

HOOFDSTUK 3 LEVENSWIJZE VAN VOLWASSEN ZWEEFVLIEGEN

Menno Reemer, Mark van Veen,
Wouter van Steenis, Theo Zeegers

Zweefvliegen zijn mooi om te zien, maar echt interessant worden ze wanneer je meer over hun levenswijze te weten komt. Dit hoofdstuk geeft basale kennis over het volwassen zweefvliegenleven. Naast bekende aspecten, zoals zweefgedrag en bloembezoek, komen ook minder bekende onderwerpen aan bod. Denk aan het migratiegedrag van sommige soorten en de geluiden die zweefvliegen kunnen maken. Zoals dat past bij een hoofdstuk over het leven eindigt dit hoofdstuk met doodsoorzaken.

VOEDSEL EN BLOEMBEZOEK

Alle zweefvliegen zijn in het volwassen stadium vegetariër. Zij voeden zich met stuifmeel en nectar, dat ze doorgaans via bloembezoek verkrijgen. Zweefvliegen zijn dan ook veel op bloemen te vinden (fig. 1, 3-10). Hierna worden aspecten behandeld die met bloembezoek samenhangen (zie ook het kader Bestuiving, pag. 30).

Nectar en stuifmeel

De nectar en stuifmeel die zweefvliegen verzamelen dienen voor eigen gebruik en niet, zoals bij honingbijen, om de larven te voeden. Vooral vrouwtjes eten veel stuifmeel, dat de aminozuren en eiwitten levert die ze nodig hebben voor de eiproductie. Mannetjes eten stuifmeel met name aan het begin van hun volwassen leven, omdat het helpt bij het op gang brengen van de spermaproductie. Later schakelen ze in de meeste gevallen geheel over op nectar, dat energierijke suikers bevat voor hun inspannende zweefgedrag (GILBERT 1981, SCHNEIDER 1948). Ook vrouwtjes vertonen zweefgedrag, maar in veel mindere mate dan de mannetjes (zie kader Vliegkunsten - pag. 31).

De verhouding tussen nectar en stuifmeel in het dieet verschilt niet alleen tussen mannetjes en vrouwtjes, maar ook tussen soorten. Dit hangt samen met de energiebehoefte. Grote soorten, zoals *Eristalis tenax*, verbruiken meer energie tijdens het vliegen dan kleine soorten en hebben dus meer suikers nodig. Ook soorten met een zeer actieve levenswijze hebben een grote nectarbehoefte. Een voorbeeld hiervan is *Syrphus ribesii*, waarvan de mannetjes een energieverslindend territoriumgedrag vertonen (zie paragraaf Territoria, pag. 30).

Voorkeuren in bloembezoek

Niet alle bloemen zijn even geliefd bij zweefvliegen. Uit een studie naar bloemvoorkeur bij insecten bleek bijvoorbeeld dat madeliefje weliswaar bij vliegen geliefd is, maar juist niet zo erg bij zweefvliegen (HOFFMANN 2005). Kruidenbloem wordt al meer door zweefvliegen bezocht en akker-melkdistel is ronduit populair.

Bepaalde bloemen zijn dus meer favoriet dan andere, maar toch zijn de meeste zweefvliegen niet heel kieskeurig in hun bloembezoek. *Eristalis tenax* en *Episyrphus balteatus* zijn bijvoorbeeld waargenomen op respectievelijk ruim honderd en tweehonderd plantensoorten. Ook andere algemene zweefvliegen zijn op de bloemen van vele tientallen soorten

aangetroffen (DE BUCK 1990). Sommige soorten zijn wat kieskeuriger (BARENDREGT 1975). Soorten uit de subfamilie Syrphinae kunnen bijvoorbeeld op grond van hun bloembezoek in een aantal categorieën worden ondergebracht (BRANQUART & HEMPTINNE 2000). Over bloembezoek door zweefvliegen is nog veel onbekend. Zo komen in hun uitwerpselen soms stuifmeelkorrels voor van bloemen waar ze volgens de literatuur nog niet op zijn waargenomen (ERNST 2005).



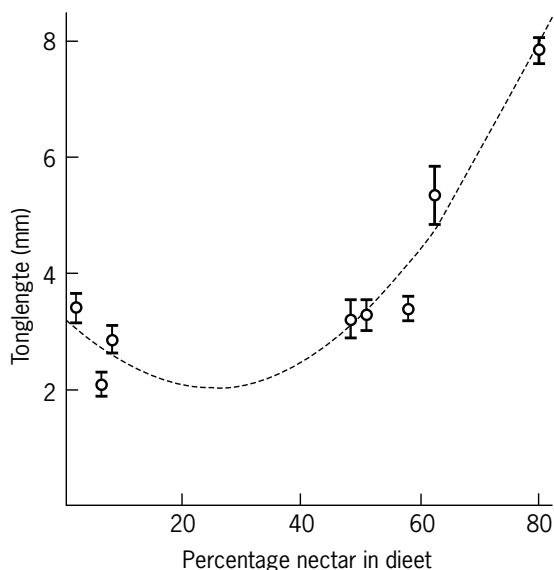
Vanzelfsprekend hangt het bloembezoek in sterke mate samen met het aanbod aan bloemen. Zo zijn in het voorjaar *Cheilosia albipila*, *C. grossa*, *Melangyna quadrimaculata*, *Parasyrphus punctulatus* en *Platycheirus ambiguus* te zien op wilg (fig. 1), sleedoorn of andere witbloeiende struiken. Zo nu en dan zijn deze vliegen ook wel op lage kruiden aan te treffen, zoals bosanemoon, klein hoefblad, paardenbloem en speenkruid. Diverse *Sphaerophoria*-soorten richten zich op tormentil, een kruid van droge graslanden en heidevelden en daar de enige bloeier in de activiteitsperiode van deze zweefvliegen. Echte zomersoorten, zoals *Epistrophe grossulariae*, *Leucozona glauca*, *L. laternaria* en *Melangyna umbellatarum*, zijn in 80% van de gevallen op schermbloemen zoals berenklauw aan te treffen (BRANQUART & HEMPTINNE 2000). Soorten met een lange vliegperiode, zoals *Syrphus ribesii*, schikken zich in hun stuifmeel- en nectarbehoefte naar de bloemen die op verschillende momenten in het jaar bloeien (W.H.O. Ernst, ongepubliceerde gegevens).

Enkele zweefvliegen zijn nog wat kieskeuriger. Zo worden sommige foeragerende *Cheilosia*-soorten hoofdzakelijk waargenomen op de waardplanten van de larven. *Cheilosia albipila* vliegt bijvoorbeeld in grote aantallen op boterbloemen en *C. illustrata* op berenklauw. *Platycheirus perpallidus* vliegt vooral op snavelzegge, waarop ook de bladluizen leven die door de larve van deze zweefvlieg gegeten worden. Of het

Figuur 1
Mannetje *Cheilosia albipila* op wilgenkatje. Hier is fraai te zien hoe de wilgenpollen aan de beharing blijven kleven (zie ook figuur 10).

Figuur 2

Relatie tussen tonglengte en het percentage nectar in het dieet van zweefvliegen: hoe langer de tong, hoe groter het aandeel nectar (naar GILBERT 1981).



hier werkelijk om voedselspecialisatie gaat is onduidelijk. Mogelijk worden deze bloemen vooral bezocht omdat zij in de voortplantingsbiotoop nu eenmaal veel voorkomen. Zo kunnen de insecten het zoeken naar voedsel combineren met het zoeken naar een partner of het leggen van eitjes. Er zijn ook zweefvliegen die vooral de bloemen bezoeken waarop de stekende insecten te vinden zijn waar ze op lijken. Mogelijk verkleinen ze zo verder de kans om door een predator te worden opgegeten. Als voorbeelden noemen we hier de op een wesp lijkende *Ceriana conopsoides*, die hoofdzakelijk is te vinden op het door wespen veelbezochte sporkhout, en de op een hommelt lijkende *Arctophila bombiformis*, die vrijwel uitsluitend wordt aangetroffen op de paarse bloemen van distels, knautia, beemdtkroon en duifkruid, net als de aardhommels waar de soort zo veel op lijkt (voor illustraties zie betreffende soortteksten).

Behalve bovengenoemde factoren zijn er ook mechanische oorzaken die bepalend zijn voor de bloemvoorkeur bij zweefvliegen. Zo blijkt er een sterk verband te bestaan tussen tonglengte en nectarconsumptie: hoe langer de tong, hoe groter het percentage nectar in het dieet (GILBERT 1981) (fig. 2). Als gevolg hiervan bezoeken soorten met een lange tong vaak andere bloemen dan soorten met een korte tong.

In vergelijking met honingbijen, hommels en vlinders hebben zweefvliegen een korte tong, wat soms problemen oplevert bij het eten van nectar als die zich diep in de bloem bevindt. De meeste zweefvliegen zijn voor hun nectarvoorziening dan ook aangewezen op bloemen met ondiep gelegen nectar. Favoriet zijn schermbloemen zoals berenklauw (fig. 3) en engelwortel, composieten (fig. 4), kruisbloemen (met name bij kleinere zweefvliegen), bloeiende struiken zoals sleedoorn (fig. 5), meidoorn en braam en bloeiende bomen zoals wilg en kers. Ook boterbloem (fig. 6), struik- en dophei, tormentil en andere roosachtigen zijn in trek (DE BUCK 1990, SSYMANCK 1997, eigen waarnemingen). Minder bekend is dat ook bomen zoals eik, spar (W. VAN STEENIS 1988), esdoorn en plataan bloembezoekende zweefvliegen aantrekken. Van volwassen zweefvliegen uit het genus *Microdon* is nooit met zekerheid vastgesteld dat ze zich voeden, terwijl ze wel een volledig ontwikkelde tong hebben (zie soorttekst *M. analis*).

Een voor zweefvliegen uitzonderlijk lange tong van circa zes millimeter heeft *Rhingia campestris* (fig. 7), die bovendien een sterk verlengde kop en een uitklapbare tong bezit. Dankzij deze aanpassingen kan de soort de diep liggende nectar van lipbloemen benutten die voor de meeste zweefvliegen onbereikbaar is. Zijn dieet bestaat dan ook voor ruim 95% uit nectar (GILBERT 1981). De meeste *Melanostoma*- en *Platycheirus*-soorten hebben een korte tong en voeden zich grotendeels met het stuifmeel van grassen en weegbreesoorten (DZIOCK 2002, GILBERT 1981, VAN DER GOOT & GRA-

Figuur 3

Vrouwte *Dasysyrphus albostratus* op berenklauw.

**Figuur 4**

Mannetje *Epistrophe grossulariae* op een paardenbloem.

**Figuur 5**

Mannetje *Brachyopa pilosa* op sleedoorn.

**Figuur 6**

Mannetje *Xylota jakutorum* op een boterbloem.





BANDT 1970). Ook bij minder grote verschillen in tonglengte blijken duidelijke verschillen in bloembezoek op te treden. *Episyrphus balteatus*, met een tonglengte van circa drie millimeter, bezoekt gemiddeld veel vaker schermbloemen dan *Eristalis tenax*, die met een gemiddelde tonglengte van 5,4 millimeter vaker op composieten te vinden is (GILBERT 1980, 1981). Voor stuifmeelconsumptie is de lengte van de tong minder van belang, omdat stuifmeel op de uitstekende meeldraden van bloemen doorgaans gemakkelijk bereikbaar is (fig. 8).

