

### **3. HYMENOPTEROLOGEN TAGUNG TE STUTTGART**

Wijnand R.B. Heitmans

**Datum:**

Vrij. - Zo. 2/4.10.1998

**Weer:**

Niet direct van toepassing, maar bewolkt, regenachtig en uitzonderlijk koud ( $\pm 10^{\circ}\text{C}$ ). Het had geen zin om nog een veldexcursie te houden.

**Deelnemers:**

Uit Nederland: 3, Jan Smit, Theo Peeters, Wijnand Heitmans

In totaal:  $\pm 125$  personen, voornamelijk uit Duitsland, maar ook uit Oostenrijk, Zwitserland, Engeland en België.

Kosten deelname Tagung p.p.: DM 30,--

Totale kosten p.p.:  $\pm$  f. 300,-- (incl. Gaststätte, avondeten, benzine).

## Besprekingen en commentaren:

De eerste Tagung in 1994 was al door Theo en mijzelf bezocht en ook dit keer was het weer een gezellige en vooral laagdrempelige bijeenkomst, waarin iedereen elkaar makkelijk kon vinden. De Tagungen worden vooral georganiseerd voor Aculeatenfreunde. In totaal waren er 26 bijdragen, waarvan 17 praatjes en 9 posters. Kortom niet teveel en overzichtelijk. De meeste lezingen waren niet van een zwaar wetenschappelijk niveau, een aantal miste de nodige diepgang, maar sommige sneden toch wel interessante thema's aan, brachten nieuwe feiten aan het licht en/of waren gewoon bijzonder fraai geïllustreerd.

Ik resumeer en becommentarieer (met kleine letter) hier een aantal onderwerpen die in de verschillende bijdragen aan de orde kwamen. Vooral de lezingen over paringsgedrag en de mogelijke consequenties voor mannelijk en vrouwelijk reproductief succes hebben mij geboeid, want daar lees je bij Aculeata doorgaans niet zo veel over. De selectie van de onderwerpen is een persoonlijke smaak. Voor vaktermen zie de "verklarende woordenlijst" achteraan.

### \* Till Osten: "Die phoretische Kopula der Thynniden aus ökologischer Sicht"

Hij hield een lezing over Thynninae (Tiphidae) die hij in de hoog gelegen, aride Puna (N.-O. Argentinië) geobserveerd had. Thynninae leven vrijwel allemaal op het zuidelijk halfrond in mediterrane of woestijnachtige gebieden. Alle soorten van deze wespen hebben een foretische copula. De wespen komen heel plaatselijk en in sterk geconcentreerde aantallen voor. Dit heeft vermoedelijk te maken met de verdeling van de gastheren. De mannetjes zouden de door hun geïnsemineerde vrouwtjes naar de 'rijke' gebieden kunnen transporteren om gastheren te zoeken en voor nakomelingen te zorgen. De mannetjes van deze wespen zijn aanzienlijk groter dan de vrouwtjes en zijn uitgerust met krachtige vliegspieren en grote vleugels.

