyarida	208	simillima, Chaetarhria	164
polita, Chrysolina	168	riparius, Elaphrus	163	simplex, Donacia	168
polygona, Gastrophysa	168	riparius, Paederus	164	simsoni, Clambus	165
pomaceus, Phyllobius	168	rivularis, Autalia	165	singularis, Otiorhynchus	168, 290
pomorum, Ampedus	165	rivularis, Carpelimus	164	sitkaensis, Acrotrichis	164
populi, Chrysomela	168	rubella, Atomaria	167	sjaelandicus, Actenicerus	166
porcatus, Latridius	167	rubens, Apion	168	solutus, Stenus	164
praeustus, Tetrops	168, 290	rubi, Anthonomus	169	solutus, Tachyporus	165
pratensis, Longitarsus	168	rubiginosa, Cassida	168	sordidula, Atheta	165
properans, Bembidion	163, 178	rubrior, Gnypeta	165	spartii, Cryptolestes	167
prosseni, Megarthrus	164	rufa, Cantharis	166	spilotus, Calodromius	163
proximus, Tachinus	165	rufa, Coccidula	167	spinicollis, Monotoma	167
pseudotenera, Acrotona	165	rufa, Magdalis	169	splendens, Philonthus	164
pterygomalis, Polydrusus	168	rufatus, Dorytomus	169	splendidulus, Gabrius	164
ptinoides, Ochina	166	ruficollis, Bradycellus	163, 179	sternalis, Cercyon	163
pubescens, Clambus	165	ruficollis, Haliphus	162	sticticus, Aphodius	165
pubescens, Cyphon	165	ruficollis, Silis	166	stigmatica, Cassida	168
pubescens, Epitrix	168, 193	ruficornis, Grammoptera	168	strenuus, Pterostichus	163
pubescens, Hydroporus	162	ruficornis, Magdalis	169, 290	striatum, Asemum	168
pubescens, Pityophthorus	170	rufilabris, Anaspis	168	striatus, Onthophilus	164
pulchella, Leptusa	165	rufilabris, Kateretes	166	strigata, Cryptarcha	167
pulicarius, Rhamphus	170	rufinasus, Stenopelmus	169	striola, Hydroporus	162
pumilio, Ceutorhynchus	169	rufipalpis, Harpalus	163	subcribosus, Crypturgus	170
pumilio, Oligota	165	rufipes, Notiophilus	163	subfuscus, Athous	166
punctatum, Anobium	199	rufipes, Ptinus	166, 199	subspinosa, Zeugophora	168
punctatus, Euplectus	165	rufipes, Tachinus	165	substriatus, Gyrinus	162, 178
punctatus, Helochares	164	rufocyanea, Oulema	208	subtilissima, Phloeocharis	164
punctatus, Malthinus	166	rufomarginatus, Leistus	163	sulcatula, Falagria	165
puncticollis, Cryptophagus	167	rufovillosum, Xestobium	166	suturalis, Lochmaea	108, 168
punctipennis, Cryptophagus	167	rufus, Aphodius	165	suturalis, Rhantus	162
punctipennis, Phloeonomus	164	rugosus, Anotylus	164	suturalis, Scymnus	167
punctolineatus, Melanotus	165	rugosus, Enicmus	167	sylvestris, Oxyomus	165
punctulatus, Gyrohypnus	164	rugulosus, Scolytus	170	taeniatus, Dorytomus	169
punctulum, Clambus	165	rusci, Orchestes	170	tanaceti, Galeruca	168
pusilla, Galerucella	168	rutilipennis, Euconnus	164	Tapinopterus	239
pusillima, Oligota	165	salicariae, Lythraria	168	tarsalis, Stenus	164

