HOOFDSTUK 5 BIOLOGIE VAN WESPEN

T.M.J. Peeters

De levenswijzen van de verschillende soorten wespen lopen sterk uiteen. Zo vangen sommige soorten spinnen om er hun larven mee te voeden, terwijl andere zich gespecialiseerd hebben in het vangen van honingbijen. Ook de nestbouw is zeer divers: van een eenvoudige spleet tussen stenen tot een groot, complex bouwwerk van een papierachtige stof. In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de biologie van wespen, dat als achtergrond kan dienen bij de besprekingen van de verschillende families, genera en soorten. Achtereenvolgens komen aan bod: voortplanting en ontwikkeling, voedsel, nestbouw, natuurlijke vijanden. Dit hoofdstuk behandelt de algemene aspecten van de biologie van angeldragende wespen. In de teksten over de verschillende families komen nog vele zaken aan bod die per familie verschillend zijn.

VOORTPLANTING EN ONTWIKKELING

Insecten kunnen worden onderverdeeld in groepen met een volledige en groepen met een onvolledige gedaanteverwisseling. Bij insecten met een onvolledige gedaanteverwisseling (hemimetabool) verloopt de ontwikkeling van larve naar imago via een reeks vervellingen, en na de laatste vervelling is het dier volwassen. Er is dus geen popstadium en de larve lijkt vaak al sterk op het imago. Hiertoe behoren bijvoorbeeld sprinkhanen, wantsen en libellen.

Wespen behoren tot de insecten met een volledige gedaanteverwisseling (holometabool), waarbij de overgang van larve naar imago via een popstadium verloopt. De larven lijken meestal niet of nauwelijks op de volwassen dieren. Andere insecten met een volledige gedaanteverwisseling zijn bijvoorbeeld vliegen, vlinders en kevers. Nadat het ei is uitgekomen, doorloopt de larve doorgaans vier tot vijf stadia, waarna ze zich verpopt. Na een bepaalde tijd, die tussen de verschillende soorten sterk kan variëren, komt het volwassen dier uit de pop tevoorschijn. Dit volwassen dier zal zich weer gaan voortplanten.

Geslachtelijke voortplanting

Het vinden van een partner en baltsgedrag

De meeste wespen planten zich geslachtelijk voort: de mannetjes bevruchten de vrouwtjes. De wespen vinden elkaar op verschillende manieren. Sommige soorten zijn visueel ingesteld en staan 'op de uitkijk' voor partners, terwijl andere gebruik maken van feromonen. Deze seks-lokstoffen worden door de vrouwtjes geproduceerd om mannetjes te lokken.

Mannetjes van in de grond nestelende soorten vliegen vaak in grote aantallen vlak boven de grond. Elk mannetje lijkt in een bepaald gebied te patrouilleren en duikt af op allerlei insecten die hij tegenkomt, inclusief andere mannetjes. Bij sommige soorten zijn de mannetjes territoriaal, waarbij ze posten innemen die regelmatig worden afgevlogen (bijvoorbeeld graafwespen van het genus *Astata*). Bij het graafwespengenus *Trypoxylon* blijven mannetjes op wacht in de nesten wanneer het vrouwtje afwezig is. Bij deze soorten participeren de mannetjes enigszins in de verzorging van het nest, hetgeen bij wespen zeer ongewoon is. Van het baltsgedrag van wespen dat vooraf gaat aan de copulatie zijn diverse waarnemingen bekend. Naast het genitaal hebben de antennen, poten, kaken en andere lichaamsdelen van de mannetjes vaak een specifieke bouw die van belang is bij het balts- en copulatiegedrag (zie o.a. BLÖSCH 2000).

De paring

Een vrouwelijke wesp paart doorgaans slechts één of enkele keren, direct nadat ze uit de cocon gekropen is. Daarna maakt ze kenbaar dat ze niet meer wil paren door middel van een speciale vlucht of door haar achterlijf en poten zodanig te bewegen dat het mannetje niet in staat wordt gesteld contact te maken. Bij enkele graafwespengenera (bijvoorbeeld *Oxybelus* en *Trypoxylon*) paart het vrouwtje verschillende keren gedurende een periode van enkele dagen.

Copulatie kan plaatsvinden in de lucht, op planten, op de grond of in een nest. Bij de meeste wespen benadert het mannetje het vrouwtje van boven en grijpt hij haar met de kaken en poten vast. Het eerste contact kan gelegd worden in de vlucht, waarna het paartje op de grond belandt of op de vegetatie waar ze enkele seconden tot meer dan een uur samen verblijven. Bij rupsendoders *Ammophila* zie je soms een mannetje boven op een vrouwtje zitten, terwijl ze samen van bloem tot bloem vliegen.

De meeste wespen paren in een houding waarbij het mannetje de kop dezelfde kant op richt als het vrouwtje (kop-kophouding, fig. 1). Bij sommige wespen klimt het mannetje aanvankelijk op deze wijze op het vrouwtje, maar nadat de genitaliën in contact zijn gekomen, richten de partners zich in tegenovergestelde richting. Deze touwtrekhouding vinden we bij angeldragende wespen, voor zover bekend, bij primitieve kakkerlakkenwespen uit de genera *Ampulex* (niet inheems) en *Dolichurus*.

In diverse wespengroepen zoals platkopwespen, mierwespen en keverdoders zijn de vrouwtjes vleugelloos en dragen de vaak grotere mannetjes de vrouwtjes gedurende de paring met zich mee de lucht in. Dit paringsgedrag wordt foretische copulatie genoemd. Dit type copulatie zou een belangrijke bijdrage kunnen leveren aan de verspreiding van deze soorten.

De paringsdrift van de mannetjes wordt overigens op slinkse wijze uitgebuit door bepaalde bloemen (zie kader).

Figuur 1
Paring in kop-kophouding: grote rupsendoder *Ammophila sabulosa*.

Peeters 2004. In: Nederlandse Fauna 6: 75-96

Figuur 2
Larve van de Franse veldwesp *Polistes dominulus.*

Ongeslachtelijke voortplanting

Van sommige wespensoorten kunnen de vrouwtjes zich ook zonder mannetjes voortplanten. Verschillende goudwespachtigen (Chrysidoidea) planten zich soms ongeslachtelijk voort; dit wordt parthenogenese genoemd. Meestal is sprake van arrhenotokie: het vrouwtje legt onbevruchte eieren, waaruit mannetjes komen. Deze mannetjes kunnen vervolgens het vrouwtje bevruchten, zodat zij ook dochters kan voortbrengen. Soms komt bij tangwespen (Dryinidae) thelytokie voor: in dat geval komen er uitsluitend vrouwtjes uit de onbevruchte eieren.

Eileg en eiontwikkeling

De meeste wespensoorten leggen een ei op de buitenkant van de verlamde prooi. De plaats waar het ei op de prooi gelegd wordt is relatief constant binnen een soort, genus of groep van genera. De positie van het ei is belangrijk, omdat de meeste pasgeboren larven met eten beginnen zonder zich te verplaatsen. Weke punten in het harde uitwendige skelet van insecten, zoals bij de coxa aan de onderzijde van de prooi, hebben daarom de voorkeur. Tangwespen (Dryinidae) wijken hiervan af want die leggen hun eieren in hun gastheren (cicade-achtigen). Sommige platkopwespen (Bethylidae) leggen verschillende eieren (tot 16) op één gastheer. Bij sommige goudwespen (Chrysididae) en knotswespen (Sapygidae) is waargenomen dat er twee eieren op een prooi werden gelegd, maar dit is niet gebruikelijk en betreft waarschijnlijk uitzonderingen. Meer over eileg van parasitaire wespen is te lezen in de paragraaf *Parasitoïden.*

Eileg in een lege broedcel voordat deze wordt voorzien van voedsel, vindt plaats bij enkele graafwespen en bij alle Vespidae. Eumeninae hangen hun eieren aan steeltjes aan de wand van de broedcel. Andere plooivleugelwespen, zoals sociale wespen, leggen de eieren los in de nestcellen of plakken ze aan de celwand vast.

De eieren van wespen zijn witachtig, worstvormig en beschermd door een zeer dunne 'eischaal' (chorion). Bij solitaire soorten duurt de eifase slechts twee of drie dagen, maar bij sociale wespen duurt deze fase minstens twee weken.

Ontwikkeling larven

Het eerste larvale stadium lijkt vaak niet op de volgroeide larve. Het is niet alleen kleiner maar heeft ook een relatief grote kop en de monddelen zijn vaak nog niet compleet. De larve voedt zich in het begin met de vloeibare en zachte delen van de prooi(en). Terwijl ze groeit vervelt ze vier of vijf keer. Ze consumeert al het voedsel dat in de broedcel aanwezig is of door de moeder wordt aangedragen. De larven van de meeste solitaire wespen eten niet van de harde delen van de kop, het chitinepantser, de vleugels en andere slecht verteerbare delen van de prooi. De resten blijven in de broedcel achter en worden opzij geduwd als met het spinnen van de cocon wordt begonnen. Soms worden de overgebleven prooiresten in de coconwand verwerkt.

Volwassen larven hebben een madeachtig uiterlijk en zijn gewoonlijk wit- of geelachtig van kleur (fig. 2). Als gevolg van het opnemen van lichaamsvocht van hun prooi kunnen ze echter ook grijs- of groenachtig of zelfs roze van kleur zijn. Het kopkapsel is duidelijk te onderscheiden en vaak bruinig van kleur. De kop heeft geen ogen en de antennen zijn gereduceerd tot twee of drie kleine tastorgaantjes. De kaken zijn goed ontwikkeld en voorzien van krachtige spieren die een groot deel van het kopkapsel innemen. Het lichaam heeft geen poten maar wel zijn er vaak lobben of 'pseudopoden' te zien, die de larve ondersteunen bij zijn bewegingen in de broedcel. De larve heeft tien paar kleine stigmata. Wespen-

WESPEN GEFOPT DOOR ORCHIDEEËN

Bepaalde soorten orchideeën maken op een handige manier gebruik van de paringsdrift van mannelijke wespen. De brede wespenorchis *Epipactis helleborine* is voor haar bestuiving aangewezen op plooivleugelwespen van de genera *Vespula* en *Dolichovespula.* Deze wespen worden aangetrokken door lokstoffen die de bloem uitscheidt. De wesp landt op de lip van de bloem en loopt een stukje in de richting van de kelk om van de nectar te kunnen likken. Hierbij schuiven de meeldraden over de kop en rug van de wesp (fig. 3), waardoor hij bij zijn vertrek stuifmeelkorrels meeneemt. Bij een volgende bloem kan het stuifmeel op de stempel terechtkomen, zodat bevruchting plaatsvindt. De bouw van de brede wespenorchis is aangepast aan de bouw van deze wespen. De bloem wordt wel door andere insecten bezocht, zoals bijen en zweefvliegen, maar deze zorgen niet voor de bestuiving (WEEDA ET AL. 1994).

De vliegenorchis *Ophrys insectifera* (fig. 4) verleidt graafwespen van het genus *Argogorytes* doordat ze geurstoffen verspreidt die lijken op de stoffen in de Dufour-klieren in de kaken van *Argogorytes* (AGREN & BORG-KARLSON 1984, KULLENBERG 1961). Wanneer de mannetjes met de bloemen proberen te paren krijgen ze stuifmeelklompjes opgeplakt, waarmee ze naar een volgende bloem vliegen die zo bestoven wordt.

Figuur 3
De middelste wesp *Dolichovespula media* op de bloem van een brede wespenorchis *Epipactis helleborine.* Te zien is hoe de meeldraden over de kop schuiven.

Figuur 4
De vliegenorchis *Ophrys insectifera,* die door middel van lokstoffen de mannetjes van graafwespen van het genus *Argogorytes* weet te verleiden.

Figuur 5
Ontwikkeling van twee larven van de plooivleugelwesp *Symmorphus bifasciatus* in een kunstnest.
5a
Twee nestcellen met verlamde larven van bladhaantjes (Chrysomelidae), die als prooi dienen. In elke nestcel is een ei gelegd (in de rechtercel met pijl aangeduid).
5b
De larven (aangeduid met pijlen) zijn uitgekomen en voeden zich met de prooien.
5c
De larven zijn volgroeid en de prooien zijn op. De rechterlarve heeft een extra tussenwandje gesponnen (aangeduid met pijl).
5d
De larven hebben een cocon gesponnen, waarin zij zich verpoppen. Ook de linkerlarve heeft nu een extra tussenwandje gesponnen (aangeduid met pijl).

Figuur 6
Ontwikkeling van twee larven van een graafwesp van het genus *Trypoxylon* in een kunstnest.
6a
Twee nestcellen met verlamde spinnen, die als prooi dienen. In elke nestcel is een ei gelegd (met pijlen aangeduid).
6b
De larven (aangeduid met pijlen) zijn uitgekomen en voeden zich met de prooien.
6c
De larven zijn volgroeid en de prooien zijn op (een van de larven is tijdens het fotograferen achtergebleven in de andere nestzijde).
6d
De larven hebben een cocon gesponnen, waarin zij zich verpoppen.

larven lijken op het eerste gezicht sterk op elkaar, maar het is gewoonlijk mogelijk om de verschillende genera te onderscheiden op basis van de bouw van onder andere de kaken, maxillae, antennen en de stigmata. In figuur 5 en 6 is de larvale ontwikkeling van twee soorten wespen in een kunstmatig nest in beeld gebracht.

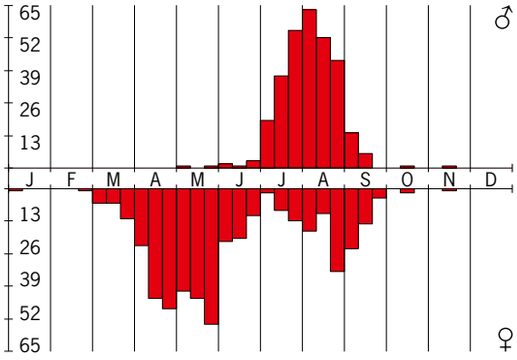
Het laatste larvenstadium, meestal het vijfde, voedt zich nog enige tijd en begint dan met het spinnen van de cocon. In dit stadium neemt de larve nog sterk toe in gewicht. Meestal groeien de larven van solitaire wespen zeer snel en duurt de voedingsfase vijf tot zeven dagen. Sociale wespenlarven ontwikkelen zich gewoonlijk veel trager.