Zoals vele andere Tiphidae zijn alle soorten Thynninae ectoparasitoiden van meest scarabaeïde keverlarven. De verschillende soorten keverlarven voeden zich o.a. met wortels en plantenafval, maar ook met kadavers. Vaak zijn de voedselbronnen slechts tijdelijk beschikbaar. De wesp moet dan ook op het juiste moment arriveren. De vleugellose vrouwtjes kunnen de plaatsen met gastheren zonder mannetje vermoedelijk niet op tijd bereiken. De vrouwelijke kans op succes bij de voortplanting is dus mede afhankelijk van haar mannetje. Osten bestudeerde vooral de soort *Eucyrtokynnus avidus*, een van de grootste en daarom makkelijk te observeren wespen. Het aantal eieren dat een vrouwtje kan leggen zou max. 8 zijn. Dat is opmerkelijk laag in vergelijking met andere (primitieve) Aculeata [zover daar data over te vinden zijn, WH]. Bijv. vele soorten Bethyidae (vaak parasitoiden van keverlarven of rupsen) en Tiphidae en Scoliidae (allen parasitoiden van keverlarven) kunnen resp. zeker wel enige tientallen tot soms ver over de honderd eieren produceren. Ook van andere primitieve Aculeaten is bekend dat ze in potentie tientallen eieren kunnen leggen. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de primitievere taxa weinig of geen energie en tijd steken in het maken van nesten; alle resterende energie kan onder gunstige omstandigheden helemaal worden aangewend voor de voortplanting. Je noemt dit een trade-off-functie of populair gezegd een ruilfunctie. Een aardig bewijs voor de juistheid van deze hypothese vind je in sociale soorten, waar de vruchtbaarheid zeer sterk toeneemt naar mate de koningin minder betrokken of geheel is vrij gesteld van de bouw en onderhoud van het nest, zoals bekend in sociale Vespinae, Apinae en vele mieren. De vruchtbaarheid van solitaire, nestbouwende Aculeaten ligt doorgaans laag: velen brengen gemiddeld maar 5 tot hooguit 15 nakomelingen voort.

Bijna alle Aculeata zijn synovigeen. Vrouwtjes kunnen na ovipositie eiwitten opnemen van de gastheer/prooi door "host feeding" en eieren bijmaken. Het aantal rijpe eieren in het ovarium van solitaire soorten is vaak heel laag, zodat er dagelijks niet meer dan 1 of hooguit 2 eieren kunnen worden gelegd. Het voordeel van een lage eivoorraad is dat het vrouwtje niet met een abdomen vol met dooierrijke eieren moet foerageren. Ze zou dan te kwetsbaar zijn en bovendien in haar (vlieg)bewegingen beperkt kunnen worden. Maar als de af te leggen afstanden niet door het vrouwtje zelf, maar door het mannetje moeten worden overbrugd, zoals in de thynninen, treedt er een andere situatie op. Vrouwtjes van *E. avidus* kunnen zich permitteren om bij geboorte 8 rijpe eieren te hebben en maken een goede kans ze in een rijk plekje met gastheren te leggen en dan te sterven. De evolutie naar pro-ovigenie met lage fecunditeit (=vruchtbaarheid) zou hier dus onder bijzondere omstandigheden en onder zware selectieve druk op de dispersiepotentie van het mannetje hebben kunnen plaatsvinden. In een persoonlijk nagesprek met Osten is mij duidelijk geworden dat het bewijs nog wel eerst door experimenten moet worden geleverd, want die zijn er nog onvoldoende geweest. Zouden andere soorten met foretische copula een zelfde soort voortplantingsstrategie volgen? Hoe zit dat bijvoorbeeld met de gladde mierwesp, *Methocha ichneumonides*? De boodschap van de voordracht bleef enigszins verborgen in Osten's lezing, maar hij

is voor de Bzzz-lezer in bovenstaand betoog hopelijk verduidelijkt.

\* Annette Berger: "Paarungssysteme bei Pollenwespen der Gattung *Ceramius*"

