NATUUR VAN NEDERLAND II

DE NEDERLANDSE BIJEN

(HYMENOPTERA: APIDAE S.L.)

NATUUR VAN NEDERLAND II

DE NEDERLANDSE BIJEN

(HYMENOPTERA: APIDAE S.L.)

THEO M.J. PEETERS, HANS NIEUWENHUIJSEN, JAN SMIT,
FRANK VAN DER MEER, IVO P. RAEMAKERS, WIJNAND R.B. HEITMANS,
KEES VAN ACHTERBERG, MANJA KWAK, ANNE JAN LOONSTRA,
JEROEN DE ROND, MERVYN ROOS, MENNO REEMER

MET BIJDRAGEN VAN:

PIETER VAN BREUGEL, LUCIEN CALLE, ADRIAAN VAN DOORN,
TIM FAASEN, BARBARA GRAVENDEEL, CHIEL JACOBUSSE, DAVID KLEIJN,
THOMAS PRZYBYLOWICZ, JEROEN SCHEPER, JAP SMITS, HAYO H.W. VELTHUIS

NATURALIS BIODIVERSITY CENTER

EUROPEAN INVERTEBRATE SURVEY - NEDERLAND

2012

Natuur van Nederland, deel 11
De serie Natuur van Nederland (de voortzetting van Nederlandse Fauna) wordt uitgegeven door:
Naturalis Biodiversity Center, Leiden en
European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden

Uitgever
J. van Tol (Naturalis Biodiversity Center)

Redactie
André J. van Loon (Naturalis Biodiversity Center / EIS-Nederland), Guido O. Keijl (Naturalis Biodiversity Center) & Menno Reemer (EIS-Nederland)

Eindredactie
André J. van Loon (Naturalis Biodiversity Center / EIS-Nederland)

Grafische vormgeving
F.J.A. Driessen (basisontwerp serie)
N. Korenhof (stofomslag, schutblad, opmaak/DTP) (Naturalis Biodiversity Center)

Tekeningen
I.M. van Noortwijk (Naturalis Biodiversity Center)
S.B. Blankevoort (Naturalis Biodiversity Center)
E.-J. Bosch (Naturalis Biodiversity Center)
J. de Rond (Natural Media)

Illustratie omslag
Knautiabij *Andrena hattorfiana* (tekening I.M. van Noortwijk, Naturalis Biodiversity Center)

Productiebegeleiding
F.L. Mooij (Naturalis Biodiversity Center)

ISSN 1386-3762 (serie Natuur van Nederland)
ISBN 978-90-5011-447-9
NUGI 823

Gelieve het boek als volgt te citeren: / *Please cite this book as follows:*
Peeters, T.M.J., H. Nieuwenhuijsen, J. Smit, F. van der Meer, I.P. Raemakers, W.R.B. Heitmans, C. van Achterberg, M. Kwak, A.J. Loonstra, J. de Rond, M. Roos & M. Reemer 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). – Natuur van Nederland 11, Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.

Hoofdstuk / *Chapter*
Nieuwenhuijsen, H., C. Jacobusse, F. van der Meer & Ivo P. Raemakers 2012. Zeven landschapstypen: hun biotopen en hun bijen. – In: Peeters, T.M.J., H. Nieuwenhuijsen, J. Smit, F. van der Meer, I.P. Raemakers, W.R.B. Heitmans, C. van Achterberg, M. Kwak, A.J. Loonstra, J. de Rond, M. Roos & M. Reemer 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). – Natuur van Nederland 11, Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden: 89-99.

Dit boek is mede mogelijk gemaakt door:

Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie

Uyttenboogaart-Eliasen Stichting

Stichting Bargerveen
Voor systeemgericht natuurherstel

Stichting Bargerveen

© Naturalis Biodiversity Center,
European Invertebrate Survey - Nederland, 2012

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van microfilm, fotokopie of op welke andere wijze ook, noch is het toegestaan om gegevens uit verspreidingskaarten, tabellen en grafieken uit het boek te gebruiken ten behoeve van expertsystemen of databases, anders dan voor intern en niet-commercieel gebruik, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.
No part of this book may be reproduced in any form, by print, photoprint, microfilm, or any other means, nor is it permitted to use data taken from maps, tables or graphs in the book for use in commercial databases or expertise software, without prior written permission from the publisher.

Adres redactie
p/a EIS-Nederland
Postbus 9517
2300 RA Leiden
www.eis-nederland.nl

Distributie
KNNV Uitgeverij
Postbus 310
3700 AH Zeist
www.knnvuitgeverij.nl

Papier binnenwerk: Hello Silk 115 g/m²
Druk: Groen Media, Leiden

VOORWOORD

Bijen zijn leuk. Misschien een beetje vreemde uitspraak voor een bioloog – helemaal niet wetenschappelijk – maar bijen hebben iets aandoenlijks. Zeker voor insecten. En ik ben niet de enige. De bij heeft echt een positief imago. Denk maar eens aan de vele gezegdes die refereren aan de nijverheid van de bij ('Werken en zwoegen is de bijen een genoegen'). Het positieve beeld heeft natuurlijk ook een economische achtergrond. Van oudsher is de honingbij een belangrijke leverancier van zoetstof voor de mens en bijen hebben een belangrijke rol als bestuiver van wilde planten en agrarische gewassen, zoals koolzaad en fruit.
Je zou denken dat over zo'n belangrijk insect inmiddels wel alles geschreven is. Ik was verbaasd te horen dat er tot nu toe geen overzicht van de biologie en verspreiding van de Nederlandse bijen bestond. Ik ben er dan ook trots op dat we, nota bene in het Jaar van de Bij, het definitieve overzicht van de ruim 350 soorten Nederlandse bijen kunnen presenteren. Het boek dat voor u ligt getuigt opnieuw van de pracht en rijkdom van de natuur. Hiermee voegen we alweer deel 11 toe aan de veelgeprezen boekenserie Natuur van Nederland. Een serie die in alle opzichten recht doet aan de missie van Naturalis Biodiversity Center: de biodiversiteit beschrijven, begrijpen en verklaren voor het welzijn van de mens en de toekomst van onze planeet. Vanuit die drijfveer is samen met vele andere organisaties en vrijwilligers dit boek tot stand gebracht. Laat de bij een sympathieke ambassadeur zijn van deze belangrijke boodschap.

Edwin van Huis
Directeur Naturalis Biodiversity Center

Al aan het begin van de jaren 1990 werd door een enthousiaste groep EIS-specialisten gewerkt aan een boek over de Nederlandse bijen, wespen en mieren. Al gauw bleek dat te omvangrijk. Daarom werd in 2004 eerst een deel over de wespen en mieren gepubliceerd en nu ligt er het boek over de bijen. Bijen stellen speciale eisen aan hun leefomgeving. Ze hebben een plek nodig om te nestelen en daarnaast de juiste bloemen om stuifmeel en nectar van te verzamelen. Veel soorten zijn afhankelijk van één of enkele plantensoorten. Het is daarom niet verwonderlijk dat maar liefst 188 bijensoorten (56%) op de rode lijst staan. Ik verwacht dat de publicatie van dit boek zeker zal bijdragen aan de bewustwording van het belang van bijen en hopelijk kunnen we de komende jaren de bedreigde soorten een handje helpen.

Geert de Snoo
Voorzitter bestuur stichting EIS-Nederland
Hoogleraar Conservation Biology Universiteit Leiden

Lange tijd kregen binnen het natuurbeheer vooral planten, broedvogels en enkele zoogdieren aandacht en was de belangstelling voor andere plant- en diergroepen beperkt. De laatste 20 jaar is dat sterk veranderd en krijgen bijvoorbeeld dagvlinders, libellen, amfibieën en reptielen ook veel meer aandacht. Voor bijen is dat helaas tot nu toe minder het geval al zijn er uitzonderingen, zoals bij Natuurmonumenten de voor bijen beheerde Zandkuil op Texel.
Toch is het tij onmiskenbaar aan het keren. In veel gebieden hebben enthousiaste vrijwilligers het voorkomen van wilde bijen geïnventariseerd en is kennis over het belang van steilranden, zandwegen, overhoekjes met ruigte, bloemrijke graslanden toegenomen. De volgende stap is om waar nodig bijen af en toe in de gebieden een handje te helpen. Dat is niet veel werk: een klein stukje afsteken van een steil kantje of het bij een maaibeurt laten staan van een deel van de vegetatie kan al helpen.
Wilde bijen vormen in veel natuurgebieden een relatief soortenrijke groep. Door de bijzondere levenswijze, denk ook aan de koekoeksbijen, is het bovendien een heel fascinerende groep. Helaas hebben veel wilde bijen het moeilijk in ons land. Het verdwijnen van geschikte plekken om te nestelen, afname van bloemen, concurrentie met honingbijen, aantasting door bestrijdingsmiddelen, de hoeveelheid bedreigingen is legio.
Deze atlas zal een enorme stimulans vormen om de kennis over wilde bijen verder te verspreiden en te vergroten. De atlas zal ongetwijfeld van grote betekenis zijn voor een betere bescherming van onze wilde bijen. Daar gaan we bij Natuurmonumenten ook ons steentje aan bijdragen.

Teo Wams
Directeur terreinbeheer Vereniging Natuurmonumenten

INHOUDSOPGAVE

HOOFDSTUK 1 INLEIDING 9

HOOFDSTUK 2 BIJENSTUDIES IN NEDERLAND: EEN HISTORISCH OVERZICHT 13

HOOFDSTUK 3 HET BIJENLEVEN 21

HOOFDSTUK 4 BIJEN EN BLOEMEN 35

HOOFDSTUK 5 SOCIAAL GEDRAG BIJ BIJEN 47

HOOFDSTUK 6 DE HONINGBIJ 55

HOOFDSTUK 7 PARASITAIRE BIJEN 67

HOOFDSTUK 8 RELATIES MET ANDERE INSECTEN 73

HOOFDSTUK 9 ZEVEN LANDSCHAPSTYPEN: HUN BIOTOPEN EN HUN BIJEN 89

HOOFDSTUK 10 DATABESTAND NEDERLANDSE BIJEN 101

HOOFDSTUK 11 VERANDERINGEN IN DE NEDERLANDSE BIJENFAUNA 103

HOOFDSTUK 12 BESCHERMING EN BEHEER 109

HOOFDSTUK 13 BIJEN EN DE MENS 117

HOOFDSTUK 14 BIJEN ONDERZOEKEN 129

HOOFDSTUK 15 BOUW EN FUNCTIE VAN HET BIJENLICHAAM 139

HOOFDSTUK 16 BIJEN DETERMINEREN 149

HOOFDSTUK 17 DIVERSITEIT, VERWANTSCHAPPEN EN NAAMLIJST 175

HOOFDSTUK 18 SOORTBESPREKINGEN 187

Ammobates 188
Andrena 189
Anthidiellum 238
Anthidium 240
Anthophora 243
Apis mellifera 249
Biastes 249
Bombus 250
Ceratina 276
Chalicodoma 278
Chelostoma 279
Coelioxys 282
Colletes 288
Dasypoda 297
Dufourea 299
Epeoloides 302
Epeolus 303
Eucera 307
Halictus 309
Heriades 317
Hoplitis 319
Hylaeus 325
Lasioglossum 341
Macropis 368
Megachile 372
Melecta 383
Melitta 385
Nomada 388
Osmia 412
Panurgus 425
Rophites 428
Sphecodes 429
Stelis 443
Tetralonia 447
Thyreus 449
Trachusa 450
Xylocopa 451

HOOFDSTUK 19 VERKLARENDE WOORDENLIJST 455

HOOFDSTUK 20 LITERATUUR 459

HOOFDSTUK 21 SUMMARY 487

BIJLAGEN 491
Bijlage 1: Lijst van medewerkers 491
Bijlage 2: Lijsten van gebruikte planten- en dierennamen 495
Bijlage 3: Eigenschappen en trendgegevens per soort 501
Bijlage 4: Proefschriften over bijen aan Nederlandse universiteiten 517
Bijlage 5: Verantwoording illustraties 519

INDEX 521

HOOFDSTUK 1 INLEIDING

Bijen staan bekend als nijvere insecten die honing produceren. Er is echter maar één bijensoort die dat doet: de honingbij. Weinig mensen weten dat er naast de honingbij nog 357 andere soorten bijen in Nederland voorkomen, zoals maskerbijen, zijdebijen, slobkousbijen en hommels. Afgezien van hun gemeenschappelijke voorkeur voor bloemen houdt elke bijensoort er heel eigen gewoontes op na. De ene verzamelt stuifmeel op paardenbloemen, de andere op beemdkroon. De ene graaft nesten in de grond, de andere nestelt in lege slakkenhuisjes. Deze diversiteit is overal in Nederland te vinden, zelfs op balkons midden in de stad, waar metsel- en behangersbijen hun kluswerk doen. Voor het eerst is alle kennis over de Nederlandse bijen gebundeld in één boek.

MENSELIJKE INTERESSE IN BIJEN

'Bijen zijn levendige diertjes die op aangename, zonnige dagen van hot naar her vliegen en mooie bloemen bezoeken' (MICHENER 2007). Ongetwijfeld spelen deze aspecten (bloemen, zon, kleuren en geuren) mee in de fascinatie van de mensen die zich met bijen bezig houden. Daarnaast zijn bijen de belangrijkste bestuivers van planten, waaronder land- en tuinbouwgewassen, en sommige bijen maken geliefde gebruiksproducten zoals honing en was.