Voordat de cocon wordt gesponnen maakt de larve de broedcel schoon door het afval weg te drukken naar de uiteinden van de cel. Ze bevestigt dan enkele zelf gesponnen draden aan verschillende punten van de broedcel en begint met het spinnen. De structuur van de coconwand verschilt aanzienlijk tussen verschillende soorten, afhankelijk van de materialen die erin verwerkt worden, de samenstelling van de spinstof en de andere uitscheidingen van de larve. Ook de bouw van de cocon verschilt sterk, zodat het soms mogelijk is het genus of zelfs de soort daaraan te herkennen. Sommige graafwespen maken harde cocons en de larven van de subfamilie Bembicinae maken een serie poriën in de coconwand. Stengelbewonende wespen maken een dunne of rudimentaire cocon, en soms zelfs helemaal geen cocon. Larven van sociale wespen die zich ontwikkelen in langwerpige papieren broedcellen spinnen een dunne wand tegen de broedcel terwijl de celopening wordt afgesloten met een dikke zijden kap.

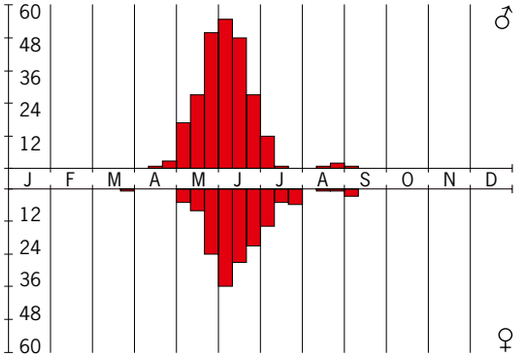
Wespenlarven hebben geen uitscheidingsorganen. Hun voedsel is echter zeer eiwitrijk en bestaat slechts voor een klein deel uit onverteerbaar materiaal. Dit komt in de darm terecht, die gesloten blijft gedurende het grootste deel van de larvale stadia. De uitwerpselen hopen zich op en worden afgescheiden voor, tijdens of na het spinnen van de cocon. Door dit zo lang uit te stellen, voorkomt de larve vervuiling van haar directe omgeving. Omgeven door een dun membraan worden de faecaliën afgescheiden in het uiteinde van de cocon als een zwarte massa die ook wel het meconium wordt genoemd. De urine blijft in het lichaamsvocht als ondoorzichtige witte bolletjes tot het

Figuur 7
Voorbeelden van verschillende typen levencycli aan de hand van vliegtijddiagrammen voor de verschillende seksen. Op de x-as de maanden verdeeld in perioden van 10 dagen, op de y-as het aantal waargenomen individuen.

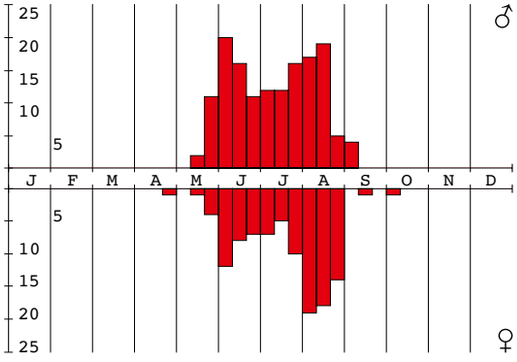
7a
Vliegtijddiagram van de spinnendoder *Anoplius viaticus,* een soort waarvan de volwassen vrouwtjes overwinteren.



7b
Vliegtijddiagram van de plooivleugelwesp *Ancistrocerus oviventris,* een soort met een generatie per jaar.



7c
Vliegtijddiagram van de graafwesp *Ectemnius borealis*, een soort die onder gunstige omstandigheden twee generaties per jaar kan hebben.



volwassen stadium wordt bereikt en de buizen van Malpigi zijn gevormd die het mogelijk maken om de urine af te scheiden in het eerste begin van het volwassen leven.
Na defecatie in de cocon gaat de larve zonder vervelling over in een volgend stadium, dat van de prepop. Vanaf hier kunnen twee verschillende manieren van ontwikkeling worden gevolgd.
Bij sociale wespen en bij solitaire wespen met meerdere generaties volgt de vervelling tot pop in een paar dagen en ongeveer twee weken later komt dan het volwassen dier uit. Bij solitaire wespen met slechts één generatie per jaar blijft de prepop zeven tot 11 maanden in rust en zijn koudeperioden nodig om de diapauze te doorbreken.
Sociale wespen vormen een uitzondering; die overwinteren als bevruchte koninginnen in allerlei holten zoals spleten, onder schors, in muizenholen, etc. Slechts enkele solitaire wespensoorten overwinteren als volwassen vrouwtje om vroeg in het voorjaar al met hun nestbouw te kunnen beginnen. In deze gevallen vindt de paring plaats in de herfst en overleven de mannetjes de winter niet.

Voortplantingscycli
De wespen die in het voorjaar vliegen zijn meestal niet dezelfde als die in de zomer of herfst. Ze hebben een beperkte levensduur. Over het algemeen leven vrouwtjes, die voor het nageslacht moeten zorgen, veel langer dan mannetjes, die na de paring hun 'taak in het leven' volbracht hebben. Vrouwelijke wespen die gedurende lange tijd een nest onderhouden, zoals de harkwesp *Bembix rostrata* en de bijenwolf *Philanthus triangulum*, worden meestal niet ouder dan zes tot tien weken. Vrouwtjes van wespensoorten die minder energie stoppen in de nestbouw, zoals de bliksemwesp *Dolichurus corniculatus* en spinnendoders van het genus *Dipogon*, bereiken met circa drie maanden een veel hogere leeftijd (pers. obs. W. HEITMANS). De mannetjes van deze soorten worden slechts half zo oud. Vrouwelijke platkopwespen van het genus *Bethylus*, waarvan de vrouwtjes overwinteren, hebben een levensverwachting van negen tot 11 maanden. Koninginnen van sociale wespen uit de genera *Vespa* en *Vespula* kunnen een jaar oud worden.
De meeste inheemse wespen produceren één generatie per jaar (univoltien). De larven die uit de in de zomer gelegde eieren komen, overwinteren - afhankelijk van de soort - als voorpop (larve in diapauze) of als pop. Bij sommige soorten is een deel van de individuen in staat tenminste twee winters achter elkaar in diapauze te gaan ('overliggen'). In tegenstelling tot bij bijen zijn bij wespen nagenoeg geen uitgesproken vroege-voorjaarssoorten bekend.
Gedurende het jaar verschijnen en verdwijnen de verschillende soorten op verschillende momenten. Dit wordt veroorzaakt door variatie in de duur van de levensstadia en hun moment van aanvang. Hierdoor bestaan tussen de soorten aanzienlijke verschillen in de levenscycli. Om dit te illustreren worden in figuur 7 enkele vliegtijddiagrammen gegeven van soorten met verschillende voortplantingscycli. De spinnendoder *Anoplius viaticus* is een voorbeeld van een soort met overwinterende vrouwtjes (fig. 7a). Dit komt tot uiting in het vroege tijdstip in het seizoen waarop vrouwtjes worden gevonden. Later in het jaar vliegt de plooivleugelwesp *Ancistrocerus oviventris*, een soort met één generatie (fig. 7b). Deze soort voltooit de levenscyclus één keer per jaar. De graafwesp *Ectemnius borealis* heeft twee generaties per jaar, en doorloopt de levenscyclus dus twee keer per seizoen (fig. 7c).

VOEDSEL
De belangrijkste componenten in het voedsel van wespen zijn eiwitten en koolhydraten. Eiwitten zijn nodig voor de opbouw van weefsels en organen en voor het rijpen van de eieren. Koolhydraten, meestal in de vorm van suikers, leveren bij verbranding energie. Hiermee kan arbeid verricht worden.
Er zijn duidelijke verschillen tussen het voedsel van de larven en dat van de volwassen wespen. De larven hebben vooral eiwitten nodig, omdat zij nog moeten groeien en dus veel weefsel en organen moeten opbouwen. Voor volwassen wespen is het vooral belangrijk dat ze voldoende energie uit hun voeding halen om goed te kunnen functioneren. Hiervoor hebben ze koolhydraten nodig.

Larven
Verreweg de meeste wespenlarven zijn carnivoor. Omdat zij zelf niet in staat zijn om op prooien te jagen, doen de

Tabel 1
Nederlandse solitaire wespen en hun prooidieren (aangepast naar WITT 1998)

1. spinnen (Arachnida)
2. haften (Ephemeroptera)
3. kakkerlakken (Dictyoptera)
4. sprinkhanen (Orthoptera)
5. bladluizen (Homoptera, Aphidoidea)
6. cicaden (Homoptera)
7. bladvlooien (Homoptera, Psyllidae)
8. wantsen (Heteroptera)
9. stofluizen (Psocoptera)
10. tripsen of larven van tripsen (Thysanoptera)
11. keverlarven (Coleoptera)
12. bladkevers (Chrysomelidae)
13. snuitkevers (Curculionoidea)
14. bastaardrupsen van bladwespen (Symphyta)
15. wespen (Hymenoptera)
16. bijen (Apidae)
17. vlinderrupsen (Lepidoptera)
18. volwassen vlinders (Lepidoptera)
19. vliegen en muggen (Diptera)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Bethylidae											+						+	
Pompilidae	+																	
Vespidae Eumeninae											+						+	
Ampulicidae																		
Dolichurus			+															
Sphecidae																		
Ammophila														+			+	
Podalonia																	+	
Crabronidae																		
Alysson						+												
Argogorytes						+												
Astata								+										
Bembix																		+
Cerceris											+		+			+		
Crabro																		+
Crossocerus		+			?	+	+	?		+								+
Didineis						+												
Dinetus								+										
Diodontus					+													
Dryudella								+										
Ectemnius																		+
Entomognathus												+						
Gorytes						+												
Harpactus						+												
Lestica																		+
Lestiphorus						+												
Lindenius								+							+			+
Mellinus																		+
Mimesa						+	+											
Mimumesa						+												
Miscophus	+																	
Nitela					+				+									
Nysson *						*												
Oxybelus																		+
Passaloecus					+													
Pemphredon					+													
Philanthus																+		
Psen						+												
Psenulus					+													
Rhopalum					+		+		+									+
Spilomena										+								
Stigmus					+					?								
Tachysphex			+	+														
Tachytes				+														
Trypoxylon	+																	
1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**

* Parasitaire soorten, die eieren leggen op de prooien van de genera *Argogorytes*, *Gorytes* en *Harpactus*. De soorten uit deze genera vangen cicaden als prooi.

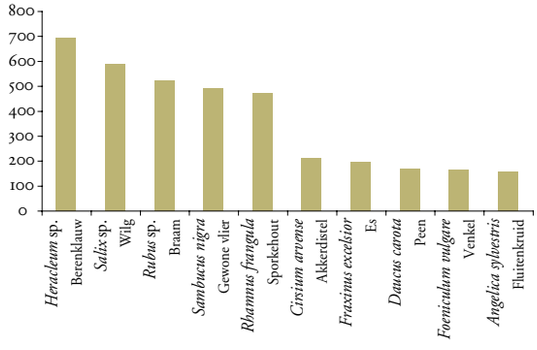
SLAPENDE WESPEN

Wespen zijn zonminnende dieren en de meeste soorten zijn alleen actief tijdens warm weer en tenminste enige zonneschijn. 's Nachts en bij slecht weer zijn ze inactief en verblijven ze in een soort slaap, die akinesis wordt genoemd, op planten of in hun nest. Op planten nemen ze een houding aan die soms karakteristiek is voor het genus. Ze houden zich vast aan de plant met de kaken of de poten en zelfs een flinke regenbui of sterke wind krijgt ze niet los. Op bepaalde plekken kunnen tijdelijk enkele achtereenvolgende nachten slaapplaatsen van verschillende wespen tegelijk zijn. Deze slaapgezelschappen kunnen bestaan uit verschillende soorten, maar elke soort heeft dan vaak wel een eigen plek in het gezelschap. Slaapgezelschappen bestaan vaak alleen uit mannetjes. De aantallen kunnen oplopen tot enkele honderden of zelfs meer dan duizend exemplaren en het gezelschap kan de grootte van een kokosnoot bereiken. Bij in de grond nestelende soorten slapen beide seksen soms in het nest of slapen mannetjes in verlaten nesten of zelfgegraven slaapnesten. Ook worden de mannetjes wel slapend in de vegetatie aangetroffen in de nabijheid van nestaggregaties.

Figuur 8
De gewone snuittordoder *Cerceris arenaria* vangt vrijwel uitsluitend snuitkevers (Curculionidae).

Figuur 9
De bijenwolf *Philanthus triangulum* vangt vrijwel uitsluitend honingbijen.

Figuur 10
De spinnendoder *Anoplius viaticus* met een buitgemaakte spin.



Figuur 11
Top tien van de volgens het bestand van EIS-Nederland meest door wespen bezochte bloemen. Per plantensoort of -genus is aangegeven hoeveel meldingen er bekend zijn van bloembezoekende wespen.

volwassen wespen dit voor hen. De meest eiwitrijke delen van geleedpotigen zijn de spieren. De vrouwtjes van sociale wespen scheiden kop, poten en achterlijf van de gevangen insecten en kauwen de vliegspieren in het borststuk tot een vleesklompje, dat aan de larven wordt gevoerd. De prooikeuze is per wespenfamilie zeer verschillend. Tabel 1 geeft een overzicht van de verschillende prooien die wespen voor hun larven verzamelen.

Graafwespen (Crabronidae) zijn vaak kieskeurig in hun prooikeuze; elke soort is min of meer op een bepaalde prooi gespecialiseerd. Sommige beperken zich tot één of meerdere insectenfamilies (polyfaag; fig. 8). Ook zijn er vrij veel soorten die prederen op enkele nauw verwante soorten of genera (oligofaag). Soorten die gespecialiseerd zijn op één prooisoort (monofaag) zijn schaars en ontbreken in Nederland. De bijenwolf *Philanthus triangulum*, die vrijwel alleen honingbijen vangt (fig. 9), komt het dichtst in de buurt, maar deze soort vangt bij uitzondering ook wel andere bijensoorten. Families die vroeg in de evolutie zijn ontstaan, zoals kakkerlakkenwespen (Ampulicidae) en langsteelgraafwespen (Sphecidae), prederen hoofdzakelijk op primitieve groepen van geleedpotigen, zoals kakkerlakken en sprinkhanen. Moderne subfamilies van de graafwespen, zoals Bembicinae en Philantinae, prederen op recenter ontstane geleedpotigen, zoals bijen en vliegen.