Ook het lichaamsgewicht van zweefvliegen speelt in sommige gevallen een rol bij welke bloemen zij bezoeken. Zo moeten de insecten zwaar genoeg zijn om bij leeuwenbekjes de onderlip van de bloemkroon omlaag te buigen zodat het stuifmeel bereikbaar wordt. Bij hommels of honingbijen is dit geen probleem, maar bij zweefvliegen zijn hier alleen de grotere soorten (*Eristalis*, *Helophilus*) toe in staat (fig. 9). Bovendien moet de zweefvlieg precies op de juiste manier op de bloem gaan zitten, anders lukt het niet om bij het stuifmeel te komen.

Niet voor alle relaties tussen zweefvliegensoorten en hun bloembezoek zijn verklaringen te vinden. Zo is het onduidelijk waarom *Cheilosia canicularis* en *C. himantopus* zo'n sterke voorkeur vertonen voor gele composieten met alleen lintbloemen. Wellicht spelen hier speciale dieetvoorkeuren ten aanzien van aminozuren en eiwitten een rol (GILBERT 1981).

Geen bloembezoek en toch eten

Er zijn enkele groepen zweefvliegen die niet of nauwelijks op bloemen zijn te vinden. De meeste *Xylota*-soorten bijvoorbeeld foerageren op bladeren (fig. 11). Hier eten ze stuifmeel dat erop is gewaaid of gemorst door andere insecten en de nectar-achtige uitscheiding (*honingdauw*) van bladluizen (DE BUCK 1985). Deze soorten zijn dan ook vooral aan te treffen op bladeren in de buurt van bloemen, zoals in bloeiende braamstruiken, en in de buurt van windbestuivende bomen die grote hoeveelheden stuifmeel (*pollen*) in de lucht loslaten. Veel van de algemene boomsoorten zoals eik, beuk, berk en den zijn windbestuivers en produceren veel stuifmeel dat soms een laagje vormt op de bladeren in het bos. Er is nog weinig bekend over deze manier van foerageren bij zweefvliegen, die overigens ook bij andere vliegengeslachten voorkomt (BEUK 1990).

Drinken

Voor de waterhuishouding hebben zweefvliegen bij gematigde temperaturen doorgaans genoeg aan de nectar die ze binnenkrijgen. Op hete dagen kunnen ze echter behoefte hebben aan extra vocht. In dat geval zijn ze aan het eind van de dag vaak langs de oevers van poeltjes of stroompjes te vinden, waar ze water drinken. Vooral in Zuid-Europa kan dit met enige regelmaat worden waargenomen (SPEIGHT 2000B).

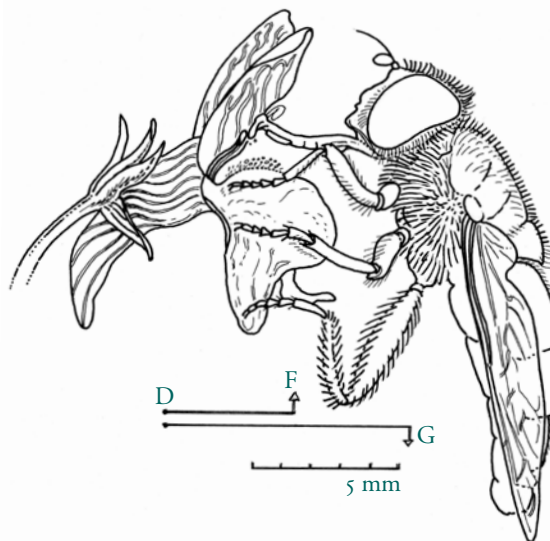


Figuur 7

Rhingia campestris heeft de langste tong van alle Nederlandse zweefvliegen: circa zes millimeter. Dit mannetje is op de bloem van een reigersbek geland (a) en klapt zijn tong uit (b) om de nectar te bereiken.

Figuur 8

Vrouwje *Sphaerophoria scripta*, likkend aan een meeldraad van zandblauwtje. Voor deze stuifmeelconsumptie volstaat een korte tong, een eigenschap die de meeste zweefvliegen hebben.



Figuur 9

Mannetje van een *Eristalis*-soort, likkend aan de meeldraad van een gestreepte leeuwenbek. De bloem opent zich alleen wanneer een insect zwaarder dan 0,05 gram op de onderlip gaat zitten. Ook de positie van het insect op de bloem is van belang. D-F is de afstand van scharnier tot het punt waarop de buigkracht is gemeten. D-G is de afstand van de scharnier tot het zwaartepunt van de vlieg (naar BRANTJES 1982).

BESTUIVING

Van de Noordwest-Europese planten is 80% voor reproductie afhankelijk van bestuiving door insecten (KWAK 1994). Onder de insecten die op bloemen worden aangetroffen bevinden zich veel zweefvliegen (HOFFMANN 2005, HUNNEMAN ET AL. 2004, SSYMANK 1993). Het lijkt daarom aannemelijk dat het belangrijke bestuivers zijn. Naar de werkelijke effectiviteit van zweefvliegen als bestuivers is echter nog weinig onderzoek gedaan (DE BUCK 1990).

Bestuiving door zweefvliegen vindt doorgaans plaats doordat stuifmeel aan hun haren blijft plakken en later op de stamper van een andere bloem terecht komt, zoals bij de meeste bestuivende insecten het geval is. Zo kunnen *Cheilosia*-soorten, *Eristalinus sepulchralis* en *Melanogaster*-soorten helemaal geel zien van het stuifmeel (fig. 10). Toch is de relatie tussen bloembezoek en bestuiving door zweefvliegen niet altijd even duidelijk. Zo bleek uit onderzoek van Hunneman et al. (2004) dat zweefvliegen, die als de meest frequente bezoekers van blauwe knoop uit de bus kwamen, tevens veel stuifmeelkorrels van andere bloemen met zich meedroegen. Hieruit concludeerden Hunneman et al. (2004) dat de kans op bestuiving daardoor kleiner zou kunnen zijn dan op grond van de bloembezoekfrequentie mag worden verwacht.

Figuur 10

Mannetje *Cheilosia bergenstammi*, vol met stuifmeel. Zweefvliegen kunnen uitstekende bestuivers zijn.



Ook is bekend dat diverse bloembezoekende soorten (*Brachyopa*-soorten, maar ook *Criorhina*- en *Myolepta*-soorten) hun dorst lessen bij sapstromen van bomen (SPEIGHT 2000B). Vermoedelijk gaat het hier om een aanvullende bron (naast nectar) om in de vochtbehoefte van de vliegen te voorzien.

VOORTPLANTING

Zweefvliegen houden er uiteenlopende manieren op na om een partner te vinden of te veroveren. Ook aan het paringsgedrag en de eileg van de vrouwtjes vallen interessante waarnemingen te doen. Deze aspecten van de voortplanting komen in de hiernavolgende paragrafen aan bod.

Territoria

Voor het vinden van een partner spelen de territoria van zweefvliegen een belangrijke rol. Een territorium is bijvoorbeeld een zonnige plek in het bos waar een of meer mannetjes uitkijken naar de komst van vrouwtjes. Vergeleken met vogels heeft het zweefvliegterritorium een veel tijdelijker karakter: met het verschuiven van de zon verschuift ook het territorium.

Van veel soorten zweefvliegen zijn de mannetjes gedurende enige uren per dag, of soms zelfs dagen achter elkaar, in hun territorium te vinden, zoals is waargenomen bij *Sphiximorpha subsessilis*. Het komt ook voor dat verschillende mannetjes van dezelfde plek gebruikmaken. Zo bleek uit onderzoek in een territorium van *Myathropa florea* dat een weggevangen mannetje steeds door een ander mannetje werd vervangen. Gedurende een uur kwamen er zo achttien nieuwe mannetjes naar de plek (ACHTERKAMP 2000).

Een zweefvliegterritorium is niet per definitie de plek waar de eieren worden gelegd. De eilegplek kan kilometers ver weg liggen. Sommige soorten zoeken hoge punten in het

landschap op en hebben daar in feite hun territorium. Dit gedrag wordt *hilltopping* genoemd en is in het buitenland veelvuldig waargenomen. Bij gebrek aan bergen speelt dit in Nederland wellicht een minder grote rol, maar hoge bomen zouden dezelfde rol kunnen vervullen.

Zweefvliegen danken hun naam aan het typische stilhangen in de lucht, ofwel 'zweven', tijdens het handhaven van een territorium (fig. 12) (zie kader Vliegkunsten, pag. 31). Afhankelijk van de omgeving loopt de zweefhoogte uiteen van enkele decimeters boven de grond (*Platycheirus peltatus*) via 1-3 meter hoog (de meeste soorten) tot ver daarboven (*Chrysotoxum festivum*). In open gebieden zweven de vliegen lager dan langs bosranden of op open plekken in het bos.

Tijdens het zweven maken de vliegen felle uitvallen naar vermeende concurrenten zoals andere mannetjes, andere vliegen, vogels en soms zelfs mensen, terwijl bij het passeren van een vrouwtje een paring volgt. Nieuwe elementen in het territorium, zoals bijvoorbeeld een fiets of een insectennet, worden door de vliegen geïnspecteerd.

Sommige soorten gebruiken het liefst een vaste, stabiele uitkijkpost. Zo zijn de mannetjes van *Myathropa florea* vaak te vinden op zonbeschenen bladeren, waar ze na hun korte vluchten steeds naar terugkeren. Ook veel *Xylota*-soorten (fig. 11) en beide Nederlandse *Temnostoma*-soorten hebben zulke uitkijkposten, bijvoorbeeld op een boomstronk. *Merodon equestris* zit het liefst op of dichtbij de grond, veel andere soorten geven er de voorkeur aan om zwevend vanuit de lucht de omgeving af te speuren (fig. 12). Het onderscheid tussen deze twee typen uitkijkgedrag is overigens niet altijd duidelijk. Zo speelt de temperatuur hierin een belangrijke rol: hoe warmer het is, hoe vaker en langduriger de mannetjes van hun uitkijkpost wegvliegen. In dat geval zal de overwegend honkvaste *Myathropa florea* patrouillevluchten gaan maken en nemen soorten zoals *Syrphus ribesii* en *Eristalis pertinax* zwevend een luchtterritorium in.

Een interessante vorm van zwevend territoriumgedrag komt voor bij diverse soorten uit de subfamilie Syrphinae, zoals



Figuur 11

Mannetje *Xylota segnis*, foeragerend op blad. Deze soort wordt zelden op bloemen gezien. Hij eet het stuifmeel dat hij vindt op de bladeren waarop hij rondloopt.



Figuur 12

Een zwevend mannetje *Volucella pellucens*. Deze soort vertoont territoriumgedrag door op enkele meters hoogte te zweven boven bospaden en langs bosranden.