Wereldwijd zijn ongeveer 20.000 soorten bijen beschreven (ASCHER & PICKERING 2011), waarvan er tot op heden 358 in ons land zijn aangetroffen. Deze verschillen niet zozeer van elkaar in het type voedsel dat ze verzamelen, want de meeste bijen verzamelen stuifmeel en nectar. Wel verschillen bijensoorten in de uiteenlopende aanpassingen aan de enorme variatie in bloemtypen die ze bezoeken. Ze bestuiven wilde planten, maar ook een groot aantal cultuurgewassen. Tuinplanten, fruitbomen, vele groenten, vlas, koffie, katoen en diverse voedergewassen zoals alfalfa en klaver worden door bijen bestoven. Honingbijen, hommels en een toenemend aantal soorten solitaire bijen worden wereldwijd bedrijfsmatig ingezet als bestuivers van 'groot- en kleinfruit', van akkerteelten en van tuinbouwgewassen onder glas. Op die manier worden de oogsten aanzienlijk vergroot en wordt de teelt van bepaalde gewassen vergemakkelijkt, die anders zeer moeilijk door zaad te vermeerderen zouden zijn.

Behalve vanwege deze praktische belangen zijn mensen ook in bijen geïnteresseerd omdat het fascinerende dieren zijn. Hun onderlinge relaties en communicatie hebben al lang onze interesse. Anderen worden gefascineerd door de enorme soorten- en vormenrijkdom van de bijen, vanwege de diverse aanpassingen aan verschillende bloemen, de capaciteit om voedsel en nestmaterialen te vinden en zonder aarzelen terug te keren naar hun nestplaatsen, hun nestarchitectuur, de diverse vormen van organisatie in meer of minder sociale groepen, of het parasitaire leven van koekoeksbijen.

De interesse voor bijen is de afgelopen jaren sterk toegenomen. Vele liefhebbers hebben gegevens verzameld over de verspreiding van de verschillende soorten bijen in Nederland. Hierbij werden diverse ontdekkingen gedaan over de biologie en ecologie. De toegenomen belangstelling heeft geleid tot een schat aan nieuwe kennis.

WAAROM DIT BOEK?

Wie zich bezighoudt met het bestuderen van bijen wil al snel meer weten. Niet alleen welke naam een bij heeft, maar ook waar in het land deze soort voorkomt en in welke biotopen, welke bloemen hij bezoekt en hoe hij zijn nest bouwt. Tot nu toe was deze kennis moeilijk te vinden. Alleen een echte kenner kon zijn weg vinden in de diverse, vaak niet Nederlandstalige, boeken en artikelen waarin deze informatie lag opgeslagen. Dit boek hoopt de liefhebber tegemoet te komen door de beschikbare informatie over de verspreiding en de levenswijze van de Nederlandse bijen op toegankelijke wijze te presenteren.

Dit boek heeft een lange voorgeschiedenis, waarover meer te lezen is in hoofdstuk 1, 'Bijenstudies in Nederland: een historisch overzicht'. Aanvankelijk was het de bedoeling om één boek te publiceren over de Nederlandse bijen, wespen en mieren (alle Aculeata, ofwel angeldragende insecten). Al snel werd duidelijk dat zo'n boek te dik zou worden. In 2004 verscheen daarom eerst *De wespen en mieren van Nederland* (PEETERS ET AL. 2004). Het huidige boek kan gezien worden als een vervolg daarop.

Het 'Jaar van de bij' (2012) is een mooie gelegenheid om dit boek te presenteren. Bijen verdienen de aandacht die ze dit jaar hopelijk krijgen, zeker nu nationaal en internationaal onderzoek aantoont dat bijen sterk onder druk staan. De bijenfauna verarmt overal in Europa, met als dieptepunt de schrikbarende achteruitgang van de hommels. De auteurs hopen dan ook dat dit boek een bijdrage zal leveren aan het herstel van onze bijenfauna.

OPZET EN INHOUD

Dit boek bestaat uit 16 algemene hoofdstukken, waarin algemene aspecten van bijen aan bod komen. Vervolgens krijgt in hoofdstuk 18 elke Nederlandse bijensoort een eigen bespreking. Hieronder volgt een korte weergave van de inhoud per hoofdstuk.

Hoofdstuk 2 belicht de historie van de bijenstudie in Nederland, en in het kort ook die in het buitenland. Welke personen en publicaties zijn hierin belangrijk geweest?

Hoofdstuk 3 geeft een overzicht van de rijke variatie aan levenswijzen van bijen. Baltsgedrag, bloembezoek, nestbouw, broedzorg en diverse andere zaken krijgen hierbij de aandacht.

Hoofdstuk 4 gaat dieper in op de speciale relatie van bijen met bloemen en bloemplanten. In hoeverre zijn bijen aangepast aan het bloembezoek en hoe hebben bloemen zich aangepast aan hun bestuivers?

Hoofdstuk 5 beschrijft welke vormen van sociaal gedrag er onder bijen voorkomen, van solitair tot eusociaal.

Hoofdstuk 6 gaat over de best bekende bijensoort van Nederland: de honingbij. Over deze bij is zoveel te vertellen dat er boeken over volgeschreven zijn. Zo ver wilden we hier niet gaan, maar een eigen hoofdstuk is zeker op zijn plaats.

Hoofdstuk 7 laat zien dat het tussen verschillende bijensoorten niet altijd pais en vree is. Parasitaire bijen leggen als koekoeken hun eieren in de nesten van andere bijen (de gastheren), om zich snel uit de voeten te maken. De larven van de koekoeksbij eten vervolgens het voedsel van de gastheerlarven op.
Hoofdstuk 8 belicht de relaties die bijen met andere insecten hebben. Dit blijken er heel wat te zijn, zoals bijenluizen, oliekevers en goudwespen.
Hoofdstuk 9 onderzoekt de plek van bijen in het Nederlandse landschap. Welke bijen komen voor in de duinen, het laagveengebied, de hogere zandgronden? Welke eigenschappen van de landschappen zijn bepalend voor de samenstelling van de bijenfauna?
Hoofdstuk 10 laat zien op welke gegevens de verspreidingskaarten, vliegtijddiagrammen en analyses in dit boek gebaseerd zijn. Deze gegevens zijn opgeslagen in het databestand van EIS-Nederland.
Hoofdstuk 11 gebruikt het databestand van Nederlandse bijen om te achterhalen welke bijensoorten vooruit zijn gegaan en welke achteruit. Hoe gaat het eigenlijk met onze bijenfauna?
Hoofdstuk 12 levert hopelijk een bijdrage aan de bescherming van de bedreigde bijenfauna. De diverse bedreigingen worden besproken, evenals mogelijke beschermingsmaatregelen.
Hoofdstuk 13 vat samen welke relaties bijen in de loop van de geschiedenis met mensen onderhouden hebben. Bijen zijn veel ingezet als bestuivers van gewassen, en hiervoor blijkt in toenemende mate niet alleen de honingbij gebruikt te worden.
Hoofdstuk 14 biedt praktische handreikingen voor wie zich zelf met het bestuderen van bijen wil bezighouden. Waar zijn bijen te vinden, hoe vang je ze en hoe houd je ze vast? Hoe zijn ze uit te kweken en hoe maak je een kunstnest?
Hoofdstuk 15 behandelt de bouw van het bijenlichaam, met speciale aandacht voor de functies van de verschillende lichaamsdelen.
Hoofdstuk 16 bevat een geheel nieuwe determinatietabel tot de genera van de bijen in Nederland. De inleiding op de tabel geeft diverse tips voor de determinatie en vat belangrijke determinatieliteratuur samen.
Hoofdstuk 17 plaatst de Nederlandse bijenfauna in een internationaal kader: hoe verhoudt deze zich tot die in de rest van de wereld? Met welke insecten zijn bijen verwant en wat is er bekend over de onderlinge verwantschappen? Het hoofdstuk besluit met een systematische naamlijst van alle Nederlandse bijensoorten.
Hoofdstuk 18 bevat beschrijvingen van alle Nederlandse bijengenera en -soorten in alfabetische volgorde. Per soort zijn verspreidingskaartjes en vliegtijddiagrammen opgenomen. In de teksten wordt de kennis over verspreiding en levenswijze samengevat, onder verwijzing naar relevante literatuur. Diverse illustraties en vele foto's zijn opgenomen.
Het boek besluit met:
Hoofdstuk 19 een verklarende woordenlijst.
Hoofdstuk 20 de literatuurlijst.
Hoofdstuk 21 een Engelse samenvatting.
Ten slotte vinden we achter in het boek een aantal bijlagen.

DE AUTEURS

Dit boek kwam tot stand als een samenwerking van de Sectie Hymenoptera van de Nederlandse Entomologische Vereniging en Stichting EIS-Nederland. Het boek is geschreven door in totaal 23 auteurs, die uiteenlopende rollen hebben gespeeld. De 12 auteurs die worden vermeld op de omslag hebben grote bijdragen geleverd als hoofdauteur van minstens één hoofdstuktekst en/of auteur van minstens 20 soortteksten. Bovendien hebben enkele van hen gedurende vele jaren deelgenomen aan de hoofdstuk- en/of de soorttekstenredactie. De overige 11 auteurs hebben kleinere tekstuele bijdragen geleverd in de vorm van een kadertekst (Adriaan van Doorn, Tim Faasen, Barbara Gravendeel, David Kleijn, Thomas Przybylowicz, Jeroen Scheper, Hayo Velthuis), een bijdrage aan een hoofdstuk (Pieter van Breugel, David Kleijn, Jap Smits) of maximaal drie soortteksten (Lucien Calle, Chiel Jacobusse). Hieronder volgt een toelichting over de rollen van de op de omslag vermelde auteurs.
Kees van Achterberg is als conservator vele jaren verantwoordelijk geweest voor de collectie bijen (en andere Hymenoptera) van Naturalis Biodiversity Center. Als onderzoeker bij hetzelfde instituut specialiseerde hij zich met name in de taxonomie van schildwespen (Braconidae). In dit boek is de determinatiesleutel tot de genera van de Nederlandse bijen van zijn hand.
Wijnand Heitmans heeft een brede kennis op insectengebied. Met name insectengedrag, relaties tussen insecten onderling en met andere organismen en evolutie hebben zijn speciale belangstelling. In dit boek komt dit tot uiting in het hoofdstuk over relaties tussen bijen en andere insecten. Een uitvoeriger versie van dit hoofdstuk, waarin ook relaties met niet-insecten aan bod komen, wordt elders gepubliceerd.
Manja Kwak heeft een jarenlange ervaring als onderzoekster van de relatie die bijen als bestuivers met bloemen hebben. Dit maakte haar de aangewezen persoon om het hoofdstuk over bijen en bestuiving te schrijven.
Anne Jan Loonstra geldt als relatieve nieuwkomer onder de Nederlandse bijenkenners. In korte tijd heeft hij echter een gedegen kennis verworven van onze bijenfauna, zodat hij niet onderdoet voor de oudgedienden. Aan dit boek droeg hij bij met 20 soortteksten en vele foto's.
Frank van der Meer heeft een zwak voor groefbijen. Deze voorliefde heeft hij in dit boek kunnen botvieren op de genus- en soortteksten van de genera *Dufourea*, *Halictus* en *Lasioglossum*, alsmede in het hoofdstuk over sociaal gedrag bij bijen. Sociaal gedrag komt bij groefbijen namelijk in diverse gradaties voor.
Hans Nieuwenhuijsen kon zijn ervaring als biologieleraar goed gebruiken bij het schrijven voor dit boek. Op instructieve wijze schreef hij aan verschillende hoofdstukken en diverse genus- en soortteksten. Als lid van zowel de soortteksten- als de hoofdstukkenredactie kon hij op uiteenlopende wijzen zijn gezag doen gelden.
Theo Peeters speelt als coördinator van de bijenwerkgroep van EIS-Nederland al jaren een prominente en enthousiasmerende rol in de Nederlandse bijenstudie. Vele teksten in dit boek zijn van zijn hand. Voor het schrijven hiervan kon hij putten uit een brede en gedegen bijenkennis, waar ook andere auteurs hun voordeel mee konden doen.

Ivo Raemakers bewaakt in het Zuid-Limburgse Gronsveld de landsgrenzen; geen zuidelijke soort komt ongezien het land binnen. Zijn kennis over diverse zuidelijke specialiteiten kon goed worden benut in de soortteksten. Daarnaast komt zijn uitgebreide kennis over natuurbeheer tot uiting in het hoofdstuk over bijen en natuurbeheer.
Menno Reemer coördineerde namens EIS-Nederland het auteurscollectief en nam in deze rol deel aan de soortteksten- en de hoofdstukkenredactie. Daarnaast schreef hij de hoofdstukken over het bijenbestand en trends in de Nederlandse bijenfauna, alsmede één soorttekst.
Jeroen de Rond staat bekend als nauwkeurig observator, een eigenschap die goed van pas komt bij zijn werk als illustrator (zie bijvoorbeeld *De wespen en mieren van Nederland*). In dit boek zijn de genus- en soortteksten over de bloedbijen *Sphecodes* van zijn hand.
Mervyn Roos heeft een speciale voorliefde voor hommels, die hem ertoe bracht om een grote hoeveelheid Nederlands collectiemateriaal van deze bijen te bewerken. Ook bouwde hij een gedegen veldkennis op, die goed van pas kwam bij het schrijven van de soortteksten over de hommels.
Jan Smit is fervent verzamelaar van angeldragende insecten, met een bijzondere belangstelling voor parasitaire bijen. In dit boek blijkt deze interesse uit het door hem geschreven hoofdstuk over dit onderwerp, evenals uit de genus- en soortteksten over viltbijen *Epeolus* en *Epeoloides*, wespbijen *Nomada* en tubebijen *Stelis*.