Spinnendoders (Pompilidae) jagen voor hun larven uitsluitend op spinnen (fig. 10). Keverdoders (Tiphiidae) zijn predatoren van de larven van kevers die in de grond of in hout leven. De meeste soorten zoeken larven van bladsprietkevers (Scarabaeidae), behalve de soorten van de subfamilie Methochinae, die larven van zandloopkevers (Cicindelidae) opzoeken om hun eieren op af te zetten (zie fig. 45 in hoofdstuk 13). Platkopwespen (Bethylidae) beperken zich tot larven van motjes en kevers die in de grond of in hout leven. Tangwespen (Dryinidae) en Peerkopwespen (Embolemidae) vangen uitsluitend cicade-achtigen (zie fig. 14 in hoofdstuk 13). Solitaire plooivleugelwespen (Eumeninae) jagen vooral op rupsen van kleine vlinders en de daarop lijkende larven van (blad)kevers, terwijl sociale plooivleugelwespen (Vespinae en Polistinae) carnivore alleseters zijn. Zij vangen allerlei geleedpotige dieren, maar vliegen en muggen vormen vaak het grootste deel. Soms overvallen en beroven ze zelfs nesten van andere sociale wespen of honingbijen. Ook eten ze vaak van dode dieren, bijvoorbeeld uit spinnenwebben. Sommige *Vespula*-soorten komen zelfs aan het vlees knagen op het bord van mensen op terrasjes.

Slechts weinig wespen voeren hun larven met plantaardig

Wespenfamilie	1	2	3	% bloembezoek (n_{tot})
Graafwespen	berenklauw	sporkehout	akkerdistel	4,0 (57388)
Spinnendoders	peen	berenklauw	sporkehout	1,5 (14808)
Plooivleugelwespen	sporkehout	venkel	berenklauw	7,0 (13099)
Goudwespen	duizendblad	akkerdistel	vlier	2,3 (8078)
Keverdoders	berenklauw	peen	fluitenkruid	2,0 (1910)
Knotswespen	kamille	fluitenkruid	madeliefje	2,3 (560)

Tabel 2
De drie meest bezochte bloemen per wespenfamilie. In de vierde kolom staat het percentage van de gegevens waarbij bloembezoek is gemeld (gebaseerd op databestand EIS-Nederland, exclusief Bethylidae, Dryinidae, Embolemidae en Mutillidae, waarvan geen bruikbare gegevens beschikbaar zijn).

voedsel. De larven van knotswespen (Sapygidae) leven van het stuifmeel en de nectar in de bijennesten waarop ze parasiteren. De uitheemse pollenwespen (plooivleugelwespen van de subfamilie Vespidae-Masarinae) verzamelen zelf stuifmeel om hun larven mee te voeden (GESS 1996, MALYSHEV 1968).

Volwassen wespen

Plantaardig voedsel

Over het voedsel van volwassen wespen is relatief weinig bekend. Vaak beschouwt men ze als carnivoren, omdat ze op prooien jagen. Meestal jagen wespen echter niet om aan hun eigen energiebehoefte te voldoen, maar om hun larven van voedsel te voorzien. De meeste volwassen wespen zijn voor hun eigen energie afhankelijk van koolhydraten, die ze verkrijgen door het opnemen van nectar, honingdauw en andere plantaardige producten. Sommige bloemen hebben zelfs een speciale relatie met wespen (zie kader 'Wespen gefopt door orchideeën'). Bloembezoek vindt vooral plaats bij zonnig weer. Bij slecht weer en 's nachts zijn de wespen 'in slaap' (zie kader).

Nectar wordt met de tong opgezogen uit bloemen. Vergeleken met bijen en sluipwespachtigen hebben de angeldragende wespen nauwelijks gespecialiseerde monddelen (JERVIS 1998). De meeste wespen hebben een korte tong en zijn daardoor alleen in staat om oppervlakkig gelegen nectarbronnen te bereiken. Hierdoor is bij wespen geen sprake van specialisaties op bepaalde bloemen, al hebben ze wel bepaalde voorkeuren. Enkele bloemtypen worden in de bloembiologie zelfs als 'wespenbloemen' aangeduid. Dit zijn relatief eenvoudig gebouwde bloemen, vooral schijf-, schaal- of klokvormige soorten, met goed toegankelijke nectariën.

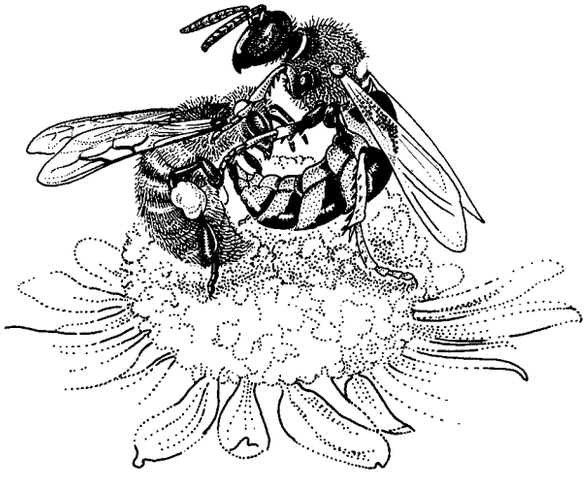
In het databestand van EIS-Nederland zijn gegevens over bloembezoek opgenomen. Aan deze gegevens zitten wat haken en ogen; hierop wordt in hoofdstuk 8 ingegaan, maar met een slag om de arm kan er wel iets uit worden afgeleid. In figuur 11 is weergegeven welke tien planten volgens het databestand het meest door wespen bezocht worden. Vier van de tien zijn schermbloemen (berenklauw, peen, venkel, fluitenkruid), die makkelijk bereikbare nectar hebben. Dit geldt ook voor de andere planten in de top-tien: wilg, braam, vlier, sporkeboom (fig. 12), akkerdistel en es. Planten met diep in de bloem liggende nectar, zoals lipbloemen en vlinderbloemen, ontbreken in de top-tien. Hierin verschillen wespen sterk van bijen, die met hun lange tong juist wel bloemen met diep liggende nectar bezoeken. Uit het bestand blijkt verder dat mannetjes en vrouwtjes ongeveer even vaak op bloemen foerageren, en dat ze dit op dezelfde bloemen doen. Niet elke wespenfamilie is even vaak op bloemen aan te treffen. Plooivleugelwespen zijn de meest actieve bloembezoekers, (fig. 13) en ook graafwespen worden vaak op bloemen gezien (fig. 14). Dit is weergegeven in

Figuur 12
Sporkehout *Rhamnus frangula,* een populaire nectarbron voor wespen.

Figuur 13
Plooivleugelwespen zijn actieve bloembezoekers, zo ook de baardwesp *Pterocheilus phaleratus.* Het dier hangt onderaan de bloemen van dopheide, en maakt gebruik van de gaatjes die hierin gemaakt zijn door 'inbrekende' hommels.

Figuur 14
Ook graafwespen bezoeken vaak bloemen, zoals deze harkwesp *Bembix rostrata* op gewone Ossentong *Anchusa officinalis*.

tabel 2. In deze tabel staan ook de meest bezochte bloemen per familie. Niet of nauwelijks vinden we platkopwespen, tangwespen, peerkopwespen en mierwespen op bloemen.
Sommige wespen zijn echter wel in staat nectar te verkrijgen uit bloemen met diepliggende nectar. Evenals hommels en andere bijen kunnen de plooivleugelwespen *Pterocheilus phaleratus* (fig. 13), *Ancistrocerus oviventris* en *A. scoticus* nectar 'roven' uit bloemen door de kroonbuis door te bijten ter hoogte van de nectariën. Andere wespen en mieren - en ook andere insecten - profiteren hiervan en roven ook nectar uit de opgebroken bloemen (HAESELER 1975, 1980, 1997).
Sommige soorten, zoals de bijenwolf *Philanthus triangulum,* halen hun nectar uit dierlijke prooien: zij kneden en kneuzen hun prooi zodanig dat de ingeslikte nectar naar buiten vloeit, zodat ze die kunnen oplikken.
Naast nectar vormen de zoete afscheidingen van bladluizen en andere Homoptera (honingdauw) een belangrijke voedselbron voor volwassen wespen (HAESELER 1981). Honingdauw heeft een grote aantrekkingskracht op onder andere goudwespen, mieren, spinnendoders, plooivleugelwespen en graafwespen. Ze worden aangetrokken door de suikers, maar ook door stoffen die vrijkomen bij een bepaalde chemische reactie met het aminozuur thryptophaan. Bomen en struiken zoals eiken, wilgen, perziken, maar ook kruiden zoals wilgenroosjes kunnen in bepaalde perioden vol zitten met wespen die over de plakkerige bladeren lopen en de honingdauw op de bladeren en de grond eronder oplikken.



Figuur 15
Een bijenwolf *Philanthus triangulum* terwijl deze een honingbij steekt.

Wespen maken ook gebruik van 'extraflorale nectariën', ook wel 'bladnectar' genoemd. Dit zijn structuren op planten die nectar afscheiden, maar die niet in de bloemen liggen. Ze zijn bijvoorbeeld aanwezig als knobbeltjes aan de basis van bladeren van *Prunus*-soorten.
Van de hoornaar is bekend dat ze stammen van boompjes openknagen (ringen) om de daaruit vloeiende suikerhoudende sappen op te likken. Ook beschadigde berken en harsplekken op dennen en andere bomen worden door wespen bezocht. Gistend fruit heeft dezelfde aantrekkingskracht op wespen. Vooral sociale wespen (Vespinae) worden vaak op rottende appels, peren, perziken of druiven aangetroffen. Ze komen ook vaak op andere zoetigheid af, zoals limonade of snoepjes.
In tegenstelling tot bijen voeden wespen zich zelden met stuifmeel. Een opmerkelijke uitzondering op deze regel vormen de pollenwespen (Vespidae Masarinae), die echter niet in Nederland voorkomen. Ze komen vooral voor in het Middellandse-Zeegebied en in droge gebieden buiten de tropen. De pollenwesp met de meest noordelijke verspreiding in Europa is *Celonites abbreviatus,* die voorkomt tot in het zuiden van Duitsland (GESS 1996, RICHARDS 1962). Bij recent onderzoek naar de darminhoud van enkele wespensoorten werden vrij grote hoeveelheden pollen (stuifmeelkorrels) aangetroffen bij plooivleugelwespen uit de subfamilies Eumeninae, Polistinae en Vespinae (HUNT ET AL. 1991). Pollen zijn dus mogelijk een bron van eiwitten voor plooivleugelwespen.

Dierlijk voedsel
Wespenvrouwtjes hebben eiwitten nodig voor de productie van eieren. Daarvoor likken ze vaak aan het wondvocht dat vrijkomt als ze hun prooi gestoken hebben (bijvoorbeeld spinnendoders), of ze bijten de antennen af en zuigen het vocht dat daaruit komt op (bijvoorbeeld kakkerlakkenwespen van het genus *Dolichurus*). Volwassen tangwespen vangen cicaden waarvan ze het lichaamsvocht oplikken en ook delen opeten. Bij eusociale wespen vormen ook de afscheidingen van de larven een bron van eiwitten voor de volwassen dieren.

Jachtgedrag
Het vangen van de prooi
Bij het jagen spelen naast visuele 'factoren' vooral ook geuren een belangrijke rol. Platkopwespen (Bethylidae) vinden hun prooien bijvoorbeeld door ze 'op geur' te zoeken tussen spleten en in andere kleine ruimtes. De bijenwolf *Philanthus triangulum* vindt zijn prooien (honingbijen) echter op zicht door bloemen af te speuren. Foeragerende honingbijen worden plotseling overmeesterd en gestoken (fig. 15).
Solitaire wespen steken hun prooi meestal om deze te verlammen of te doden, zodat ze hem makkelijker kunnen hanteren. Het verschilt per soort of de prooi één of enkele malen gestoken wordt. Ook het lichaamsdeel waarin de wesp steekt hangt van de soort en haar prooikeuze af. Sociale wespen steken hun prooi niet maar bijten deze met hun stevige kaken kapot en kauwen er een papje van.
Meer over prooien van wespen staat onder het kopje *Larven* (p. 80).

Transport van de prooi
Wanneer de prooi is overmeesterd volgt transport naar het nest. Vaak is de prooi aanzienlijk zwaarder en groter dan de

wesp zelf. Er zijn wespen die de prooi niet transporteren, maar er ter plekke hun ei(eren) op leggen, zoals keverdoders en platkopwespen. Soms hangt het af van de situatie: keverdoders van het genus *Methocha* transporteren hun prooi (larven van zandloopkevers) alleen als deze ver buiten haar nestgang is gevangen. De meeste wespen vervoeren hun prooi echter altijd naar hun nest, waar ze het ei leggen of waar ze de larven grootbrengen.

Het transport van de prooi vindt grofweg op drie verschillende wijzen plaats: achterwaarts over de grond, voorwaarts over de grond en door de lucht. Bij achterwaarts transport over de grond sleept de wesp de prooi met haar kaken, bijvoorbeeld door de basis van een poot van de prooi vast te grijpen. Ze kan hierbij niet zien waar ze heen loopt, dus moet ze de prooi af en toe neerleggen om zich te oriënteren. Soorten die de prooi voorwaarts over de grond of door de lucht vervoeren, houden deze ook met de kaken vast, en ondersteunen deze bovendien met de poten.

Vooral onder de graafwespen bestaat er variatie in prooitransport. Bijna alle soorten transporteren hun prooi voorwaarts, maar naast het transport over de grond vindt ook luchttransport plaats. Dit gebeurt vooral met kleine prooien waarvan er verschillende voor één broedcel worden gevangen. Soorten van het genus *Mellinus* vangen vliegen, die ze in hun kaken naar het nest dragen (fig. 16). *Bembix* draagt de vliegen met de middenpoten en *Oxybelus* vervoert ze met de achterpoten of gespiest aan de angel.

Onder de spinnendoders zijn veel soorten (vooral de primitievere taxa) die de prooi achterwaarts lopend vervoeren (fig. 17). Enkele spinnendoders hebben de efficiëntie van het transport vergroot door de spin in de kaken te nemen en vooruitlopend te transporteren *(Pompilus).* Er zijn zelfs soorten *(Auplopus)* die de poten van de spin afbijten en de spin in stukjes vliegend naar het nest brengen. Spinnendoders zijn doorgaans niet in staat de prooi in zijn geheel door de lucht te verplaatsen.

Solitair levende plooivleugelwespen (Eumeninae) vangen kleine vlinder- of keverlarven en dragen deze in de vlucht. Ze houden de prooi vast met hun kaken, vaak ondersteund door de poten. Vespinae kauwen hun prooi en transporteren die met de kaken als een pakketje, vaak met ondersteuning van de voorpoten.

Wespen met een prooi in hun kaken kunnen niet graven. Daarom laten ze de nestgang open, zodat ze bij terugkomst meteen naar binnen kunnen, of ze leggen de prooi even neer om de ingang van het nest te kunnen openen. In het eerste geval kan het nest door allerlei parasieten worden belaagd als de wesp van huis is (zie de paragraaf over parasieten en parasitoïden). In het tweede geval kan de prooi gestolen worden door andere dieren, waaronder ook andere wespen, wanneer die wordt neergelegd.