Syrphus ribesii, *Episyrphus balteatus*, *Melangyna cincta*, *M. lasiophthalma* en bij sommige *Cheilosia*-soorten zoals *C. albipila*. De mannetjes van deze soorten zweven vaak in groepen bij elkaar op plekken in of langs het bos waar zonnestralen door het bladerdak schijnen (zie kader Zingende zweefvliegen, pag. 32). Zulke plekken worden wel *leks* genoemd (GILBERT 1984), naar de gelijknamige gezamenlijke baltsplaatsen van bepaalde vogels, zoals kempfanen. Het is er doorlopend een komen en gaan van nieuwe mannetjes. Het mannetje dat een vrouwtje opmerkt gaat er direct achteraan. Leks komen ook bij andere insecten voor, zoals dansmuggen (Chironomidae), dansvliegen (Empididae) en langsprietmotten (Adelidae).

De meeste gegevens over territoria van zweefvliegen zijn anekdotisch van aard. Uitzonderingen zijn de reeds genoemde *Syrphus ribesii*, maar ook *Eumerus funeralis*, *Merodon equestris* en enkele andere *Merodon*-soorten (FITZPATRICK & WELLINGTON 1983, HURKMANS 1988). Uit onderzoek naar deze soorten blijkt dat er veel interessante zaken te ontdekken zijn aan territoriumgedrag. Zo houdt het mannetje van *M.*

equestris er soms twee of zelfs drie territoria tegelijk op na, waar hij afwisselend een kijkje neemt (FITZPATRICK & WELLINGTON 1983). Voor een overzicht van zweefvliegensoorten waarbij zwevende mannetjes zijn waargenomen wordt verwezen naar Renema (2000b).

Zoekvluchten

De mannetjes van diverse soorten wachten niet passief af of er een vrouwtje voorbijkomt, maar gaan actief op zoek. Dit gedrag komt met name voor bij soorten uit de tribus Eristalini, Milesiini en Xylotini (MUTIN 1996) (zie hoofdstuk 8 voor de systematische indeling van de zweefvliegen). Zo vliegen *Parhelophilus*-mannetjes razendsnel en in een grillig patroon tussen moerasplanten door. Het mannetje van *Eristalis arbustorum* vliegt vaak in hoog tempo langs bloeiende bloemen om de trefkans met een vrouwtje te vergroten. *Syrpitta pipiens* doet het rustiger aan. De mannetjes van deze soort doorkruisen behoedzaam de vegetatie. Onbekend is of ze hierbij een vaste route gebruiken en er dus in zekere zin sprake van een territorium is. Bij het opmerken van een

VLIEGKUNSTEN

Zweefvliegen behoren tot de beste vliegkunstenaars van het insectenrijk. Hier volgen de meest opmerkelijke feiten.

- Zweefvliegen danken hun naam aan het vermogen om schijnbaar stil in de lucht te kunnen hangen (om dezelfde reden werden ze vroeger ook wel 'staande vliegen' genoemd). Van zweven in de strikte zin van het woord is echter geen sprake, omdat hun vleugels in een razendsnel tempo van 200-300 slagen per seconde op en neer bewegen (GRODNITSKY 1999, SCHMID 2004A). In tegenstelling tot de meeste andere insecten zijn zweefvliegen in staat om zij- en achterwaarts te vliegen. Dit maakt dat ze eigenlijk meer op helicopters dan op zweefvliegtuigen lijken.
- Het typische zweefgedrag wordt vooral bij mannetjes waargenomen, maar ook vrouwtjes hangen af en toe stil in de lucht. Dit doen ze vooral bij inspectie van bloemen of tijdens zoekvluchten naar geschikte plekken om hun eitjes te leggen.
- Het vlieggedrag van zweefvliegen kost veel spierkracht. Vliegspieren maken dan ook 15% uit van hun totale lichaamsgewicht (GILBERT 1993), wat relatief veel is voor insecten. Van alle insectenweefsels hebben de vliegspieren van zweefvliegen de snelste stofwisseling (DICKINSON 2001), wat betekent dat ze tot topprestaties in staat zijn. Zweefvliegen verbruiken tijdens hun vlieggedrag bijzonder veel energie.
- Een zweefvlieg verandert van richting door het lichaam om zijn lengteas te draaien. De kop blijft hierbij in een horizontale stand ten opzichte van de grond, zodat het beeld dat de vlieg van zijn omgeving heeft stabiel blijft (SCHILSTRA 1999) (fig. 13).
- Grote zweefvliegen, zoals *Eristalis*- en *Volucella*-soorten, kunnen in de vlucht snelheden bereiken van 36 kilometer per uur, ofwel tien meter per seconde (COLLETT & LAND 1978). Met de wind in de rug halen migrerende exemplaren van *Eristalis tenax* vijftig kilometer per uur, ofwel veertien meter per seconde (GATTER & SCHMID 1990).

- Vanuit stilstand kunnen zweefvliegen bliksemsnelle uitvallen maken, met versnellingen tot 33 meter per seconde-kwadraat (COLLETT & LAND 1978). Dit betekent dat de insecten vanuit stilstand hun maximumsnelheid in een fractie van een seconde kunnen bereiken.



- De snelle uitvallen voeren zweefvliegen dankzij hun speciale ogen met grote precisie uit (SCHILSTRA 1999). Zweefvliegenogenen werken ruim drie keer zo snel als mensenogen.
- Het gereduceerde achterste vleugelpaar, de zogenoemde haltertjes of kolfjes, hebben bij zweefvliegen net als bij andere vliegen en muggen de functie van evenwichtsorgaan (DICKINSON 2001).
- De 'zwevende ader' ofwel *vena spuria* in de zweefvliegen-vleugel verleent de vleugel vermoedelijk extra stevigheid (ENNOS 1989, GRODNITSKY 1999).

Figuur 13

Een vrouwtje *Episyrphus balteatus* dat in de vlucht van richting verandert. Ze draait haar lichaam om de lengteas, maar haar kop blijft horizontaal. Vanwege de zeer korte sluitertijd is er geen vleugelbeweging zichtbaar.

ZINGENDE ZWEEFVLIEGEN

'Het zingen of gonzen van al die vliegen maakt het groote, mooie droomerige zomergeluid, een welkome vervulling in de weken van de groote vacantie, wanneer de meeste vogels zwijgen.'

Deze bloemrijke omschrijving door Jac.P. Thijsse (1934) is gebaseerd op de hoge zoemtoon die zweefvliegen kunnen voortbrengen. Het maakt dat zweefvliegen soms eerder te horen zijn dan te zien. Een zorgvuldige blik geeft dan als resultaat dat de vliegen vlakbij in de lucht blijken te zweven. Ook kan het gebeuren dat op de bladeren van bomen of struiken zoemende *Syrphus*-mannetjes zitten.

Hoewel men aan het begin van de twintigste eeuw het zoemen van zweefvliegen toeschreef aan het uitdrukken van pure levensvreugde (CARTER 1919),

is er inmiddels een minder poëtische verklaring. Zo trillen op bladeren zittende mannetjes van *Syrphus*-soorten met hun vliegspieren om hun lichaamstemperatuur te verhogen. Dat trillen veroorzaakt een hoge zoemtoon die duidelijk hoorbaar is. Is het warmer dan 18°C dan is het trillen niet nodig, maar bij kouder weer veroorzaakt het zweven warmteverlies en warmen de *Syrphus*-mannetjes zich tussendoor op (HEINRICH & PANTLE 1975). Ze moeten immers in opperste staat van paraatheid zijn zolang ze zwevend in groepen op de uitkijk voor een partner staan. Een mannetje dat niet warm genoeg is loopt het risico dat een ander er met een passerend vrouwtje vandoor gaat. Dankzij het vleugeltrillen zijn de mannetjes in staat om zelfs bij een

omgevingstemperatuur beneden 10°C actief te blijven.

Het zoemen komt ook voor bij zweefvliegensoorten die geen groepszweefgedrag vertonen. Een bekend voorbeeld is *Sericoomyia silentis*, die zo veel geluid kan voortbrengen dat zelfs de soortnaam hier op enigszins ironische wijze aan refereert (*silentis* = zwijgend). Bij deze soort zoemen zowel mannetjes als vrouwtjes op luide toon (BLOOMFIELD 1881, 1883, HELLINS 1882, SWINTON 1882). Ook hier wordt het zoemen met temperatuurregulatie in verband gebracht. *Criorhina*-soorten, vooral *C. pachymera* en *C. ranunculi*, zoemen luid tijdens de paring. Hier is de functie niet duidelijk, maar het is verleidelijk om te denken aan een uitdrukking van pure levensvreugde...

vrouwtje volgt het mannetje haar op een afstand van ongeveer tien centimeter, juist buiten haar gezichtsveld, en wacht een geschikt moment voor de toenadering af (fig. 14). Ook de mannetjes van *Portevinia maculata* vliegen langzaam speurend over de vegetatie, in dit geval daslookvelden.

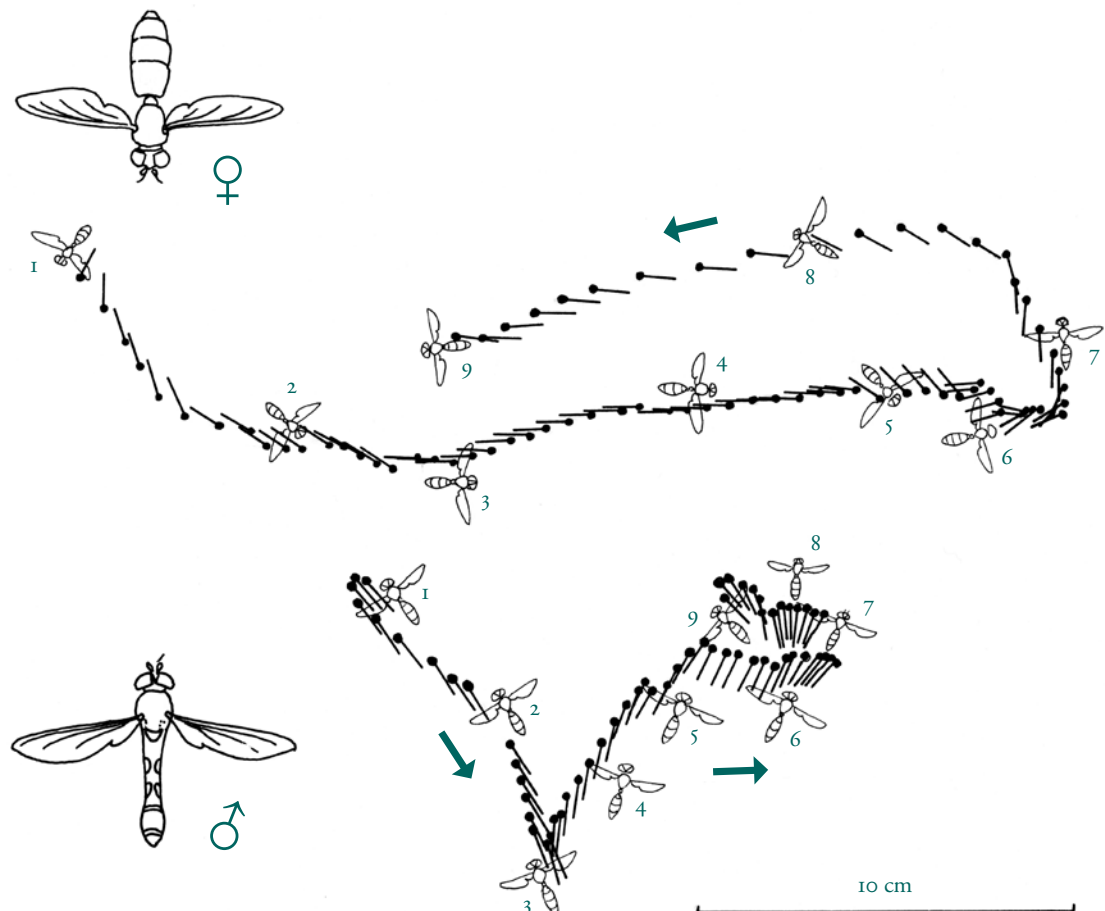
Vrouwtjes opwachten

Toch gaan niet alle zweefvliegmannetjes actief op zoek naar een partner. Sommige soorten maken gebruik van het voor-

spelbare gedrag van de vrouwtjes en wachten hen op bij locaties waar ze haar eitjes legt. Opvallend is dat het hier in alle bekende gevallen gaat om zweefvliegen waarvan de larven in houtmool of boomholten leven, plekken die vaak beperkt aanwezig zijn. Dit maakt dat de mannetjes met hun opwachtingsstrategie relatief veel kans op succes hebben. Dit gedrag is bekend van de genera *Brachypalpus*, *Criorhina*, *Mallota*, *Sphiximorpha*, *Spilomyia* en *Xylota* (MAIER & WALDBAUER 1979, MUTIN 1996, STUBBS 1989, eigen waarnemingen). Vaak