- | | | | | | |
|--|-----|---|----------|--|----------|
| tarsatus, Scydmaenus | 164 | villosus, Bruchidius | 168 | Lasiomma | 187 |
| tenuicornis, Philonthus | 164 | villosus, Curculio | 169 | latitarsis, Helina | 173 |
| terminatus, Cerapheles | 166 | villosus, Dryocoetes | 170 | Leucophora | 187 |
| terminatus, Tetartopeus | 164 | villosus, Melanotus | 165 | limosa, Leptocera | 177 |
| terricola, Laemostenus | 163 | violaceum, Perapion | 168 | lonicerae, Chromatomyia | 290 |
| tessellatum, Prosternon | 166 | violaceus, Meloe | 61 | lustrator, Fannia | 173 |
| testacea, Atomaria | 167 | virens, Ischnopterapion | 168 | luteoscutellata, Aulagromyza | 290 |
| testacea, Hydraena | 164 | virideaeris, Phyllobius | 168, 290 | lutosa, Leptocera | 177 |
| testacea, Microcara | 165 | viridescens, Meligethes | 167 | lutosoidea, Leptocera | 177 |
| testacea, Monotoma | 167 | viridis, Cordylepherus | 166 | major, Bombylius | 61, 95 |
| testacea, Rhagonycha | 166 | viridula, Gastrophysa | 168 | meditata, Macrorchis | 173 |
| testaceus, Enochrus | 164 | vittata, Oxypoda | 165 | melampyga, Phytoliriomyza | 290 |
| testaceus, Orchestes | 170 | vulgaris, Donacia | 168 | melanogaster, Drosophila | 266 |
| testaceus, Sepedophilus | 164 | waltoni, Pelenomus | 169 | meridiana, Mesembrina | 173 |
| testaceus, Stilbus | 167 | woodroffei, Micrambe | 167 | meridionalis, Polietes | 173 |
| tetracarinatus, Anotylus | 164 | zoilus, Brachypera | 169 | Microdon | 214 |
| teutonus, Stenolophus | 163 | | | militaris, Hydrotaea | 173 |
| thalassina, Donacia | 168 | | | obtusa, Leucophora | 187 |
| thoracicum, Cephennium | 164 | NEUROPTERA – Gaasvliegen | | Pegomya | 187 |
| thoracicus, Dyschirius | 163 | carnea, Chrysoperla | 212 | picipes, Lasiomma | 187 |
| thoreyi, Agonum | 163 | nostras, Euroleon | 160 | purmunda, Anomoia | 290 |
| titan, Nephanes | 164 | | | radicum, Delia | 187 |
| tobias, Stricticollis | 168 | RAPHIDIOPTERA – | | reversio, Helina | 173 |
| tomentosus, Byturus | 167 | Kameelhalsvliegen | | *seminitidum, Lasiomma | 187 |
| toranio, Hylesinus | 170 | maculicollis, Atlantoraphidia | 160 | serena, Fannia | 173 |
| torquatum, Eusphalerum | 164 | | | simplex, Morellia | 173 |
| tortrix, Dorytomus | 169 | MECOPTERA – Schorpioenvliegen | | sociella, Fannia | 173 |
| transversa, Neocrepidodera | 168 | communis, Panorpa | 160 | solani, Contarinia | 195 |
| transversalis, Hydaticus | 162 | | | Spheginobaccha | 215 |
| transversalis, Tachyporus | 165 | DIPTERA – Vliegen, muggen | | strigillatum, Lasiomma | 187 |
| transversealbofasciatus, Coeliodes | 169 | albimanus, Platycheirus | 173 | subobscura, Drosophila | 178 |
| Trechus | 239 | alternata, Rhagoletis | 289 | *talparum, Spelobia | 177 |
| tredecimpunctata, Hippodamia | 197 | anthomyinum, Lasiomma | 187 | tenax, Eristalis | 96 |
| triguttata, Abdera | 167 | anthrax, Anthrax | 63 | testacea, Myopa | 61 |
| tristis, Hydroporus | 162 | antiqua, Delia | 187 | tigrina, Coenosia | 173 |
| tristis, Silpha | 164 | aphidimyza, Aphidoletes | 248 | tuguriorum, Phaonia | 173 |
| troglydites, Trichosirocalus | 169 | arbustorum, Eristalis | 97 | Ubristes | 215 |
| truncatellus, Syntomus | 163 | atrata, Tanyptera | 173 | urbana, Mydaea | 173 |
| tuberculosis, Cionus | 170 | autumnalis, Musca | 173 | verbasci, Amauromyza | 290 |
| typhae, Ceutorhynchus | 169 | balteatus, Episyrrhus | 97, 212 | | |
| typhae, Telmatophilus | 167 | breviceps, Leptocera | 177 | TRICHOPTERA – Schietmotten, | |
| typhoeus, Typhaeus | 165 | bryoniae, Liriomyza | 196 | kokerjuffers | |
| uliginosus, Agabus | 162 | cerasi, Rhagoletis | 290 | pusilla, Enoicyla | 160 |
| umbrosus, Hydroporus | 162 | chalybata, Beris | 173 | | |
| undata, Megatoma | 166 | Chirosia | 187 | LEPIDOPTERA – Vlinders | |
| undulata, Phyllotreta | 168 | clunipes, Spelobia | 177 | acuminatana, Dichrorampha | 161 |
| unguicularis, Agabus | 162 | corni, Mydaea | 173 | aegeria, Pararge | 160 |
| unicolor, Anthobium | 164 | cornicina, Neomyia | 173 | Agonopterix | 265 |
| unicolor, Corticeus | 167 | cornigera, Aulagromyza | 290 | albifasciella, Ectoedemia | 161, 291 |
| unicolor, Hister | 164 | Delia | 187 | albifrontella, Elachista | 265 |
| unipunctatus, Cercyon | 163 | depuncta, Helina | 173 | alchimiella, Caloptilia | 161 |
| urticae, Brachypterus | 166 | dorsalis, Spanochaeta | 173 | alexanor, Papilio | 184 |
| ustulatus, Cercyon | 163 | elegans, Ctenophora | 173 | alpium, Moma | 160 |
| variabilis, Cyphon | 165 | elongata, Baccha | 173 | alticolella, Coleophora | 161 |
| varians, Agathidium | 164 | Eustalomyia | 187 | ambigua, Hoplodrina | 160 |
| varians, Chrysolina | 168 | evecta, Helina | 173 | ambigualis, Scoparia | 161, 265 |
| varians, Philonthus | 164 | falleni, Phaonia | 173 | ambiguella, Eupoecilia | 161 |
| varius, Bruchidius | 168 | flavicans, Chaoborus | 173 | anceps, Peridea | 160 |
| ventralis, Margarinotus | 164 | fuscata, Fannia | 173 | antiqua, Orgyia | 291 |
| verbasci, Bradycellus | 178 | geniculata, Siphona | 98 | apicipunctella, Elachista | 265 |
| vernalis, Pterostichus | 163 | genualis, Fannia | 173 | arceuthina, Argyresthia | 265 |
| versicolor, Poecilus | 163 | hendeliana, Aulagromyza | 290 | arcuella, Olethreutes | 161 |
| vespertinus, Phyllobius | 168 | hortorum, Morellia | 173 | arenella, Agonopterix | 161 |
| viduum, Agonum | 163 | ilicis, Phytomyza | 173 | argiolus, Celastrina | 160 |
| vigintiduopunctata, Psyllobora | 167 | impuncta, Helina | 173 | argyrana, Pammene | 161 |
| vigintiquatuoropunctata, Subcoccinella | 167 | indagator, Cacozenus | 63, 143 | asiatica, Papilio | 184 |
| villifrons, Taphrorychus | 170 | lardarius, Polietes | 173 | asiatica, Papilio machaon | 184 |
| villosviridescens, Agapanthia | 168 | | | atalanta, Vanessa | 160 |
| villosulum, Gymnetron | 170 | | | | |
| villosulus, Cis | 167 | | | | |