Onder de graafwespen bestaan verschillende groepen die een gedrag hebben ontwikkeld waardoor ze bij terugkomst het gesloten nest kunnen openen zonder hun prooi neer te leggen. De meest algemene methode is dat de prooi onder het centrale deel van het lichaam wordt gedragen, vooral ondersteund door de middenpoten. Wanneer de wesp voor de nestopening landt, kan ze met de voorpoten en eventueel ook met de kaken de nestgang opengraven. Als de wesp de nestgang binnen loopt, wordt de prooi naar achteren doorgeschoven en vastgepakt door de achterpoten. Deze methode van prooitransport komen we bij veel van de graafwespen-genera met grote soorten tegen, zoals *Philanthus, Bembix, Gorytes* en *Crabro.* Enkele graafwespen, zoals sommige *Oxybelus*-soorten, dragen hun prooi nog verder naar achteren onder hun lichaam en houden deze vast met de achterpoten. Andere *Oxybelus*-soorten zijn overgestapt naar transport aan het achterlijf, waarbij ze de prooi opgeprikt aan de angel onder het eind van het achterlijf dragen.

Oriëntatie

Wespen herinneren zich succesvolle jachtplekken en keren hier steeds terug om meer prooien te vangen. Bij sociale wespen is dit gedrag goed te zien op een terras, waar de werksters van limonadewespen steeds terugkeren naar hetzelfde bord, waar ze stukjes vlees afknippen. Hetzelfde komt voor bij graafwespen van het genus *Pemphredon,* die steeds naar dezelfde bladluizenkolonie terugkeren om nieuwe prooien te halen.

Wespen die ver van hun nest foerageren en terugkeren naar een gesloten, verborgen nestgang, moeten beschikken over een verfijnd oriëntatievermogen. Weliswaar raken sommige wespen door verstoring van de omgeving van het nest gedesoriënteerd, maar na enige zoektochten weten ze toch steeds hun nest terug te vinden. Onderzoek heeft uitgewezen dat wespen zich vooral oriënteren aan de hand van visuele herkenningspunten, en dat geuren niet of nauwelijks een rol spelen. Alleen bij wespen die op andere wespen parasite-

◀◀ **Figuur 16**
De vliegendoder *Mellinus arvensis* draagt zijn prooi vliegend naar het nest.

◀ **Figuur 17**
De spinnendoder *Episyron rufipes* draagt zijn prooi (een kruisspin) achterwaarts lopend over de grond.

Figuur 18
De gladde mierwesp *Methocha ichneumonides* is een keverdoder, waarvan het vrouwtje ongevleugeld is. Dit is een aanpassing aan de omstandigheden waarin zij op haar prooi jaagt.

ren spelen geuren een rol bij het vinden van de nesten. Nederlandse onderzoekers hebben een belangrijke rol gespeeld in het onderzoek naar de oriëntatie van graafwespen. Tinbergen en Kruyt onderzochten de bijenwolf *Philanthus triangulum* en Baerends bestudeerde rupsendoders van het genus *Ammophila* (BAERENDS 1941A, B, TINBERGEN 1932, TINBERGEN & KRUYT 1938).

Jachtgedrag en lichaamsbouw

De lichaamsbouw van diverse wespensoorten hangt duidelijk samen met de manier van jagen en de prooikeuze. Zo zijn vrouwtjes van platkopwespen (Bethylidae) en keverdoders (Tiphiidae), die jagen op larven in de grond of in hout, vleugelloos (fig. 18). Ze zoeken altijd lopend naar hun prooien. De afgeplatte kop van platkopwespen is waarschijnlijk een aanpassing aan de vaak nauwe en moeilijk bereikbare plaatsen waar de prooi zich ophoudt. Vrouwtjes van de spinnendoder *Homonotus sanguinolentus* hebben een gestroomlijnd, kogelachtig lichaam, waarmee ze zich door de nestwand van hun spinnenprooi boren.

NESTBOUW

Er zijn niet veel insecten die een nest bouwen. Nestbouw komt weliswaar in uiteenlopende orden en families voor, maar vaak gaat het slechts om enkele soorten. Wespen vormen hierop een uitzondering: evenals bij mieren, bijen en termieten bouwt de meerderheid van de soorten een nest. Voor ieder ei dat ze leggen maken ze een broedcel, die het ei en de larve bescherming biedt tegen natuurlijke vijanden en beschutting bij ongunstige weersomstandigheden. Daarbij is een grote variatie in nesttypen ontstaan. Als bouwmateriaal wordt gebruik gemaakt van leem, zand, kleine steentjes en allerlei plantaardige materialen zoals hars, bladeren, plantenvezels of houtsnippers. Het aantal broedcellen per nest varieert bij solitaire soorten van één tot meer dan 30. De meeste soorten bouwen echter één tot tien cellen per nest.
Doordat elke soort een ander nest bouwt en hiervoor een ander gedrag heeft ontwikkeld, is nestbouw een erg interessant aspect van het gedrag van wespen. Van sommige soorten is dit goed te bestuderen door gebruik te maken van kunstmatige nestruimten. Hier wordt in hoofdstuk 12 aandacht aan besteed. Over het graafgedrag van wespen die in de grond nestelen is meer te lezen in het kader 'Graafgedrag van solitaire wespen: harkers, brekers, schuivers en dragers' (pag. 90).

Nesttypen

De nesten van wespen zijn zo divers, dat uiteenlopende indelingen in nesttypen mogelijk zijn. In deze paragraaf wordt een eenvoudige indeling gebruikt, die van toepassing is op de in Nederland voorkomende soorten. Er wordt onderscheid gemaakt tussen de nesten van solitaire en van sociale soorten. Bij elk nesttype worden voorbeelden van Nederlandse soorten gegeven. Sommige soorten houden zich echter niet aan deze kunstmatige categorieën en zijn moeilijk in te delen. Een onderscheid dat dwars door de hier gehanteerde indeling heen loopt, is het verschil tussen ondergronds (endogeïsch) en bovengronds (hypergeïsch) nestelende soorten. Beide categorieën komen zowel bij solitaire als sociale wespen voor.

Nesten van solitaire wespen

De broedcellen van nesten worden gescheiden door tussenschotten (fig. 5-6), die dienen om de larven te beschermen tegen parasieten, predatoren en ongunstige weersinvloeden, maar ook tegen kannibalisme. Ze worden gemaakt van uiteenlopend materiaal, zoals leem, steentjes, plantenvezels, houtsnippers, zaagsel, plantenmerg en stukjes blad. Zelfs spinrag, dode insecten of delen daarvan worden soms ingebouwd. Soorten van het graafwespengenus *Passaloecus* gebruiken uitsluitend hars voor de tussenschotten. Zeer zelden ontbreken de tussenschotten en worden enkele eieren gelegd in één broedcel die voorzien is van prooien. Bij de Amerikaanse graafwesp *Isodontia auripes* groeien verschillende larven op in één broedcel, zonder dat kannibalisme optreedt (KROMBEIN 1967A).
De nesten van veel solitaire soorten zijn 'lineair' opgebouwd: de cellen liggen in een rij achter elkaar. Het nest wordt begonnen door een wand te bouwen tegen het eind van de nestgang. De ruimte voor deze wand wordt vervolgens voorzien van voedsel en een ei, waarna de cel wordt afgesloten met een nieuwe tussenwand. Op die manier wordt de ruimte naar voren toe volgebouwd. Soms wordt tussen de cellen een ruimte leeg gelaten of wordt aan de ingang van het nest een lege cel ('vestibule') gebouwd. De lege cellen zijn waarschijnlijk een bescherming tegen parasieten, vergelijkbaar met de extra gangen die in de grond nestelende soorten graven in de buurt van hun nest. Veelal wordt de nestopening dichtgemaakt met een extra dikke eindwand.
Als de poppen uitkomen, oriënteren de verse imago's zich aan de hand van de tussenschotten. De zijde van de cel die naar buiten leidt, is enigszins bol en heeft een wat grove structuur, terwijl de andere zijde hol en glad is. Voordat de wespenlarve een cocon spint, gaat ze met de kop naar de bolle zijde liggen, zodat de pop en het uitkomende imago weten aan welke kant de uitgang van het nest ligt.
In nesten waarin de cellen in series achter elkaar liggen, moeten de larven in de buitenste cellen het eerst uitkomen. Dit kan op verschillende manieren worden opgelost. Wanneer volwassen wespen uit het popstadium komen, blijven ze nog twee tot vier dagen in de broedcel om te drogen en hun vleugels te harden. In deze periode wachten ze blijkbaar op een stimulus, waaruit blijkt dat de 'buitenste' wes-

◀◀
Figuur 19
Knikkergallen op eik, veroorzaakt door de galwesp *Andricus kollari,* worden door verschillende wespen als nestplaats gebruikt.

◀
Figuur 20
Oude 'sigaargallen' in riet, veroorzaakt door halmvliegen, worden door verschillende wespen als nestplaats gebruikt.

pen het nest al verlaten hebben. Bij veel stengelbewoners ontstaan vrouwtjes in de binnenste cellen en mannetjes in de buitenste. De larvale stadia van de vrouwtjes duren iets langer, waardoor de mannetjes al zijn uitgevlogen als de vrouwtjes uitkomen.

Geen nestbouw

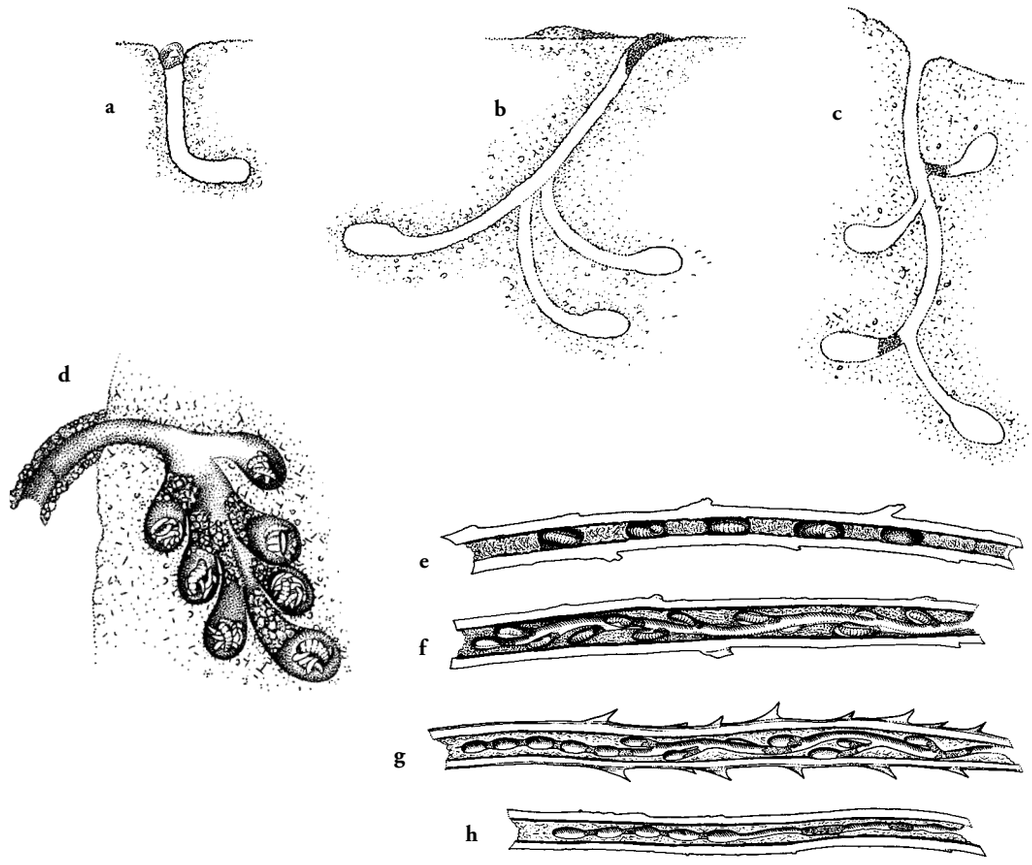
Enkele solitaire wespensoorten, waaronder platkopwespen (Bethylidae), bouwen geen nest maar leggen direct op de vangplaats een ei op de verlamde prooi. Ook sommige spinnendoders bouwen zelf geen nest, maar gebruiken de schuilplaats van hun prooidieren voor de ontwikkeling van hun nakomelingen. Zo worden vuurspinnen van het genus *Eresus* in hun ondergrondse nestbuis verlamd door de vuurspinnendoder *Eoferreola rhombica.* Zakspinnen van het genus *Cheiracanthium* worden in hun eigen nestzakje verlamd door de spinnendoder *Homonotus sanguinolentus.* Nadat het vrouwtje een ei op de spin heeft gelegd, wordt het ei aan zijn lot overgelaten.

Nesten in bestaande holten

Het onderscheid tussen soorten die gebruik maken van bestaande holten en soorten die zelf actief nestholten graven is vaak moeilijk. Veel soorten passen hun nestbouwgedrag aan de omstandigheden aan, zodat ze moeilijk in een categorie zijn in te delen. Soms verrichten ze aanpassingen aan bestaande ruimten, bijvoorbeeld door de wanden van plantenstengels te schrapen. Bovendien is over veel soorten nog weinig bekend. Uiteenlopende bestaande holten komen in aanmerking als nestelplek: spleten en holten in de grond of in hout, plantenstengels, boorgangen van kevers, gallen, etc.
Boorgangen van kevers in dood hout en rieten daken zijn voor veel wespen geliefde woonplaatsen. Soorten die dergelijke gangen gebruiken, zijn vaak goed te bestuderen in kunstmatige nestblokken. Hier komen bijvoorbeeld graafwespen op af van de genera *Spilomena, Stigmus* en *Trypoxylon.* In het hoofdstuk 'Wespen en mieren onderzoeken' wordt beschreven hoe kunstmatige nesten gemaakt kunnen worden.
Het vrouwtje van de bliksemwesp *Dolichurus corniculus* sleept haar prooi (kakkerlakken) naar spleten in de grond of andere natuurlijke schuilplaatsen. Nadat ze een ei op de kakkerlak heeft gelegd, sleept ze allerlei houtsnippers en ander materiaal aan om het hol af te sluiten.
Verlaten gallen zijn voor allerlei wespen aantrekkelijk. In knikkergallen op eik (fig. 19), veroorzaakt door de galwesp *Andricus kollari* (geen angeldragende wesp, dus niet in dit boek behandeld), zijn bijvoorbeeld soorten aangetroffen uit de genera *Crossocerus, Passaloecus, Pemphredon, Rhopalum, Trypoxylon* (Crabronidae) en *Ancistrocerus* (Vespidae). Ook oude sigaargallen in riet die veroorzaakt zijn door halmvliegen (Chloropidae) uit het genus *Lipara* (fig. 20), worden door verschillende wespen bewoond, zoals de graafwespen *Pemphredon lethifer* en *Passaloecus clypealis.* De zeldzame plooivleugelwesp *Ancistrocerus ichneumonideus* nestelt uitsluitend in gallen die veroorzaakt worden door de rups van de vlinder *Retinia resinella* (Tortricidae) op grove den.