NAAMGEVING

In de algemene hoofdstukken worden de Nederlandse bijensoorten steeds met hun Nederlandse én wetenschappelijke naam genoemd. Een volledig overzicht van de Nederlandse bijen (wetenschappelijke namen) is te vinden in de systematische naamlijst aan het einde van hoofdstuk 17.
Andere insecten worden met hun wetenschappelijke naam aangeduid (soms eveneens met een Nederlandse naam). De naamgeving volgt voor zover het Nederlandse of Europese genera en soorten betreft het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl) en Fauna Europaea (www.faunaeur.org). Andere, niet-Europese taxonnamen (inclusief auteur) zijn te vinden in bijlage 2.
Planten worden aangeduid met hun Nederlandse naam; de wetenschappelijke namen ervan zijn te vinden in bijlage 2. Dat geldt ook voor enkele andere diergroepen, zoals zoogdieren of vogels.
Voor de soortbesprekingen (hoofdstuk 18) geldt een iets hiervan afwijkende conventie. Zie de inleiding van hoofdstuk 18.

DANKWOORD

Het auteurscollectief van dit boek is al vrij omvangrijk. Het totale aantal mensen dat op enige manier heeft bijgedragen aan de totstandkoming is nog vele malen groter. Naast de vele, in bijlage 1 opgesomde leveranciers van verspreidingsgegevens, willen de auteurs graag de onderstaande personen met name noemen.
Gegevens van geconserveerde bijen in entomologische collecties zijn onmisbaar om een beeld te kunnen vormen van de bijenfauna in vroeger tijden. De instituten waarvan deze collecties zijn opgenomen in het bijenbestand zijn genoemd in hoofdstuk 10. De behulpzaamheid van de volgende beheerders verdient onze dank: Ben Brugge (voormalig Zoölogisch Museum Amsterdam), Willem Hogenes (voormalig Zoölogisch Museum Amsterdam) en Rob de Vries (Naturalis Biodiversity Center).
De medewerkers van gespecialiseerde bibliotheken moeten soms tot wanhoop zijn gedreven door het zoveelste verzoek om een obscuur artikel uit een onvindbaar tijdschrift. Veel dank daarom aan Danny Boomsma en Godard Tweehuyzen van de NEV-bibliotheek, en aan Agnes Bavelaar, Tom Gilissen, Sylvia Schwencke en Marianne van der Wal van de bibliotheek van Naturalis Biodiversity Center.
Verschillende mensen leverden commentaar op manuscripten voor dit boek. In dit verband danken wij Tjeerd Blacquière, Rinus Sommeijer en Hayo Velthuis. Jeremy Miller (Naturalis Biodiversity Center) becommentarieerde de Engelse samenvatting.
Enkele Russische artikelen over *Andrena*-, *Megachile*- en *Anthophora*-soorten werden door Joost van Baak, Henk Moller Pillot en Iryna van Oorschot-Deryugina vertaald. Eddy Weeda leverde een belangrijke bijdrage aan hoofdstuk 9 over de bijen in het Nederlandse landschap.
Wij bedanken Inge van Noortwijk (Naturalis Biodiversity Center) voor het tekenwerk voor enkele algemene hoofdstukken. Zij en haar Naturalis-collega's Bas Blankevoort en Erik-Jan Bosch vervaardigden ook de habitustekeningen bij de soortteksten. Niko Korenhof (Naturalis Biodiversity Center) verzorgde op gedegen wijze de vormgeving van het boek. Fred Mooij begeleidde de productie en hield de planning in de gaten.
Behalve van foto's van de auteurs kon ook gebruik gemaakt worden van de foto's van anderen. De volgende fotografen stelden belangeloos hun foto's ter beschikking: Dick Belgers, Herman Berkhoudt, Cees Beunders, Pieter van Breugel, Piet C. Brouwer, Ad Brouwers, Lucien Calle, Marilda Cortopassi Laurino, Martha Courbois, Jelle Devalez, Josef Dvorak, Tim Faasen, Andrej Gogala, Leon Gütz, Ben Hamers, Bernhard Jacobi, Maarten Jacobs, Roy Kleukers, Jochem Kühnen, Manja Kwak, Giel van der Linden, Sean McCann, Denis Michez, Priska van Neer, Aart Noordam, Huib de Rooij, Chantal de Schepper, Ilse Sibrandi, John T. Smit, Jap Smits, P.C. Spangenburg, Nicolas J. Vereecken, Jaco Visser en Albert de Wilde.
Mw. Ingrid van der Heide, secretaresse van het kapucijnenklooster in Den Bosch, was zeer behulpzaam bij het ter beschikking stellen van fotomateriaal van pater Benno. Tineke Brascamp, hoofdredacteur van het tijdschrift Bijenhouden (Nederlandse Bijenhoudersvereniging - NBV), bemiddelde bij het verkrijgen van een foto voor hoofdstuk 13. Een volledige verantwoording van de bijdragen van de fotografen en tekenaars is te vinden in bijlage 5.
De medewerkers van het bureau van EIS-Nederland verrichtten uiteenlopende ondersteundende werkzaamheden. André van Loon onderhield jarenlang het databestand van de Nederlandse bijen en verzorgde vele verspreidingskaarten, vliegtijddiagrammen en bestandsoverzichten ten behoeve van bestandscontroles en andere doeleinden. Roy Kleukers speelde gedurende het werk aan het boek op de achtergrond een belangrijke rol als schakel tussen auteurs en Naturalis en verschafte daarnaast velerlei adviezen.

Ook Ed Colijn, Peter van Helsdingen, Vincent Kalkman, Bram Koese, Jinze Noordijk en John Smit verrichtten diverse klusjes en zorgden voor een prettige werksfeer.
Financiële steun aan deze uitgave werd verleend door het Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie en de Uyttenboogaart-Eliasen Stichting. Stichting Bargerveen heeft gedurende vele jaren enorm geïnvesteerd in dit boek door haar medewerker Theo Peeters regelmatig vrij te stellen voor diverse werkzaamheden aan het bijenboek, waarvoor dank.

HOOFDSTUK 2 BIJENSTUDIES IN NEDERLAND: EEN HISTORISCH OVERZICHT

THEO M.J. PEETERS

Bijen en de mens delen een lange historie met elkaar. Aan de speciale relatie van de mens met de honingbij is een apart hoofdstuk gewijd. In dit hoofdstuk wordt geschetst hoe de bijenstudie zich wereldwijd en speciaal in Nederland heeft ontwikkeld en welke mensen en verenigingen daarin een belangrijke rol speelden en spelen. Overzichten van naamlijsten, determinatietabellen, verspreidingskaartjes, boeken, rapporten en proefschriften schetsen een beeld van de grote diversiteit aan bijdragen die in Nederland tot stand kwam. De bijenstudie in ons land heeft in korte tijd een rijke historie doorlopen en daarvan kunt u in dit boek de vruchten proeven. Dit hoofdstuk laat zien hoe deze vruchten gegroeid zijn.

BIJENONDERZOEK BUITEN NEDERLAND

Nederland is maar een klein land. Veel onderzoek aan bijen heeft zich in het buitenland afgespeeld en dat heeft veel invloed gehad op het werk van Nederlandse onderzoekers. Om de bijenstudie in Nederland in een kader te kunnen plaatsen, beschrijft deze paragraaf in het kort de relevante ontwikkelingen buiten onze landsgrenzen.

Tot en met de middeleeuwen was de kennis over bijen vooral anekdotisch van aard. Daarna zette de westerse wetenschap de toon. Het onderzoek aan bijen is begonnen met onderzoek aan honingbijen. Ook hommels werden al vroeg vermeld in de literatuur. Pas vanaf de achttiende eeuw werden ook andere bijen beschreven. Het waren in het begin vooral Europeanen die het onderzoek aan bijen leidden, zoals Linnaeus, Kirby, Latreille en Scopoli. Dit bleef zo tot in de twintigste eeuw. Het onderzoek in Europa is van oudsher vooral gericht geweest op taxonomie: het beschrijven van nieuwe soorten en het maken van determinatietabellen. Rond het begin van de twintigste eeuw verschenen er boekwerken die een overzicht probeerden te geven van al het voorgaande taxonomische werk. Voorbeelden van belangrijke auteurs uit die tijd zijn Alfken, Friese en Schmiedeknecht. Zij schreven belangrijke overzichtswerken, zoals *Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas* (SCHMIEDEKNECHT 1930), die een grote impuls hebben gegeven aan het Europese, dus ook het Nederlandse, faunistische bijenonderzoek.

Gedurende de twintigste eeuw vond een verbreding plaats van Europa als 'centrum van het bijenonderzoek' naar Amerika, Japan en Australië. In het begin van de eenentwintigste eeuw gingen ook Midden- en Zuid-Amerika en China een grotere rol spelen. Afrika is op enkele uitzonderingen na (Zuid-Afrika) tot op heden het enige continent waar weinig bijenonderzoek wordt uitgevoerd.

Voorlopig zonder weerga is het werk van Charles D. Michener. Al op jonge leeftijd promoveerde hij op een proefschrift over de fylogenie en classificatie van bijen, dat met enkele aanvullingen in 1944 werd gepubliceerd. Een lange reeks belangwekkende artikelen en boeken zou volgen. De 'school van Michener' heeft veel bijenonderzoekers opgeleverd en heeft een enorme invloed gehad op bijenstudies wereldwijd. In 2000 verscheen zijn magnum opus *The bees of the world*, waarvan in 2007 een tweede, herziene editie werd gedrukt (MICHENER 2000, 2007) (fig. 1).

Voor Noordwest- en Midden-Europa heeft de tweedelige publicatie van *Die Wildbienen Baden-Württembergs* (fig. 2) van Westrich (1989) een belangrijke invloed gehad. Vooral het fotomateriaal, de stuifmeelanalyses en de overzichtelijk presentatie van de gegevens in dit werk maakten destijds, en ook nu nog, veel indruk. Eén van de gevolgen was dat veel mensen de bijen als onderzoeksonderwerp gingen omarmen. Er volgde een enorme uitbreiding van het faunistische bijenonderzoek in Duitsland en de omringende landen. Enkele studenten vanuit de 'Duitse onderzoeksgroepen' (Bonn, Oldenburg, Berlijn, Bayreuth, Ulm) waren Bischoff, Kuhlmann, Risch en Schmid-Egger, die in diverse artikelen veel nieuwe kennis over de biologie, ecologie en taxonomie van Europese bijen publiceerden.

Het milieu in Noordwest- en Midden-Europa was rijp voor een verbreding van het bijenonderzoek. Diverse mensen werkten hier al aan bijen, zoals Warncke, Haeseler, Ebmer, Else, Schwarz en Rasmont. Laatstgenoemde startte een onderzoeksgroep aan de universiteit van Mons, België. Uit deze 'school van Rasmont' kwamen al snel diverse jonge, getalenteerde bijenonderzoekers voort, zoals Terzo en Michez. Vanuit andere



Figuur 1
Het boek *The bees of the world* verscheen in 2000. Deze samenvatting van de biologie en taxonomie van alle bijen van de wereld is de kroon op het werk van Charles D. Michener, een Amerikaanse onderzoeker die ook op het Nederlandse bijenonderzoek van grote invloed is geweest. Hier afgebeeld is de herziene tweede editie uit 2007.



Figuur 2
In 1989 betekende het verschijnen van *Die Wildbienen Baden-Württembergs* van Paul Westrich een sterke impuls voor het onderzoek aan de biologie en faunistiek van bijen in Europa. Zo ook in Nederland.

instituten in België werkten Leclercq, Pauly en Patiny aan bijen. In Zweden was vele jaren een onderzoeksgroep actief die met name aan de chemische aspecten van het bijenonderzoek werkte, met bijvoorbeeld Bergström en Tengö als onderzoekers. In Engeland had onder andere het hommelonderzoek van Williams en van de groep rond Goulson grote invloed.
Wanneer ergens aan een instituut, zoals een universiteit of een museum, een groepje onderzoekers kan ontstaan dat een tijdlang aan bijen kan werken zijn de resultaten vaak groot. Het effect van zulke 'onderzoeksscholen' blijkt ook uit de successen van de 'Zwitserse onderzoeksgroep' met Müller en Dorn, waardoor diverse jonge onderzoekers zoals Oertli, Praz, Sedivy en Zurbuchen promoveerden op bijen en er veel nieuwe en interessante informatie over bijen beschikbaar kwam.