Figuur 14

Schematische weergave in bovenaanzicht van de manier waarop een mannetje *Syrpitta pipiens* (onder) tijdens het vliegen de positie van een vrouwtje (boven) in de gaten houdt. De pijlen duiden op de vlieg-richting. De streepjes geven iedere veertig milliseconde de positie van de vlieg aan, met een stip als aanduiding van de kop. Uit de figuur blijkt dat het mannetje achteruitvliegt om het vrouwtje niet uit het oog te verliezen. De cijfers weerspiegelen de posities van het mannetje en vrouwtje op hetzelfde moment, gemeten met een tijdsinterval van vierhonderd milliseconde (naar Collet & Land 1975).



wordt de eilegplaats actief verdedigd door een mannetje, waardoor dus ook sprake is van een territorium. Mannetjes van *Brachyopa*-soorten combineren het wachten bij een voortplantingsplaats, veelal een sapstroom, met groepsgewijs zweefgedrag.

Gecombineerde strategieën

Sommige soorten gebruiken zowel de hiervoor beschreven actieve zoekvluchten als het opwachten van de vrouwtjes als strategie om aan een partner te komen. Zo is bekend dat mannetjes van Noord-Amerikaanse *Mallota*- en *Spilomyia*-soorten 's ochtends zoekvluchten uitvoeren, terwijl ze zich 's middags ophouden bij de boomholtes waar vrouwtjes eieren komen leggen (MAIER & WALDBAUER 1979). Ook van de in Nederland voorkomende *Criorhina asilica* is deze gecombineerde strategie bekend (STUBBS 1989).

Balts

Sommige zweefvliegen vertonen opvallend baltsgedrag. Zo vliegt het mannetje van *Anasimyia lineata* in een boog om het vrouwtje heen en raakt haar met korte duikvluchten af en toe eventjes aan, waarop soms een paring volgt (zie tekening bij soorttekst). Tijdens de aanraking trilt het vrouwtje met haar vleugels en schudt het mannetje hevig met zijn lijf (LANKREIJER 1997). Dit gedrag bracht Verrall (1901) ertoe om te suggereren dat de aanraking tussen beide partners geluid (*stridulatie*) voortbracht dat een rol speelt bij de balts. Tot nu toe is er bij zweefvliegen echter nog nooit een dergelijke functie van geluid vastgesteld (zie kader Zingende zweefvliegen, pag. 32).

Ook *Eristalis nemorum* vertoont een vorm van baltsgedrag. Het mannetje hangt enkele centimeters boven een bloem-bezoekend vrouwtje in de lucht (fig. 15). Hij kan dit tientallen seconden tot minutenlang volhouden. Soms doen twee, drie of zelfs vier mannetjes dit tegelijk, waardoor een toren van mannetjes ontstaat boven een vrouwtje. Gedacht wordt dat ze wachten op een teken van het vrouwtje dat ze bereid is om te paren. Net als bij soorten met een minder uitgebreide balts kunnen actief baltsende mannetjes hierbij in de fout gaan, zoals bijvoorbeeld blijkt uit een waarneming van een mannetje van *Anasimyia lineata* dat *Helophilus pendulus* het hof probeerde te maken (KOESE 1999).

Bespringen

Veel soorten voeren de paring uit zonder enige vorm van balts. Zo volgt een mannetje *Syrretta pipiens* het vrouwtje dat hij op het oog heeft en 'bespringt' haar zodra ze ergens gaat zitten (zie COLLETT & LAND 1975). Soms gebeurt de paring wanneer het vrouwtje stilhangt in de lucht. Ook bij *Orthonevra nobilis*, *Pelecocera tricineta* (KEHLMAYER 2002A) en verschillende *Eristalis*-soorten is dergelijk gedrag bekend. Mannelijke zweefvliegen vergissen zich overigens regelmatig, zoals blijkt uit het bespringen van mannelijke soortgenoten en zelfs andere soorten.

Paring

Afhankelijk van de soort vindt de paring plaats tijdens de vlucht of op een vaste ondergrond, zoals op de bodem of op planten. Bij paringen tijdens de vlucht kan dit zich in soms

minder dan twee seconden afspelen. Het mannetje vliegt op een passerend vrouwtje af, waarna een korte 'worsteling' volgt. Dit gedrag is bekend bij bepaalde *Eristalis*- (fig. 16) en *Syrphus*-soorten en het is beschreven bij *Eupeodes luniger* (SCHNEIDER 1968). Of er zich tijdens de worsteling daadwerkelijk een paring afspeelt is vaak onduidelijk. Mogelijk probeert het vrouwtje in sommige gevallen aan de greep van het mannetje te ontkomen. Soms is het zelfs niet duidelijk of de worsteling tussen een mannetje en een vrouwtje of tussen twee mannetjes plaatsvindt.



▲ **Figuur 15**
Baltsgedrag bij *Eristalis nemorum*. Vier mannetjes voeren zweefvluchten uit om de gunst te winnen van het vrouwtje dat op de bloem zit.



◀ **Figuur 16**
Een paring van *Eristalis nemorum* tijdens de vlucht (mannetje boven, vrouwtje onder).

Figuur 17

Paring in kop-kophouding bij *Anasimyia lineata* (mannetje boven, vrouwtje onder).

**Figuur 18**

Paring in kop-kophouding bij *Neoascia podagrica* (mannetje boven, vrouwtje onder). Zie ook de tekening bij de soorttekst van *Neoascia obliqua*.

**Figuur 19**

Paring in touwtrekhouding bij *Cheilosia pagana* (mannetje links, vrouwtje rechts).

**Figuur 20**

Paring in touwtrekhouding bij *Sphaerophoria scripta* (mannetje links, vrouwtje rechts).

Paringen op een vaste ondergrond zijn gemakkelijker te observeren. Ze zijn soms kortstondig (enkele seconden) maar duren doorgaans minuten, zoals blijkt uit de veldwaarnemingen die bij de soortteksten in dit boek zijn beschreven. Soms spelen de paringen zich in het geheel op een vaste

ondergrond af maar het gebeurt ook dat de partners in de lucht beginnen om op de grond of op een blad te eindigen, zoals bij *Eupeodes corollae*. Het omgekeerde komt ook voor. *Arctophila bombiformis* bijvoorbeeld begint de paring op de grond en kiest daarna het luchtruim. Verstoring tijdens de paring op de grond leidt er voor veel soorten toe dat ze opvliegen om de paring elders voort te zetten.

Zweefvliegen kennen drie typen houdingen waarin ze paren: kop-kophouding, touwtrekhouding en buik-buikhouding (tabel 1). Paring in kop-kophouding komt het meeste voor. Hierbij zit het mannetje bovenop het vrouwtje en wijzen hun koppen in dezelfde richting (fig. 17, 18). In deze houding heeft het mannetje bij sommige soorten zijn middenpoten over de vleugelbasis van het vrouwtje, wat haar mogelijk in bedwang houdt. Bij de touwtrekhouding zijn de uiteinden van het achterlijf van de partners met elkaar verstrengeld, maar zijn hun lichamen 180 graden ten opzichte van elkaar gedraaid. Zodoende kijken ze ieder een andere kant op (fig. 19, 20). Overigens begint een paring in touwtrekhouding meestal in kop-kophouding. Nadat het mannetje op het vrouwtje is geklommen draait hij zich van haar af om de paring in touwtrekhouding voort te zetten (fig. 21). Bij verstoring nemen de touwtrekpartners vaak snel een kop-kophouding aan om vliegend een rustiger plekje te zoeken. Een paring in buik-buikhouding begint in een kop-kophouding, maar de partners verliezen greep op elkaar met als gevolg dat de een schijnbaar passief ondersteboven onder de ander hangt (fig. 22). Deze paringshouding is in Europa alleen van *Volucella bombylans* bekend.

Eileg

Over het gedrag van zweefvliegenvrouwtjes direct na de paring is weinig bekend. Van een relatief klein aantal soorten is waargenomen dat bevruchte vrouwtjes gaan rondzwerven of migreren alvorens ze hun eieren leggen (GATTER & SCHMID 1990). Het is echter niet zeker welk deel van de totale populatie dit doet en hoe wijdverspreid dit gedrag voorkomt.

Het eileggedrag is voor alle soorten min of meer hetzelfde. Het vrouwtje neemt plaats op de eilegplek, stulpt haar laatste achterlijfsegmenten op telescopische wijze uit en legt een of meerdere eieren (hoofdstuk 4, fig. 2a, b).

Zweefvliegen kunnen bij de eileg een aantal strategieën volgen, die samen te vatten zijn in twee uitersten: zogenaamde *risicospreiders* en *investeerdere* (DZIOCK 2002). In de ecologie worden dit vaak respectievelijk *r*- en *K*-strategen genoemd (BEGON ET AL. 1990). Risicospreiders produceren honderden tot duizenden kleine eieren, die ze in kleine aantallen bijeen op veel verschillende plekken afzetten. Deze strategie is onder meer te vinden bij soorten zoals *Episyrphus balteatus* en *Scaeva selenitica*, die bladluisetende larven hebben. De vrouwtjes leggen hun eieren vaak op plekken waar slechts weinig bladluizen te vinden zijn, terwijl de larven een groot aantal bladluizen nodig hebben om op te groeien. Het risico dat het vrouwtje neemt is dat de bladluizenpopulatie niet voldoende groot is voor haar hongerige larven. Aan de andere kant is de kans dat de bladluizenpopulatie intussen tot een rijke voedselbron is uitgegroeid eveneens aanwezig. De strategie van risicospreiding komt eveneens voor bij *Criorhina berberina*, een soort die kleine groepjes eieren legt op veel verschillende plekken bij boomwonden, scheuren in

**Figuur 21**

Criorhina asilica start de paring in de kop-kophouding (a) (mannetje boven) maar zet deze voort in de touwtrek-houding (b) (mannetje rechts).