- atomaria, Ematurga 160
 atropos, Acherontia 196
 aurella, Stigmella 265, 291
 aurulentella, Argyresthia 265
 autumnitella, Acrolepia 161, 195, 196
 Bactra 265
 bankiana, Deltote 160
 basistrigalis, Scoparia 265
 batis, Thyatira 160
 betulae, Ortholepis 161
 betulinella, Nemaxera 161
 bicostella, Pleurota 161
 binaria, Watsonalla 160
 bractella, Oecophora 161
 brassicae, Pieris 160
 brockeella, Argyresthia 265
 brumata, Operophtera 163, 291
 caeruleocephala, Diloba 291
 caesiella, Swammerdamia 161
 caespitiella, Coleophora 161
 cagnagella, Yponomeuta 265
 cardui, Vanessa 96
 casta, Psyche 160, 291
 centifoliella, Stigmella 291
 cerasana, Pandemis 161
 cerasi, Orthosia 160, 291
 chrysorrhoea, Euproctis 291
 cirsiana, Epiblema 265
 clerkella, Lyonetia 291
 cloacella, Nemapogon 265
 Cnephasia 265
 Coleophora 291
 comma, Leucania 160
 compositella, Cydia 161
 conjugella, Argyresthia 161
 coracipennella, Coleophora 291
 corylata, Electrophaes 160
 costella, Scrobipalpa 196
 crepuscularia, Ectropis 160
 cruda, Orthosia 160, 291
 cruentaria, Lythria 160
 Cucullia 291
 culmella, Chrysoteuchia 161
 curtula, Clostera 160
 cynosbatella, Epiblema 161
 defoliaria, Erannis 160
 degeerella, Nemophora 161
 demaryella, Bucculatrix 161
 diffinis, Teleiopsis 161
 dilectella, Argyresthia 161
 dispar, Lymantria 291
 dodonaea, Tischeria 161
 ekebladella, Tischeria 161
 elutella, Ephestia 161
 emberizaepenella, Phyllonorycter 291
 emisphyrus, Papilio machaon 184
 ericetella, Neofaculta 161
 Eupithecia 204
 evonymella, Yponomeuta 291
 exclamationis, Agrotis 160
 exigua, Spodoptera 213
 fabriciana, Anthophila 161
 fagilandana, Cydia 161
 falcataria, Drepana 160
 fasciuncula, Oligia 160
 ferrugana, Acleris 265
 fluctuata, Xanthorhoe 160
 forficalis, Evergestis 161
 forficella, Schoenobius 161
 friesei, Ocnerostoma 265
 fuscilla, Niditinea 161
 gamma, Autographa 97
 glabratella, Argyresthia 161, 265
 gnoma, Pheosia 160
 goedartella, Argyresthia 265
 gorganus, Papilio machaon 186
 gracilis, Orthosia 291
 harrisella, Phyllonorycter 161
 haworthiata, Eupithecia 160
 hebenstreitella, Choristoneura 161
 hemerobiella, Coleophora 291
 hippocrates, Papilio 184
 hippocrates, Papilio machaon 184
 hortulata, Eurrhyncha 161
 hospiton, Papilio 184
 icarus, Polyommatus 160
 incerta, Orthosia 160, 291
 indigata, Eupithecia 160
 inornatella, Brachmia 161
 insectella, Haplotinea 161
 intricata, Eupithecia 160
 io, Aglais 160
 lactearia, Jodis 160
 lacunana, Argyroploce 161
 laevigatella, Argyresthia 265
 laevigella, Monopis 161
 lancealana, Bactra 161
 laricella, Coleophora 161
 lathoniellus, Crambus 161
 latruncula, Oligia 160
 lecheana, Ptycholoma 161
 lemnata, Cataclysta 161
 leucocerae, Thyrinteina 244
 leucographella, Phyllonorycter 291
 leucophaearia, Agriopis 160
 ligustri, Craniophora 291
 linearia, Cyclophora 160
 liturata, Macaria 160
 lota, Agrochola 291
 lotella, Anerastia 161
 lubricipeda, Spilosoma 160
 luculella, Teleiodes 161
 luteolata, Opisthograptis 160
 machaon, Papilio 184
 macilenta, Agrochola 160
 maculicerusella, Elachista 161
 malinellus, Yponomeuta 265
 margaritaria, Campaea 160
 marginaria, Agriopis 160
 marginea, Coptotriche 161, 291
 masculella, Incurvaria 161
 meticulosa, Phlogophora 160
 microtheriella, Stigmella 291
 minimana, Gynnidomorpha 161
 mitterbacheriana, Ancyliis 161
 montanata, Xanthorhoe 160
 munda, Perigrapha 291
 musculana, Syndemis 161
 nana, Cochylis 161
 nanata, Eupithecia 160
 napi, Pieris 160
 nigricana, Cydia 161
 notana, Acleris 265
 notata, Macaria 160
 nubiferana, Hedya 161
 obeliscata, Thera 160
 obscurepunctella, Perittia 291
 obsoleta, Leucania 160
 obtusana, Ancyliis 161
 ohridella, Cameraria 291
 oleracea, Lacanobia 196
 olivalis, Udea 161
 operculella, Phthorimaea 196
 orana, Adoxophyes 196
 pamphilus, Coenonympha 160
 parasitella, Triaxomera 161
 pectinataria, Colostygia 160
 phlaeas, Lycaena 160
 phragmitella, Chilo 161
 Phyllonorycter 291
 pilosaria, Phigalia 291
 pinariella, Ocnerostoma 265
 pinastri, Sphinx 160
 piniaria, Bupalus 160
 pisi, Ceramica 196
 pomonella, Cydia 161
 populeti, Orthosia 291
 praecocella, Argyresthia 265
 pratella, Crambus 161
 processionea, Thaumetopoea 189
 pruinata, Pseudoterpna 160
 prunalis, Udea 161
 pruni, Rhagades 160
 pruniana, Hedya 161
 pseudospretella, Hofmannophila 161
 pudibunda, Calliteara 160
 punctaria, Cyclophora 160
 punctinalis, Hypomecis 160
 pusaria, Cabera 160
 pyramidea, Amphipyra 160, 291
 pyri, Saturnia 149
 quercana, Carcina 264
 rapae, Pieris 97, 160, 213
 reaumurella, Adela 161
 rhamni, Gonepteryx 160
 robiniella, Macrosaccus 289
 roborella, Stigmella 161
 robustella, Caloptilia 161
 rosana, Archips 291
 rubi, Macrothylacia 160
 ruficeps, Prays 161
 rufimitrella, Cauchas 161
 ruricolellus, Nemapogon 265
 sachalinensis, Papilio hippocrates 184
 sagittigera, Pachetra 160
 saharae, Papilio 184
 saharae, Papilio saharae 185
 samiatella, Stigmella 161, 291
 saportella, Phyllonorycter 161
 satyrata, Eupithecia 160
 scalella, Pseudotelphusa 161
 scutulana, Epiblema 265
 semifulvella, Tinea 161
 sericealis, Rivula 160
 serratella, Coleophora 161
 signatana, Epinotia 161
 similis, Euproctis 291
 simpliciella, Glyphipterix 161
 sorbi, Phyllonorycter 161
 sororcula, Eilema 160
 spadicearia, Xanthorhoe 160
 spectrana, Clepsis 161
 sphyrus, Papilio machaon 185
 spinella, Coleophora 161
 spinosella, Argyresthia 161
 splendidissimella, Stigmella 265
 splendidulana, Pammene 161
 stipella, Denisia 161
 stratiotata, Parapoynx 161
 strigana, Lathronympha 161

strigillaria, Perconia	160
subfasciella, Cedestis	161
swammerdamella, Nematopogon	161
sylvina, Papilio hippocrates	184
tenebrella, Monochroa	161
thoracella, Bucculatrix	291
thrasonella, Glyphipterix	161
tinctella, Crassa	161
tityrella, Stigmella	161
transversa, Eupsilia	160, 291
trapezina, Cosmia	291
trifasciata, Argyresthia	161
trifolii, Lasiocampa	160
trifolii, Zygaena	100
trigrammica, Charanyca	160
tritici, Euxoa	160
truncata, Dysstroma	160
tubulosa, Taleporia	160
uddmanniana, Epiblema	161
ulmella, Bucculatrix	161
ulmifoliella, Phyllonorycter	161
upupana, Ancylic	161
urticae, Aglais	160
ussuriensis, Papilio hippocrates	184
variata, Nemapogon	161
venchuanus, Papilio hippocrates	184
verityi, Papilio	184
verityi, Papilio machaon	184
viridana, Tortrix	161, 163
vulgana, Capua	161
xylosteania, Archips	291
xylostella, Plutella	161, 212