NEDERLANDSE BIJENSTUDIES

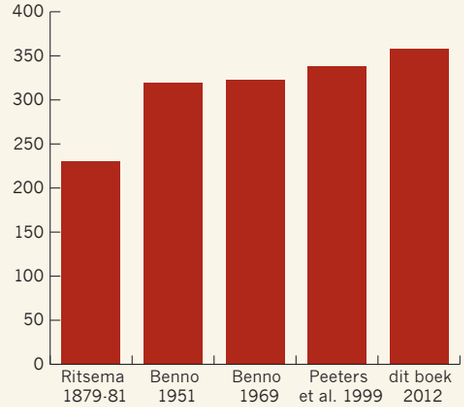
'Onderzoek aan bijen betekent in de praktijk vooral onderzoek aan honingbijen *Apis mellifera*.' Met deze zin opent het artikel ''Bijenonderzoek in Nederland, in dienst van wetenschap en samenleving' (VELTHUIS 1995), in het 150-jarig jubileumboek van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Dit honingbijenonderzoek vond vooral plaats aan universiteiten, waar ook aandacht was voor exotische bijen als angelloze bijen en houtbijen. Voor een overzicht van belangrijke ontwikkelingen in het honingbijenonderzoek wordt verwezen naar Velthuis (1995). Er gebeurde echter meer in Nederland op bijengebied.
Al sinds de negentiende eeuw waren er in Nederland natuurhistorische musea die bijencollecties beheerden en conservatoren die onderzoek deden aan bijen in binnen- en buitenland. Ook werden er verenigingen opgericht door personen die het verzamelen en bestuderen van insecten als hobby kozen. De Nederlandse Entomologische Vereniging (NEV), de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging (KNNV), de jeugdbonden voor natuurstudie (NJN, JNM), het Instituut voor Natuur- en milieueducatie (IVN) en de European Invertebrate Survey (EIS-Nederland) zijn nog steeds voorbeelden van verenigingen en stichtingen die natuurstudie en natuureducatie hoog in het vaandel hebben staan. Binnen deze organisaties bestaan vaak meer of minder specialistische studiegroepen die zich met insecten in het algemeen of bijen in het bijzonder bezig houden. Ook binnen de imkerverenigingen in ons land neemt de belangstelling voor andere bijensoorten dan alleen de honingbij toe.
Hieronder volgt een overzicht van de historie van de Nederlandse bijenstudies, met name die aan de 'wilde' bijenfauna.

Vóór 1900

De eerste vermeldingen van bijen op papier uit ons land stammen uit de zeventiende en achttiende eeuw en werden onder andere geschilderd en opgetekend door Goedaert en Swammerdam. De honingbij en hommels waren in die tijd de meest gemelde soorten. In deze beginperiode sprak men nog niet over hommels maar bijvoorbeeld over 'hoorntorens'. Door Bennet & Van Olivier (1825) werden acht bijensoorten genoemd: 'de langhoornige bije (*Apis longicornis*)', de 'snijders- of lappenbije (*Apis centuncularis*)', de 'honigbije (*Apis mellifica*)', de 'ring- of geringde bije (*Apis annulata*)' en vier hommels: 'aardbije (*Apis terrestris*)', 'tuinbije (*Apis hortorum*)', 'moshommel (*Apis muscorum*)' en 'grashommel (*Apis hypnorum*)'. *Apis* was toen nog de wetenschappelijke verzamelnaam voor alle bijen.
Vóór de twintigste eeuw waren het vooral leden van de NEV, opgericht in 1845, en de eerste conservatoren van de afdeling Entomologie van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, opgericht in 1820, die publiceerden over insecten

NAAMLIJSTEN VAN BIJENGENERA EN SOORTEN IN NEDERLAND

De historie van de bijenstudie in Nederland is evenals die van de meeste andere insectengroepen kort. Net als in de meeste West-Europese landen werd pas aan het eind van de negentiende eeuw een begin gemaakt met de systematische studie van de bijenfauna. Snellen van Vollenhoven (1858), conservator insecten van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden, publiceerde de eerste naamlijst van de Hymenoptera. In deze *Naamlijst van Nederlandsche vliesvleugelige insekten* worden 83 bijensoorten plus vindplaatsen vermeld. Zijn opvolger Ritsema (zie kader) presenteerde tussen 1879 en 1881 een eerste vrij volledig overzicht van de bijen in Nederland, waarin ongeveer 230 soorten en hun vindplaatsen worden opgesomd. Belangrijke aanvullingen op deze naamlijst volgden tussen eind jaren 1920 en 1950 (o.a. VAN DER VECHT 1926, 1930, TEUNISSEN 1939, SANDERS 1949). Benno (1951) publiceerde in een naamlijst van de angeldragers een nieuw overzicht voor Nederland, waarin 322 soorten bijen werden genoemd. In 1969 verscheen van Benno een determinatietabel tot de bijengenera plus een naamlijst met 324 soorten. Dertig jaar later verscheen de voorloper van het huidige boek, de *Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen* (PEETERS ET AL. 1999), met daarin overzichten van de verspreiding en vliegtijden van 338 bijensoorten. Sindsdien konden nog 20 soorten bijen aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd, waarmee het totaal aantal bijensoorten voorlopig op 358 komt (fig. 3).



Figuur 3
Het aantal bijensoorten genoemd in de naamlijsten van de bijen in Nederland (ondersoorten en vormen zijn niet meegeteld).

COENRAAD RITSEMA CORNELLISZN (1846-1929)

Coenraad Ritsema Cornelliszn werd geboren op 13 april 1846 te Haarlem en overleed op 9 januari 1929 te Wageningen. Hij studeerde aan de Groninger universiteit en daarna in Leiden. Ritsema werd in 1871 bij het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie benoemd als assistent onder Snellen van Vollenhoven, conservator insecten. In 1873 volgde hij Snellen van Vollenhoven op. Ritsema werkte meer dan 40 jaar bij het museum en ging pas in 1916 op 70-jarige leeftijd met pensioen. Hij verliet Leiden en vestigde zich in Wageningen.

Ritsema publiceerde veel over Coleoptera (kevers) en Hymenoptera (vliesvleugeligen). Hij schreef meestal korte artikelen die één of enkele soorten behandelden. Belangrijke samenvattingen of monografieën verschenen niet van zijn hand. Gedurende de eerste ruim 30 jaren van zijn conservatorschap stond hij geheel alleen voor de zorg van de entomologische collectie en moest hij ook zelf prepareren.

Ritsema had geen robuuste gezondheid. Tweemaal moest hij langdurig met ziekteverlof en tevens moest hij in 1916 om gezondheidsredenen zijn werk neerleggen. Na zijn pensioen bleef hij regelmatig met het museum in contact en zond door hem zelf gevangen Hymenoptera naar Leiden. Biografieën van Ritsema zijn niet bekend (HOLTHUIS 1995).

Een belangrijke bijdrage aan de bijenstudie in Nederland was zijn naamlijst (RITSEMA 1879-1881). Hij beschreef in 1879 *Sphecodes perversus* als nieuw voor de wetenschap aan de hand van een vrouwtje dat door hemzelf was gevangen in augustus 1874 te Velp. Later synonimiseert Ritsema zelf deze soort met de al eerder beschreven *S. scabricollis* Wesmael, 1835 (RITSEMA 1884).



Figuur 4
Coenraad Ritsema Cornelliszn.

inclusief bijen. Snellen van Vollenhoven en zijn opvolger Ritsema (zie kader) publiceerden bijvoorbeeld de eerste naamlijsten van bijen die gevonden waren in Nederland.

1900-1945

In 1900 verscheen het boek *De Nederlandsche insecten* van Oudemans met daarin een groot hoofdstuk over Hymenoptera. Daarin werden van de bijen 24 genera genoemd en er 17 besproken; vooral hommels kregen veel aandacht. Om meer mensen zelf aan het werk te zetten was echter meer nodig dan naamlijsten en het prachtige overzicht in 'de Oudemans'.

Met de oprichting van het tijdschrift De Levende Natuur door Heimans, Jaspers en Thijsse in 1896 werd een bredere kring van liefhebbers gestimuleerd aan de slag te gaan met natuurstudie. Thijsse (1901) kwam zelf met een belangrijke bijdrage aan de studie van bijen en wespen in ons land: de determinatietabel *De graafwespen, wespen en bijen van Nederland*, met 28 bijengenera en voorzien van eigen tekeningen. Deze eerste determinatietabel heeft ongetwijfeld bij een aantal mensen de liefde voor deze insecten opgewekt.

In het voorwoord van *De graafwespen van Nederland* (BOUWMAN 1927) schreef Thijsse: 'Ik was toen [in 1901] in het volle vuur van mijn bijen- en wespenstudies en dacht wel, dat ik daarvan mijn hoofdbezigheid zou maken. Maar er kwam heel ander werk aan den winkel en ik heb nooit zo'n tabel voor elkaar gekregen. Doch daarom niet getreurd. Wat ik verzuimde, hebben anderen gedaan en veel beter, dan ik het ooit zou hebben kunnen klaar spelen. Ik hoef maar de namen te noemen van B.E. Bouwman, P. Haverhorst, Dr. L. Vuyck en Dr. Aug. Stärcke'.

Het waren vooral Bouwman en Vuyck die in de eerste decennia van de twintigste eeuw regelmatig over bijen publiceerden. Bouwman schreef over voorjaarsbijen (1911, 1912), de slobkousbij (1920) en de papaverbij (1924c), maakte een determinatietabel tot de soorten van de genera *Osmia* s.l. (1922) en *Megachile* s.l. (1924b) en publiceerde een nieuwe generatabel voor de bijen (1924a). Vuyck, op latere leeftijd aangestoken tot de hommelstudie door zijn schoonvader, de entomoloog Ritsema, publiceerde in een korte periode (1921-1924) diverse stukken, waaronder een determinatietabel voor hommels en koekoekshommels (zie ook PEETERS & KWAK 1995).

Met Van der Vecht kondigde zich eind jaren 1920 een nieuwe generatie entomologen aan die de bijenstudie in ons

Generatabellen bijen

Jaar	Auteur	Groep*
1901	Thijsse	alle genera
1924a	Bouwman	alle genera
1928b	van der Vecht	alle genera
1950a	Benno	alle genera
1969	Benno	alle genera
1982	van der Zanden	genera Megachilidae

Soorttabellen bijen

Jaar	Auteur	Groep
1921c	Vuyck	*Bombus*
1922	Bouwman	*Hoplitis, Osmia*
1924b	Bouwman	*Megachile*
1928b	van der Vecht	*Andrena*
1939	van Lith	*Eucera*
1940	van Lith	*Anthidium*
1947	Kruseman	*Bombus*
1947?**	den Boer	*Bombus*
1950	den Boer	*Bombus*
1952b	Benno	*Megachile*
1954	den Boer	*Bombus*
1960	den Boer	*Bombus*
1980	Lieftinck	*Melecta*
1982	van der Zanden	*Anthidium, Chelostoma, Hoplitis, Megachile, Osmia*
1984	van der Blom	*Bombus*
1986	Koster	*Hylaeus*
1989	van der Blom	*Bombus*
1996	van der Blom	*Bombus*
1998	Lefeber	*Colletes*

* Om verwarring te voorkomen is voor de genera de indeling van dit boek aangehouden.

** Publicatiejaar van deze privé-uitgave is niet helemaal zeker.

Tabel 1
Determinatietabellen voor bijengenera en -soorten in Nederland in de periode 1900-1999. Voor recente tabellen, die worden aangeraden om te gebruiken, zie hoofdstuk 16.

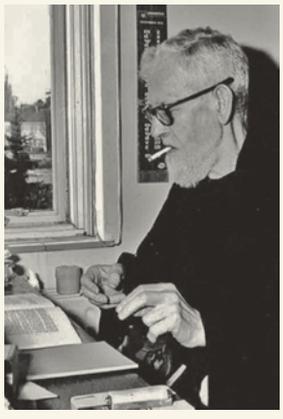
land een stap verder zou helpen. Hij ging al tijdens zijn studententijd in Leiden voortvarend van start met een bewerking van het grootste bijengenus in ons land. In de serie Fauna van Nederland verscheen een zeer degelijke determinatietabel van de zandbijen *Andrena*, ingeleid door een generatabel (VAN DER VECHT 1928B). In zijn faunistische publicatie van 1930 schrijft Van der Vecht: 'Sedert 1923 zijn door mij een groot aantal gegevens omtrent de verspreiding van onze geangelde Hymenoptera bijeengebracht. Het was mijn bedoeling deze in den loop van den tijd aan te vullen en te verwerken tot eenige nieuwe naamlijsten van die families, waarvan tot nu toe slechts oude en verouderde opgaven bestonden; tot mijn spijt is dit door mijn vertrek naar Indië, in den zomer van 1928, echter niet voltooid kunnen worden en moet ik volstaan met het geven van *onvolledige* lijsten'. Het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden bewaart nog een kaartsysteem, aangelegd door de jonge Van der Vecht, waarin per soort alle vondsten worden opgesomd. Na zijn studietijd vertrok Van der Vecht, in navolging van diverse andere entomologen naar Nederlands Oost-Indië, waar hij deel nam aan het landbouwkundig onderzoek. Van der Vecht groeide later uit tot een van de wereldspecialisten op het gebied van de graaf- en plooivleugelwespen.