Nesten gegraven in de grond

De meeste solitaire wespen bouwen zelf een nest in de grond. Sommige nestelen in vlakke horizontale bodems, andere juist in steilwanden. Ook oude lemen muren worden wel gebruikt om in te nestelen. De vorm van de nesten kan sterk verschillen. Broedcellen kunnen lineair achter elkaar liggen of in de vorm van druiventrossen bij elkaar, maar ook zijn er nesten met hoofdgangen met aanliggende broedcellen, hoofdgangen met zijgangen of sterk vertakte nesten (fig. 21). *Odynerus spinipes* nestelt graag in steile leemwanden en bouwt druiventrosvormige nestcellen. Tijdens de bouw maakt ze een schoorsteenvormige nestingang uit leem, waaraan het nest makkelijk te herkennen is (zie fig. 68 in hoofdstuk 13, Vespidae).
Voor het graven van nesten zijn veel soorten speciaal aangepast in hun lichaamsbouw en hun gedrag. Hier wordt



Figuur 21
Voorbeelden van verschillende typen nesten. a-c, e-h naar tekeningen in Iawata (1976); d naar tekening in Mauss & Treiber (1994).

21a
Nest in de grond met een gang en een nestcel *(Ammophila*).
21b
Nest in de grond met een in drieën gesplitste gang en drie nestcellen *(Bembix).*
21c
Nest in de grond met een hoofdgang en enkele zijgangetjes met elk een nestcel *(Mellinus).*
21d
Nest in de grond met trosvormig vertakte nestcellen en een 'schoorsteen' op de ingang *(Odynerus).*
21e
Nest in smalle vliertak met nestcellen in een rij *(Rhopalum).*
21f
Nest in brede vliertak met nestcellen als vertakkingen van de hoofdgang *(Rhopalum).*
21g
Nest in brede braamtak *(Spilomena).*
21h
Nest in smalle vliertak *(Spilomena).*

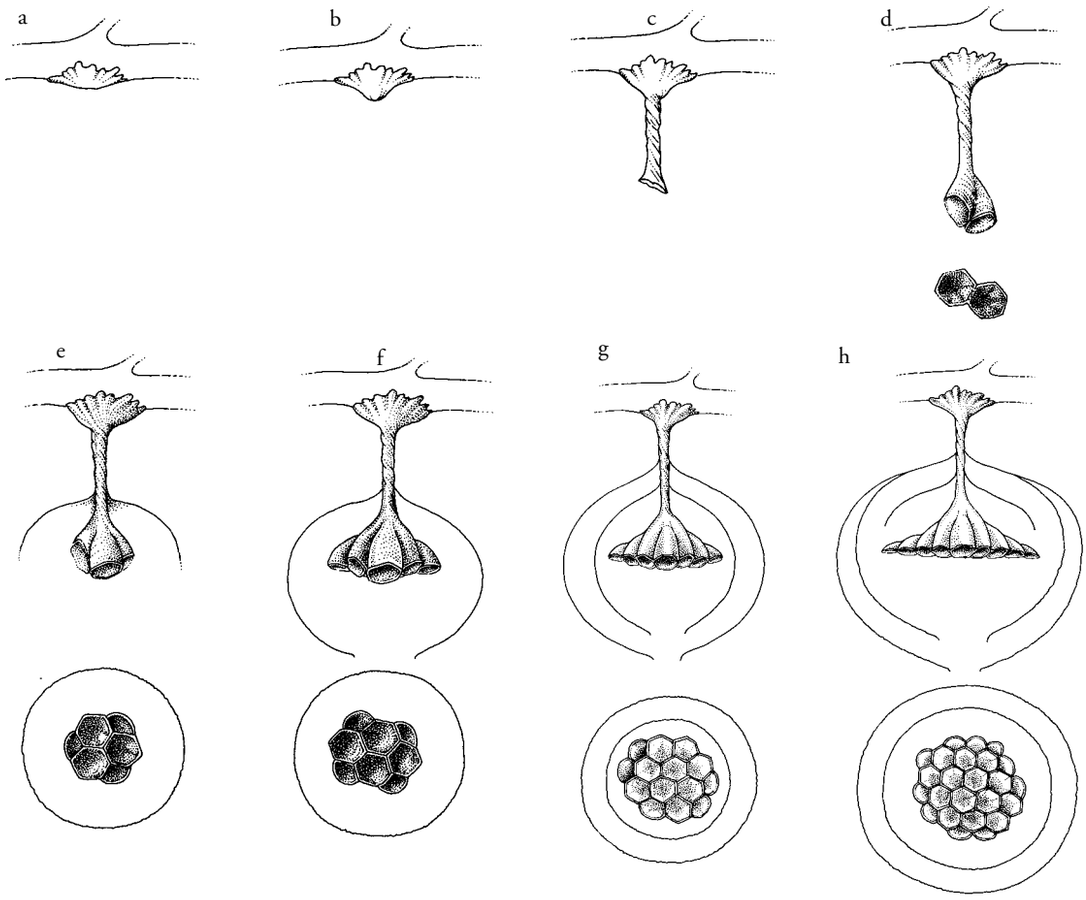
Figuur 22
Een urntjeswesp van het genus *Eumenes* bij haar nest.

nader op ingegaan in het kader 'Graafgedrag van solitaire wespen'.

Nesten geknaagd in hout of ander plantaardig weefsel
Sommige wespen knagen hun nestgangen zelf in hout of ander plantaardig materiaal, zoals graafwespen van de genera *Spilomena, Pemphredon* en *Rhopalum.* In plantenstengels worden vaak lineaire nesten gemaakt (fig. 21e-h), waarbij merghoudende stengels, bijvoorbeeld braam en vlier, de voorkeur genieten. In vermolmd hout kunnen sterk vertakte gangsystemen ontstaan zoals bijvoorbeeld bij de graafwesp *Ectemnius cavifrons.*

Nesten van leem
Soorten uit verschillende wespenfamilies metselen nesten van leem of lemig zand, soms met toevoeging van andere materialen, aan plantenstengels, stenen, gebouwen of hout. De soorten gebruiken en transporteren hierbij water om de grond vochtig te maken. De bouwkunst van leemnesten komt voor bij spinnendoders, graafwespen en plooivleugelwespen. Voorbeelden van Nederlandse soorten zijn de urnvormige nesten van de solitaire plooivleugelwespen *Ancistrocerus oviventris* en *Eumenes* (fig. 22). De spinnendoder *Auplopus carbonarius* bouwt karakteristieke, aaneenliggende, cylindervormige cellen. *Auplopus* gebruikt voor de nestbouw grond van een bepaalde plek in de buurt van het nest, waardoor op den duur een kleine 'groeve' ontstaat.

Nesten van sociale wespen
Alle Nederlandse sociale plooivleugelwespen bouwen prachtige papiernesten. Ze gebruiken daarvoor plantenvezels die gekauwd en gemengd met klieruitscheidingen op een primitieve papiersoort lijken. De kleur en sterkte van het papier is sterk afhankelijk van het gebruikte materiaal en verschilt per wespensoort. Nesten van veldwespen (Polistinae) in ons land bestaan uit een enkele raat zonder een omhulsel, en worden bevestigd aan plantenstengels, onder stenen of op andere verborgen plekken (zie fig. 69 in hoofdstuk 13). Papierwespen (Vespinae) bouwen nesten die be-



Figuur 23
Ontwikkeling in de eerste fase van het nest van de gewone wesp *Vespula vulgaris* (naar SPRADBERY 1973). Steeds wordt het zijaanzicht gegeven, met daaronder in figuur d t/m h ook het bijbehorende onderaanzicht.

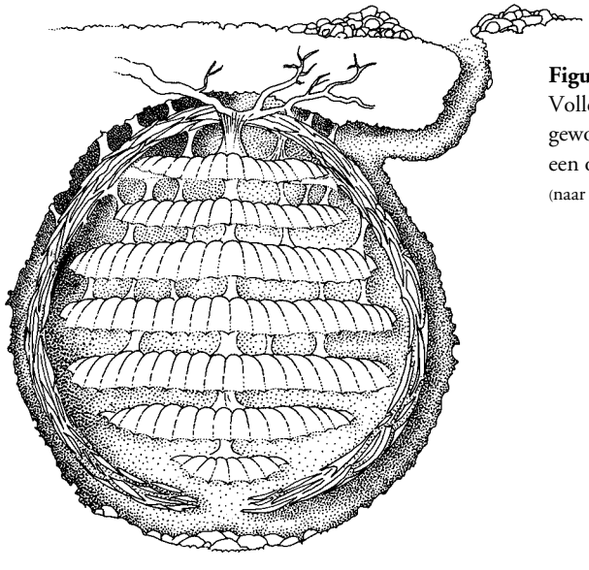
23a-c
Constructie van de zuil (in dit geval aan een tak);
23d
Bouw van de eerste twee broedcellen;
23e-f
Uitbreiding van broedcellen en het eerste omhulsel;
23g
Uitbreiding van broedcellen en bouw van tweede omhulsel;
23h
Uitbreiding van broedcellen en bouw van derde omhulsel, inmiddels wordt het eerste omhulsel weer afgebroken.

staan uit meerdere raten omgeven door een omhulsel. Nestplaatsen van papierwespen bevinden zich, afhankelijk van de soort, in struiken en bomen, holle ruimten, in de grond of in schuren, huizen, tussen spouwmuren etc. Een normaal nest heeft ongeveer de vorm van een bol. Vaak heeft een nest echter door obstakels in de directe omgeving en gebeurtenissen gedurende de bouw niet meer de ideale vorm. De ontwikkeling van wespenkolonies tijdens het seizoen is moeilijk te volgen doordat veel van de acitiviteiten worden afgeschermd door het nestomhulsel. Manipulatie van het nest wordt door de wespen bovendien niet getolereerd. In de ontwikkeling van het nest van sociale wespen zijn enkele stadia te onderscheiden (EDWARDS 1980, SPRADBERY 1973, WALRECHT 1937B, 1950, 1951, 1957). Als voorbeeld van de bouw en ontwikkeling van een wespennest worden hieronder de neststadia van de gewone wesp *Vespula vulgaris* beschreven (fig. 23-24).

Het embryonest (april-juni)

Van de vroegste nestbouwfase is slechts weinig bekend. De hieronder vermelde gegevens zijn afkomstig uit Brian & Brian (1948), Janet (1895) en Potter (1965). In figuur 23 is de ontwikkeling in deze fase weergegeven.

De bevruchte wespenkoningin die heeft overwinterd maakt na een uitgebreide verkenning van de directe omgeving een keuze voor een geschikte nestplaats. De bouw begint met de constructie van een zuil met daaraan de eerste twee zeshoekige broedcellen. Daarna bouwt de koningin een omhulsel dat de broedcellen als een paraplu beschermt. De ruimte tussen de basis van de broedcellen en het punt waar het nestje is opgehangen vormt de rustplaats van de koningin. De koningin van boswesp *Dolichovespula sylvestris* werkt ongeveer zeven uur aan de bouw van de zuil en de eerste twee broedcellen. Het aantal cellen dat de koningin bouwt voordat de eerste werksters tevoorschijn komen verschilt sterk per soort en ook per individu. Bij *Dolichovespula sylvestris, Vespa crabro* en *Vespula vulgaris* zijn embryonesten gevonden met respectievelijk 21, 39 en 62 cellen. Na ongeveer drie dagen begint de koningin aan een tweede omhulsel. Wanneer de raat in grootte toeneemt, wordt het binnenste



Figuur 24
Volledig ontwikkeld nest van de gewone wesp *Vespula vulgaris* in een ondergrondse holte (naar SPRADBERY 1973).

GRAAFGEDRAG VAN SOLITAIRE WESPEN: HARKERS, BREKERS, SCHUIVERS EN DRAGERS

Voor het graven van de nesten in de grond zijn drie lichaamsonderdelen van belang: kaken, poten en pygidium. De kaken worden vaak gebruikt voor breek- en trekwerk. Tevens worden de kaken gebruikt voor het dragen van steentjes, stokjes of andere objecten. De poten van grondbewoners (zoals keverdoders *Tiphia*) zijn kort, dik en voorzien van stekels en borstels, die veel steun geven bij hun ondergrondse werkzaamheden. De meeste spinnendoders en graafwespen die in de grond graven, hebben een serie borstels en stekels aan de voorpoten, vaak in de vorm van een kam waarmee ze makkelijk zand kunnen verplaatsen. Het pygidium, op het laatste achterlijfssegment, wordt gebruikt om de celwanden glad te strijken. Op grond van hun graafgedrag zijn gravende wespen te verdelen in harkers, brekers, schuivers en dragers.

Harkers

De meerderheid van de graafwespen behoort tot de harkers en bezit een goed ontwikkelde tarskam aan de voorpoten. De meeste spinnendoders en graafwespen bewegen tijdens het graven de twee voorpoten afwisselend, terwijl ze het achterlijf omhoog houden. Zo bewegen ze de zandkorrels onder het lichaam door naar achteren. Bij andere soorten, zoals de harkwesp *Bembix rostrata,* werken de voorpoten synchroon. Het zandhoopje dat zo bij de nestingang ontstaat wordt zo nu en dan door de wesp verspreid en weggewerkt. Bijna alle harkers graven schuine nestgangen, want hun werkmethode is niet geschikt om verticale gangen te bouwen. Het zand zou dan steeds het nest in vallen.

Brekers

Brekers graven net als harkers schuine nesten, maar ze breken klompjes grond af die ze tussen hoofd en voorpoten naar buiten slepen. Voorbeelden van brekers zijn graafwespen uit het genus *Mellinus.* Dit type graafwerk is effectief in bodems waarvan de deeltjes aan elkaar kleven.