Subfamilie	Kop-kop	Touwtrek	Buik-buik
Microdontinae	<i>Microdon</i>		
Syrphinae	<i>Didea</i>	<i>Pyrophaena</i>	
<i>Eupeodes</i>	<i>Sphaerophoria</i>		
<i>Paragus</i>			
Eristalinae	<i>Anasimyia</i>	<i>Cheilosia</i>	<i>Volucella</i>
<i>Arctophila</i>	<i>Criorhina</i>		
<i>Blera</i>	<i>Lejogaster</i>		
<i>Eristalinus</i>	<i>Orthonevra</i>		
<i>Eristalis</i>	<i>Pelecocera</i>		
<i>Eumerus</i>	<i>Temnostoma</i>		
<i>Helophilus</i>	<i>Xylota</i>		
<i>Merodon</i>			
<i>Neoascia</i>			
<i>Parhelophilus</i>			
<i>Sphiximorpha</i>			
<i>Syritta</i>			
<i>Tropidia</i>			

de bast, dood hout of in de grond nabij dode boomwortels (ROTHERAY 1993).

Investeerders gaan anders te werk. Zij produceren hooguit honderd eieren per keer, die relatief groot zijn. Omdat er maar weinig eieren zijn, leggen de vrouwtjes ze op plekken waar veel voedsel voor de larven aanwezig is. Zo verkleinen ze het risico dat hun nageslacht van de honger omkomt. Soms legt ze maar een paar eieren per plek, soms legt ze de eieren in groepjes bij elkaar. De legselgrootte hangt doorgaans af van het voedselaanbod. Een bladluisetende soort zoals *Platycheirus fulviventris* legt bij een kolonie van 10-50 bladluizen slechts 3-4 eieren, bestaat een kolonie bladluizen uit meer dan honderd individuen dan legt ze er 7-8 (DZIOCK 2002).

Hoewel bovengenoemde indeling in eilegstrategieën een goed houvast biedt, geeft het slechts twee uitersten weer. Ertussenin bestaan nog allerlei mogelijke manieren. Bovendien is het niet gemakkelijk om iedere soort bij een bepaalde strategie in te delen. Zo is er een groep zweefvliegen die weliswaar grote aantallen eieren produceert (risicospreiders), maar deze in grote clusters afzet (investeerders). Deze strategie wordt vooral bij soorten gevonden met larven die in natte omstandigheden leven van afval en bacteriën. Voorbeelden hiervan zijn *Eristalis tenax* en *Helophilus pendulus* (GILBERT 1986).

Met de plek waar vrouwtjes hun eieren leggen geven ze belangrijke aanwijzingen over de levenswijze van hun nageslacht. Soorten zoals *Cheilosia impressa* (SCHMID 1999A) en *Eu-*

merus sabulorum (MUNK 2000) hebben op deze wijze verraden waar hun larven opgroeien. Hier wordt een aantal voorbeelden genoemd van de relatie tussen de eilegplek en de levenswijze van de larven. Zo laten soorten met plantenetende larven hun nakomelingen niet naar eten zoeken en leggen ze hun eieren op de voedselplant. Het komt ook voor dat ze hun eieren in de bodem nabij de plant leggen, bijvoorbeeld *Merodon*-soorten en *Portevinia maculata* (BARKEMEYER 1994, HÖVEMEYER 1995). In dit geval kruipen de larven zodra ze zijn uitgekomen naar de ondergrondse plantendelen. Andere zweefvliegen die hun eieren in of op de bodem leggen zijn bijvoorbeeld *Criorhina*-soorten, waarvan de larven in houtmolen leven. De vrouwtjes zoeken plekken op met rottende boomwortels in de grond om in de voedselbehoefte van hun nakomelingen te voorzien (RENEMA 1993). Weer een ander voorbeeld is *Rhingia campestris*, die eieren legt op overhangende plantendelen boven of naast koeienvlaaien. Hiermee spelen de vrouwtjes in op de voedselvoorziening van hun larven, die in de koeienvlaaien zelf leven.

Er is veel bekend over de eileg bij zweefvliegen met bladluisetende larven. Meestal leggen de vrouwtjes hun eieren op de plant waarvan de bladluizen leven. Voorts blijkt de eilegplek samen te gaan met de hoogte waarop de bladluizen leven die bovenaan de menulijst van de larven staan (CHANDLER 1968A). Soorten die hun eieren in het voorjaar leggen, zoals *Epistrophe eligans* en *Melangyna lasiophthalma*, kiezen grotere hoogten in de bomen en struiken uit, omdat dit de plek is waar vanwege de jonge bladeren veel bladluizen zijn te vinden. Later in het seizoen verhuist de bladluizenrijkdom

**Tabel 1**

Paringshoudingen van zweefvliegengenera, gerangschikt per subfamilie, gebaseerd op observaties van de auteurs van dit boek.

Figuur 22

Paring in buik-buikhouding is in Nederland alleen bekend bij *Volucella bombylans*. Hier hangt het vrouwtje onder het mannetje, maar de rollen kunnen ook omgedraaid zijn.



naar beneden, zodat soorten die in die periode actief zijn, zoals *Leucozona lucorum*, hun eieren voornamelijk in de kruidl laag leggen. De voorkeur voor hoogte lijkt te verdwijnen bij soorten die zich het gehele jaar door voortplanten, zoals *Eupeodes luniger* en *Syrphus ribesii*. Niet alle zweefvliegen met bladluisetende larven zijn echter even kieskeurig als het op de eilegplek aankomt. Zo is bij de soorten *Episyrphus balteatus* en *Syrphus ribesii* aangetoond dat de vrouwtjes naarmate zij ouder worden minder kritisch worden. De keuze van de bladluissoort wordt breder en er hoeven ook minder bladluizen aanwezig te zijn om tot eileg over te gaan (SADEGHI & GILBERT 2000).

DAGRITME

De activiteit van zweefvliegen gedurende de dag is afhankelijk van temperatuur, luchtvochtigheid, neerslag, wind en zonneschijn (GILBERT 1985). Op verschillen in zonneschijn reageren de vliegen meteen. Met wisselvallig weer laten ze zich tijdens zonnige perioden zien en verdwijnen ze zodra de zon weg is (W. VAN STEENIS 1989). Ook de temperatuur is van grote invloed. Allerlei soorten hebben hun eigen temperatuuroptimum, in combinatie met lichtintensiteit en luchtvochtigheid (GILBERT 1985). *Eristalis tenax* wordt al actief onder de 10°C, maar *Eumerus sabulonum* wordt alleen waargenomen als het warmer is dan 20°C. Bij die temperatuur is het al te warm voor *Platycheirus*-soorten. Voor de meeste in Nederland voorkomende soorten ligt het optimum tussen 15-25°C.

Omdat zweefvliegensoorten verschillend op omgevingsfactoren reageren, verschilt tevens hun dagritme. Zo werden in juni 1988 op eenzelfde plek in Drenthe zowel tussen de middag als aan het eind van de dag twintig soorten waargenomen, met een overlap van slechts twee soorten (W. VAN STEENIS 1988). In het voorjaar vertonen de meeste soorten een duidelijke activiteitspiek in de ochtend, maar daarna zijn ze ook nog behoorlijk actief. Op warme dagen in de zomer beperken ze hun activiteit tot de ochtend, wanneer ze bloemen bezoeken of territoriumgedrag vertonen. Vanaf een uur of elf is het erg rustig, waarna in de namiddag en avond weer een activiteitspiek optreedt. Deze is echter veel kleiner dan de ochtendpiek (LANKREIJER & VAN STEENIS 1989). Niet alleen de mate van activiteit verandert gedurende de dag, maar ook de soort activiteit. Sommige zweefvliegensoorten besteden de ochtend aan bloembezoek, terwijl andere deze activiteit vooral voor de middag bewaren (GILBERT 1980). Ook het territoriumgedrag van mannetjes kent een piek gedurende de dag (GILBERT 1984).

MIGRATIE

Onder migrerende insecten zijn vlinders het meest bekende voorbeeld. Zo zijn atalanta's en distelvlinders in bepaalde jaren als gevolg van hun soms massale migratiegedrag veel talrijker dan in andere jaren. Minder bekend is dat ook zweefvliegen migratieverdrag vertonen. Evenals vlinders trekken zweefvliegen vrijwel uitsluitend op warme onbewolkte dagen met weinig wind (GRAY ET AL. 1953).

Aantallen, afstanden en hoogten

Er zijn veel anekdotische waarnemingen van migrerende zweefvliegen bekend (BARENDREGT 2002A, KALKMAN 1999, NIELSEN

1968, SPEIGHT 1996). De aantallen kunnen ronduit spectaculair zijn. Zo veroorzaakten in 1997 duizenden exemplaren van *Episyrphus balteatus* onrust in enkele stadjes in Wales, omdat de mensen dachten dat het kleine wespen waren (MILES 1998). In berggebieden en langs de kust treedt soms 'stuwing' van de trek op, omdat de insecten deze duidelijke routes kiezen. Als gevolg daarvan vliegen soms vele duizenden zweefvliegen per uur langs (AUBERT ET AL. 1976, NIELSEN 1968).

Dat migrerende zweefvliegen flinke afstanden kunnen afleggen blijkt het duidelijkst uit waarnemingen midden op zee, waar de vliegen op objecten neerstrijken. Zo is bekend dat in de jaren 1950 en 1960 gedurende de zomer honderden exemplaren van diverse soorten zweefvliegen kwamen uitrusten op het Nederlandse lichtschip *Noord Hinder*, dat als lichtbaken voor de scheepvaart zeventig kilometer uit de kust van Vlissingen lag (LEMPKE 1962). Elders werd op tweehonderd kilometer afstand van de Noordzeekust *Eristalis pertinax* op een schip gevonden (TERVELDE 2002), evenals tientallen soorten op vergelijkbare afstand van de kust in het Middellandse Zeegebied (KEHLMAIER 2002B, SCHMID 1999B). Het record staat op naam van *Syrphus ribesii* en *S. torvus*, waarvan bij verschillende gelegenheden grote aantallen exemplaren op Spitsbergen werden aangetroffen (ELTON 1925, SENDSTAD 1976). Zij moeten een afstand van minstens zevenhonderd kilometer over zee hebben gevlogen.

Over de hoogte waarop zweefvliegen migreren is niet veel bekend. Bij tegenwind vliegen ze vlak boven de grond, omdat de wind daar het zwakst is. Met de wind in de rug vliegen ze juist hoger, om er op volle sterkte van te profiteren (GATTER & SCHMID 1990). *Episyrphus balteatus* is wel eens op tweehonderd meter hoogte aangetroffen (CHAPMAN ET AL. 2004).