Uit publicaties van die tijd blijkt dat Van der Vecht en zijn collega Lieftinck naast het landbouwkundig onderzoek ook aan wespen en bijen werkten (VAN DER VECHT 1938 (*Trigona*), 1941 (*Ctenoplectra*), 1952 (*Ceratina*), 1953 (*Xylocopa*); Lieftinck 1935 (*Bombus*), 1939 (*Lithurgus*), 1941 (*Ctenoplectra*), 1944 (Anthophoridae)). Lieftinck staat vooral bekend als één van 's werelds grootste libellenkenners, maar zou ook na zijn tijd in Indonesië nog veel over bijen blijven publiceren en werd onder andere de wereldspecialist op het terrein van de Anthophorini en Melectini. Hij maakte op hoge leeftijd nog een studie van *Macropis*, die helaas niet werd afgerond. Naast Van der Vecht en Lieftinck was in de voorloorlogse periode in Nederland nog een vrij grote groep entomologen actief geworden met bijen en wespen, zoals Koornneef, Van Lith, Verhoeff, Kruseman, Den Boer, Teunissen, Adriaanse, Walrecht en Benno. Walrecht verzamelde graag nesten van vooral sociale wespen en schreef meermaals over gedrag en nestbouw van solitaire bijen, hommels en de honingbij (WALRECHT 1936-1963).

Wat er tijdens de Tweede Wereldoorlog in ons land nog aan bijenstudies werd gedaan is nauwelijks bekend, maar ook in de periode 1940-1945 verschenen diverse artikelen. Van Lith (1940) publiceerde over wolbijen, Benno (1941b) over de papaverbij, Kruseman (1942) over een nieuwe koekoekshommel voor ons land en Verhoeff (1943) beschreef *Colletes succincta* ssp. *halophila*. Uit de publicaties van die tijd blijkt tevens dat bijeenkomsten van entomologen van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg en van de NEV nog steeds plaatsvonden. Een voorbeeld van wat op entomologisch gebied gebeurde in kamp Westerbork wordt uit de doeken gedaan in het aangrijpende artikel van Speijer (1947).

1945-1990

Belangrijke naoorlogse stappen in de Nederlandse bijenstudie werden gezet door pater Benno (zie kader). Lezenswaardig is nog steeds zijn boekje over bijen en hommels in de serie 'Wat leeft en groeit' (BENNO 1950A). Hij publiceerde een naamlijst van alle angeldragers en diverse nieuwe generatabellen voor wespen en bijen (BENNO 1951, 1955, 1969). Ook door Kruseman, conservator in het Zoölogisch Museum te Amsterdam met een grote interesse in hommels, werd een determinatietabel gemaakt om de studie van die groep te stimule-



Figuur 5
Pater Benno.

PATER BENNO (1905-1984)

Johannes Adr. Vergeest werd geboren op 13 juni 1905 te Beers en overleed op 22 februari 1984 te Nijmegen (ANONYMUS 1984). In 1923 trad hij in bij de capucijnen in Tilburg en in 1931 werd hij priester gewijd in Den Bosch. Van 1931 tot 1937 was hij leraar wiskunde aan het kleinseminarie in Langeweg, maar hij kon slecht orde houden en werd overgeplaatst. Daarna begon een lange zwerftocht als rector en catecheet langs diverse kleinere instellingen.

Op jonge leeftijd openbaarde zich een zware suikerziekte, waaraan hij lang en ernstig geleden heeft. Maar koppig en onverstoorbaar ging hij zijn weg. Tot driemaal toe brak hij zijn heup, maar iedere keer was hij in korte tijd weer op de been en hervatte zijn leven alsof er niets gebeurd was. Wegens zijn slechte gezondheid was Benno niet tot veel werk in staat en had hij veel vrije tijd, waarin hij de natuur ging bestuderen. Hij deed dat met eindeloos geduld en uiterste nauwkeurigheid. Het resultaat was een kostbare, zorgvuldig opgezette, geordende en gedocumenteerde verzameling van bijen en wespen.

Benno was een kundig entomoloog en leermeester voor menigeen. Hij had een toegankelijke, levendige schrijfstijl, die veel doet denken aan die van Heimans en Thijsse. Zijn eerste stukken schreef hij voor het rooms-katholieke natuurtijdschrift De Zwerver in Gods Vrije Natuur. Lang was hij ook redactiesecretaris van dit blad. Populair en nog zeer lezenswaardig zijn de boekjes in de serie *Wat leeft en groeit* waarvoor hij twee deeltjes schreef: één over wespen (BENNO 1941A) en één over bijen en hommels (BENNO 1950A). Deze boekjes maakten iedereen die ermee in aanraking kwam ogenblikkelijk warm voor deze insecten. Daarnaast publiceerde Benno een groot aantal determinatietabellen voor wespen (1950b, 1954, 1958b, 1967) en bijen (1952b, 1955, 1969). Prachtige stukken om te lezen zijn de artikelen over de fenologie van bijen (BENNO 1949B) en de geografie van bijen (BENNO 1953). In totaal schreef hij tussen 1936 en 1977 meer dan 90 stukken over natuur en natuurstudie. Biografieën van Benno zijn niet bekend.

Benno regelde zijn nalatenschap nauwkeurig en besloot zijn boeken te schenken aan de bibliotheek van de R.K. Universiteit te Nijmegen. Zijn overdrukken gingen naar de NEV-bibliotheek te Amsterdam, zijn verzameling, preparaten en al zijn geschreven aantekeningen voor de catalogus van zijn verzameling schonk hij aan het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (nu Naturalis Biodiversity Center) te Leiden. Alle dia's en filmstroken met bijbehorende verklaringen gingen naar de KNNV.

ren (KRUSEMAN 1947). Hiermee kwamen opnieuw allerlei tabellen beschikbaar om zelf dieren op naam te brengen. Binnen de jeugdbonden voor natuurstudie maakte de jonge Den Boer in het begin van de jaren 1950 de eerste determinatietabellen voor hommels en wespen. Voor een historisch overzicht van de Nederlandse determinatietabellen voor bijen in de twintigste eeuw, zie tabel 1.

Rond het begin van de jaren 1950 werden binnen het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg enkele mensen actief met het verzamelen van bijen, zoals Sanders, Geurts, Arnoud, en later ook Lefeber. Ook binnen de NEV bleef een groepje van actieve verzamelaars bijen bestuderen, zoals Teunissen, Van der Zanden, Wiering, Vegter en Lefeber. We waren inmiddels aan de vooravond van de echte doorbraak van de faunistiek beland, die vooral door het gebruik van computers mogelijk werd.

Stichting EIS-Nederland werd opgericht in 1975 en de productie van verspreidingskaarten en -atlassen nam na die tijd een hoge vlucht. Van de bijen verschenen overzichten met determinatietabellen van niet-parasitaire Megachilidae (VAN DER ZANDEN 1982) en maskerbijen *Hylaeus* (KOSTER 1986). Zie ook kader 'Verspreidingskaarten van bijen'.

Op de universiteiten in Utrecht, Amsterdam, Groningen, Wageningen en Leiden en aan een aantal onderzoeksinstituten werd onderzoek gedaan aan hommels en honingbijen (PEETERS & KWAK 1995). Vooral aan de universiteit van Utrecht was door Velthuis (zie kader) samen met zijn medewerkers een breed onderzoeksprogramma opgezet, met als rode draad de evolutie van socialiteit bij angelloze bijen, houtbijen, hommels en honingbijen. Helaas is in 2005 de afdeling sociale insecten aan de universiteit van Utrecht opgeheven. Gelukkig leverde de Utrechtse groep vele promovendi die nu in Nederland of elders op wereld aan bijen werken (zoals Biesmeijer, Pereboom, Koedam en Hogendoorn) of Voor een overzicht van Nederlandse proefschriften over bijen, zie bijlage 4.

HAYO VELTHUIS

Hayo Hans Willem Velthuis werd geboren op 24 juni 1936 te Winschoten. Hij genoot zijn schoolopleiding in Bilthoven. Na het behalen van het HBS-B diploma in 1954 begon hij zijn studie biologie aan de Rijksuniversiteit Utrecht, waar hij in 1962 het doctoraalexamen behaalde met als hoofdvak Vergelijkende Fysiologie. Vanaf 1961 was hij aangesteld bij het Laboratorium voor Vergelijkende Fysiologie te Utrecht, waar hij in 1971 promoveerde op een proefschrift over het werkingsmechanisme van koninginnenstoffen bij de honingbij. Na zijn promotie doceerde hij in 1973 een jaar aan de afdeling genetica in Ribeirão Preto van de universiteit van São Paulo, Brazilië. Daar maakte hij kennis met de vormenrijkdom van houtbijen en angelloze bijen, resulterend in enkele publicaties over het paringsgedrag bij houtbijen en de kastedeterminatie bij het genus *Melipona*. Na dit verblijf keerde hij vaak terug naar dit land. Bij zijn terugkeer in Utrecht startte hij samen met apendeskundige Van Hooff een nieuwe onderzoekslijn rond de structuren en de evolutie van sociale levensvormen.

Vanaf die tijd werd het onderzoek sterk verbreed en werd de socialiteit van bijen onderzocht aan houtbijen, hommels, angelloze bijen en honingbijen. Sommeijer werd in 1976 aangesteld, promoveerde in 1983 en had sindsdien de leiding over het onderzoek aan angelloze bijen. Tegelijkertijd werd, in nauwe samenwerking met de Duitse onderzoeker Röseler, onderzoek gestart naar de biologie van hommels, leidend tot de promoties van Van Honk (1981), Van Doorn (1988), Duchateau (1989), Ribeiro (1997) en Pereboom (1997). Dit onderzoek leidde tot samenwerking met het bedrijf Koppert B.V. en de introductie van hommels in kassen ten behoeve van bestuiving, vooral van tomaten. Sedert 1978 werd met collega's in Israël samengewerkt in onderzoek naar de biologie van houtbijen, onder andere uitmondend in de dissertatie van Hogendoorn (1994). Ook aan honingbijen werd onderzoek verricht dat leidde tot de dissertaties van Van Praagh (1974), Van der Blom (1991) en Van Buren (1992).

Velthuis was van 1986-1994 secretaris-generaal van de International Union for the Study of Social Insects (IUSSI). Vanaf 1992 gaf hij in deeltijd cursussen aan en was hij betrokken bij enkele grotere onderzoeksprojecten van enkele universiteiten in São Paulo. In 2001 nam Velthuis afscheid van de Universiteit Utrecht en kon zich geheel aan de studie van de angelloze bijen wijden. Terzo & Rasmont (2001) vernoemden een nieuwe ertsbij uit Birma naar hem: *Ceratina velthuisi*.

Na zijn pensionering ging hij door met zijn werk aan sociale bijen en verbleef hij regelmatig in Brazilië. Velthuis heeft meer dan 140 publicaties op zijn naam staan, voornamelijk op het gebied van de evolutie van socialiteit bij houtbijen, hommels, angelloze bijen en honingbijen, de sociale bijen die hem zeer interesseren. Hij schreef niet alleen wetenschappelijke artikelen maar vertaalde zijn bevindingen ook regelmatig voor studenten en andere liefhebbers die in deze bijen geïnteresseerd zijn of met deze bijen werken, zoals imkers.



Figuur 6
Hayo Velthuis (rechts) in Xapuri, Brazilië, samen met de beheerder van een verzameling volken van angelloze bijen.

in de kweek van bestuivers (hommels) actief waren (zoals Van Doorn en Van der Blom). Voor een overzicht van Nederlandse proefschriften over bijen, zie bijlage 4.

Binnen het verenigingsleven (NEV, jeugdbonden en KNNV) ontmoetten liefhebbers elkaar om in hun vrije tijd samen met bijen en wespen aan de slag te gaan. Al deze entomologen, ondersteund en bijeen gebracht door drie nationale centra voor entomologie, namelijk Leiden, Amsterdam en Wageningen, door studies aan universiteiten (Hensen, Aptroot, Van Ooijen, Leijs, Van der Blom), door het verenigingsleven binnen NEV, KNNV en NJN, of actief in diverse regionale natuurhistorische musea en insectenwerkgroepen, vormden halverwege de jaren 1980 een grote broedhoop van liefhebbers met een enorme potentie. Door gebrek aan professionele werkplekken binnen deze tak van entomologie kozen diverse jonge liefhebbers echter voor ander werk en zochten anderen hun heil buiten Nederland. Enkele oudere bijenkenners (met een belangrijke nestorfunctie) en een stel nieuwelingen bleven over en zetten vooral het faunistische werk voort.

Na 1990

In 1990 vond een nieuwe lichting amateurentomologen de tijd rijp voor de oprichting van een Aculeatenwerkgroep van de NEV, die in 1995 zou opgaan in de Sectie Hymenoptera (PEETERS 1995). De sectie heeft een eigen website (www.nev.nl/hymenoptera) en organiseert regelmatig excursies en studiedagen (SMIT ET AL. 2002). De nieuwsbrief van de sectie, in de eerste jaren Bzzz genoemd, werd een belangrijk, stimulerend platform voor de leden. In 2010 werd de naam van deze nieuwsbrief veranderd in HymenoVaria en was de sectie inmiddels uitgegroeid naar zo'n 70 leden.