Deze lezing werd goed gepresenteerd. Voor haar doctoraal studie (onder begeleiding van Volker Mauss) was ze in Zuid-Afrika geweest en had aldaar het uitwendige exoskelet en de anatomie van het inwendige geslachtsapparaat van enige soorten mannelijke pollenwespen (Vespidae, Masarinae) bestudeerd. Wespen van het genus *Ceramius* bezitten kenmerkende structuren aan het exoskelet en het genitaalapparaat die een rol spelen bij de paring. Het haakvormige uiteinde van de lange antenne wordt om die van het vrouwtje gedraaid. De trochanterlobben aan de voorpoten, het ventrale uitsteeksel van de abdominale sternieten en de lange harpidale verlengingen van het genitaalapparaat spelen waarschijnlijk een soortspecifieke, selectieve rol bij het precopulatieve gedrag. Heel bijzonder zijn ook de vorm en grootte van de accessorische geslachtsklieren, die veel groter zijn dan bij andere Aculeata [maar zijn die wel goed onderzocht in andere taxa? WH]. De mannetjes van de onderzochte *Ceramius* soorten kunnen op grond van deze eigenaardige, secundair seksuele kenmerken worden ingedeeld in minstens 4 verschillende subtaxa. Een belangrijke vraag bij dit onderzoek is natuurlijk welke functies de structuren zouden kunnen hebben bij de paring en nog belangrijker, welke betekenis zouden zij hebben voor het reproductief succes. Het ziet er naar uit dat de precopulatieve tijdsduur verschilt bij de bestudeerde soorten. Mogelijk herkent en selecteert het vrouwtje een mannetje aan zijn specifieke vorm. De paring zelf, d.w.z. het genitaal contact, duurt waarschijnlijk kort, slechts enige seconden. De spermaoverdracht is dus snel. Het sekreet van de accessorische klieren wordt histologisch gekarakteriseerd als mucopolysacchariden. Het is mogelijk dat de grote klieren na de spermaoverdracht deze chemische stoffen afscheiden die bij het vrouwtje een zogenaamde 'mating-plug' vormen, zodat de kans wordt verkleind dat zij nog door een ander mannetje wordt geïnsemineerd. Het is echter niet bekend hoeveel keer de vrouwtjes bereid zijn te paren in hun leven en of daar verschillen in zitten op soortsniveau. De grote morfologische diversiteit in het mannelijk geslachtsapparaat en de bijbehorende functies zijn grotendeels nog onbekend. Waarschijnlijk zijn ze onder verschillende selectiedrukken ontstaan en daarom niet eenduidig door een enkele hypothese te verklaren, aldus Berger. Ze hoopt dat een volgende student haar kan opvolgen, die vooral het paringsgedrag van de diverse soorten zal moeten analyseren.

\* Manfred Blösch: "Präkopulationsverhalten bei Grabwespen"

Hij sprak over precopulatief gedrag en bij verschillende spheciden [Het is mij niet helemaal duidelijk wat er nu precies wordt bedoeld met de term 'precopulatief', maar ik beschouw het hier maar als een onderdeel van de balts]. De nadruk werd bij deze lezing vooral gelegd op het vergelijken van anatomische structuren van mannetjes; met name de organen die een rol spelen bij het seksueel stimuleren van het vrouwtje.

Blösch memoreerde dat de meeste graafwespmannetjes vaak pardoos, zonder voorafgaand baltsgedrag, op de rug van het vrouwtje stappen en verwoede pogingen doen tot een verkrachting, althans dat zijn wij geneigd te denken [WH]. Vrouwtjes kunnen zich echter verzetten tegen de acties van mannetjes. Bij afweer nemen de op de rug gezeten mannetjes een soortspecifieke, precopulatieve houding aan om vrouwtjes toch nog tot paring te stimuleren. Mannetjes kunnen minuten lang op het vrouwtje blijven zitten en kunnen met bijv. karakteristieke bewegingen van het achterlijf, het intensiveren van allerlei antennale contacten en met behulp van de mandibels, vrouwtjes proberen als nog seksueel receptief te krijgen. Blösch illustreerde zijn verhaal met een paar schitterende dia's van o.a. verscheidende *Passaloecus* soorten, *Lestica subterranea* en *Oxybelus argentatus*. Antennale bewegingen zijn vaak zeer snel. Voor een precieze analyse zou je het gedrag op video moeten vastleggen om zo de functie van de anatomische structuren van het exoskelet te kunnen begrijpen. De vorm van de antennen en de antennale organen (o.a. thyloïden) zijn vaak specifiek in bepaalde taxa en zij zouden van speciale betekenis bij het voorspel tot de paring.