Schuivers

Graafwespen die behoren tot de schuivers verplaatsen het zand duwend met de poten en het achterlijf terwijl ze achteruitlopen. Veel schuivers hebben een sterk ontwikkeld pygidium op het eind van het achterlijf, zoals *Cerceris* en *Tachytes.* Soorten van deze genera bouwen verticale of nagenoeg verticale nestgangen en duwen de grond omhoog tot een hoopje voor de nestingang. Ze maken daarna een opening in het centrum van het hoopje zand zodat een soort 'minivulkaan' (tumulus) ontstaat rond de nestingang. Een tumulus komt ook voor bij de nesten van andere grondnestelende wespen en bijen. Er zijn ook schuivers die in rottend hout of in merg van plantenstengels nestelen, bijvoorbeeld *Ectemnius*-soorten. Deze wespen hebben vaak een smal, hol pygidium dat dient als een soort guts voor het verwijderen van houtdeeltjes of andere plantenvezels.

Figuur 25
Een aardrupsendoder van het genus *Podalonia* verwijdert vliegend grond uit het nest.

Figuur 26
De behaarde rupsendoder *Ammophila pubescens* sluit het nest met behulp van een steentje.

Dragers

Dragers verwijderen de grond van het uitgegraven nest door het tussen kop en voorpoten een eindje van de nestingang weg te dragen. Hierdoor is bij de nestingang geen spoor van graafwerkzaamheden te vinden. Voorbeelden zijn rupsendoders en aardrupsendoders uit de genera *Ammophila* en *Podalonia* (fig. 25) en in de grond nestelende sociale wespen zoals *Vespula*-soorten.

Sluiten van het nest

De wijze van het sluiten van het nest is gerelateerd aan het graafgedrag. De meeste harkers sluiten hun nest door zand in de nestingang te vegen, terwijl dragers kleine voorwerpen naar het nest dragen om de ingang te vullen. Bij *Ammophila*-soorten is waargenomen dat ze de sluitproppen in de nestingang aanstampen met hun kop of met een steentje, dat ze als een soort hamertje gebruiken (fig. 26). Sphecinae gebruiken de voorkant van hun kop bij het sluiten van het nest, maar andere graafwespen en spinnendoders maken gebruik van het pygidium om de grond aan te stampen. Na de sluiting van het nest worden door diverse soorten nog stokjes, dennennaalden, zaden, steentjes en dergelijke aangedragen en over de nestopening gelegd.

omhulsel afgebroken en verwerkt in nieuwe cellen of een nieuw omhulsel. Er ontstaat een klein rond bolletje met een ingang aan de onderkant. De koningin van de middelste wesp *Dolichovespula media* verlengt de ingang van het omhulsel tot een buisvormige vestibule. Deze karakteristieke koninginnennestjes worden in Nederland zelden gevonden, omdat de eerste werksters van het nest de buis weer afbreken.
Wanneer na vijf tot zes dagen de eieren uitkomen, maakt de koningin voornamelijk vluchten om voedsel voor de larven te zoeken. Toch blijft de koningin ook dan houtpulp verzamelen en broedcellen bouwen. Als de eerste groep larven verpopt, nemen de voedselvluchten van de koningin sterk af en uiteindelijk stopt ze hiermee. Deze taak wordt overgenomen door de werksters, zodat de koningin zich kan toeleggen op het leggen van eieren.

Groeifase van het nest (juni-augustus)
Met de toename van het aantal werksters wordt de door de koningin gekauwde raat uitgebreid met cellen aan de rand en worden nieuwe raten gebouwd. Het centrum van de nieuwe raat ligt loodrecht onder het centrum van de vorige. De raten hangen horizontaal en worden aan elkaar vastgemaakt met zuilen. De ruimte tussen het nestomhulsel en de raten en tussen de raten onderling is zo groot dat de wespen juist kunnen passeren. De broedcellen zijn met de opening naar beneden gericht en de larven hangen dus met hun kop naar onderen. De raten nemen in grootte en aantal toe, en daarom wordt het omhulsel van het nest steeds aan de binnenkant afgebroken en aan de buitenkant weer opgebouwd. Het omhulsel van een volgroeid nest bestaat uit vele over elkaar heen liggende, schelpachtige structuren, met daartussen luchtholten. Het nest heeft een kleine nestopening (diameter twee tot drie cm), meestal aan de onderkant (fig. 24).
De gemiddelde grootte en diepte van de werkstercellen nemen toe met de bouw van meer raten. Hierdoor neemt ook de gemiddelde grootte van de werksters gedurende het seizoen toe. De broedcellen worden enkele malen (gemiddeld drie keer) gebruikt. Dit is te zien aan het aantal pakketjes uitwerpselen op de bodem van de broedcellen. De oudste broedcellen worden gevuld met uitwerpselen en afgedekt, waardoor ze onbruikbaar worden, of ze worden door de werksters gedeeltelijk afgebroken.
In deze fase vinden bij de hoornaar soms nestverhuizingen plaats. Hierover is meer te lezen in het kader over nestverhuizingen. Uit deze periode komen ook de waarnemingen van massaal trekgedrag in Noord-Europa (zie kader 'wespen op trek').

Climaxfase: productie van de geslachtelijke wespen (augustus-oktober)
De later gebouwde raten bestaan uit grote broedcellen waarin koninginnen grootgebracht worden. Mannetjes ontwikkelen zich zowel in werkster- als in koninginnecellen. Sociale plooivleugelwespen zijn de enige wespen die speciale broedcellen bouwen voor de toekomstige koninginnen. Zodra (meestal in augustus) wordt begonnen met de bouw van de koninginnecellen, neemt het aantal werkstercellen niet meer toe. Bij de gewone wesp *Vespula vulgaris* kan dit aantal inmiddels zijn uitgegroeid tot 17.000. Het hoogtepunt wordt eind september bereikt, als de koninginnecellen gebouwd zijn. Meestal zijn dit er 400 tot 1500, maar het kunnen er tot 4000 zijn. Het aantal raten bedraagt gemiddeld negen. Door het variabele aantal cellen en raten kunnen de nesten sterk in grootte verschillen. In de grond gebouwde nesten van de gewone wesp worden vaak niet groter dan 25 cm in doorsnede. Onder daken van huizen kan het nest echter een diameter bereiken van meer dan een meter.

Sterffase (oktober-november)
Het nest heeft nu zijn functie vervuld. De activiteit binnen het nest neemt sterk af met het uitvliegen van de mannetjes en de jonge koninginnen. De koningin die het nest heeft gesticht sterft en de sociale structuur van het nest valt uit elkaar. De overgebleven werksters beginnen met het leggen van eieren, maar de larven daarvan komen nauwelijks tot ontwikkeling. Sterfte onder de larven en werksters neemt toe. De temperatuur binnen het nest daalt en het nest sterft uit.

RELATIES MET ANDERE ORGANISMEN
Bij natuurlijke vijanden van wespen denkt men vaak al snel aan vogels en andere grote dieren die zich voeden met volwassen wespen. Om deze vijanden af te schrikken hebben wespen vaak felle kleuren, die door sommige ongevaarlijke organismen worden nagebootst om (zie kader over mimicry).

NESTVERHUIZINGEN
Van de hoornaar *Vespa crabro* is bekend dat ze soms hun nest verhuizen (PAWLYSZYN 1992). Dit verschijnsel heet 'nestrelocatie' en is verder alleen bekend van *Vespa simillima,* een Aziatische soort (MATSUURA & YAMANE 1990). Nestverhuizingen komen voor van juni tot in augustus, wanneer het aantal werksters groeit en het grootbrengen van koninginnen en mannetjes nog niet is begonnen. Dit gebeurt als het koninginnennest te klein wordt. Werksters van deze nesten gaan op zoek naar een nieuwe nestplaats in de directe omgeving (tot 200 meter) van het koninginnennest. Tegelijkertijd vestigen zich op diverse geschikte plekken werksters die daar blijven en slechts af en toe terugkeren naar het koninginnennest. Drie tot vier dagen hierna verlaat ook de koningin haar nest op zoek naar een nieuwe nestplaats. Ze wordt niet gevolgd door werksters uit het nest. Dit gedrag verschilt duidelijk van het zwermgedrag dat bij honingbijen voorkomt, waar een deel van het volk de koningin begeleidt.
Wanneer de koningin een groepje werksters vindt, vestigt ze zich op die plek en gaat ze niet meer terug naar haar oorspronkelijk nest. De werksters beginnen nu met de bouw van nieuwe raten. Bij de hoornaar worden eerst drie of vier raten gebouwd voordat met het omhulsel wordt begonnen. Werksters uit het oude nest pendelen nog een tijdje op en neer tussen de twee nesten om de larven in het oude nest te voeren, maar migreren steeds meer naar het nieuwe nest. Het duurt ongeveer een maand voordat alle eieren, larven en poppen uit het oude nest volgroeid zijn en de volwassen dieren naar het nieuwe nest zijn overgevlogen. In Nederland is een dergelijke nestverhuizing nog nooit vastgesteld.

WESPEN OP TREK
Er bestaat een opvallende reeks waarnemingen van massale trek van wespenkoninginnen. Op Falsterbo in Zweden werden tijdens een periode van warm weer in juni 1957 duizenden koninginnen van *Vespula rufa* gezien die in dezelfde richting (westzuidwest) naar de kust vlogen, met een maximum van 4800 exemplaren per uur. Wanneer de wespen de kust bereikten was hun gedrag ongeveer hetzelfde als dat van trekkende vogels. Ze concentreerden zich voor de kust en vlogen parallel aan de kust verder. Bij een stuk land dat naar het zuidwesten de zee instak vloog na enig aarzelen de meerderheid van de wespen in wzw-richting de zee op (RUDEBECK 1965). Verklaringen voor dit trekgedrag zijn er niet. Mogelijk speelt het een rol bij de kolonisatie van nieuwe leefgebieden.

Figuur 27
Voorbeelden van wespenmimicry: soorten uit andere insectengroepen die op angeldragende wespen lijken.

MIMICRY

Veel wespen hebben een opvallende tekening van rode, gele en witte kleuren. Deze kleuren geven een waarschuwingssignaal aan natuurlijke vijanden: 'dit insect kan steken dus blijf uit de buurt'. Veel insecten maken hier gebruik van door deze kleuren ook te gebruiken, terwijl zij niet kunnen steken en ongevaarlijk zijn. Dit wordt mimicry van Bates genoemd.
Mimicry van Bates komt bij uiteenlopende groepen insecten voor. Veel vliegen hebben een wespachtig uiterlijk, met name veel soorten zweefvliegen (Syrphidae; fig. 27a), blaaskopvliegen (Conopidae; fig. 27b) en wapenvliegen (Stratiomyidae). Sommige van deze vliegen leven parasitair bij wespen of mieren. Ook onder de vlinders en de kevers zijn zulke soorten te vinden. Deze hebben dan ook vaak Nederlandse namen die afgeleid zijn van hun uiterlijk, zoals wespvlinders en wespenboktorren (fig. 27c).
Ook binnen de vliesvleugeligen die geen angel dragen, bestaan verschillende families met soorten die er gevaarlijk uitzien, maar dit niet zijn. Dit komt bijvoorbeeld voor bij veel soorten blad- en houtwespen (Symphyta; fig. 27d-e) en sluipwespen (Ichneumonoidea).

Ook binnen één wespensoort kan mimicry voorkomen. Er zijn vele wespensoorten waarvan de vrouwtjes een angel hebben, maar de mannetjes niet. Doordat mannetjes qua tekening op de vrouwtjes lijken, zijn ze ondanks het ontbreken van een angel eveneens afschrikwekkend voor predatoren.

Figuur 27a
De zweefvlieg *Temnostoma bombylans,* een soort met overtuigende wespenmimicry.

Figuur 27b
De blaaskopvlieg *Conops quadrifasciatus.*

Figuur 27c
De wespenboktor *Clytus arietis.*

Figuur 27d
De bladwesp *Tenthredo scrophulariae.*

Figuur 27e
De reuzenhoutwesp *Urocerus gigas.*

Predatoren vormen slechts een deel van de organismen die wespen belagen of ervan profiteren. In deze paragraaf worden deze organismen ingedeeld in drie groepen: predatoren, parasieten en commensalen. De mens als niet te onderschatten vijand vormt een klasse apart; het bestrijden van wespennesten van voornamelijk sociale soorten is 's zomers aan de orde van de dag.

Het verschil tussen predatoren en parasieten is niet altijd duidelijk. Tussen deze twee levenswijzen bestaan allerlei gradaties die in elkaar overgaan, omdat beide typen organismen zich voeden op een wijze die een ander organisme schade berokkent. Dit is bij commensalen niet het geval. Ook over het onderscheid tussen parasieten en parasitoïden is altijd veel onduidelijkheid geweest.

Definities

Wespen hebben zeer uiteenlopende biologische relaties met organismen uit diverse plant- en diergroepen. Deze relaties kunnen erg complex zijn en ze kunnen zelfs binnen één soort op verschillende wijzen verlopen en hierdoor ook verschillende gevolgen hebben. Dit maakt het moeilijk om biologische relaties onder te verdelen in categorieën. Omdat een dergelijk onderscheid handig kan zijn, is dit toch vaak geprobeerd. De verschillende benaderingen hebben geleid tot allerlei definities, die soms meer verwarring dan duidelijkheid scheppen. De meeste onduidelijkheid bestaat misschien wel over de termen 'predator', 'parasiet' en 'parasitoïd'. In dit boek worden de volgende definities gehanteerd:

PREDATOR
: een organisme dat zich voedt met (delen van) een ander organisme, dat hij zelf voor dit doel gedood heeft.

PARASIET
: een organisme dat zich voedt met een levend organisme (gastheer), zonder dat de gastheer hierdoor sterft.

PARASITOÏD
: een organisme dat zich voedt met een levend organisme (gastheer), maar deze gastheer uiteindelijk doodt als gevolg van zijn eigen ontwikkeling.

Let op: in de soortteksten in hoofdstuk 13 wordt de term 'parasieten' veelal gebruikt als verzamelnaam voor zowel parasieten als parasitoïden.

Predatoren

Een groot aantal rovers uit allerlei diergroepen voedt zich met de eieren, larven of imago's van wespen. De meeste predatoren vangen individuele wespen, maar sommige dieren kunnen gehele kolonies vernietigen om de larven op te eten. Vooral de nesten van sociale plooivleugelwespen zijn aantrekkelijk, vanwege de grote aantallen imago's en larven. Zoogdieren als vos, das, egel en muizen gaan hier ondanks de gevaren niet aan voorbij. In de zomer kunnen wespennesten in sommige gebieden zelfs één van de belangrijkste voedingsbronnen zijn. Tijdens een Engels onderzoek is bijvoorbeeld een das gevonden met 300 wespen in zijn maag. In uitwerpselen van dassen bleken vooral de gewone wesp *Vespula vulgaris* en de Duitse wesp *V. germanica* aanwezig te zijn, maar ook zijn *V. rufa, Dolichovespula sylvestris, D. media* en zelfs de hoornaar *Vespa crabro* gevonden (HANCOX 1991).