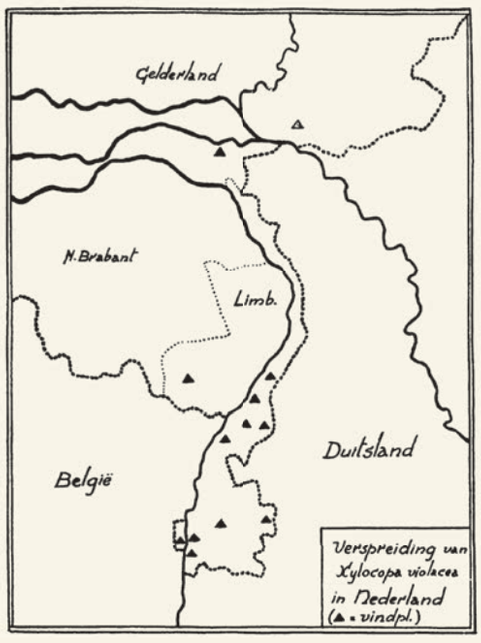
In 1999 verscheen de *Voorlopige atlas van de Nederlandse*

VERSPREIDINGSKAARTEN VAN BIJEN

De eerste verspreidingskaarten van Nederlandse bijen werden gemaakt door pater Benno. In De Zwerver in Gods Vrije Natuur verscheen een kaartje van zijn hand met de verspreiding van de blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea* in Limburg en Gelderland (fig. 8) (BENNO 1952C). Een jaar later (BENNO 1953) publiceerde hij een kaart van de verspreiding van *Xylocopa violacea* en de papaverbij *Hoplitis papaveris*. De eerstvolgende verspreidingskaarten van Nederlandse bijen verschenen pas aan het eind van de jaren 1970. Lefeber (1979a, 1979b) publiceerde verspreidingskaartjes van de Lapse behangersbij *Megachile lapponica* en de zijdebijen *Colletes* in de Benelux (fig. 9).

Intussen was het computertijdperk doorgebroken en was de Stichting EIS-Nederland opgericht (VAN HELSDINGEN 2008). Dit gaf nieuwe mogelijkheden en een stimulans om meer gericht data van allerlei groepen insecten en andere ongewervelde dieren te verzamelen, de bijhorende gegevens in te voeren in een database en daarvan verspreidingsatlassen samen te stellen. Virgilius Lefeber had de coördinatie van de werkgroep Aculeata op zich genomen en er waren voor de bijen ook al individuele intiatieven om daarmee aan de slag te gaan. In 1981 verscheen een speciaal nummer van de nieuwsbrief van EIS-Nederland met daarin verspreidingskaartjes van bijenprojecten die opgestart waren, namelijk van 'buikschuierbijen' (een deel van de huidige familie Megachilidae) en maskerbijen *Hylaeus*. Van der Zanden (1982) en Koster (1986) kwamen met verspreidingsatlassen van deze groepen, waarin tevens determinatietabellen tot de soorten waren opgenomen. Het coördinatenraster van deze kaarten was gebaseerd op het UTM-stelsel met hokken van 10×10 km en er werden verschillende symbolen gebruikt om vondsten vóór 1950 en vanaf 1950 aan te geven (fig. 10). Overigens zijn in Koster (1986) per soort tevens Europese areaalkaartjes toegevoegd, een inspanning die we zelden zien in bijenpublicaties.

Stippenkaarten bieden echter meer mogelijkheden. In Lefeber (1983b) vinden we aparte kaarten van *Andrena*-soorten met de bijbehorende koekoeksbijen uit het genus *Nomada*. Latere publicaties combineerden in één kaart een gastheerbij en haar specifieke koekoeksbij (RAEMAKERS 2004A). Een soortgelijke manier van aanpak is het combineren in één kaart van twee soorten met een vergelijkbare habitat, zoals de heizijdebij *Colletes succinctus* en de heidezandbij *Andrena fuscipes* (PEETERS ET AL. 2001), of samen met haar koekoeksbij de heideviltbij *Epeolus cruciger* (fig. 9). Op deze manieren kunnen we verspreidingspatronen vergelijken van soorten die op elkaar zijn aangewezen, dezelfde biotopen bewonen of soorten die op een bepaalde plantensoort zijn aangewezen. Een voorbeeld uit de laatste categorie is de kaart van de verspreiding van de knautiabij *Andrena hattorfiana* en beemdkroon in Zuid-Limburg in Reemer et al. (2008a). Uit dergelijke vergelijkingen kunnen interessante vragen naar boven komen of nieuwe inzichten groeien. Uit de vergelijkingen van de kaartjes in Lefeber (1983b) kwam bijvoorbeeld naar voren dat diverse *Nomada*-soorten in de kustduinen zeldzaam zijn, terwijl hun gastheren daar in grote aantallen aangetroffen worden.



Figuur 8
Het eerste Nederlandse verspreidingskaartje van een bijensoort: vindplaatsen van de blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea* (uit BENNO 1952C).

bijen (PEETERS ET AL. 1999). Met het bijeenbrengen van de op dat moment beschikbare verspreidingsinformatie werd het startschot gegeven voor het werk aan het huidige boek. Deze uitgave stimuleerde nogmaals het verzamelen van nieuwe gegevens, zoals blijkt uit de groei van het databestand: van 94.991 gegevens in 1999 naar 186.147 in het huidige boek (zie hoofdstuk 10).

Een ander gevolg van deze 'voorlopige atlas' was het verzoek van het toenmalige Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij (LNV) aan EIS-Nederland om een Rode Lijst van de Nederlandse bijen op te stellen (fig. 7). Deze lijst van bedreigde en verdwenen bijen verscheen in 2003 (PEETERS & REEMER 2003) en werd in 2004 gepubliceerd in Staatscourant 218.

Helaas verdwenen in de afgelopen decennia het bijenonderzoek aan de Nederlandse universiteiten vrijwel geheel. Op kleine schaal vinden lokaal nog inventarisaties en ander bijenonderzoek plaats bij adviesbureaus, stichtingen, onderzoeksinstituten en binnen verenigingsverband. Wel was er een toename van gebiedsgerichte bijeninventarisaties in opdracht van terreinbeherende instanties, gemeenten en provincies (zie ook hoofdstuk 12). Voorts werden en worden tijdens studiedagen en kampen van onder andere KNNV, EIS of NEV vele gebieden geïnventariseerd door leden van de Sectie Hymenoptera.

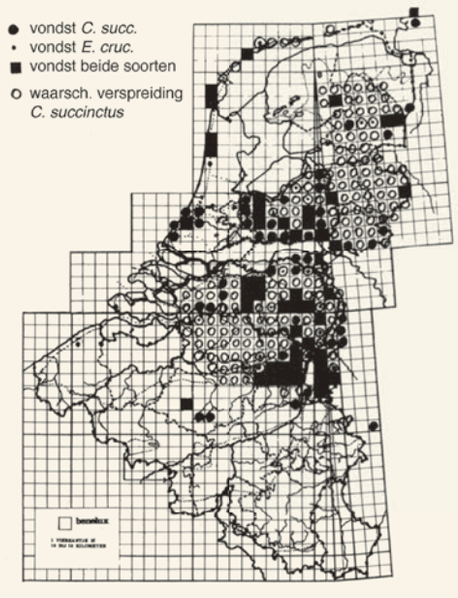


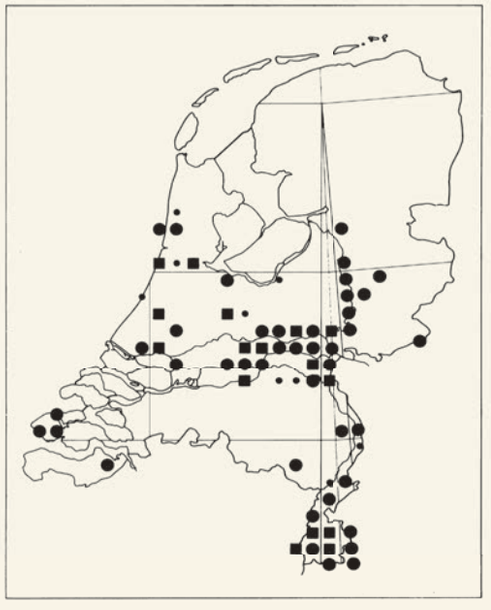
Figuur 7
Sinds 2003, toen de Rode Lijst van de Nederlandse bijen verscheen, tellen bijen officieel mee in het Nederlandse natuurbeleid.

In 1999 verscheen de eerste verspreidingsatlas van alle bijen in Nederland (PEETERS ET AL. 1999). In deze atlas werden kaarten met een grid van 5×5km-hokken gebruikt om duidelijker aan te geven waar de 'witte hokken' (hokken waarvan geen enkele waarneming van bijen bekend is) op de kaart liggen. Dit met het doel waarnemers aan te zetten die witte hokken te vullen. In april 2004 werd door de bijenwerkgroep van EIS-Nederland en de Sectie Hymenoptera van de NEV het project 'APIS-hokken' gelanceerd om de vele witte hokken te vullen. De afkorting APIS-hokken staat voor AtlasProject Inventarisatie Saaie hokken. Het project had tot resultaat dat grote witte vlakken in Noord-Brabant, Overijssel, Flevoland en het noordelijk deel van Nederland werden bezocht en dus ook van veel nieuwe gebieden gegevens bekend werden. Tevens kwamen enkele waarnemers erachter dat een wit hok niet altijd gelijk staat aan een saai hok, maar dat er zeker nog vele interessante en bijenrijke hokken zijn te onderzoeken (LOONSTRA 2007).

Een opmerkelijke ontwikkeling was te zien in Zeeland. Daar begon in 1998, met financiële ondersteuning van Stichting Het Zeeuwse Landschap, een groepje enthousiaste entomologen met het provinciebreed inventariseren van diverse insectengroepen. De resultaten werden vastgelegd in de boekenserie Fauna Zeelandica, waarvan in 2008 het bijen- en wespendeel verscheen (CALLE & JACOBUSSE 2008). Van maar liefst 205 soorten bijen zijn hierin verspreidingskaartjes opgenomen.

Tegenwoordig zijn verspreidingskaarten een normaal onderdeel van computerprogramma's en internetsites zoals Waarneming.nl geworden en kan men met hulpmiddelen zoals gps en google maps nauwkeurig waarnemingen vastleggen. Het combineren van verspreidingsgegevens op allerlei schaalniveaus (lokaal, regionaal, landelijk, Europa, wereld) en met bijvoorbeeld historische en ecologische factoren is een uitdaging voor de nabije toekomst.





Figuur 9
Verspreidingskaart van de heizijdebij *Colletes succinctus* en haar koekoeksbij de heideviltbij *Epeolus cruciger* in de Benelux (uit LEFEBER 1979B).

Figuur 10
Verspreidingskaart van de resedamaskerbij *Hylaeus signatus* in Nederland (uit KOSTER 1981).

Records
pre 1950 only
1950 onwards only
pre 1950 and 1950 onwards

HOOFDSTUK 3 HET BIJENLEVEN

THEO M.J. PEETERS
HANS NIEUWENHUIJSEN

Bijen blijken een grote variatie aan manieren te hebben ontwikkeld om elkaar te ontmoeten, om te paren, om nesten te bouwen en deze van voedsel te voorzien. Volwassen bijen herkennen we meestal wel, maar hoe zien een ei, larve of pop van een bij eruit? Hoe ontwikkelen zich die stadia en wat is de variatie aan verschijningsvormen tussen de levensstadia van verschillende bijen?

INLEIDING

Bijen zijn insecten met een volledige gedaanteverwisseling (metamorfose). Dat wil zeggen dat ze gedurende hun leven de volgende stadia doorlopen: ei, larve, pop en volwassen dier (fig. 1-10). Omdat verreweg de meeste soorten bijen solitair leven, ligt in dit hoofdstuk de nadruk op solitaire levenswijzen. Over sociaal levende bijen is meer te lezen in hoofdstuk 5. Aan honingbijen is eveneens een speciaal hoofdstuk gewijd (hoofdstuk 6). De levenswijze van hommels komt in hoofdstuk 18 bij de bespreking van het genus *Bombus* uitgebreid aan bod.

Dit hoofdstuk begint met een bespreking van het leven van volwassen bijen. Vervolgens sluiten we de cirkel van de levenscyclus met de ontwikkeling van de onvolwassen stadia ei, larve, rustlarve (prepop), pop naar de overwintering van bijen.

VOLWASSEN STADIUM

Het volwassen stadium heeft twee belangrijke functies: voortplanting en verbreiding (dispersie). De eerste zorgt voor erfelijke variatie in de populatie en de tweede voor het koloniseren van nieuwe gebieden. De voortplanting omvat vele aspecten: hoe mannetjes en vrouwtjes elkaar door middel van communicatie opzoeken om te paren, het gedrag van het mannetje en van het vrouwtje, hoe het vrouwtje een nest bouwt, foerageert, eieren legt, haar nest afsluit en eventueel een nieuw nest begint tot ze sterft.

Voortplanting

Zoals bij alle Hymenoptera komt ook bij bijen de haplodiploïde voortplanting voor: de mannetjes zijn haploïd, de vrouwtjes diploïd (voor meer uitleg hierover, zie hoofdstuk 15). Deze vorm van voortplanting wordt arrhenotokie genoemd. Dat wil zeggen dat het geïnsemineerde vrouwtje onbevruchte eieren kan leggen ('ongeslachtelijke voortplanting'), waaruit de mannetjes ontstaan, en bevruchte eieren ('geslachtelijke voortplanting'), die zich ontwikkelen tot vrouwtjes (BEUKEBOOM & ZWAAN 2005).

Communicatie tussen de seksen

Bijen communiceren met behulp van gezicht, geluid en

Figuur 1-9
Van ei tot bij: ontwikkeling van een rosse metselbij *Osmia bicornis*. **1** ei van één dag oud op stuifmeelvoorraad; **2** ei van zes dagen oud, de segmentering van de larve is al door de eischaal heen zichtbaar; **3** larve van één dag oud; **4** larve van zes dagen oud; **5** larve van 14 dagen oud; **6** larve van 21 dagen oud; **7** cocon van 14 à 21 dagen oud; **8** opengewerkte cocon van 14 à 21 dagen oud; **9** volwassen mannetje.