Wat ik miste bij Blösch is een benadering van zijn bevindingen vanuit een (gedrags)oecologisch, evoluti-

onair perspectief. In de moderne evolutiebiologie wordt de studie aan paringsgedrag vaak 'vertaald' in termen van male-male competition, sperm competition, female choice, sexual selection en male/female fitness. Hieruit kun je relevante vragen formuleren. Interessant om te weten is bijvoorbeeld onder welke selectiedruk mannetjes in sommige taxa secundaire structuren in het exoskelet hebben ontwikkeld voor de paring en waarom om die in andere groepen ontbreken en of er een verband zou kunnen bestaan tussen de identieke bouw van het genitaalapparaat en de ontwikkeling van secundaire, anatomische structuren? [WH, Theo Peeters]. Zonder een evolutionaire visie lopen de op zich interessante, ethologische waarnemingen het gevaar in het stadium van de anecdote te blijven steken.

Veel soorten graafwespvrouwtjes hebben waarschijnlijk genoeg aan een enkele paring in hun leven en er is wel geobserveerd dat vrouwtjes na de paring (plaatsen met) mannetjes ontwijken. Uit het oogpunt van een vrouwtje is een tweede paring alleen interessant als zij later een 'fitter' mannetje zou tegen komen, zodat zij zijn sperma (ook) kan gebruiken (female choice). Voor mannetjes zal de kans doorgaans klein zijn met meerdere vrouwtjes te kunnen paren, omdat zij vaak geïnsemineerde exemplaren zullen ontmoeten en dan geweigerd worden. Het belang van een mannetje is echter zoveel mogelijk vrouwtjes te insemineren (male fitness), vandaar dat zij sterk geselecteerd kunnen zijn op een volgende paring bij het vrouwtje af te dwingen. Bij mannetjes die in een dergelijke paringssituatie verkeren hebben zich waarschijnlijk anatomische structuren ontwikkeld, zoals die door Blösch werden besproken. Er zijn trouwens aanwijzingen gevonden dat het sperma van het laatste mannetje een grotere kans heeft bij de eerste volgende ovipositie eerder gebruikt te worden dan dat van zijn concurrent(en). Het sequentieel gebruik van sperma is dan een drijvende kracht achter de 'sperm competition'. In dat geval hebben mannetjes er altijd voordeel bij een paring te forceren en zullen zij veel tijd en energie steken in precopulatief gedrag. Als je in het veld precopulatief gedrag waarneemt weet je natuurlijk niet of het vrouwtje al eerder heeft gepaard, maar de kans daarop is waarschijnlijk groot. Uit de literatuur en bij testen met vele soorten sluipwespen (en Ampulicinae) weten we dat vrouwtjes uit het veld vrijwel altijd geïnsemineerd zijn. Bij taxa met precopulatief gedrag zou het daarom van groot belang zijn te weten hoe een eerste paring verloopt. Zijn vrouwtjes van die soorten soms altijd zo kieskeurig en dienen mannetjes zich direct nadrukkelijk te identificeren via hun complete instrumentarium om het vrouwtje sexueel receptief te krijgen of is hier alleen sprake van bij een tweede en volgende paringspoging? Natuurlijk weet ik dat het observeren van paringen in wespen en bijen lang niet altijd eenvoudig is, zoals Blösch al concludeerde. Bepaalde soorten wespen zijn makkelijk in gevangenschap te manipuleren en gedragen zich min of meer zoals in de vrije natuur. Bij andere soorten laten paringen zich niet of lastig ensценen. Vooral bij soorten die elkaar vliegend dienen te ontmoeten is het paringsgedrag uiterst moeilijk vast te leggen. Tot zover een weergave van onze nabesprekingen.

- \* Karsten Seidelmann: "Berücksichtigen Weibchen der Roten Mauerbiene die Gefahr einer Parasitierung bei ihrem mütterlichen Investment?"

