

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 summiere 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, O'Connor 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 prooi.
- (2) Parasieten, die bloed (hemolymfe) zuigen op de gastheer of obligaats 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 & O'Connor 1991). In categorie 5b komen bijenmijten voor die leven van micro-organismen, zoals *Cheyletophyes* (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).

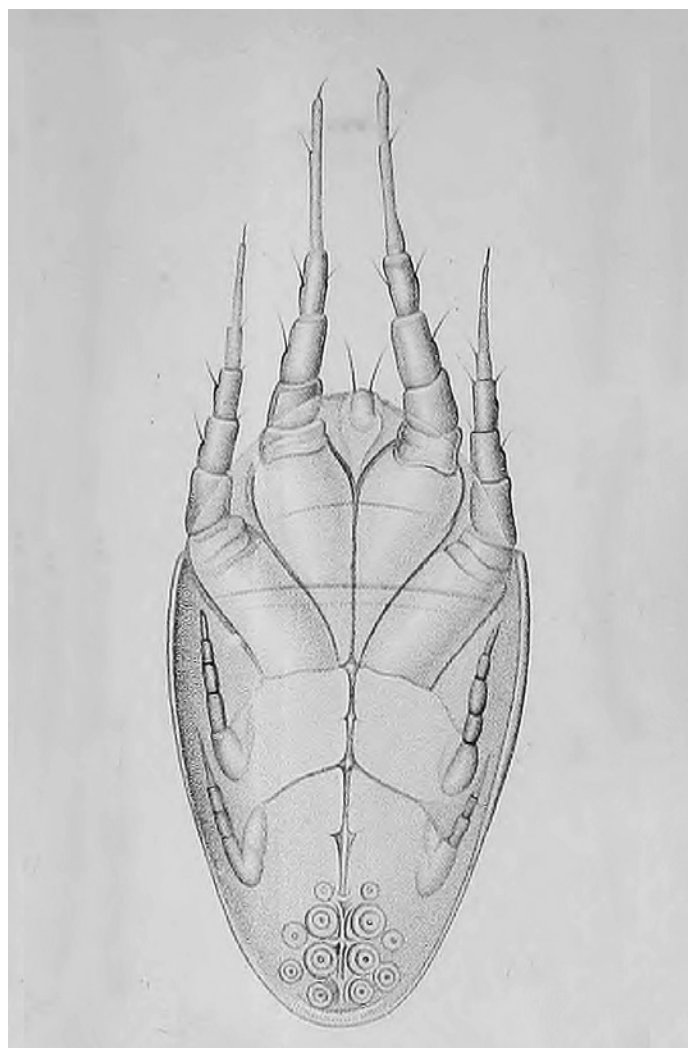
Tabel 1. De meest recente, taxonomische classificatie van *Anoetus alicola* (nomenclatuur van Acari volgens Krantz & Walther 2009).
Table 1. The most recently taxonomic classification of *Anoetus alicola* (nomenclature of Acari following Krantz & Walther 2009).

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 Histiosomatoidae Berlese, 1897
Familie Histiosomatidae Berlese, 1897
Subfamilie Histiosomatinae Berlese, 1897
Genus <i>Anoetus</i> Dujardin, 1842
Soort <i>Anoetus alicola</i> (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 deutonymfstadium. Deutonymfen ontwikkelen zich qua lichaamsbouw zeer afwijkend en lijken in habitus niet op de andere stadia. De versclerotiseerde deutonymf 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 deutonymfstadium 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 bijenmijtensoorten 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 minuscule 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*