HYMENOPTERA – Vliesvleugeligen

4-notatus, Halictus	79
acasta, Melittobia	63, 143
acervorum, Anthophora	72
acervorum, Leptothorax	172
Acromyrmex	240
aculeatus, Megastigmus	291
affinis, Podalonia	171
afra, Coelioxys	2
agilissima, Andrena	141
albifrons, Melecta	41
alboguttata, Nomada	172
Andrena	36, 133, 141, 147
annularis, Hylaeus	147
Anthophora	85, 133
ardens, Hedychridium	171
arenarius, Coelopencyrtus	68
argentata, Andrena	61
argentata, Dasypoda	94
armata, Nomada	36, 114, 142
ater, Miscophus	171
atrata, Megarhyssa	252
Atta	240
auctus, Neoneurus	172
auropunctata, Wasmannia	209
australiana, Melittobia	66
banksianus, Panurgus	86, 172
barbilabris, Andrena	61, 172
bicolor, Andrena	142
bicornis, Osmia	3, 50, 63, 65, 127
bimaculata, Andrena	59, 143
Bombus	97, 141, 146, 193
brevicornis, Lasioglossum	172
brevicornis, Hylaeus	172
brunneus, Lasius	197
caerulescens, Osmia	64

caespitum, Tetramorium	172
calcaratus, Panurgus	89, 141
calceatum, Lasioglossum	61, 86, 88, 172
campestris, Ammophila	171
carantonica, Andrena	61, 141, 172
carbonarius, Auplopus	50
centuncularis, Megachile	127, 172
cerricola, Aphelonyx	291
Chalicodoma	64
Chelostoma	85, 122, 125
cineraria, Andrena	61
cinereus, Pompilus	171
circumcincta, Megachile	172
clavicornis, Sapyga	139
coarctatus, Eumenes	171
coecutiens, Epeoloides	87
Coelioxys	85
Coelopencyrtus	63
Colletes	52, 85, 133
columba, Tremex	252
communis, Hylaeus	142
confusus, Halictus	172
corniger, Passaloecus	127
cornuta, Osmia	64, 72, 127
cornutus, Hylaeus	142
coronatus, Eumenes	38
crabro, Vespa	139
Crabronidae	133
crassus, Sphecodes	172
Crossocerus	130
cruciger, Epeolus	87, 103, 106
cullumanus, Bombus	14
cunicularia, Formica	172
cunicularius, Colletes	8
cupreum, Hedychridium	171
curvator, Andricus	171
daviesanus, Colletes	52, 90, 127
debile, Stenamma	172
difformis, Hylaeus	38
digitata, Melittobia	66
distinguendus, Bombus	17, 146
dominula, Polistes	38
dorsata, Andrena	61, 61
ebeninus, Hyposoter	213
Ectemnius	130
elongata, Coelioxys	3
Epeoloides	85
Epeolus	85
ericetorum, Megachile	127
erigeniae, Andrena	95
Eucera	36, 85
europaea, Macropis	3, 88, 108
exsecta, Formica	172
ferox, Andrena	9, 141
ferruginata, Nomada	61
flava, Nomada	61
flavipes, Andrena	61, 61
flavoguttata, Nomada	61
flavus, Lasius	172, 243
florea, Andrena	122
florisomne, Chelostoma	139
fodiens, Colletes	89
Formica	154
fucata, Andrena	61, 142, 172
fucata, Nomada	61
fuliginosus, Lasius	154, 172
fulva, Andrena	61, 122
fulvata, Andrena	142
fulvicorne, Lasioglossum	61
fulvicornis, Nomada	59

furcata, Anthophora	130
fusca, Formica	172, 197
fuscicornis, Tremex	250
fuscipes, Andrena	106
gibbus, Sphecodes	172
gigas, Urocerus	251
giraulti, Nasonia	273
Glyptapanteles	245
gracilipes, Anoplolepis	209
gravida, Andrena	61
greenei, Megarhyssa	252
haemorrhoidalis, Melitta	108
Halictus	85, 133, 141
halophilus, Colletes	17, 52, 138, 143, 147
hattorfiana, Andrena	36, 108, 112, 143
hederae, Colletes	38, 108
helvola, Andrena	61
Heriades	125
hirtipes, Dasypoda	89, 91
hortorum, Bombus	23, 172
humile, Linepithema	209
humilis, Bombus	23, 105
Hylaeus	8, 85, 141
hypnorum, Bombus	14, 69, 172
ignita, Chrysis	63
infuscatus, Anoplius	171
intermedium, Lasioglossum	172
interrupta, Eucera	37
jonellus, Bombus	23
lapidarius, Bombus	23, 104, 172
Lasioglossum	36, 77, 85, 133, 141
lathburiana, Nomada	61
leucopus, Lasioglossum	172
leucozonium, Lasioglossum	172
longicornis, Eucera	37
longicornis, Nasonia	273
longulus, Sphecodes	172
lucidulum, Lasioglossum	172
lucorum, Bombus	104
Macropis	85
macrops, Nothomyrmecia	209
macrura, Megarhyssa	252
majalis, Sphecodes	142
manicatum, Anthidium	3, 86
marginata, Andrena	108
megacephala, Pheidole	209
Megachile	125
melanderi, Nomia	76
Melipona	76
Melitta	36, 85
Melittobia	65
Melitturga	147
mellifera, Apis	2, 12, 14, 61, 65, 97, 103, 117, 141
miniatus, Sphecodes	172
minutula, Andrena	61
minutus, Diodontus	171
mixtus, Lasius	172
Monodontomerus	63
morio, Lasioglossum	123
Myrmica	238
Nasonia	270
Neurotoma	291
niger, Lasius	172, 197, 238, 282
nigrescens, Eucera	37, 88
nigricans, Melitta	88
nigricornis, Ancistrocerus	127
nitida, Andrena	61
nitidiusculum, Lasioglossum	172
nitidulus, Formicoxenus	172