Migratievormen

Insecten kennen verschillende vormen van migratie, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen passieve en actieve migratie. Van passieve migratie is sprake wanneer de richting niet door het dier zelf wordt bepaald, maar bijvoorbeeld door de wind (*anemomigratie*). Bij zweefvliegen zijn geen waarnemingen van passieve migratie bekend. Actieve migratie betekent dat het dier zich op eigen kracht voortbeweegt in een richting die het zelf bepaalt en waarvan gedurende lange tijd niet wordt afgeweken (WILLIAMS 1958). Actieve migranten kunnen verder worden onderverdeeld in zwervers (*dismigranten*) en 'echte' migranten (naar GATTER & SCHMID 1990).

Zwervers

Dit zijn zich actief verplaatsende zweefvliegen zonder een vooraf vastliggende richting, die soms bepaald wordt door de windrichting. Er zijn twee typen zwervers.

- *Expansieve zwervers* – De vliegen verplaatsen zich in willekeurige richting en keren niet terug naar hun plaats van ontwikkeling. Een voorbeeld is *Volucella zonaria* (GATTER & SCHMID 1990). Deze soort is met name in Zuid-Europa algemeen en heeft een sterke neiging om te gaan zwerven en aldus zijn verspreidingsgebied uit te breiden (*expansie*). In warme zomers komen de vliegen vanuit het zuiden ook in Nederland terecht, waarna ze vervolgens niet naar het zuid

den terugvliegen maar zich hier proberen voort te planten. Als gevolg van steeds warmere zomers slagen ze hier goed in.

- **Seizoenszuervers** – In dit geval vliegen de zweefvliegen weg van de plek waar ze zich hebben ontwikkeld om zich elders voort te planten, waarna hun nakomelingen later terugkeren. Mogelijk vinden de zweefvliegen hun weg doordat de overheersende windrichting per seizoen verschilt. Voorbeelden van seizoenszwervende zweefvliegen met sterke zwerfneiging zijn *Melanostoma mellinum*, *Platycheirus albianus* en *Platycheirus clypeatus*. Minder sterk zwerfgedrag vertonen bijvoorbeeld *Dasyrphus albostrigatus* en *Neoascia podagrica* (GATTER & SCHMID 1990). Overigens zijn deze voorbeelden gebaseerd op onderzoek in het middelgebergte van Zuid-Duitsland. Of deze soorten in ons land ook zulk gedrag vertonen is niet onderzocht.

Migranten

Dit zijn zich actief verplaatsende insecten met een zelfbepaalde richting, dus met een soort 'ingebouwd kompas'. De richting waarin de dieren zich verplaatsen is onafhankelijk van externe factoren zoals de windrichting; soms gaan ze hier zelfs tegenin. Er zijn twee typen migranten.

- **Expansieve migranten** – De insecten verplaatsen zich in een bepaalde, 'voorgeprogrammeerde' richting en keren niet terug naar hun plaats van ontwikkeling. Voor zover bekend komt deze migratievorm niet bij zweefvliegen voor (GATTER & SCHMID 1990).
- **Seizoensmigranten** – Hierbij verplaatsen de insecten zich in een bepaalde, 'voorgeprogrammeerde' richting om elders een seizoen door te brengen, zoals bijvoorbeeld tijdens de overwintering. Later keren hun nakomelingen terug in de richting waar hun ouders vandaan kwamen. Tot dit type behoren de bekendste soorten migrerende zweefvliegen, zoals *Episyrphus balteatus*, *Eupeodes corollae*, *Eristalis tenax* en *Scaeva*-soorten. Deze soorten migreren in zeer grote aantallen en kunnen flinke afstanden afleggen. Veelal vliegen ze voor de winter naar het zuiden en overwinteren daar als volwassen dieren. De Noord-Europese winter is voor hen vaak te koud om te overleven en de zuidwaartse migratie is dan ook vermoedelijk een manier om de kou te ontvluchten. Vervolgens trekken hun nakomelingen na de winter weer terug naar het noorden om daar van de zomer en het bijbehorende voedselaanbod te profiteren (GATTER & SCHMID 1990, SCHMID 1996A). Een noordelijke voorjaars trek wordt veel minder vaak waargenomen dan een zuidelijke najaars trek. Tot de seizoensmigranten worden ook enkele soorten gerekend die een minder sterke trek vertonen, zoals *Eristalis arbustorum* en *E. pertinax* (GATTER & SCHMID 1990).

Zwerven en migreren alle zweefvliegen?

Alle zweefvliegen kunnen vliegen, daarom mag worden aangenomen dat ze op zijn minst zwerfgedrag vertonen, op kleinere of op grotere schaal. Door te zwerven brengen de vliegen een uitwisseling van erfelijk materiaal tussen populaties tot stand en wordt inteelt voorkomen. Over echte

migratie bij zweefvliegen zijn uit de literatuur waarnemingen aan tientallen soorten bekend. Voor een overzicht zie Gatter & Schmid (1990).

Migrerende zweefvliegen zijn vooral te vinden bij soorten met bladluisetende larven (zie paragraaf Functie van migratie). Van geen enkele soort met plantenetende larven, zoals *Cheilosia*-soorten, is migratie bekend, hoewel wordt aangenomen dat ze zeker zwerfgedrag zullen vertonen. Dat migratie bij een soort niet wordt waargenomen wil echter niet altijd zeggen dat hij niet migreert, het trekgedrag kan tenslotte aan de aandacht ontsnappen. Zo is van *Helophilus affinis* en *Scaeva dignota* migratie nooit aangetoond, maar valt in Nederland de afwisseling van jaren van schijnbare afwezigheid met jaren met een klein aantal waarnemingen alleen als gevolg van migratie te verklaren. Ook *Sericomyia lappona* staat niet bekend als een migrant, maar bij een merk-terugvangsonderzoek in Limburg is wel vastgesteld dat deze vliegen zich over een afstand van minstens acht kilometer kunnen verplaatsen (RENEA 2000). Bij zo'n grote afstand is toch sprake van enig zwerf- of migratiegedrag.

Functie van migratie

Dat migratie risico's met zich meebrengt blijkt bijvoorbeeld uit de vondst van honderden dode zweefvliegen langs de vloedlijn op het strand tussen Noordwijk en Katwijk in oktober 1991 (VAN ZONNEVELD 1992). Ondanks deze risico's investeren de insecten in migratie, dus er moet een biologische verklaring voor zijn. Om de functie van migratie bij zweefvliegen te begrijpen is kennis van de levenscyclus en ecologie nodig. Zo blijkt overwintering een belangrijke rol te spelen, waarbij migratie de insecten helpt om een periode van kou te overbruggen (zie paragraaf Levenscyclus, pag. 55). Omdat deze functie alleen geldt voor soorten die als volwassen individu overwinteren moeten er ook andere redenen zijn waarom zweefvliegen migreren. Zo'n andere functie kan het instandhouden van het areaal en het koloniseren van nieuwe gebieden zijn. Een aanwijzing hiervoor is dat bij migrerende zweefvliegen veelal de vrouwtjes in de meerderheid zijn. Als het om bevruchte exemplaren gaat kunnen ze elders hun eitjes leggen en zorgen ze daarmee voor verspreiding van de soort (BARENDREGT 2002A). Om onduidelijke redenen kunnen bij migrerende zweefvliegen ook mannetjes de meerderheid vormen (NIELSEN 1968). Tenslotte kan migratie worden verklaard in relatie tot het voedselaanbod. Opvallend is dat vooral soorten met bladluisetende larven migreren. Met een onvoorspelbaar prooiaanbod kunnen deze zweefvliegen maar beter migreren zodra het nodig is. Dit zou kunnen verklaren waarom soorten met plantenetende larven daarentegen doorgaans niet als migranten bekend staan. Voor deze soorten is het voedselaanbod veel stabiel.

Vele vragen rondom migratie bij zweefvliegen en insecten in het algemeen zijn nog onbeantwoord. Wie meer wil weten kan beginnen met het standaardwerk over migratie door insecten, het boek *Insect migration* (WILLIAMS 1958). Ook lezenswaardig is het boekje *De Nederlandse trekvlinders* (LEMPKE 1972). Speciaal over zweefvliegen gaan de verslagen van twee grootschalige onderzoeken in Zwitserland (AUBERT ET AL. 1976) en Duitsland (GATTER & SCHMID 1990).

MIMICRY

Veel soorten zweefvliegen lijken op honingbijen, hommels of wespen. Deze uiterlijke overeenkomst met een gevaarlijk, giftig of onsmakelijk dier zonder dat de nabootser deze eigenschappen zelf bezit, wordt *mimicry van Bates* genoemd. Niet alleen in hun uiterlijk, maar ook in hun gedrag bootsen zweefvliegen andere insecten na. Zo vertonen *Eristalis*-soorten in hun vlieggedrag en bloembezoek sterke overeenkomsten met de honingbijen waarop ze lijken (GOLDING & EDMUNDS 2000). *Temnostoma*-soorten houden hun voorpoten voor hun kop, zodat ze op lange wespenantennen lijken (fig. 23).

Figuur 23

Temnostoma vespiforme heeft vanwege zijn kleuren veel weg van een wesp. Extra overtuigend zijn de zwarte voorpoten die hij voor zijn kop houdt, zodat ze op lange beweeglijke wespenantennen lijken.



In vergelijking met andere insectengroepen komt mimicry bij zweefvliegen veel voor. Volgens de literatuur is dit bij ongeveer 138 van de 630 Europese soorten het geval, wat overeenkomt met 22%. Ter vergelijking: onder vliegengroepen als bromvliegen (Calliphoridae), sluipvliegen (Tachinidae), dansvliegen (Empididae) en boorvliegen (Tephritidae) zijn nauwelijks soorten met mimicry te vinden. De complexiteit van het verschijnsel blijkt uit de vele studies die ernaar zijn verricht en het minstens even grote aantal theorieën dat erover is bedacht. Een uitvoerig en gedegen overzicht hiervan is geschreven door Gilbert (2006). Tenzij anders vermeld is de onderstaande tekst op zijn werk gebaseerd, waarin wordt ingegaan op enkele belangrijke aspecten van mimicry.

Mimicry en predatie

Nabootsing werkt als afschrikking van vijanden: zo hebben vogels met zweefvliegen op hun menu een duidelijke voorkeur voor soorten die het minst op wespen of bijen lijken. Toch kunnen zweefvliegen niet helemaal op hun uiterlijk vertrouwen. Ze vallen wel degelijk ten prooi, terwijl vogels echte angeldragers vermijden of op zijn minst eerst de angel verwijderen voordat ze hun slachtoffer doorslikken. Dergelijke observaties leiden ertoe dat sommige

auteurs het bestaan van mimicry bij zweefvliegen afwijzen (bijvoorbeeld DREES 1997B). Anderen concluderen dat de nabootsing geen volledige, maar wel een gedeeltelijke bescherming biedt (bijvoorbeeld DLUSSKI 1984). Uit waarnemingen van predatie door vogels blijkt overigens dat de gelijkenis tussen de nabootser en zijn model niet altijd gemakkelijk door ons menselijk oog te bepalen is. Zo bleken duiven de soorten *Episyrphus balteatus* en *Syrphus ribesii* (fig. 24) als het meest wespachtig te ervaren, terwijl die overeenkomst voor ons niet overtuigend is (DITTRICH ET AL. 1993).