Onder de vogels die zich in Nederland met wespen voeden, zijn enkele opmerkelijke soorten zoals de wespendief *Pernis apivorus* (fig. 28). Het voedsel van deze vogel bestaat grotendeels uit wespenlarven, die geroofd worden uit de nesten. De wespendief weet deze nesten feilloos te lokaliseren. De vogel haalt hele raten uit het nest en vliegt ermee naar zijn eigen nest, waar de jongen gevoerd worden met de larven. Andere vogels die regelmatig wespen op het menu hebben staan, zijn de grauwe klauwier *Lanius collurio* en de grauwe vliegenvanger *Muscicapa striata.* Ook spechten eten waarschijnlijk regelmatig de larven van wespen die in stengels, gallen of in boomstammen nestelen.

Ook ongewervelde dieren zijn soms predatoren van wespen. Voorbeelden hiervan zijn spinnen, zandloopkevers, mieren en roofvliegen. Sociale wespen vallen regelmatig verwante soorten aan.

Figuur 28
Deze wespendief *Pernis apivorus* heeft een wespennest buitgemaakt.

Parasieten

De parasiet kan zich voeden met de gastheer, zonder zelf energie te hoeven steken in het zoeken van voedsel. De uitgespaarde energie investeert de parasiet in de eigen groei. Parasitaire relaties bestaan tussen verschillende soorten (interspecifiek), maar komen ook voor binnen een soort (intraspecifiek). Deze relaties vindt men in het hele dierenrijk. Zo zijn er vele parasitaire wespen, maar ook enkele parasitaire vogels zoals de koekoek, die zijn eieren legt in de nesten van andere vogels. Ook intraspecifiek parasitisme komt zowel bij wespen als bij vogels voor: sommige soorten leggen hun eieren in de nesten van soortgenoten. Parasitaire relaties in uiteenlopende diergroepen vertonen blijkbaar overeenkomstige patronen. Dit wijst erop dat er vergelijkbare selectiefactoren zijn geweest die tot de evolutie van deze relaties hebben geleid (BROCKMANN 1993).

Zowel echte parasieten als parasitoïden (zie volgende paragraaf) kunnen onderverdeeld worden in endo- en ectoparasieten. Endoparasieten leven in hun gastheer en ectoparasieten leven erop.

De term 'parasiet' is hierboven breed gedefinieerd. Hierdoor vallen ook parasitoïden eronder, omdat in het midden gelaten wordt of de gastheer aan de gevolgen van de parasitaire relatie sterft of niet. Om de diversiteit aan parasitaire relaties duidelijk te maken, zijn hier vier categorieën onderscheiden: kleptoparasieten, sociaalparasieten, parasitoïden en echte parasieten.

Kleptoparasieten

Wespen provianderen hun nesten met een rijke hoeveelheid voedsel en veel andere dieren proberen daarvan te profiteren. Parasieten die het vooral op het voedsel in de broedcellen hebben gemunt noemen we kleptoparasieten (ook wel voedselparasieten). Een kleptoparasiet voedt zich niet zelf met het aanwezige voedsel, maar zet een ei (of larve) af, die na uitkomen het voedsel eet dat bestemd was voor de larve van de gastheer. Veel kleptoparasieten hebben gedrag ontwikkeld om het ei of de larve van de gastheer te vernietigen, zodat deze niet kan concurreren met hun eigen larve.

Kleptoparasitisme heeft zich in diverse groepen onafhankelijk ontwikkeld. Vooral in de aan wespen verwante familie van de bijen (Apidae s.l.) hebben soorten van veel genera

zich ontwikkeld tot kleptoparasieten, maar er zijn ook kleptoparasitaire wespen en vliegen. Kleptoparasitaire wespen hebben vaak een dikke 'huid' (integument) ter bescherming tegen beten en steken van hun gastheren die hun nest beschermen. Voorbeelden hiervan zijn mierwespen, knotswespen en graafwespen van het genus *Nysson.* Ook goudwespen hebben een verdikt integument, en bovendien kunnen ze zich tot een knikkertje oprollen, zodat ze nog minder kwetsbaar zijn. Veel kleptoparasieten zijn verwant aan hun gastheren en hebben een gemeenschappelijke voorouder (agastoparasitisme).

Kleptoparasitaire wespen

De meest algemene kleptoparasieten van spinnendoders zijn andere soorten spinnendoders, die veel lijken op hun gastheren. Soorten van het genus *Evagetes* zijn in het veld vaak moeilijk te onderscheiden van de *Arachnospila*-soorten waarop ze parasiteren. Vrouwtjes van *Evagetes*-soorten brengen veel tijd door met het zoeken naar nesten van andere spinnendoders. Waarschijnlijk doen ze dit met behulp van geur. Hun verdikte sprieten zijn constant over de grond in beweging. Soms staan ze op de loer bij spinnendoders die hun nest graven, om op een zeker moment binnen te dringen. In de broedcel verwijdert het *Evagetes*-vrouwtje het ei van de gastheer met de kaken en eet het soms zelfs op. Even later legt ze haar eigen ei op de spin en verlaat het nest, waarbij ze vaak wat zand in de nestopening harkt. Ook als

Figuur 29
De goudwesp *Chrysis ignita* ligt op de loer bij het nest van de plooivleugelwesp *Symmorphus bifasciatus,* om er in een onbewaakt moment een ei in te kunnen leggen.

Figuur 30
Dambordvliegen uit de subfamilie Miltogramminae (Sarcophagidae), zoals deze soort uit het genus *Miltogramma*, zijn kleptoparasieten van vele soorten bijen en wespen.

een ander *Evagetes*-vrouwtje haar voor was, wordt het ei vernietigd en vervangen door een nieuw ei.
Soorten van het spinnendodergenus *Ceropales* hebben een meer ontwikkelde vorm van kleptoparasitisme. *Ceropales*-vrouwtjes zoeken niet naar de nesten, maar letten op spinnendoders die spinnen transporteren. Op een geschikt moment klimt het *Ceropales*-vrouwtje op de spin om snel een ei in een van de boeklongen van de spin te leggen. De gastheer maakt nietsvermoedend het nest af en legt een ei op de spin. Het *Ceropales*-ei komt echter eerder uit dan dat van de gastheer en de larve begint zich met de spin te voeden. Wanneer het ei van de gastheer uitkomt, wordt de larve eveneens door de kleptoparasietlarve opgegeten.
Bij graafwespen komt vergelijkbaar gedrag voor. Het niet inheemse graafwespengenus *Stizoides* is qua gedrag te vergelijken met *Evagetes* en *Nysson* met *Ceropales.*
Ook veel goudwespen zijn kleptoparasieten van andere wespen (fig. 29), hoewel dit nog niet van alle soorten bekend is. Knotswespen (Sapygidae) hebben een kleptoparasitaire levenswijze bij bijen: de larven van deze wespen voeden zich met het door de bijen verzamelde stuifmeel.

Andere kleptoparasieten

Veel wespen worden geparasiteerd door kleptoparasitaire dambordvliegen (Sarcophagidae) uit de subfamilie Miltogramminae (fig. 30). Alle soorten van deze groep leggen eieren die meteen uitkomen of zetten direct larven af. Voor zover bekend ontwikkelen de larven van deze vliegen zich vooral op de prooi in de broedcellen van de wespen. Ze verpoppen in de grond rond de broedcel of in de broedcel zelf. Diverse soorten hebben enkele generaties per jaar. Miltogramminae zijn meestal niet gespecialiseerd op een gastheer, maar opeenvolgende generaties kunnen wespen uit verschillende genera of zelfs verschillende families aanvallen. Enkele genera zoals *Amobia* hebben zich gespecialiseerd op wespen die in stengels of hout nestelen, terwijl andere zoals *Metopia, Phrosinella* en *Senotainia* zich beperken tot in de grond nestelende soorten.
Kleine vliegjes van het genus *Senotainia* (satellietvliegen) wachten harkwespen *Bembix rostrata* met hun prooi op bij de nestingang. Als de vrouwelijke harkwesp landt voor de nestingang en even stilstaat voor het opengraven van het nest, klimt één van de vliegjes op de prooi (een vlieg), draait zich 180 graden en legt enkele larven op de vlieg. De larven ontwikkelen zich zeer snel door het leegeten van de vlieg. Ze verpoppen in de grond om pas het volgende jaar weer tevoorschijn te komen.
Ook sommige mijten gedragen zich als kleptoparasieten. Een opmerkelijk relatie tussen mijten en wespen komt voor bij de mijt *Kennethiella trisetosa* en de solitaire plooivleugelwesp *Ancistrocerus antilope.* Deze wesp heeft acarinaria op haar propodeum (dit zijn groefjes waarin de mijten zich kunnen verschuilen, zie paragraaf over commensalen). De relaties tussen mijten en wespen zijn veelal nog onduidelijk en weinig onderzocht.

Sociaalparasieten

Sociaalparasitisme zoals dat optreedt bij plooivleugelwespen, hommels en mieren lijkt sterk op kleptoparasitisme. Deze termen worden dan ook vaak door elkaar gebruikt. Sociaalparasitisme (of kolonieparasitisme) is beperkt tot sociale soorten die vooral gebruik maken van hun gastheren als arbeidskrachten in plaats van als voedselbron. Werksters komen bij sociaalparasieten dan ook meestal niet voor. De parasieten verschillen van hun gastheer door een dikker integument, grotere kop en kaken en in enkele gevallen een sterker gekromde angel. Dit zijn aanpassingen die voordelig zijn bij vechtpartijen, die zich voor kunnen doen als de so-

ciaalparasiet het nest van de gastheer binnendringt.
Het vrouwtje van de sociaalparasiet wacht tot de koningin van een wespenkolonie haar nest heeft gebouwd en de eerste werksters heeft opgevoed. Op dat moment dringt ze het nest binnen om de koningin te doden en haar positie over te nemen. De werksters accepteren de nieuwe koningin en verzorgen haar larven alsof het de nakomelingen van hun eigen moeder zijn. Uiteindelijk bestaat het nest uitsluitend uit vrouwtjes en mannetjes van de sociaalparasiet.
Bij wespen komt sociaalparasitisme alleen voor bij plooivleugelwespen. In Nederland zijn drie plooivleugelwespen bekend met een dergelijke levenswijze. Deze lijken sterk op hun gastheren. Ze kunnen worden onderverdeeld in obligate en facultatieve sociaalparasieten. Bij obligate sociaalparasieten zijn de vrouwtjes zelf niet in staat een eigen kolonie te stichten en eigen werksters te produceren. Dit geldt bijvoorbeeld voor *Vespula austriaca* en *Dolichovespula adulterina.* Het vrouwtje van de niet inheemse veldwesp *Polistes atrimandibularis* schakelt de werksters van de gastheer *P. bimaculatus* één voor één uit met antennengevechten en steekgedrag. De parasiet doodt de gastheerkoningin echter niet; zij blijft op het nest en sterft of verdwijnt door andere oorzaken.
Facultatieve sociaalparasieten zijn in staat om zelf kolonies met werksters te stichten, maar soms nemen ze kolonies van andere soorten over. Tot op heden zijn slechts twee soorten bekend met deze levenswijze, die in Nederland niet voorkomen: *Vespula squamosa* en *Vespa dybowskii.* Deze soorten nemen soms de nesten over van respectievelijk *Vespula vidua* en *Vespa crabro* of *V. xanthoptera.*

Echte parasieten

Onder 'echte' parasieten worden hier de organismen verstaan die zich voeden met een levende gastheer, die niet sterft aan de gevolgen hiervan. Behalve allerlei micro-organismen, schimmels en wormen behoren ook enkele geleedpotige groepen hiertoe.
Waaiervleugeligen (Strepsiptera) zijn waarschijnlijk het meest verwant aan vliegen en muggen. Over de levenscyclus van de soorten van deze insectenorde is nog weinig bekend. De volwassen mannetjes zijn slechts enkele millimeters groot, maar hebben een zeer karakteristiek uiterlijk. Ze hebben grote ogen, vertakte antennen, tot halters gereduceerde voorvleugels en relatief grote achtervleugels. De vrouwtjes zijn ongevleugeld, hebben geen ogen en poten en verblijven meestal in een zakachtig omhulsel in het achterlijf van hun gastheer (het poparium). Zij steken met hun kop tussen de achterlijfssegementen uit (fig. 31ab). Omdat ze hun gastheer niet doden, kunnen ze als echte parasieten worden beschouwd.
Binnen de waaiervleugeligen parasiteren alleen soorten van de familie Stylopidae op Hymenoptera. Een door deze insecten geparasiteerde wesp wordt dan ook 'gestylopiseerd' genoemd. Mannetjes van deze familie vliegen rond op zoek naar een vrouwtje. Voor zover bekend leven ze slechts enkele uren, waarin ze een vrouwtje moeten vinden om mee te paren. De paring vindt plaats op het achterlijf van een wesp. Na de bevruchting ontwikkelen de eieren zich in het vrouwtje tot larven met lange poten die het vrouwtje verlaten via een speciaal broedkanaal tussen het poparium en het lichaam van het vrouwtje. Eén vrouwtje kan honderden tot duizenden larven produceren. De larven komen vaak uit op bloemen, waar ze wachten op een wesp om zich aan vast te klampen zodat ze naar een nest gebracht worden. Ze kunnen meerdere dagen zonder voedsel. In het nest van de wesp penetreren de larven het ei of de larve van de gastheer. Ze ontwikkelen zich in het weefsel van de groeiende wespenlarve, vervellen diverse keren en ontwikkelen tenslotte hun poparium tegen de tijd dat de wespenlarve verpopt. Het naar buiten treden van het poparium tussen de segmenten van het achterlijf gebeurt tijdens de popfase of eerste levensdagen van de volwassen wesp. Er kunnen zich verschillende poparia ontwikkelen in een wesp zonder dat deze daaraan dood gaat. Gestylopiseerde vrouwtjes van solitaire wespen vertonen meestal abnormaliteiten (interseksen) en gedragen zich anders dan niet gestylopiseerde exemplaren. Ze maken geen nest en vertonen geen jachtgedrag en broedzorg.
Acht van de 21 Midden-Europese soorten zijn gevonden in bijen en vijf soorten in wespen (POHL & MELBER 1996). *Xenos vesparum* zit in plooivleugelwespen van het genus *Polistes,* en *Pseudoxenos hedeny* wordt gemeld van plooiveugelwespen uit de genera *Ancistrocerus* en *Odynerus. Paraxenos*-soorten worden gemeld van graafwespen. Zo parasiteert *Paraxenos hungaricus* op de harkwesp *Bembix rostrata* en *P. sphecidarum* op *Ammophila-* en *Podalonia*-soorten. In Nederland is nog weinig aandacht besteed aan Stylopidae. Waarschijnlijk komen de genera *Xenos, Pseudoxenos* en *Paraxenos* hier voor.