nitidus, Tachysphex 172
 Nomada 36, 82, 85, 141
 Nomia 76
 norvegicus, Bombus 172
 oneida, Nasonia 273
 Osmia 64, 125
 pallens, Lasioglossum 142
 pandellei, Andrena 18
 Panurginus 147
 Panurgus 85, 147
 panzeri, Nomada 61
 papillarius, Eumenes 171
 parietina, Anthophora 72
 parvulum, Lasioglossum 61
 pascuorum, Bombus 17, 22, 104, 172
 pauxillum, Lasioglossum 142, 172, 263
 pellucidus, Sphecodes 61, 172
 peltarius, Crabro 171
 Periclista 291
 perlata, Megarhyssa 250
 persuasoria, Rhyssa 252
 plagiata, Anthophora 72
 platythorax, Lasius 172
 plumipes, Anthophora 41, 71, 133, 142
 polyctena, Formica 172
 pomorum, Bombus 14
 pompiliformis, Tachysphex 172
 praecox, Andrena 10, 61
 pratensis, Formica 172
 pratorum, Bombus 23, 172
 pruni, Pareophora 291
 psammophilus, Lasius 172
 pubescens, Ammophila 171
 pumilus, Metallus 291
 punctatissimum, Lasioglossum 172
 punctatum, Anthidium 108
 puncticeps, Sphecodes 172
 punctulatus, Hylaeus 89, 108
 pygmaea, Profenus 291
 quadrifasciata, Cerceris 171
 quadrimaculata, Anthophora 87
 quadrinotata, Melitta 79
 quadrinotatum, Lasioglossum 76
 quadrinotatus, Halictus 79
 quinquepunctata, Sapyga 63
 rapae, Diaeretiella 212
 rapunculi, Chelostoma 11, 63, 86, 101
 reticulatus, Sphecodes 172
 rixator, Megarhyssa 250
 rostrata, Bembix 97
 rotundata, Megachile 2, 52, 69
 rubicundus, Halictus 123
 rubicundus, Sphecodes 172
 rubra, Myrmica 172, 197
 ruderatus, Bombus 22
 rufa, Formica 155, 172
 rufescens, Polyergus 172
 rufibarbis, Formica 172, 172
 rufipes, Episyron 171
 ruginodis, Myrmica 172
 rugulosa, Myrmica 172
 rupestris, Bombus 172
 rybyensis, Cerceris 171
 sabuleti, Myrmica 172
 sabulosa, Ammophila 171
 sabulosum, Lasioglossum 172
 sanguinea, Formica 172
 scabrinodis, Myrmica 172
 schencki, Myrmica 172
 scutellata, Apis mellifera 12

semiclausum, Diadegma 212
 sexcinctus, Halictus 81
 sexfasciata, Nomada 36, 142
 sexstrigatum, Lasioglossum 89, 122
 sheppardana, Nomada 123
 signata, Nomada 61
 signatus, Hylaeus 63, 86, 127
 similis, Nomada 172
 Sirex 250
 Solenopsis 209
 soroensis, Bombus 23
 Sphecodes 61, 82
 spilotus, Hylaeus 147
 spissa, Arachnospila 171
 strigatum, Anthidium 72, 85
 styriacus, Hylaeus 18
 subterranea, Lestica 171
 subterraneus, Bombus 14
 succincta, Nomada 142, 172
 succinctus, Colletes 103, 106
 sulcatipes, Xylocopa 7
 superba, Megarhyssa 250
 sylvarum, Bombus 22, 142, 172
 tarsalis, Epeolus 17, 147
 terrestris, Bombus 14, 22, 172
 testacea, Ponera 172
 Tremex 250
 triangulum, Philanthus 107
 tridentata, Hoplitis 38
 tridentata, Osmia 142
 trivialis, Arachnospila 171
 truncorum, Heriades 63, 128, 263
 Urocerus 250
 vaga, Andrena 61
 *vagatoria, Megarhyssa 250
 varians, Andrena 61
 ventralis, Andrena 61
 viaticus, Anoplius 171
 villosulum, Lasioglossum 172
 violacea, Xylocopa 130
 vitripennis, Nasonia 266, 273
 willughbiella, Megachile 127, 172
 Xylocopa 68
 zonalis, Discoelius 127
 zonata, Nomada 61
 zonulum, Lasioglossum 142

REPTILIA – Reptielen

austriaca, Coronella 250

AVES – Vogels

collurio, Lanius 203
 crex, Crex 211
 pygargus, Circus 236
 rustica, Hirundo 188

MAMMALIA – Zoogdieren

lupus, Canis 271

FUNGI – Schimmels

*anoplogeni, Laboulbenia 178
 Aspergillus 219
 *calathi, Laboulbenia 178
 clivinalis, Laboulbenia 178
 coccinelloides, Hesperomyces 179
 *conosomatis, Stichomyces 178

entomophilus, Stigmatomyces 180
 Escovopsis 240
 *eubradycelli, Laboulbenia 176
 fomentarius, Fomes 167
 *gyrinicola, Laboulbenia 178
 inflata, Laboulbenia 178
 Laboulbenia 175
 *lasiophorus, Rhachomyces 175
 *limosinae, Stigmatomyces 177
 *majewskii, Stigmatomyces 178
 pedicellata, Laboulbenia 178
 texanus, Haplomyces 178
 Trichoderma 219
 unicolor, Cerrera 252
 *virescens, Hesperomyces 177
 vulgaris, Laboulbenia 178

PLANTAE – Planten

abies, Picea 153
 Acer 31
 acetosa, Rumex 152
 acetosella, Rumex 153
 Acorus 154
 acre, Sedum 92
 acris, Ranunculus 31, 152
 Agrostis 153
 alba, Salix 31
 album, Lamium 30
 albus, Melilotus 30
 albus, Symphoricarpos 31, 290
 alnus, Frangula 31
 altissimus, Melilotus 30
 Amelanchier 290
 americana, Tilia 291
 amplexicaule, Lamium 30
 androsaemum, Hypericum 31
 angustifolium, Chamerion 31, 109
 angustifolium, Rhinanthus 30
 aquifolium, Mahonia 290
 arboreus, Lupinus 30
 arenaria, Carex 153
 arvense, Cirsium 30
 arvensis, Knautia 36, 108, 112
 arvensis, Sinapis 31
 auriculata, Scrophularia 30
 aurita, Salix 31
 australis, Phragmites 153
 autumnalis, Leontodon 30, 89
 avium, Prunus 30
 Betula 153, 250
 biennis, Crepis 30
 bifida, Escallonia 31
 bifida, Galeopsis 30
 biloba, Ginkgo 290
 botryoides, Muscari 105
 caerulea, Molinia 257
 caesius, Rubus 30
 Campanula 11, 31
 campestre, Acer 31
 canadensis, Solidago 30
 canescens, Corynephorus 153
 cannabinum, Eupatorium 30
 capillaris, Crepis 30
 caprea, Salix 31, 62
 Carex 157
 catharticus, Rhamnus 154, 168
 Centaurea 114
 ceris, Quercus 290
 cheiri, Erysimum 105