Dat er een verband bestaat tussen de modellen en de nabootsers blijkt uit het feit dat de hommelmachtige zweefvliegen meestal een kleurpatroon hebben van een in de omgeving voorkomende hommelssoort. Hommelnabootsende zweefvliegen uit Noord-Amerika hebben de kleurpatronen van Noord-Amerikaanse hommelssoorten, terwijl Europese hommelmachtige zweefvliegen op Europese hommels lijken. Zelfs binnen een soort gaat dit op: *Volucella bombylans* heeft in Europa drie kleurvormen en in Noord-Amerika een vierde. De bijpassende hommelmollen komen alleen in respectievelijk Europa en Noord-Amerika voor.

Behalve vogels zijn er ook andere dieren, zoals wespen en spinnen, die zweefvliegen vangen (zie paragraaf *Predatie*). Of in dit geval mimicry de vliegen helpt om predatie te verminderen is niet bekend.

Sterke gelijkenis, zeldzaam in voorkomen

Een traditioneel uitgangspunt in theorieën over mimicry is dat het model veel talrijker moet zijn dan de nabootser. Immers, als de ongevaarlijke nabootsers in de meerderheid zijn dan zullen de predatoren niet snel leren dat ze er voor moeten oppassen. Bij zweefvliegen lijkt dit aardig te kloppen: hoe zeldzamer de nabootsende zweefvlieg is, hoe perfecter hij op een bij, wesp of hommel lijkt (EDMUNDS 2000). Goede voorbeelden zijn de overwegend zeldzame soorten uit de genera *Arctophila* (fig. 25), *Brachypalpus*, *Callicera*, *Ceriana*, *Chrysotoxum*, *Criorhina*, *Pocota* en *Temnostoma* (fig. 23), die alle uiterlijk en qua gedrag bedriegelijk veel op stekende Hymenoptera lijken. Hier tegenover staan de zeer talrijke zweefvliegen uit de genera *Episyrphus*, *Eristalis* en *Syrphus*; deze soorten vertonen een minder sterke gelijkenis met bijen en wespen.

Er lijkt ook een correlatie te zijn tussen de larvale levenswijze van de nabootser en de mate van gelijkenis met zijn model. De volwassen zweefvliegen die het beste nabootsen zijn relatief vaak soorten die zich als larve in rottend hout of boomholten ontwikkelen, terwijl onder de minder goede nabootsers veel bladluiseters zijn (zie bovengenoemde voorbeelden). Dit verklaart eveneens de zeldzaamheid van de goede nabootsers, want hun larvale habitats zijn veel zeldzamer dan die van de bladluiseters.

Zwakke gelijkenis, toch effect

Een mogelijke verklaring waarom zweefvliegen niet perfect op (bijvoorbeeld) wespen hoeven te lijken is dat wes-

pen zelf ook niet allemaal een identiek kleurpatroon hebben. Deze vorm van mimicry, die *mimicry van Müller* wordt genoemd, komt erop neer dat verschillende giftige of onsmakelijke soorten op elkaar lijken en zo gezamenlijk van een verminderde predatie profiteren. Predatoren moeten een soort 'algemeen beeld' ontwikkelen van het kleurpatroon waarvoor ze moeten oppassen. Mogelijk profiteren zweefvliegen hier ook van: de gelijkenis hoeft niet exact te zijn om toch effect te hebben.

Verschillende experimenten tonen aan dat zelfs een geringe gelijkenis met een vies of gevaarlijk dier al enige bescherming biedt aan de nabootser. Dit kan samenhangen met de gevaarlijkheid van het model: hoe gevaarlijker dit is, hoe eerder zelfs een geringe gelijkenis de predator zal doen afzien van een aanval op de nabootser. Bij zweefvliegen wordt dit geïllustreerd doordat wespennabootsers over het algemeen veel minder op hun model lijken dan hommelnabootsers. Zo hebben *Episyrphus balteatus* en veel andere Syrphini maar een oppervlakkig wespachtig uiterlijk. Blijkbaar is dit toch voldoende om sommige vogels af te schrikken, wat waarschijnlijk komt doordat vogels meer van wespen dan van hommels te duchten hebben. Wespen zijn behoorlijk steeklustig en hun gif is gevaarlijker dan dat van hommels. Bovendien worden vogels zelden gestoken door hommels wanneer ze die vangen. Vogels vermijden hommels vooral vanwege de vieze smaak van hun gifblaas en omdat ze vanwege hun kracht en beharing moeilijk te hanteren zijn.

Gezamenlijk voorkomen van nabootsers en modellen

Over de vraag of nabootsers en hun modellen tegelijkertijd op dezelfde tijd en plaats te vinden zijn bestaan verschillende inzichten. Zo bleek uit Brits onderzoek dat de tijden waarop bij- of wespachtige zweefvliegen actief zijn aldaar in grote lijnen overeenkomen met de hoofdvliegtijd van hun (vermeende) modellen. Voor een predator is het hierdoor extra moeilijk om ze uit elkaar te houden op het moment dat beide actief zijn (HOWARTH & EDMUNDS 2002). Een analyse van Nederlandse gegevens levert echter het tegenovergestelde resultaat op: de modellen vliegen hier vaak later dan de nabootsers (Zeegers ongepubliceerd). Mogelijk hangen de verschillen deels samen met de gebruikte onderzoeksmethode, wat erop wijst hoe moeilijk en ingewikkeld mimicry bij zweefvliegen te bestuderen is.

Dat de talrijkheid van de modellen invloed heeft op die van de nabootsers blijkt bijvoorbeeld uit een Russisch experiment, waarbij de op de honingbij lijkende *Eristalis tenax* duidelijk afnam nadat honingbijen uit het onderzoeksgebied waren verdwenen (DLUSSKI 1984). De predatoren leerden niet meer dat honingbij-achtige insecten gevaarlijk zijn, waardoor ze de zweefvliegen gingen eten en daarmee de populatie verkleinden.

Bootsen zweefvliegen elkaar na?

Bij sommige zweefvliegensoorten (bijvoorbeeld uit de genera *Epistrophe*, *Parasyrphus* en *Syrphus*) lijkt het erop dat

ze geen andere insecten maar elkaar nabootsen. Hierbij speelt wellicht hun vlieggedrag een rol. Zweefvliegen zijn snelle, alerte vliegers en niet zo gemakkelijk te vangen als veel andere insecten. Dit zorgt er mogelijk voor dat vogels niet snel energie steken in het jagen op zweefvliegen. In dit geval kunnen de vliegen onderling profiteren van elkaars kleurpatronen: door op elkaar te lijken zullen predatoren ze herkennen als een moeilijk te vangen prooi, waardoor ze minder snel tot de aanval overgaan.



Figuur 24

Syrphus ribesii mag in onze ogen niet erg op een wesp lijken, voor sommige vogels blijkt het een overtuigende wespennabootser te zijn.



Figuur 25

Mannetje *Arctophila mussitans*, een zeldzame, sterk op een moshommel gelijkende nabootser.

KLEURVORMEN

Bij geen twee zweefvliegen zijn de kleuren van het lichaam of de beharing exact hetzelfde; er zijn altijd kleine of grote verschillen. Zo bestaan er vaak geleidelijke overgangen van donkere naar lichtgekleurde exemplaren. Er zijn echter ook soorten waarbij verschillende kleurvormen bestaan waartussen geen geleidelijke overgang voorkomt. Kleurvariaties bij zweefvliegen kunnen met de volgende factoren in verband worden gebracht.

Seksuele dimorfie

Bij veel soorten zijn mannetjes en vrouwtjes vrijwel hetzelfde gekleurd, zoals bij de genera *Chrysotoxum*, *Temnostoma* en *Xylota*. Bij andere zijn de kleurverschillen vrij klein, maar wel duidelijk, zoals bij de genera *Epistrophe*, *Platycheirus* en *Syrphus*. Hier hebben mannetjes vaak bredere banden of grotere vlekken op het achterlijf dan vrouwtjes. Enkele soorten kennen behoorlijk grote kleurverschillen tussen mannetjes en vrouwtjes, zoals *Blera fallax*, *Eristalis intricaria* en *Xanthandrus comtus*.

De functie van geslachtsgebonden kleurpatronen (*seksuele dimorfie*) is niet precies bekend. Mogelijk biedt opvallendheid voor mannetjes een voordeel omdat ze hiermee sneller door vrouwtjes worden opgemerkt en ze dus een grotere kans hebben om zich voort te planten. Voor vrouwtjes is onopvallendheid juist gunstig omdat ze hiermee tijdens de kwetsbare momenten waarop ze eitjes leggen minder zichtbaar zijn voor vijanden.

Temperatuur

Gevallen waarbij allerlei tussenvormen in kleur bestaan worden in verband gebracht met temperatuurverschillen tijdens de popfase. Hoe hoger de omgevingstemperatuur, hoe uitgebreider de lichte tekening op het lichaam van het volwassen dier dat na verpoping tevoorschijn komt (DUŠEK & LÁSKA 1974B) (fig. 26). Soms worden op deze manier de vlekjes op

het achterlijf zo groot dat ze tot bandjes versmelten. Zoiets komt bijvoorbeeld voor bij bepaalde *Eupeodes*-soorten, die lichtgekleurde vlekjes of bandjes op het derde en vierde achterlijfssegment kunnen hebben.

In Nederland leiden temperatuurverschillen tussen het noorden en zuiden tot kleurverschillen van afzonderlijke populaties van dezelfde soort, zo blijkt uit een onderzoek naar *Eristalis arbustorum* (OTTENHEIM ET AL. 1998). Behalve door temperatuur zijn deze verschillen tevens erfelijk bepaald. Zuid-Europese exemplaren van *Paragus haemorrhous* hebben gemiddeld veel vaker een gedeeltelijk rood achterlijf dan Nederlandse exemplaren, die doorgaans een geheel zwart achterlijf hebben.

Over de eventuele functie van temperatuursafhankelijke kleurvariatie bestaat onduidelijkheid. Mogelijk hangt de kleurvariatie samen met warmteregulering van de volwassen



Figuur 26

Achterlijfstekening van *Episyrphus balteatus*-mannetjes die zich bij verschillende omgevingstemperaturen hebben verpopt (naar DUŠEK & LÁSKA 1974B).

dieren, want lichtgekleurde vliegen reflecteren meer zonnewarmte dan donkergekleurde exemplaren, die juist meer warmte opnemen. In een warme omgeving zijn aldus lichte dieren in het voordeel, in een koude omgeving juist donkere

Figuur 27

(a) *Helophilus trivittatus* (vrouwtje) is slachtoffer geworden van een graafwesp uit het genus *Ectemnius*. (b) Een larve van een *Ectemnius*-graafwesp (het grijzige 'wormpje' aangeduid met pijl) voedt zich met verlamde zweefvliegen, vermoedelijk *Eupeodes*-soorten.



DOODSOORZAKEN

Volwassen zweefvliegen worden over het algemeen niet ouder dan 1-3 weken (met uitzondering van de soorten die in het volwassen stadium overwinteren). De hiernavolgende paragrafen behandelen de gevaren waaraan zweefvliegen blootstaan. De geboden informatie is afkomstig uit de literatuur en van eigen waarnemingen van de auteurs van dit boek. Aan mimicry en het daarmee samenhangende onderwerp van kleurvormen wordt in aparte tekstkaders aandacht besteed.