Figuur 10
Verpopping van een mannetje van de gewone sachembij *Anthophora plumipes* in opengewerkte nestcel.

– vooral – chemische signalen. Meestal zijn het de mannetjes die de vrouwtjes opzoeken in plaats van omgekeerd. Vrouwtjes worden meestal in de vlucht en van achteren benaderd. Visuele signalen om vrouwtjes te lokken zijn zeldzaam onder bijen en geluidssignalen lijken ook geen belangrijke rol te spelen. Mannetjes zoemen luid tijdens het patrouilleren of wanneer ze op vrouwtjes wachten. Het is echter niet bekend of dit geluid een signaalfunctie heeft (STERN & DUDLEY 1991).

Chemische signalen spelen een zeer belangrijke rol. Pas ontpopte, maagdelijke vrouwelijke bijen produceren een seksferomoon dat mannetjes lokt en de copulatie stimuleert (AYASSE ET AL. 2001, GARY 1962, SMITH ET AL. 1985). Een belangrijke chemische component waardoor de mannetjes worden aangetrokken is linalool, een vluchtige stof uitgescheiden door de kaakklieren (mandibulaire klieren) van het vrouwtje (BORG-KARLSON ET AL. 2003, CANE & TENGÖ 1981). Op korte afstand (<10 cm) worden de mannetjes seksueel gestimuleerd door cuticulaire hydrocarbonen (CHC's) op het lichaam van het vrouwtje (MANT ET AL. 2005). Recent bleek dat deze vrouwelijke CHC's van de grote zijdebij *Colletes cunicularius* in verschillende geografische regio's in Europa van elkaar verschillen; er lijken dus 'dialecten' van seksferomonen te bestaan (VEREECKEN ET AL. 2007). Bij sommige groefbijen (Halictidae) verraden geursignalen verwantschappen en kunnen mannetjes deze signalen gebruiken om een paring met zusters te vermijden (SMITH 1983, SMITH & AYASSE 1987).

Chemische signalen die door mannetjes worden verspreid om vrouwtjes te lokken zijn zeldzaam (AYASSE ET AL. 2001). Wel zetten de mannetjes van diverse soorten met behulp van hun kaakklieren zogenaamde geurvlaggen uit op planten en andere plekken in het landschap (zie ook hoofdstuk 15). Deze 'chemische bakens', te vergelijken met een hond die plassend tegen bomen zijn territorium markeert, trekken vrouwtjes van dezelfde soort aan.

Paringssystemen

Thornhill & Alcock (1983) gaan ervan uit dat alle paringssytemen, ook bij insecten, een product zijn van seksuele selectie. Enerzijds zijn er de vrouwtjes, draagsters van een beperkt aantal 'grote' eicellen. Anderzijds de mannetjes met een enorm aantal zeer kleine zaadcellen. Rivaliteit

tussen de mannen voor een kostbare voortplantingsbron – de eicellen – heeft door seksuele selectie geleid tot een aantal paringssystemen (tabel 1).
Onder een monogynisch mannetje wordt verstaan een mannetje dat eenmaal of maar met één individueel vrouwtje paart. Een eenmalige paring komt voor bij de dar van de honingbij, die zijn copulatie met de dood moet bekopen. Een polygynisch mannetje paart per voortplantingsseizoen met meerdere vrouwtjes. De mannetjes van nagenoeg alle Nederlandse wilde bijen zijn polygynisch. Monandrische vrouwtjes paren maar één keer, en dat geldt voor de meeste bijensoorten, of met één individueel mannetje. Een paar soorten bijen hebben polyandrische vrouwtjes. Zij paren met meerdere mannetjes. Onze wilde bijen kennen dus allemaal een polygynisch paringssysteem, waarbij de vrouwtjes van de meeste soorten monandrisch zijn.

Ontmoetingsplekken

Mannen zoeken gericht naar vrouwtjes en concentreren hun zoektochten vaak op plekken waar de meeste vrouwtjes te vinden zijn. Daarin zijn een drietal categorieën van ontmoetingsplekken te onderscheiden: **1** nestplaatsen; **2** bloemen of plekken waar nestmateriaal wordt verzameld; **3** andere bakens in het landschap.
Nestplaatsen vormen de belangrijkste ontmoetingsplekken voor solitaire bijensoorten waarvan de nesten in groepen bij elkaar liggen (aggregaties) en de vrouwtjes ongeveer tegelijkertijd uitkruipen, zoals bij de grijze zandbij *Andrena vaga*, de grote zijdebij *Colletes cunicularius*, de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum* en de rosse metselbij *Osmia bicornis*. Maar ook bij enkele sociale hommels (boomhommel *Bombus hypnorum*) of bij sociale angelloze bijen, waarbij een nest door een heel volk wordt bewoond, vormen de nesten vaak ontmoetingsplekken. Van een beperkt aantal soorten is bekend dat sommige vrouwtjes al paren voordat zij het nest verlaten, zoals de meidoornzandbij *Andrena carantonica* en de blauwe zandbij *Andrena agilissima* (PAXTON & TENGÖ 1996, PAXTON ET AL. 1999).
Bloemen en landschapsbakens vormen de belangrijkste ontmoetingsplekken wanneer de nesten meer verspreid liggen en het uitkruipen van de vrouwtjes minder gesynchroniseerd plaatsvindt. De mannetjes gaan dan niet bij de nesten wachten maar zoeken naar vrouwtjes op plekken waar deze te verwachten zijn, zoals bloemen of plekken in het landschap die opvallen en al of niet door de mannetjes gemarkeerd worden. Voorbeelden van bijen die paren op bloemen zijn de grote wolbij *Anthidium manicatum* en de heggenrankbij *Andrena florea*. Het roodgatje *Andrena haemorrhoa*, de bosbesbij *Andrena lapponica* en soorten uit de genera *Apis*, *Bombus* en *Xylocopa* zoeken bepaalde bakens in het landschap, al of niet gemarkeerd met geurvlaggen, om elkaar te ontmoeten. Monandrische vrouwtjes paren vaak op de bloemen waar ze hun eerste nectarmaal nemen. Polyandrische solitaire vrouwtjes paren vaak op de bloemen waar ze het stuifmeel voor de larven verzamelen.

Strategieën van mannetjes

De voortplantingsstrategie van het mannetje staat in verband met ecologische factoren. Welke factoren bepalen bijvoorbeeld of het mannetje een territorium verdedigt of ervoor kiest in een bepaald gebied ('home range') te patrouilleren? Territoriumvorming treedt sneller op bij soorten waarvan de nesten in groepen bij elkaar liggen, de kwaliteit van de foerageerplekken zeer variabel is en zeer geconcentreerd liggen, en wanneer er relatief weinig concurrerende mannetjes tegelijkertijd naar een vrouwtje zoeken. Als de nesten van een soort verspreid liggen, het aantal mannetjes dat tegelijkertijd op zoek is naar een vrouwtje groot is, de foerageerplekken zeer verspreid liggen en de kwaliteit van de foerageerplek uniform is, stimuleert dit bij het mannetje patrouilleergedrag (ALCOCK ET AL. 1978).
Ook de ouderdom van het mannetje heeft invloed op de strategie die gevolgd wordt. In het begin van hun korte leven zullen de verse mannetjes vooral patrouilleren bij de nesten en later bij de bloemen. Combinaties van strategieën waarbij mannetjes zowel nestplekken als bloemen patrouilleren komen ook voor.
Hier volgt een korte bespreking van drie soorten strategieën (vormen van precopulatiegedrag) van mannetjes.

Patrouilleren – Meestal betekent patrouilleren snel vliegen langs bloemen, nestingangen of andere landschapselementen. Het aantal mannetjes dat dit gedrag vertoont kan verschillen van één tot duizenden. Wanneer de aantallen groot zijn, zoals bij sommige zandbijen *Andrena* en groefbijen *Lasioglossum*, vormen de mannetjes patrouillezwermen.
Een variant hierop komt voor bij hommelsoorten *Bombus* waarvan mannetjes geurvlaggen uitzetten en vervolgens langs deze routes patrouilleren. Deze vliegbanen van hommels zijn 200-300 m lang en worden meestal door meerdere mannetjes (maar minder dan 30) bevlogen. De vliegbanen van de tropische hommel *Bombus pullatus* zijn ongeveer 2500 m lang en worden door 460-720 mannetjes bevlogen (STILES 1976). Waarschijnlijk worden de maagdelijke vrouwtjes aangetrokken door de geurvlaggen en copuleren ze ter plekke, hoewel dit zelden wordt waargenomen. De mannetjes zijn onderling niet aggressief.

Territorium – Een mannetje dat een territorium bezet houdt, heeft het alleenrecht op de maagdelijke vrouwtjes binnen zijn territorium, maar het kost veel energie. Territoriumgedrag wordt rendabel als dit plaatsvindt op plekken met veel maagdelijke vrouwtjes, zoals nestaggregaties, grote hoeveelheden bloemen en andere prominente ontmoetingsplekken. Twee vormen van territoriumgedrag kunnen onderscheiden worden: afwachten en patrouilleren.
Afwachten komt onder meer voor bij enkele soorten houtbijen *Xylocopa* en hommels *Bombus*. Kenmerkend is het zweven en zitten op een bepaald baken. De mannetjes vliegen op voorbijvliegende insecten af en keren daarna

♂	♀	Systeem	Bij bijen?	Voorbeelden
monogynisch	monandrisch	monogaam	nee	
monogynisch	polyandrisch	polyandrisch	ja	honingbij *Apis mellifera*
polygynisch	monandrisch	polygynisch	ja	de meeste solitaire soorten
polygynisch	polyandrisch	polygynisch	ja	sommige wolbijen *Anthidium*, sommige roetbijen *Panurgus*

Tabel 1
Paringssystemen van zich seksueel voortplantende organismen volgens Thornhill & Alcock (1983). Afhankelijk van het aantal seksuele partners van de mannelijke en vrouwelijke bij worden vier paringssystemen onderscheiden. Drie hiervan komen ook bij bijen voor. Voor uitleg van de termen, zie tekst.

terug op hun uitkijkplekken. Sommige hommels en zandbijen *Andrena* geven feromonen af en wachten tot deze lokstoffen vrouwtjes aantrekken. Bij andere soorten wachten de mannetjes op vruchtbare vrouwtjes op bloemen of bij de nestingangen (grashommel *Bombus ruderarius* en donkere tuinhommel *B. subterraneus*). Barrows (1976) noemt dit microterritoriaal gedrag.

Territoriale mannetjes van andere soorten verplaatsen zich constant, bijvoorbeeld soorten van de genera *Hoplitis* en *Megachile*. Deze patrouilleren dus binnen het territorium (niet te verwarren met het hierboven besproken gedrag van mannetjes die gezamenlijk patrouilleren).

De extremen van afwachten en patrouilleren worden vaak mede door de omstandigheden bepaald; bij eenzelfde soort kunnen beide gedragingen optreden (zie de grote wolbij *Anthidium manicatum*).

De grootte van de territoria varieert van 0,5 tot 6 m² bij afwachtende soorten, en van enkele dicht bijeen staande planten tot planten die 24 m van elkaar staan, zoals bij de zwaluwbij *Hoplitis anthocopoides* (EICKWORT 1977). De grenzen van de territoria worden vaak verlegd omdat bijvoorbeeld bloemgroepen in bloei komen of verwelken en de hoeveelheid mannetjes toe- of afneemt. De verdediging van het territorium is gericht op de rijkste bloemplanten en niet op de grenzen van het territorium. De bestaansduur van het territorium is onder andere afhankelijk van het aantal mannetjes dat om een plek strijdt en kan van twee dagen tot 16 dagen variëren (cijfers van *H. anthocopoides*). Verder wisselen mannetjes hun territorium soms in voor een plek elders. Dominante, territoriale mannetjes zijn groter dan de gemiddelde ondergeschikte mannetjes. Interacties tussen mannetjes zijn samen te vatten tot drie typen: **1** achtervolging, waarbij een indringer van een territorium wordt weggejaagd zonder contact; **2** frontale ontmoeting tussen twee zwevende mannetjes, gevolgd door een achtervolging; **3** worsteling, waarbij beide zwevende mannetjes elkaars poten beetpakken en gewoonlijk op de grond vallen.

Darrenverzamelplaats – De darrenverzamelplekken van honingbijen en (tropische) angelloze bijen horen tot deze categorie. Darren van honingbijen verzamelen zich op bepaalde plekken hoog in de lucht. Baudry et al. (1998) stelden met behulp van DNA-technieken vast dat op een darrenverzamelplaats in Duitsland darren van 238 volken aanwezig waren. Wanneer een jonge koningin zo'n verzamelplek nadert, vliegen meer dan 1000 darren in een komeetvormige groep haar tegemoet, aangetrokken door feromonen en uiterlijke signalen van de koningin. Diverse darren volgen de koningin en vormen een groep van 20-100 darren die vlak bij elkaar rond de koningin blijven vliegen. De koningin paart meerdere malen snel achter elkaar met verschillende darren in de vlucht. Koninginnen kunnen meerdere bruidsvluchten ondernemen en zo het aantal paringen verder vergroten. Darren kunnen slechts één keer paren (zie ook hoofdstuk 6).