cinerea, Erica	30	japonica, Fallopia	290	Populus	106, 219
cinerea, Salix	31	japonica, Skimmia	290	porrum, Allium	89
Cirsium	30	japonicum, Acer	31, 291	praetermissa, Dactylorhiza	153
columbaria, Scabiosa	94, 114	kaempferi, Larix	291	pratense, Melampyrum	30
columna, Corylus	291	Lamium	30	pratense, Trifolium	17, 26
communis, Pyrus	30	lanatus, Holcus	228	pratensis, Succisa	100, 108
Consolida	31	lanceolata, Plantago	31, 88	prinus, Quercus	291
controversa, Cornus	290	Larix	187	Prunus	30, 154
convolvulacea, Euploca	222	latifolia, Silene	31	pseudacorus, Iris	31
cordata, Tilia	31	laurocerasus, Prunus	290	pseudoacacia, Robinia	289
corniculatus, Lotus	30, 108	Lonicera	31	pseudophragmites, Calamagrostis	228
cracca, Vicia	30	Lotus	26	pseudoplatanus, Acer	31
Crataegus	154	Lupinus	30	pubescens, Betula	250
Crepis	30	Lychnis	31	pulchrum, Hypericum	31
cyanus, Centaurea	30	Lysimachia	3	pulegioides, Thymus	30
dactyloides, Buchloe	222	macrophylla, Hydrangea	290	pungens, Muhlenbergia	222
davidii, Buddleja	31, 290	majus, Antirrhinum	30	purpurea, Digitalis	30
decidua, Larix	153	majus, Chelidonium	31	purpurea, Salix	31
Delphinium	31	Malus	30	purpureum, Lamium	30
deltoides, Populus	222	maxima, Glyceria	228	Pyrus	30
densiflorum, Verbascum	30	media, Plantago	31	quadrangulum, Hypericum	31
dioica, Silene	31	Melilotus	30	Quercus	153
dioica, Urtica	154	minor, Rhinanthus	30	quinquefolia, Parthenocissus	290
dissectum, Cirsium	154	mongolica, Tilia	291	radicata, Hypochaeris	30, 86, 92
domesticus, Malus	291	monogyna, Crataegus	30	Ranunculus	79
donax, Arundo	7	montana, Jasione	31	rapa, Brassica	31
dubium, Hypericum	31	myrtillus, Vaccinium	30	raphanistrum, Raphanus	31
dulcamara, Solanum	31, 193	napus, Brassica	31	rapunculus, Campanula	31, 101
elatius, Arrhenatherum	228	Nicotiana	31	regalis, Consolida	31
Eleocharis	155	nigra, Ballota	30	repens, Ononis	30
elodes, Hypericum	153	nigra, Brassica	31	repens, Salix	31
epigejos, Calamagrostis	228	nigra, Pinus	218	repens, Trifolium	26, 107
Erica	26	nigrum, Solanum	193	Rhinanthus	30, 153
filifolia, Artemisia	222	nodosa, Scrophularia	30, 86	Rhododendron	30
flava, Aesculus	291	nummularium, Helianthemum	31	rhoeas, Papaver	31
flavum, Thalictrum	31	odoratum, Ribes	31	robur, Quercus	154, 218
flexuosa, Deschampsia	153	officinale, Cynoglossum	31	rotundifolia, Campanula	31, 108
flexuosa, Redfieldia	222	officinale, Symphytum	31	rubra, Quercus	291
flos-cuculi, Lychnis	31	officinale, Taraxacum	30	Rubus	26, 154
fragilis, Salix	31	officinalis, Borago	31	rugosa, Rosa	290
frainetto, Quercus	291	officinalis, Melilotus	30	Rumex	154
fruticosus, Rubus	26	officinalis, Pulmonaria	31	salicaria, Lythrum	31, 88
galeobdolon, Lamiastrum	30	officinalis, Stachys	30	Salix	31, 107, 109, 222
Galeopsis	30	oleracea, Brassica	212	sanguinea, Cornus	31
gigantea, Solidago	30	oleraceum, Cirsium	30	sanguineum, Ribes	31
glabra, Aesculus	291	opulus, Viburnum	31	sativa, Medicago	30
glandulifera, Impatiens	18, 27, 290	Origanum	30	sativa, Vicia	30
glomerata, Dactylis	228	ovalifolium, Ligustrum	31	saxatilis, Leontodon	30
Glyceria	154	palustre, Cirsium	30	scabiosa, Centaurea	30
gracilis, Bouteloua	222	palustris, Eleocharis	154, 162	Scirpus	157
grandifolia, Fagus	291	palustris, Pedicularis	30, 157	scoparius, Cytisus	30, 152
guajava, Psidium	244	palustris, Quercus	291	Scrophularia	30
Hedera	157	palustris, Stachys	30	secunda, Poa	222
hederacea, Glechoma	30	Pedicularis	30	serotina, Prunus	30, 154, 289
Helianthus	30	pedunculatus, Lotus	30	Silene	31
helix, Hedera	108	pendula, Betula	250	Solidago	30
hippocastanum, Aesculus	31, 291	pennsylvanica, Fraxinus	222	Sparganium	154
hirsutum, Hypericum	31	perenne, Lolium	228	spectabilis, Rubus	291
hispidus, Leontodon	30	perforatum, Hypericum	31	Sphagnum	153, 162
Hordeum	228	periclymenum, Lonicera	31	Stachys	30
hybridum, Lamium	30	Phacelia	107	sternianus, Cotoneaster	290
hybridum, Trifolium	30	Phaseolus	30	stolonifera, Agrostis	228
Hydrangea	31	Phragmites	157	sylvatica, Fagus	153
hyemalis, Eranthis	105	plantago-aquatica, Alisma	89	sylvatica, Pedicularis	30
Hypericum	31	platanoides, Acer	31	sylvatica, Stachys	30
Hypochaeris	30	platyphyllos, Tilia	31	sylvestris, Malus	30
idaeus, Rubus	30	polyphyllus, Lupinus	30	sylvestris, Pinus	153, 165
incarnatum, Trifolium	27	Polytrichum	153	syriacus, Hibiscus	291
jacea, Centaurea	30	polytrichus, Thymus	30	tanacetifolia, Phacelia	31
japonica, Aucuba	290	ponticum, Rhododendron	30, 289	Taraxacum	30

tatarica, Lonicera	290	Typha	155	vulgare, Ligustrum	87
tectorum, Bromus	222	ulmaria, Filipendula	30	vulgare, Limonium	109
tetrahit, Galeopsis	30	Vaccinium	26, 107	vulgare, Origanum	30
tetralix, Erica	30, 107, 153, 257	Verbascum	27	vulgare, Tanacetum	57
thaliana, Arabidopsis	212	vernus, Crocus	105	vulgaris, Calluna	30, 105, 107, 153, 257
thapsus, Verbascum	30	vesca, Fragaria	30	vulgaris, Carlina	30
thunbergii, Berberis	290	Viburnum	31	vulgaris, Hydrocotyle	153
Thymus	30	Vicia	30	vulgaris, Jacobaea	30
Tilia	31, 109	viciifolia, Onobrychis	27	vulgaris, Linaria	30
tremula, Populus	219	viminalis, Salix	31	vulgaris, Lysimachia	88, 108
tridentata, Artemisia	222	virgaurea, Solidago	30	vulgaris, Prunella	30
tripolium, Aster	17, 52, 109	virginica, Claytonia	95	vulgaris, Silene	31
Triticum	228	viridis, Crataegus	290	Weigela	31
tuberosum, Solanum	31, 194	vulgare, Cirsium	30		
tuberosus, Helianthus	30	vulgare, Echium	31		
tuberosus, Lathyrus	30	vulgare, Leucanthemum	90		