Seidelmann doet al jaren oecologisch onderzoek aan de rosse metselbij *Osmia rufa*. Hij presenteerde een onderzoek met de vraag of het vrouwtje haar foerageergedrag (en daarmee de investering in broedcellen) aanpast aan de kans dat haar nakomelingen geparasiteerd worden en dus verloren gaan. *O. rufa* maakt lineaire nesten in bestaande gaten in muren en hout. Er worden een voor een nestcellen aangelegd. Tijdens de provianderingsfase wordt een in aanbouw verkerende cel onbeschermd achter gelaten door de moederbij. In die periode kan een van de vele soorten parasieten indringen en de voedselvoorraad opeten of de nakomeling parasiteren. De vrouwelijke bij investeert in het begin van haar leven voornamelijk in dochters en later in zonen. In een nestgang wordt aan de basis altijd eerst een serie dochters gevonden en aan de openingskant zonen. Bij het afsluiten van het nest wordt vaak een vestibulum of atrium geconstrueerd. Men ging er vanuit dat een dergelijke constructie werd vervaardigd om parasieten te weren, zoals sluipwespen en wolzwevers (Diptera). Seidelmann vond echter dat er vrij vaak geen vestibulum wordt aangelegd en dat bovendien nesten met een vestibulum helemaal niet minder werden geparasiteerd. Hij bepleit nu dat het vestibulum niet zozeer beschouwd moet worden als parasieten werende structuur, maar dat er eerder gedacht moet worden aan een thermoregulatorische functie. Het vrouwtje zou efficiënt opereren tegen parasieten door in de tweede helft van haar vliegtijd de cellen van minder proviand te voorzien als de kans op parasitering toeneemt. Het resultaat is dat de verliezen dan voornamelijk komen te liggen bij kleine zonen. Het verlies aan moederlijk reproductief succes (female fitness) wordt daardoor beperkt. Ook een verschuiving in de geslachtsverhouding van de nakomelingen naar de vrouwelijke kant

is bij hoge kans op inteelt ook niet ongunstig [niet genoemd door de spreker].

Seidelmann was niet in staat geweest individuele bijen te volgen, zo deelde hij mij mee. Hij keek voornamelijk op populatieniveau. Of de individuele moeder werkelijk zo opereert als hij nu suggereert is naar mijn mening nog niet volledig onderbouwd. Weersinvloeden blijken bijvoorbeeld ook invloed te hebben op de grootte van de aangelegde broedcel(len) als mede het geslacht van de nakomeling(en). Verder zou er nog moeten worden aangetoond of het gedragspatroon van *O. rufa* even effectief is tegen ieder van door de spreker onderscheiden 27 soorten verschillende parasieten.

Tot slot wil ik de aandacht vestigen op twee lezingen over het gedrag van sociale broedparasieten in het nest van hun gastheer.

\* Gertraud Küpper: "Brutpflege bij Kuckuckshummeln? Sozialparasiten sorgen für ihren Nachwuchs"

Zij sprak over de broedzorg bij de koekoekshommel *Bombus (Psithyrus) sylvestris* bij haar voornaamste gastheer, de weidehommel *B. pratorum*. In tegenstelling tot andere sociale parasieten doodt *B. sylvestris* de weidehommelkoningin niet als zij is binnengedrongen, maar leeft voor langere tijd samen met haar. Mocht de koningin toch dood gaan dan is de indringster niet in staat haar dominante positie over de werksters over te nemen. In dat geval gaan de werksters zelf allemaal eieren leggen en kan de parasiet haar eigen nakomelingen niet meer tegen zo een overmacht verdedigen. De parasiet heeft er dus wonderwel belang bij dat de weidehommelkoningin zo lang mogelijk in leven blijft opdat zij dan ook veel nakomelingen kan groot brengen, voordat de werksters beginnen met eieren leggen. De parasiet moet haar eigen larven wel verdedigen tegen de koningin en probeert die van de koningin te doden, zodat ze zelf de meeste jongen groot krijgt. De koningin verdedigt op haar beurt ook haar eigen nakomelingen. De werksters zijn vreemd genoeg niet agressief tegen de indringster. Küpper vermoedt dat de parasitaire hommel feromonen [hier worden allomonen bedoeld, WH] afscheidt die bij de werksters agressiviteit onderdrukt. Typisch gedrag is het 'wrijven met de kop' dat mogelijk betrekking heeft met de afgifte van allomonen.