Predatie

In hun volwassen leven vallen veel zweefvliegen ten prooi aan natuurlijke vijanden. Ondanks hun snelheid en wendbaarheid krijgen insectenetende vogels zoals vliegenvangers en kwikstaarten ze regelmatig te pakken (DLUSSKI 1984, GILBERT 2006). Uit een onderzoek in Schotland bleek dat het dieet van jonge grauwe gorzen voor de helft uit zweefvliegen van de genera *Helophilus* en *Rhingia* kan bestaan (GILBERT 2006). Hoewel de precieze invloed van predatie door vogels op zweef-

dieren. Ook zou het kunnen samenhangen met mimicry (zie kader *Mimicry* - pag. 38), omdat bijvoorbeeld honingbijen ook kleurvariatie kennen.

Erfelijkheid

Bij sommige zweefvliegen komen kleurvormen voor die er zo verschillend uitzien, dat ze vroeger als verschillende soorten beschreven zijn. We kennen dit verschijnsel met name bij enkele hommeltachtige soorten, zoals *Criorhina berberina*, *Merodon equestris* en *Volucella bombylans*. Zulke kleurvormen noemt men vaak *variëties*. Mannetjes en vrouwtjes van verschillende kleurvariaties kunnen gewoon met elkaar paren met vruchtbare nakomelingen als resultaat (fig. 28). Hoe het nageslacht van zo'n paring eruitziet wordt door een aantal verschillende genen bepaald. Een vrij nauwkeurige voorspelling hiervan is mogelijk op grond van een algemeen geldend genetisch ('Mendeliaans') principe (CONN 1972).

Melanisme

Bij diverse soorten komen soms geheel zwarte ofwel *melanistische* exemplaren voor. De term *melanisme* is afgeleid van melanine, een pigment dat organismen een donkere kleur geeft. Het verschijnsel wordt met name aangetroffen bij vrouwelijke zweefvliegen uit de subfamilie Syrphinae, zoals in de genera *Melangyna*, *Melanostoma*, *Parasyrphus* en *Platycheirus*. Het op naam brengen van melanistische exemplaren is doorgaans moeilijk omdat veel determinatiesleutels met kleurkenmerken werken. Enkele sleutels zijn wel bruikbaar, bijvoorbeeld die van Stubbs & Falk (1983, 2002).

Over de oorzaken van melanisme bij zweefvliegen is nog niet veel bekend. Bij *Scaeva pyrastris* blijkt de zwarte kleurvorm *unicolor* uitsluitend voor te komen bij vrouwtjes zonder ovarium. Ook bij diverse andere soorten uit de subfamilie Syrphinae ontbreken de ovaria bij melanistische vrouwtjes (VAN DOESBURG 1964, 1970, KNUTSON 1971), wat ertoe leidt dat melanisme

met deze afwijking in verband wordt gebracht. Van Doesburg (1964, 1970) vermoedt dat zowel het melanisme als het ontbreken van de ovaria samenhangt met parasitisme in het larve- of popstadium. Dit is echter nog niet met zekerheid aangetoond.

Bij *Melanostoma*-soorten, *Platycheirus albimanus* en *Pyrophana granditarsa* blijken melanistische exemplaren vaak *intersekse* te zijn (COLLIN 1927, KNUTSON 1971, pers. obs. M. Reemer & W. van Steenis). Deze dieren zitten qua lichaamsbouw tussen mannetjes en vrouwtjes in: de ogen zijn gescheiden (vrouwelijk kenmerk) maar staan toch dicht bij elkaar (mannelijk kenmerk), de voorpoten vertonen in lichte mate mannelijke kenmerken (verbrede tarsen en schenen) en de geslachtsorganen zien er enigszins mannelijk uit maar zijn veel kleiner en slecht ontwikkeld. In deze gevallen is het melanisme vermoedelijk het gevolg van een erfelijke afwijking.

Figuur 28

Paring tussen twee kleurvormen van *Merodon equestris*. Het mannetje (boven) behoort tot de variatie *bulborum*, het vrouwtje tot de variatie *validus*.



Figuur 29

Een *Syrphus*-vrouwtje is ten prooi gevallen aan de roofvlieg *Machimus atricapillus*. Deze zuigt de zweefvlieg leeg.



Figuur 30

Mannetje *Cheilosia pagana* verstrikt in een spinnenweb.

vliegpopulaties onbekend is, doet een dergelijk voorbeeld veronderstellen dat dit aanzienlijk kan zijn. Mimicry als verondersteld wapen tegen deze vorm van predatie is dan ook een veel voorkomende aanpassing van zweefvliegen (zie kader *Mimicry*, pag. 38).

Ook wespen vangen zweefvliegen. Plooiwingswespen (Vespidae) zoals de hoornaar *Vespa crabro* en verschillende kortkopwespen *Vespa* gebruiken ze als voer voor hun larven, soms zelfs in aanzienlijke hoeveelheden. Ze overmees-

teren hun slachtoffers tijdens het bloembezoek. Onder de graafwespen (Crabronidae) zijn er die in de nestjes voor hun larven een voorraad van vliegen aanleggen, waaronder zweefvliegen en in veel mindere mate wapenvliegen (Stratiomyidae). In Nederland gebeurt dit door soorten van de genera *Bembix*, *Crabro*, *Crossocerus*, *Ectemnius* (fig. 27) en *Mellinus*. De graafwesp *Ectemnius cavifrons* heeft zich zelfs op zweefvliegen gespecialiseerd: voor iedere larve vangt hij 6-12 exemplaren. Zo kan een nest met veel vertakkingen en



Figuur 31
Myathropa florea, gegrepen door een krabspin (*Xysticus spec.*) die vanuit een hinderlaag heeft toegeslagen.

larven soms meer dan honderd zweefvliegen bevatten. Ook *Ectemnius ruficornis* vangt voornamelijk zweefvliegen (BLÖSCH 2000, PEETERS ET AL. 2004, PICKARD 1975).

Mieren, die bekend staan om het feit dat ze bladluisetende larven vangen, kunnen ook een gevaar voor de vliegen zijn. Soms levert het inspecteren van de prooien in een nest bosmieren (*Formica*) interessante zweefvliegenvondsten op (pers. obs. W. van Steenis). Dit kunnen echter zweefvliegen zijn die door de mieren dood gevonden zijn.

Er zijn ook enkele andere vliegen die af en toe zweefvliegen vangen. Een bekend voorbeeld zijn roofvliegen (Asilidae) (fig. 29) en sommige soorten dansvliegen (Empididae) en strontvliegen (Scathophagidae).

Zweefvliegen die hun eieren in boomholten leggen kunnen makkelijk in een spinnenweb terecht komen (fig. 30). Hiervan zijn waarnemingen bekend bij algemene soorten zoals *Episyrphus balteatus*, maar ook bij onopvallende soorten uit de genera *Heringia* en *Pipizella* (pers. obs. W. van Steenis). Daarnaast liggen krabspinnen (Thomisidae) tussen de kroonbladeren of meeldraden op de loer om bloembezoekende insecten te vangen. Veelal gaat het om kleinere soorten zoals *Pipizella* en *Syrphus*, maar soms ontkomen ook grote zweefvliegen er niet aan. Een veroverde vlieg vertoont een onnatuurlijke houding op de bloem,

omdat de krabspin er vanuit zijn verborgen positie aan trekt. Pas als hij goed beet heeft komt de aanvaller tevoorschijn (fig. 31).

Parasieten en ziekteverwekkers

Er zijn maar weinig diergroepen bekend die op volwassen zweefvliegen parasiteren. Uitzondering is het geval van een draadworm (Nematoda) in het achterlijf van een vrouwtje *Syrphus vitripennis* (SUTHERLAND 1999). Ook in het achterlijf van *Xylota*-soorten worden soms zulke wormen aangetroffen (GILBERT 1993). Wat de gevolgen van deze en andere infecties zijn is onbekend.

Ook buiten het dierenrijk zijn belagers van zweefvliegen te vinden. In vochtige graslanden en wegbermen zijn met name in de nazomer soms massaal dode zweefvliegen in de topjes van de vegetatie aan te treffen die daar op een wonderbaarlijke manier lijken te zijn vastgeplakt. Vooral soorten uit de genera *Melanostoma* en *Platycheirus*, maar ook *Episyrphus balteatus*, *Scaeva*-soorten en veel andere soorten zitten met gestrekt achterlijf en uitgestrekte poten en vleugels op bloemen en in grassprietten (fig. 32). Het blijkt hier om slachtoffers van schimmels (*Entomophthora*, zie THOMSEN & JENSEN 2002) te gaan, die waarschijnlijk met hun schimmeldraden de poten van de vliegen verankeren aan de plant. Zorgvuldige waarneming laat zien dat de zachte verbindingen tussen de segmenten van het vliegenlijf uitpuilen en vol zitten met schimmelsporen. Met de positie van zijn gastheer bovenin de vegetatie bereikt de schimmel een optimale verspreiding van zijn sporen. Voor Volkert van der Goot, nestor van de huidige generatie Nederlandse zweefvliegenvangers, was zo'n observatie aanleiding om zijn eerste artikel over zweefvliegen te schrijven (VAN DER GOOT 1952).

Behalve schimmels zijn er ongetwijfeld nog andere microscopisch kleine ziekteverwekkers bij zweefvliegen te vinden. Zo werden bij *Episyrphus balteatus* verschillende soorten gisten en bacteriën aangetroffen, die echter geen van alle gevaarlijk voor insecten zijn. Het ging om plantenbacteriën, die blijkbaar bij het bloembezoek op de zweefvliegen waren terechtgekomen. Aldus kunnen de vliegen overbrengers van plantenziekten zijn (KHALIL ET AL. 1997).

Voedselgebrek

Gebrek aan voedsel is zowel bij zweefvliegen als bij hun larven vermoedelijk een belangrijke doodsoorzaak. Hoewel uit diverse (ongepubliceerde) waarnemingen blijkt dat zweefvliegen zeker twee dagen zonder voedsel kunnen, zou vooral bij bloembezoekende soorten - die vaak in zeer grote aantallen voorkomen - in bloemenarme gebieden een tekort aan nectar of stuifmeel kunnen bestaan.

Weersomstandigheden

Voor zweefvliegen is het weer een belangrijke risicofactor. Na een periode met koud weer, harde regen of hagel is het aantal vliegen vaak sterk afgenomen. Pas na enkele dagen, als nieuwe vliegen ontpoppen, neemt het aantal weer toe. Ook voor zweefvliegen die in het volwassen stadium overwinteren is de temperatuur van groot belang. In Nederland zijn er daarom doorgaans in het voorjaar veel lagere aantallen zweefvliegen die de winter hebben overleefd dan in het warmere Zuid-Europa.



Figuur 32
(a) Mannetje *Scaeva pyrastris*, geïnfecteerd door schimmel. Let op de onnatuurlijke houding van de vleugels.
(b) Dezelfde zweefvlieg een aantal uren later. De uitbreiding van de schimmel is te zien als witte vlekken op vleugels, poten en achterlijf. Het achterlijf raakt bovendien misvormd doordat de schimmel de segmentranden uitelkaar drukt.