Inhoud Artikelen

Ames H	zie Nederlof	
Aptroot A	zie Van den Bijtel	
Aukema B, Chen Pp, Cuppen JGM, Van Ee G, Jansen RP & Nieser N		
165e zomerbijeenkomst: HETEROPTERA – wantsen		157
Belgers JDM		
De zuidelijke halmboktor <i>Calamobius filum</i> (Coleoptera: Cerambycidae) nu ook in Nederland aangetroffen		228
Belgers JDM & Teunissen APJ		
Zonder de gewone sachembij, <i>Anthophora plumipes</i> (Hymenoptera, Apidae), geen <i>Sitaris muralis</i> (Coleoptera, Meloidae) in Nederland		71
Berg MP	zie ook De Keijzer	
165e zomerbijeenkomst: ISOPODA – pissebedden		155
165e zomerbijeenkomst: DIPLOPODA – miljoenpoten		155
165e zomerbijeenkomst: CHILOPODA – duizendpoten		155
165e zomerbijeenkomst: COLLEMBOLA – springstaarten		156
Beringen R	zie Reemer	
Beukeboom LW	zie Meijer	
Biesmeijer JC		
Oorzaken van de achteruitgang van wilde bijen in Noordwest-Europa		14
Boer P	zie ook Cuppen	
165e zomerbijeenkomst: TRICHOPTERA – schietmotten		160
165e zomerbijeenkomst: HYMENOPTERA PARASITICA – sluiwespinnen		171
165e zomerbijeenkomst: PSEUDOSCORPIONES – pseudoschorpioenen		173
165e zomerbijeenkomst: OPILIONES – hooiwagens		173
Boer P & Vierbergen G		
165e zomerbijeenkomst: BLATTODEA – kakkerlakken		156
165e zomerbijeenkomst: NEUROPTERA – gaasvliegen		160
Boer P, Chen Pp, Nieser N, Vierbergen G & Smits J		
165e zomerbijeenkomst: HYMENOPTERA ACULEATA – mieren		172
Cardol R	zie Kleukers	
Chen Pp	zie ook Aukema, Boer	
Chen Pp & Nieser N		
165e zomerbijeenkomst: HOMOPTERA – bladluizen, bladvlies & cicaden		160
Cornelissen ACM		
Bijen in en rond de stad; een literatuurstudie		120
Cuppen JGM	zie ook Aukema	
Entomofauna van de Gooi- en Vechtstreek. Verslag van de 165e zomerbijeenkomst te Naarden		151
Cuppen JGM, Gigengack K & Boer P		
165e zomerbijeenkomst: DERMAPTERA – oorwormen		156
Cuppen JGM, Vorst O, Heijerman Th, Van Nunen F, Jansen RP, Drost MBP, Van Ee G & Threels AJ		
165e zomerbijeenkomst: COLEOPTERA – kevers		162
De Keijzer MSM	zie ook Kuchlein	
De Keijzer MSM, Berg MP, Ten Ham C, Kuchlein JH, Liefting R & Wolschrijn JB		
165e zomerbijeenkomst: MACROLEPIDOPTERA – grote vlinders		160
De Kesel A	zie Haelewaters	
Dicke M		
Het geheim van de doodshoofdv�inder (column)		149
Drost MBP	zie Cuppen	
Eysker M	zie Kuchlein	
Felix R		
Waarnemingen aan de Duitse zandloopkever (Coleoptera: Carabidae: <i>Cylindera germanica</i>)		278
Gigengack K	zie ook Cuppen	
165e zomerbijeenkomst: MECOPTERA – schorpioenvliegen		160
Haelewaters D, Van Wielink P, Van Zuijlen JWA, Verbeken A & De Kesel A		
New records of Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) for The Netherlands		175
Heerlien M	zie Van Leusen	
Heijerman Th	zie Cuppen	
Heitmans WRB & Loonstra AJ		
<i>Anoetus alicola</i> : bodyguard van de kleine bandgroefbij, <i>Lasioglossum quadrinotatum</i> , nieuw voor Nederland		76
Jacobusse Ch	zie Sommeijer	
Jansen RP	zie Aukema, Cuppen	
Kleijn D & Raemakers IP		
Waardplantvoorkeur van hommels: terugkijken in de tijd		21
Kleukers R, Waterreus K, Rietveld A, Molenaar J, Cardol R, Noordijk J & Peeters TMJ		
Het jaar van de bij		2
Koevoets T		
Hybrideproblemen in het parasitaire wespengenus <i>Nasonia</i> (Hymenoptera: Pteromalidae)		270
Koomen P		
Einsteins bij (column)		1
Kraaijeveld K		
DIY-genomics (column)		269
Kuchlein JH	zie ook De Keijzer	
Kuchlein JH, Eysker M, Ten Ham C, De Keijzer MSM, Kuchlein-Nijsten CM & Wolschrijn JB		
165e zomerbijeenkomst: MICROLEPIDOPTERA – kleine vlinders		160
Kuchlein-Nijsten CM	zie Kuchlein	
Kühnen J		
Nesten van de donkere rimpelrug, <i>Andrena bimaculata</i> , in een geploegde akker – enkele observaties		59
Kuiper M & Noordijk J		
Hooiwagens (Opiliones) in Groningse akkerranden		231
Kwak M		
Generalisten en specialisten op duifkruid: wie bestuift wanneer het beste?		94
Liefting R	zie De Keijzer	
Loonstra AJ	zie ook Heitmans	
Het ondergrondse leven van de gewone sachembij, <i>Anthophora plumipes</i> (Hymenoptera, Apidae)		41
Meijer K, Smit C, Beukeboom LW & Schilthuizen M		
Native insects on non-native plants in The Netherlands: curiosities or common practice?		288
Moenen R		
De broedparasiet <i>Cacoxenus indagator</i> (Drosophilidae) en de parasitoïden <i>Melittobia acasta</i> (Eulophidae) en <i>Coelopencyrtus</i> sp. (Encyrtidae) bij solitaire bijen in kunstmatige nestgelegenheid		63
Molenaar J	zie Kleukers	
Moonen JJM		
Notes on the <i>Papilio machaon</i> group (Lepidoptera: Papilionidae) from the Palaearctic Papilionidae collection of the Zoological Museum of Amsterdam		184
Nederlof LJ & Ames H		
Verzorging en kweek van de roodschildwoestijnkever (Coleoptera: Tenebrionidae: <i>Eleodes hispilabris</i>)		222
Neve J	zie Sommeijer	
Nieser N	zie Aukema, Boer, Chen	
Noordijk J	zie Kleukers, Kuiper, Peeters	
Peeters TMJ	zie ook Kleukers	
Slaapgedrag en slaapgezelschappen van solitaire bijen (Apidae s.l.)		85
Peeters TMJ & Noordijk J		
Synthese, bijenonderzoek in Nederland		141
Prijs HJ		
165e zomerbijeenkomst: DIPTERA – vliegen en muggen		173
Raemakers IP	zie Kleijn	