\* Karl-Heinz Schwammberger: "Beobachtungen zu den Verhaltensbeziehungen zwischen dem Sozialparasiten *Sulcopolistes atrimandibularis* und seinem Wirt *Polistes biglumis*"

Schwammberger observeerde het gedrag van de parasitaire veldwesp *Sulcopolistes atrimandibularis* in nesten van haar gastheer *Polistes biglumis*. Hij meldde dat ook *S. atrimandibularis* de *Polistes* koningin niet doodt. Een succesvolle indringster is in staat een deel van de gemacereerde buit (vleesballetje) van een werkster afhandig te maken en het met het sekreet van haar eigen speekselklieren te bewerken om hem daarna weer terug te geven. Een paar dagen na de 'inruil-acties' houdt *P. biglumis* op eieren te leggen, waarna de parasiet de legfunctie overneemt. Als het de parasiet niet gelukt een buit af te nemen blijft de koningin of het dominante *Polistes* vrouwtje eieren leggen, soms doen ze het beiden in dezelfde nestcel. In dat geval probeert de parasiet vooral in de vroege ochtend of bij slecht weer -wanneer er geen buit is- de kop en thorax van de gastheren te bewerken. Vermoed wordt dat ook hier feromonen [= allomonen, WH] worden afgescheiden die de eileg van de gastheer moeten remmen.

### Verklarende woordenlijst:

allomoon: chemische signaalstof of "allelochemical" die informatie overdraagt tussen twee soorten, waarvan de producent echter alleen voordeel heeft.

feromoon: chemische signaalstof die informatie overdraagt uitsluitend tussen individuen van dezelfde soort.

foretische copula: copula waarbij het vleugelloze vrouwtje door het mannetje wordt getransporteerd met de mandibels, maar waarbij er tevens genitaal contact onderhouden wordt. Het wordt verplicht bij alle soorten Thynninae (Tiphidae) aangetroffen en het komt verspreid voor in sommige genera en soorten der Bethyidae, Mutillidae en overige Tiphidae.

parasitoid: arthropode (meestal Hymenoptera, Diptera, Coleoptera) die per eilegsel een gastheer/prooidier gebruikt, die door de nakomeling(en) wordt geconsumeerd of op op een indirecte manier wordt gedood.

pro-ovigenie: wanneer een vrouwtje bij geboorte investeert in een vast aantal (rijpe) eieren

synovigenie: wanneer een vrouwtje gedurende haar leven eieren kan laten rijpen/bijmaken.

Dit gebeurt vaak als het vrouwtje de beschikking heeft over een eiwitrijke voedselbron (bijv. door zgn. host feeding).

vestibulum: ruimte tussen de wand van de laatste broedcel en de eindplug in nesten van in

muren, hout en slakkenhuizen etc. nestelende, solitaire bijen en wespen; ook wel atrium genoemd.

### **Bijzonderheden/opmerkingen:**

Samenvattingen van de bijdragen kunnen misschien nog bij Dr. Till Osten worden nabesteld.

Ref.:

Blank, S.M. und T. Osten, 1998 (red.). Beiträge der 3.Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart. 1-34. [ISBN 3-931374-12-2]

### **Volgende Tagung:**

In 2000, opnieuw in Stuttgart.