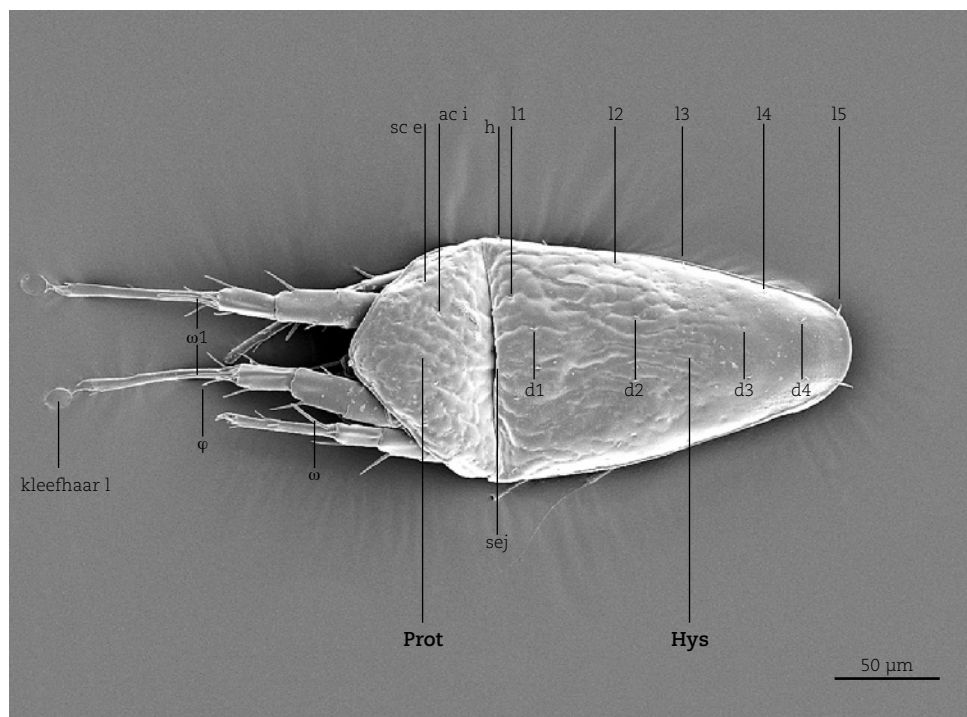
De vindplaats van de kleine bandgroefbij, *Lasioglossum quadrinotatum* (figuur 2) en *A. alicola* was een uit gebruik genomen akker bij Achterste Steenberg (RDS 185,586-466,149) vlak bij het

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 deutronimfen

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.

Histiostomatidae deutronimfen 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 *Anotus 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 *Anotus 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 (O'Connor 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).

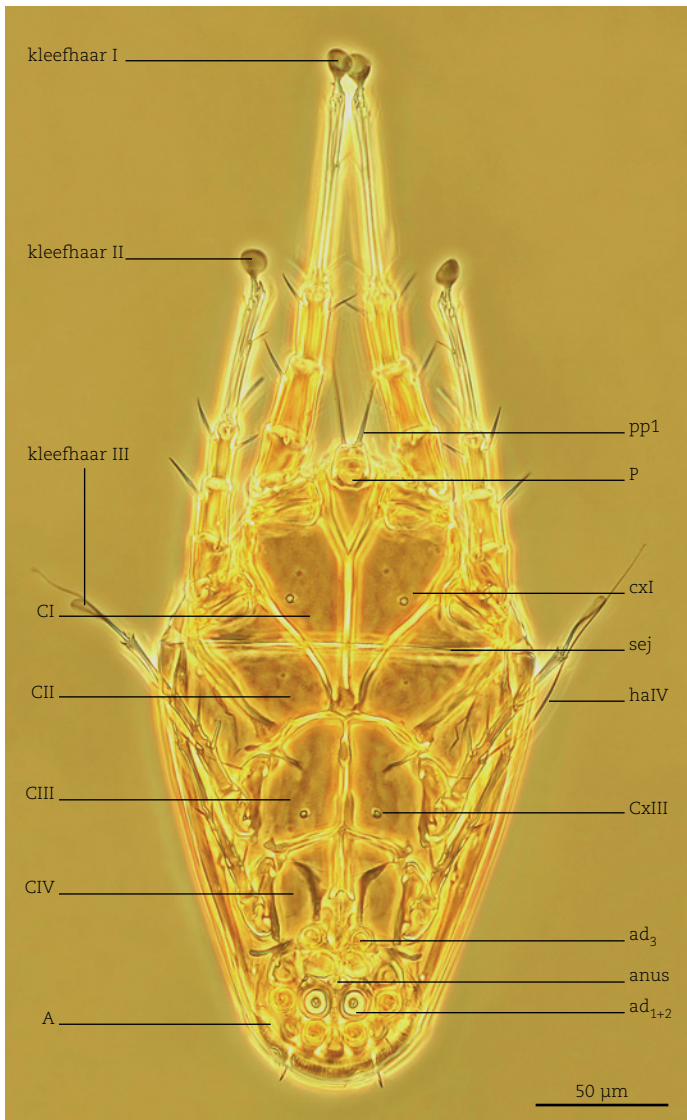
Ventrale regio:

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 trechtervormige 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 $\omega1$ 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 kleeftaaren 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 (= kleeftaaren 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 anterieure 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).

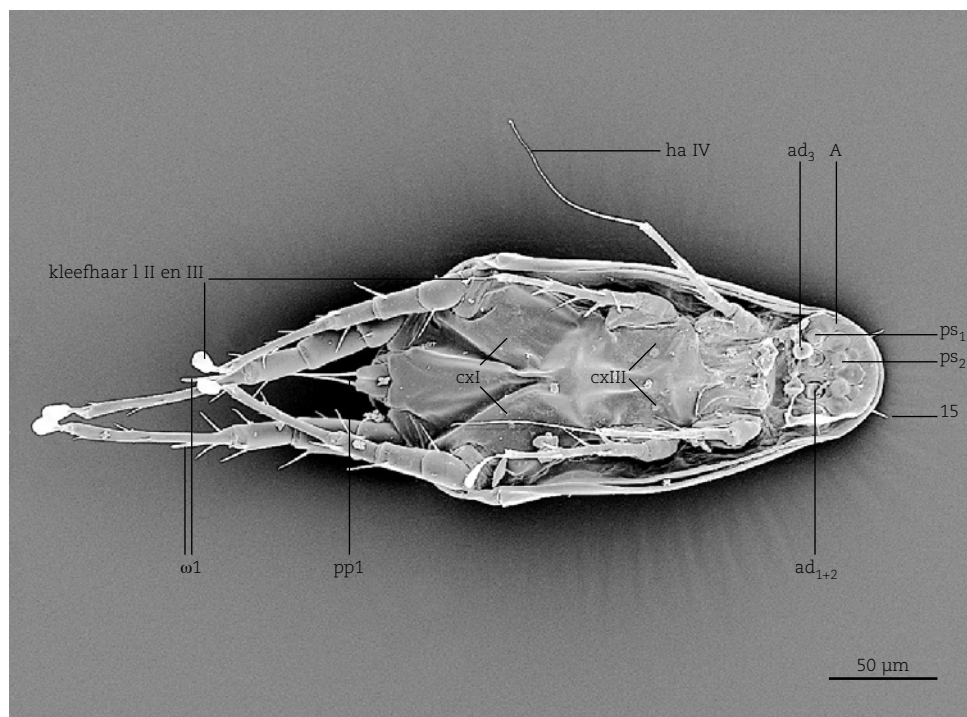
Verspreiding en status van de gastheren

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 symbiotische 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 histiostomide 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* (deutonymf). 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 conoïdes 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 acarinaria ontwikkeld. Het eerste metasomale tergiet bij deze bijen is vaak gepunteerd 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 *Sphecodes* (Halictidae) en *Nomada* (Apidae) zouden kunnen verspreiden.

Biologie

Biologisch zijn de met bijen geassocieerde Histiotomatidae 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 bandgroeftij 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 deutonymf 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 Histiotomatidae de productie van deutonymfen synchroniseren met het uitkomen van bijen waarop zij zich foretisch laten vervoeren (Eickwort 1979, Houck & O'Connor 1991). Eickwort (1994) meldt dat de deutonymfen 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 deutonymfen de bij om spoedig te vervellen tot tritonymfen 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 deutonymfen (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 haplodiploïd 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. Lammers (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 calamon-din* Muma (Acarina: Cheyletidae) fed on *Lepidoglyphus destructor* (Schränk) (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. Zoologische 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 âge 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 & O'Connor 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 & O'Connor 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 acarinarina. 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.
- Vliegenthart 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. Histiotomatidae-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: Histiotomatidae) 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