Reemer M, Beringen R & Van der Slikke W	
De knautiabij, <i>Andrena hattorfiana</i> : bedreigde kroon op de beemdskroon	112
Rietveld A	zie Kleukers
Schilthuizen M	zie Meijer
Schoelitsz B	
Insectenwaan (column)	217
Smit C	zie Meijer
Smit J	
Verwacht en uiteindelijk gevonden in de Gelderse Poort: de broedparasieten <i>Nomada armata</i> en <i>Nomada sexfasciata</i> (Hymenoptera: Apidae)	36
Smit J & Van der Spek E	
165e zomerbijeenkomst: HYMENOPTERA ACULEATA – bijen en wespen	171
Smits JAH	zie Boer, Zwakhals
Sommeijer MJ, Neve J & Jacobusse Ch	
The typical development cycle of the solitary bee <i>Colletes halophilus</i>	52
Ten Ham C	zie De Keijzer, Kuchlein
Teunissen APJA	zie ook Belgers
Sexueel dimorfisme bij de huismierkever, <i>Tillus elongatus</i> (Coleoptera: Cleridae)	199
Teunissen APJA & Vendrig CFP	
Een Nederlandse populatie van de zeldzame en beschermde vermiljoenkever <i>Cucujus cinnaberinus</i> (Coleoptera: Cucjidae)	218
Threels AJ	zie Cuppen
Van Breugel P	
Nesthulp voor solitaire bijen en wespen	125
Van Dam NM	
Bittersweet bugs: the Dutch insect community on the nightshade <i>Solanum dulcamara</i>	193
Van den Bijtel H & Aptroot A	
Kleurdimorfisme bij mannelijke pluimvoetbijen, <i>Dasypoda hirtipes</i> (Hymenoptera: Melittidae s.l.)	91
Van der Slikke W	zie Reemer
Van der Spek E	zie Smit
Effecten van honingbijen, <i>Apis mellifera</i> , op insecten in natuurterreinen	103
Van Ee G	zie Aukema
Van Erkelens J	
De bloemvlieg <i>Lasiomma seminitidum</i> nieuw voor Nederland (Diptera, Anthomyiidae)	187
Van Leusen J & Heerlien M	
Digitaliseren van de entomologische collecties van Naturalis Biodiversity Center	259
Van Nunen F	zie Cuppen
Van Straalen N	
Het Isopoda-dieet (column)	249
Van Wielink P	zie Haelewaters
Van Zuijlen JWA	zie Haelewaters
Velthuis HHW	
Diversiteit en concurrentie bij bijen	6
Vendrig CFP	zie Teunissen
Verbeken A	zie Haelewaters
Vierbergen G	zie ook Boer
165e zomerbijeenkomst: THYSANOPTERA – tripsen	156
165e zomerbijeenkomst: ACARI – mijten	173
Vogels J	
First record of the salticid spider <i>Sibianor larae</i> (Araneae: Salticidae) in The Netherlands	254
Vorst O	zie Cuppen
Waterreus K	zie Kleukers
Wolschrijn JB	zie De Keizer, Kuchlein
Zwakhals K & Smits JAH	
Spectaculair grote <i>Megarhyssa</i> -sluipwespen in Nederland (Hymenoptera: Ichneumonidae: Rhyssinae)	250

Boekbesprekingen

Amiet F, Herrmann M, Müller A & Neumeyer R 2011	
Fauna Helvetica 26. Apidae 6. <i>Andrena</i> , <i>Melitturga</i> , <i>Panurginus</i> , <i>Panurgus</i>	147
Arndt E, Schitter P, Sfenthourakis S & Wrase DW (eds) 2011	
Ground Beetles (Carabidae) of Greece	238
Barnard PC 2011	
The Royal Entomological Society book of British insects	238
Blacquièrè T, Van Straalen NM & Buitèr R (eds) 2010	
Bijen – fascinerend, essentieel en bedreigd	148
De Heer K 2011	
Kriebelbeestjes in beeld	204
De Heer K, Van der Kolk E & De Ruijter J 2012	
Bijen in beeld	263
Dicke M 2011	
Blij met een dooie mug	209
Erwin TL & Pearson DL 2008	
A Treatise on the Western Hemisphere Caraboidea (Coleoptera). Their classification, distribution, and ways of life. Volume II. Carabidae – Nebriiformes 2	207
Erwin TL 2011	
A Treatise on the Western Hemisphere Caraboidea (Coleoptera). Their classification, distribution, and ways of life. Volume III. Carabidae – Loxomeriformes, Melaeniformes	207
Goulson D 2010	
Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation	146
Hölldobler B & Wilson EO 2011	
The leafcutter ants – civilization by instinct	240
Jeffery S, Gardi C, Jones A, Montaarella L, Marmo L, Miko L, Ritz K, Peres G, Rombke J & Van der Putten WH (eds) 2010	
European atlas of soil biodiversity	298
Jolivet P, Santiago-Blay J & Schmitt M (eds) 2011	
Research on Chrysomelidae 3	207
Lach L, Parr CL & Abbott KL (eds) 2010	
Ant ecology	209
Ott J (ed.) 2010	
Monitoring climate change with dragonflies	241
Reinheimer J & Hassler M 2010	
Die Rüsselkäfer Baden-Württembergs	294
Sterling P, Parsons M & Lewington R 2012	
Field guide to the micro-moths of Great Britain and Ireland	264
Termaat T & Kalkman VJ 2012	
Basisrapport Rode Lijst Libellen 2011 volgens Nederlandse en IUCN-criteria.	297
Van den Broek P, Van Everdingen J, Gassner F & Evenblij M 2012	
Ziekte van Lyme: nasleep van een tekenbeet	298
Van den Burg A, Nijssen M, Geertsma M, Waasdorp S & Van Nieuwenhuysè D 2011	
De Grauwe Klauwier, ambassadeur voor natuurherstel	203
Van der Maarel E, Sterk AA, Lensink BM & Freijsen AHJ 2011	
De Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek. Het Nederlandse duinonderzoek in historisch en international perspectief.	203
Van Harten A (ed) 2011	
Arthropod fauna of the United Arab Emirates, volume 4	205
Westrich P 2011	
Wildbienen, die andere Bienen 146	
Witt R 2009	
Wespen	263
Zurbuchen A & Müller A 2012	
Wildbienen-schutz – von der Wissenschaft zur Praxis	296