Figuur 31a
Een veldwesp *Polistes* sp. die geparasiteerd wordt door een waaiervleugelige *(Xenos vesparum).*

Figuur 31b
Details van het achterlijf van geparasiteerde veldwesp.

Type parasitoïd	Taxa (voorbeelden)
Solitaire koinobionte endoparasitoïden	Parasitica (Ichneumonoidea)
Gregaire koinobionte endoparasitoïden	Parasitica (Braconidae)
Solitaire koinobionte semi-endoparasitoïden	Dryinidae
Solitaire koinobionte ectoparasitoïden	Pompilidae *(Homonotus)*
Solitaire idiobionte endoparasitoïden	Parasitica (Ichneumonidae)
Gregaire idiobionte ectoparasitoïden	Bethylidae *(Bethylus, Goniozus),* Parasitica (Chalcidoidea)
Facultatief gregaire idiobionte ectoparasitoïden	Bethylidae *(Laelius)*
Solitaire idiobionte ectoparasitoïden	Chrysididae: Cleptinae; Mutillidae; Tiphiidae; Pompilidae; Ampulicidae

Tabel 3
Voorbeelden van verschillende typen parasitoïde wespen.

Tot de echte parasieten behoren ook mijten (Acari) uit het genus *Vespacarus,* die hun gastheer uitzuigen zonder dat deze daaraan overlijdt. Soorten uit dit genus vinden we op stengel- of houtbewonende solitaire plooivleugelwespen (Eumeninae). Andere mijten zijn te vinden op vele andere soorten wespen (fig. 32).

Parasitoïden

De parasitoïde levenswijze komt alleen voor binnen de insectenwereld, bijvoorbeeld bij vliegen (Diptera) en kevers (Coleoptera). Binnen de vliesvleugelige insecten (Hymenoptera) heeft deze levenswijze zowel binnen de Symphyta als Apocrita vertegenwoordigers. Binnen de Symphyta is dit slechts de kleine, soortenarme familie Orussidae. Binnen de Apocrita is dit met name de zeer soortenrijke groep van de sluipwespen (Parasitica). Ook veel aculeate wespen leven als parasitoïd: deze levenswijze komt in 16 van de 22 families voor. Van de in Nederland voorkomende families komt deze levenswijze alleen onder de plooivleugelwespen (Vespidae) niet voor.

Figuur 32
De graafwesp *Pemphredon lugens* met mijten op het borststuk (te zien als kleine rode bolletjes).

Er zijn veel verschillende typen parasitoïden. Deze typen worden bepaald door de eigenschappen die hieronder besproken worden. De combinaties van deze eigenschappen leiden tot de verschillende typen parasitoïden, die hierna genoemd zullen worden.

- Solitair en gregair: men spreekt van solitaire parasitoïden als er maar één nakomeling per gastheer kan opgroeien. Bij gregaire parasitoïden kunnen zich meer nakomelingen op één gastheer ontwikkelen. De meeste soorten zijn uitsluitend (obligaat) solitair of uitsluitend gregair, maar sommige zijn facultatief gregair en leggen één ei op een kleine gastheer en verschillende eieren op een grote gastheer.
- Endo- en ectoparasitisme: endoparasitoïden prikken de eieren in de gastheer door middel van een legboor. Hiertoe behoren verschillende Parasitica. Bij de aculeate wespen leggen alleen tangwespen (Dryinidae) hun ei onder de cuticula (opperhuid) van de gastheer, maar de ontwikkeling van de larve vindt buiten het lichaam van de gastheer plaats. Daarom zijn tangwespen eigenlijk semi-endoparasitoïden. De overige aculeate wespen zijn ectoparasitoïden die hun eieren altijd op de gastheer leggen.
- Idiobiontie en koinobiontie: idiobionten voeden zich als larve op een gastheer waarvan de ontwikkeling door de ouder is stopgezet door deze te verlammen. De larve ontwikkelt zich dus door het consumeren van een weerloze, immobiele voedingsbron, die zelf niet meer eet. Koinobionten voeden zich op of in een gastheer die haar ontwikkeling voortzet nadat ze geparasiteerd is. Deze gastheer eet, groeit en vervelt dus nog.

Voorbeelden

Tabel 3 geeft enkele voorbeelden van de verschillende typen parasitoïde levenswijzen van aculeate wespen en sluipwespen. Vaak begint de larve van de parasitoïd zich te voeden nadat de gastheerlarve is volgroeid.

Sommige goudwespen (Chrysididae) leggen hun ei op de larve van hun gastheer. Het ei komt na enkele dagen uit maar de larve voedt zich in het begin slechts mondjesmaat. Pas als de gastheerlarve een cocon spint begint de goudwesplarve actiever op haar gastheer te foerageren. Binnen tien dagen wordt de gastheerlarve uitgezogen en spint de goudwesplarve haar eigen cocon binnen die van haar gastheer.
Andere parasitoïde goudwespen leggen hun ei nadat de broedcel van hun gastheer is afgesloten en de gastheerlarve haar cocon heeft gesponnen, zoals *Cleptes*-soorten. Ze bijten een gat in de cocon van de gastheer (een bladwesp) en leggen een ei op de pop. Vervolgens maken ze het gat weer dicht met behulp van een bepaalde uitscheiding. De goudwesplarve consumeert de pop of prepop van de gastheer en spint haar eigen cocon in die van de bladwesp. De meeste mierwespen doen dit ook, al zijn ze minder specifiek in hun gastheerkeuze.

Sluipwespen (Parasitica: Ichneumonoidea) die op aculeaten parasiteren, doen dit door met hun lange legboor de nestprop te doorboren en één of enkele eieren te leggen op de gastheerlarve of -pop. Zelfs de volkrijke kolonies van plooivleugelwespen worden door sluipwespen aangevallen. De soort *Sphecophaga vesparum* legt haar eieren op de wespenlarven. De parasiet ontwikkelt zich pas als de larve haar cocon heeft gesponnen en is verpopt. Tot zeven parasietlarven kunnen zich ontwikkelen op een wespenpop. Nadat de wespenpop is verorberd, spinnen de wespenlarven hun cocons in de broedcel van de wespenraat.
Ook bronswespen (Chalcidoidea) staan bekend als parasito-

iden van wespenlarven. Het meest bekend is *Melittobia acasta* (fig. 33) (BALFOUR BROWNE 1922, VAN LITH 1955A, PICARD 1923). Dit nog geen twee millimeter grote wespje is gekweekt uit nesten van verschillende aculeaten. Er kunnen zich enkele honderden ontwikkelen in één wespenlarve. Van de Amerikaanse verwant *M. chalybii* ontwikkelen zich soms meer dan 500 larven in één gastheerlarve.

Wolzwevers (Bombyliidae) zijn parasitaire vliegen. De naam slaat op een deel van de soorten met een wollig uiterlijk. Deze kunnen net als kolibries en zweefvliegen stil in de lucht blijven hangen. Wolzwevers staan vaak te 'zweven' boven zandige bodems en voor steilwandjes, of voor bloemen waar ze met hun lange tong nectar opzuigen. De larven van wolzwevers leven van eieren of larven van andere insecten zoals sprinkhanen, nachtvlinders, sluipvliegen, bijen en wespen. De meeste wolzwevers zijn gespecialiseerd op een bepaalde familie, waarvan ze verschillende soorten parasiteren (HULL 1973). Wolzwevers verraden hun aanwezigheid soms doordat hun typisch gevormde oude pophuiden uit de nestopening van de wesp steken.

Veel blaaskopvliegen (Conopidae) lijken door hun dunne, gesteelde, geel met zwarte achterlijf op wespen (fig. 27b). Diverse soorten in Nederland parasiteren op hommels, maar sommige parasiteren op sociale wespen. Van veel blaaskopvliegen is de gastheer echter nog onbekend. Vrouwelijke blaaskopvliegen zitten op de uitkijk op bloemen of bladeren. Ze volgen de bijen en wespen in de omgeving en vliegen soms toe op een wesp. Bij een succesvolle overweldiging landt de vlieg even op het achterlijf van de wesp en duwt een ei tussen een van de tergieten met behulp van een speciale legboor. De larve ontwikkelt zich in het achterlijf van de volwassen wesp en verpopt ook daarin. Een geparasiteerde wesp (of hommel) ondergaat een gedragsverandering: na een tijdje kruipt deze (tegen haar gewoonte in) onder de grond, zodat de pop van de blaaskopvlieg beschermd is tegen uitdroging en mogelijke roofvijanden.

De enige Nederlandse zweefvlieg (Syrphidae) die als parasitoïd van wespenlarven kan worden aangemerkt, is *Volucella inanis*. De larven van deze zweefvlieg leven in de broedcellen, waar ze zich voeden met de lichaamssappen van de wespenlarven. De wespenlarve blijft zich ontwikkelen, maar als deze het stadium van de prepop bereikt en een cocon gesponnen heeft, wordt zij volledig leeggezogen. Vervolgens verlaat de zweefvlieglarve het nest om in de grond te overwinteren en in het voorjaar te verpoppen (RUPP 1987). Ook andere soorten van het genus *Volucella* hebben een relatie met plooivleugelwespen. Hier wordt in de paragraaf over commensalen op ingegaan.

Volwassen waaierkevers (Ripiphoridae) hebben een opvallend uiterlijk en een opvallende vlucht. In Nederland komt alleen *Metoecus paradoxus* voor, één van de weinige soorten van deze familie waarvan de levencyclus goed bekend is (fig. 34). Deze soort legt in de periode augustus-oktober eieren in boomstammen of op andere houtige plekken. In de voorzomer van het jaar erna komen de larven (triungulinen) uit, die wachten op *Vespula*-wespen. Als de wespen in de buurt zijn, bijvoorbeeld om hout te verzamelen voor de nestbouw, klampen de larven zich vast om zich te laten vervoeren naar het wespennest. In het nest dringt de *Metoecus*-larve het lichaam van een wespenlarve binnen, om zich eerst inwendig (endoparasitair) te voeden. In het volgende stadium voedt de keverlarve zich extern op de wespenlarve (ectoparasitair), door achter de kop van de waard lichaamsvloeistoffen op te zuigen. De verpopping vindt plaats in de broedcel die nog wordt afgesloten door de wespenlarve, vlak voordat deze geheel door de keverlarve is geconsumeerd (HEITMANS & PEETERS 1996).

Een klein aantal vlinders (Lepidoptera) is geassocieerd met wespennesten en de meeste hiervan zijn afvaleters. Er is één vlindersoort die als parasitoïd leeft van de larven van sociale wespen: de wasmot *Aphomia sociella* (Pyralidae). De rupsen van deze vlinders worden gevonden in de herfst als ze zich voeden met de larven in sociale wespennesten. Ze spinnen een dikke cocon in de cellen of tussen de raten waar de volwassen dieren in juni en juli uitkomen.

Rondwormen of Nematoda zijn niet gesegmenteerde wormen. Er zijn slechts twee soorten nematoden bekend die op angeldragende wespen parasiteren: *Pheromermis pachysoma* en *Sphaerularia bombi* (POINAR 1975). *P. pachysoma* leeft in het lichaam van volwassen sociale wespen (KAISER 1987). *S. bombi* parasiteert voornamelijk bij hommels, maar is ook bij sociale plooivleugelwespen aangetroffen.

Figuur 33
De bronswesp *Melittobia acasta.* Van deze parasitaire wesp kunnen zich enkele honderden exemplaren ontwikkelen op een aculeate wespenlarve.

Figuur 34
De waaierkever *Metoecus paradoxus* (Ripiphoridae) is een parasitoid van larven van sociale wespen.

Er zijn verschillende soorten schimmels (Fungi) die op of in levende of dode wespen groeien. Twee voorbeelden hiervan zijn *Beauveria bassiana* en *Cordyceps sphecocephala.*

Commensalen

Een commensaal is een organisme dat profiteert van een ander organisme, zonder dat de gastheer hierdoor wordt beinvloed.

Figuur 35
De larve van deze zweefvlieg *Volucella zonaria* leeft als commensaal in nesten van sociale wespen.

De meeste commensalen, vooral vliegen en kevers, leven in nesten van sociale wespen en voeden zich met dood materiaal, met uitwerpselen en met andere dieren die in wespennesten leven. Het zijn vaak aas- en afvaleters, die fungeren als de opruimers (saprofagen en mycetofagen), vooral in de terminale fase van het nest. Een overzicht van de vliegen en kevers in nesten van sociale wespen geeft Spradbery (1973). Een voorbeeld binnen de kevers is de hoornaarkortschild *Velleius dilatatus,* die een wespachtig uiterlijk heeft. Binnen de vliegen zijn voorbeelden te vinden in de families van de Phoridae en de zweefvliegen (Syrphidae).
De zweefvliegen *Volucella pellucens* en *V. zonaria* (fig. 35) leven als aas- en afvaleters in de nesten van sociale wespen als *Vespula germanica, V. vulgaris* en *Vespa crabro* (ROTHERAY 1993, RUPP 1987). De zweefvlieglarven leven onderin het nest van afval, hoewel ze aan het eind van het seizoen ook wel wespenlarven aanvallen. Als ze volgroeid zijn, migreren de *Volucella*-larven vanuit het nest naar de grond rondom het nest, waar ze overwinteren. In het voorjaar verpoppen ze om als volwassen vlieg te verschijnen in mei en juni.
Sommige mijten hebben zeer intieme relaties met bepaalde wespen, zoals graafwespen van het genus *Cerceris* en plooivleugelwespen van het genus *Ancistrocerus.* Deze soorten hebben zelfs speciale organen, in de vorm van groefjes, op het achterlijf om hun mijten te koesteren (acarinaria). De mijt *Vidia concellaria* leeft nauw geassocieerd met de graafwesp *Cerceris arenaria.* Ze voeden zich in de nesten van deze graafwesp met resten van kevers die niet door de wespenlarve worden opgegeten en ontwikkelen zich dus niet op de larven van de wesp zelf. Wanneer de wespenlarve verpopt, verblijven de mijten in het afval dat in de cocon verwerkt wordt en wanneer de volwassen wesp uitkomt, grijpen de mijten zich vast en laten zich naar een nieuw nest transporteren. Daar lopen ze van de graafwesp af, groeien uit tot volwassen mijten en leggen eieren in de broedcel, waarna de levenscyclus opnieuw kan beginnen. Andere mijten zijn geassocieerd met andere soorten graafwespen en solitaire plooivleugelwespen (HAESELER 1982B, KROMBEIN 1962, KUHLMANN 1998).