Figuur 11-14
Vier voorbeelden van paringen tussen bijen. **11** rosse metselbij *Osmia bicornis* in de precopulatiefase; **12** roodgatje *Andrena haemorrhoa* op een wilgenkatje; **13** bruine rouwbij *Melecta albifrons*; **14** lathyrusbij *Chalicodoma ericetorum*









Paring

Schindler (2005) onderscheidt drie fasen in de paring: **1** precopulatie- of baltsfase, waarbij het mannetje probeert het vrouwtje te verleiden tot een copulatie; **2** de copulatiefase, waarbij het mannetje het vrouwtje penetreert; **3** post-copulatiefase (zie onder). Voor genus- en soortspecifiek balts- en paringsgedrag, zie de betreffende genus- en soortteksten in hoofdstuk 18. Enkele voorbeelden zijn afgebeeld in figuur 11-14.

Wanneer de copulatie gelukt is, zal het mannetje proberen andere mannetjes te beletten om ook met het vrouwtje te paren. Zo bewerkstelligt hij dat alleen zijn genen en niet die van een ander mannetje worden doorgegeven aan zijn nageslacht. Eén van de manieren waarop het mannetje dat kan doen is door het vrouwtje waarmee hij gepaard heeft te voorzien van een chemisch signaal dat andere mannen meedeelt dat het vrouwtje niet receptief is, een signaal dat werkt als een antiafrodisiacum. Dit gedrag werd voor het eerst vermoed bij de Amerikaanse soort *Centris adani* (FRANKIE ET AL. 1980) en de Amerikaanse groefbij *Lasioglossum zephyrum* (KUKUK 1985) maar onderzoek aan de rosse metselbij *Osmia bicornis* leverde pas het eerste antiafrodisiacum van bijen dat ook chemisch geduid werd (AYASSE ET AL. 2001). Het mannetje van laatstgenoemde soort blijft tijdens de post-copulatiefase enige tijd op het vrouwtje zitten en brengt door ritmische bewegingen van zijn achterlijf een secreet uit zijn sternale klieren op het vrouwtje aan. Deze stof verandert het vrouwelijke geurenbouquet, dat mannen aantrekt, in een antiafrodisiacum (ROLKE 2010). Het voordeel dat hij heeft is dat andere mannen niet meer copuleren met dit vrouwtje en zij heeft het voordeel dat ze ongehinderd aan haar nestbouw kan beginnen.

Het vrouwtje kan na de paring ook onaantrekkelijk worden voor mannetjes door eigen veranderingen in hun geursignalen. Bij de West-Australische *Amegilla dawsoni* – een genus verwant aan onze sachembijen – stoppen de vrouwtjes na de paring met de productie van lokgeuren en seksferomonen en gaan ze stoffen produceren die de paringslust van mannetjes remmen (SIMMONS ET AL. 2003). Ook bij de zwartbronzen zandbij *Andrena nigroaenea* werden soortgelijke resultaten gevonden (SCHIESTL & AYASSE 2000). Na de paring slaat het vrouwtje de zaadcellen op in de zaadblaas of spermatheca. We noemen het vrouwtje dan geïnsemineerd (nog niet bevrucht). Als het vrouwtje een ei gaat leggen 'beslist' ze of ze dit laat bevruchten door zaadcellen uit de spermatheca of niet. In het eerste geval laat ze sperma los uit de zaadblaas en ontstaat uit het bevruchte ei een vrouwtje; in het tweede geval houdt ze de zaadblaas gesloten en ontstaat uit het onbevruchte ei een mannetje. De mannetjes gaan na de paring meestal op zoek naar een nieuw maagdelijk vrouwtje. Na enkele weken sterven ze.

Na de paring: nestbouw en broedzorg

Veel vrouwtjes uit de families Halictidae en Apidae gaan na de copulatie op zoek naar een overwinteringsplek (hibernaculum). Dat kan bijvoorbeeld in het nest zijn waarin ze werden geboren, of een plek die ze zelf graven, zoals koninginnen van *Bombus* of de geïnsemineerde vrouwtjes van *Sphecodes*. De vrouwtjes van koekoeksbijen, die geen eigen nest bouwen, gaan na de paring op zoek naar broedcellen van hun gastheer om daarin hun eieren af te zetten. Bij de meeste soorten echter gaan de vrouwtjes na de paring aan de slag met de nestbouw.

De vrouwtjes van bijen vertonen een groot aantal vormen van broedzorg. Grofweg kunnen we de bijen indelen in solitaire en sociale bijen. Bij de eerste groep zorgt het vrouwtje gedurende haar hele leven alleen voor haar nakomelingen, bij de tweede werkt het vrouwtje samen met andere vrouwtjes om nakomelingen groot te brengen. Meer over de sociale levenswijzen vinden we in hoofdstuk 9. Er zijn ook veel bijensoorten die zelf geen broedzorg vertonen, maar profiteren van andere bijen, de zogenaamde koekoeksbijen. Aan koekoeksbijen is een apart hoofdstuk in dit boek gewijd (hoofdstuk 7).

Ongeacht de levenswijze, solitair of sociaal, zijn in het broedzorggedrag van bijen in principe de volgende fasen te onderscheiden: **1** keuze nestplaats; **2** bouw van de nestgang(en); **3** bouw van een broedcel; **4** foerageren en provianderen; **5** eileg; **6** sluiten van de broedcellen en van het nest.

Keuze nestplaats

Wat betreft hun nestplaats hebben de meeste bijen voorkeur voor warme, droge plaatsen. Voor de nestbouw maken ze gebruik van diverse materialen, zoals klei, steentjes en plantendelen zoals hout, schors, hars, bladeren en plantenharen.

Naar nestplaatskeuze kunnen bijen worden verdeeld in ondergronds (endogeïsch) en bovengronds (hypergeïsch) nestelende soorten. De meeste bijen in ons land nestelen in de grond (250 soorten). Circa 40 soorten kunnen zowel onder- als bovengronds nestelen, zoals veel hommels. Het is overigens soms moeilijk om uit te maken of de soort nu in, op of boven de grond nestelt. De overige 65 soorten nestelen bovengronds. Tot deze categorie zijn hier ook de soorten gerekend die gebruik maken van allerlei holle ruimten zoals kevergangen in oude boomstammen, weipalen, graspollen, muren, leemwanden en holle stengels van riet, braam, vlier, distels en schermbloemen. Hiertoe rekenen we tevens de drie bijensoorten in Nederland die in lege slakkenhuisjes nestelen (genus *Osmia*) en de rietmaskerbij *Hylaeus pectoralis* die oude rietgallen van halmvliegen van het genus *Lipara* bewoond. Kunstmatige nestblokken in de bebouwde omgeving bieden nestgelegenheid aan ongeveer 5% van de bijensoorten in Nederland (voor meer informatie hierover, zie hoofdstuk 13).

De meeste bijen nestelen in de directe omgeving van hun geboorteplaats. Niet zelden gebruiken holtebewoners na een flinke schoonmaakbeurt nogmaals dezelfde nestgang. Van zandbijen *Andrena* zijn nestplaatsen bekend die al tientallen jaren achtereen in gebruik zijn.

Het nestelen in groepen (aggregaties) is bij bijen een algemeen verschijnsel. Opvallend zijn de grote groepen van nesten van bijvoorbeeld de grote zijdebij *Colletes cuniculariu*s of van diverse zandbijen *Andrena* (*A. bimaculata*, *A. flavipes*, *A. vaga*, *A. ventralis*) in het voorjaar, van de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes*, de wormkruidbij *Colletes daviesanus* in de zomer en bijvoorbeeld de schorzijdebij *C. halophilus* in het najaar. Niet alleen solitair levende bijen vormen aggregaties, ook nesten van communale





▲
Figuur 15
De nestingang van in de bodem nestelende bijen is soms gemarkeerd met een tumulus, een hoopje of torentje van bodemmateriaal dat opgeworpen is uit de nestgang. Hier een tumulus van de kleigroefbij *Lasioglossum pauxillum*.

▶▶
Figuur 16
Dwarsdoorsnede van de nestgang van een gewone sachembij *Anthophora plumipes* in een bloembak.

(eikenzandbij *A. ferox*) of sociale soorten (groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum*) kunnen in groepen bij elkaar liggen. Ongetwijfeld zijn veel van deze nestgroepen een gevolg van beperkte beschikbaarheid van open grond die geschikt is om in te nestelen. Ook chemische en fysische eigenschappen van de bodem kunnen een rol spelen bij de keuze van de nestplaats (Cane 1991). Toch komen nestaggregaties ook voor op plekken waar uitgestrekte hoeveelheden geschikte grond lijken te zijn, zoals in de duinen en op stuifzanden.
Meer over de nestbouw van bijen is te vinden in Iwata (1976), Malyshev (1936), Radchenko (1996), Radchenko & Pesenko (1994) en Sakagami & Michener (1962).

Bouw van de nestgang(en)
De nestgangen (fig. 15) worden gegraven en soms worden ze bekleed met een soort speeksel. De grond van het eerste deel van de gang wordt naar boven geduwd en vormt een zandhoopje (tumulus) voor de ingang van het nest (fig. 16). Elke zijgang wordt na proviandering (zie onder) opgevuld met de grond van de volgende zijgang, zodat de bij niet meer het materiaal helemaal bovengronds hoeft te brengen. In de ligging van de gangen bestaat veel variatie (zie onder in de paragraaf 'Nesttypen').

▶
Figuur 17
Broedcel zonder bekleding van de binnenwand: pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes*.



Opmerkelijk bij nesten van veel bijen is de versmalling van de ingang (vooral bij Halictidae en Xylocopinae). In beide groepen treden wachtbijen op bij de ingangen als er meer dan een bij tegelijkertijd in het nest verblijft. Bij verstoring bijt de wachtbij naar het storende object en bij aanhoudende verstoring draait ze zich en blokkeert de ingang met het achterlijf.

Bouw van een broedcel
Een broedcel is de ruimte waarin één nakomeling (zelden meerdere) tot ontwikkeling komt. Bij de meeste solitaire soorten verloopt de constructie van een broedcel volgens een bepaald patroon van handelingen die steeds herhaald worden: uitgraven, bekleden en aanstampen van een gladde grondlaag (bijvoorbeeld fijne klei) en al of niet afsmeren met een glimmende secretie. Voor het bekleden en aanstampen gebruikt de bij de pygidiale plaat boven op het uiteinde van het achterlijf. Bij de meeste Nederlandse soorten van de families Colletidae, Andrenidae, Halictidae en Apidae is een celwandbekleding aanwezig van een secretie die de bij zelf afscheidt (uit de Dufourklieren) (fig. 18-19). Deze afscheiding kan dun en cellofaanachtig zijn, zoals bij zijdebijen *Colletes* en maskerbijen *Hylaeus*, of meer wasachtig. Bij Melittidae s.l. en Xylocopinae is de bekleding afwezig (fig. 17). Bij Megachilidae wordt de broedcel gebouwd met stoffen die van elders worden aangevoerd, zoals stukjes blad, gekauwd blad, wollige haren, hars, klei en steentjes. Bij hommels *Bombus*, honingbijen *Apis* en Meliponini worden de broedcellen gebouwd van was die wordt afgescheiden door de wasklieren in het achterlijf. De broedcellen van honingbijen en angelloze bijen worden gebouwd in clusters die we raten noemen.

Foerageren en proviandering
Na de bouw van de broedcel volgt het bevoorraden. Het vrouwtje gaat op zoek naar voedsel voor de larve. Bijen zijn herbivoren en het voedsel van de larve bestaat gewoonlijk uit nectar en stuifmeel. Sommige bijensoorten, zoals slobkousbijen *Macropis*, verzamelen plantaardige oliën. Ook afscheidingen van de Dufourklier die als broedcelbekleding dienst doen lijken te worden geconsumeerd door de larven (NORDEN ET AL. 1980). Sociale bijen voeden hun larven met klierprodukten (koninginnengelei), nectar en stuifmeel.





Figuur 18-19
Broedcellen met bekleding van de binnenwand: **18** donkere rimpelrug *Andrena bimaculata*; **19** gewone sachembij *Anthophora plumipes*.

Over transport van voedsel door bijen is meer te lezen in hoofdstuk 4 en 15.

Wat betreft het voedsel van de larven zijn bijen te verdelen in specialisten en generalisten. De specialisten (mono- en oligolectische bijen) verzamelen het stuifmeel voor hun larven op slechts één of een aantal verwante planten. De generalisten of polylectische soorten maken gebruik van een breder spectrum aan plantensoorten. Deze indeling is afkomstig uit het stuifmeelonderzoek van Westrich (1989a) waardoor de meeste bijen in ons land qua stuifmeelvoorkeur kunnen worden ingedeeld. De stuifmeelverzamelende bijenfauna in Nederland bestaat uit 76 oligolectische soorten en 180 polylectische soorten. Van de polylectische soorten zijn er 45 die een sterke voorkeur hebben voor enkele planten en die we beperkt polylectisch zouden kunnen noemen. Voor een overzicht van de oligolectische bijen in ons land, zie hoofdstuk 4.

Er zijn twee manieren waarop bijen hun broedcellen proviandeeren: massaproviandering en progressieve proviandering. Het merendeel van de bijen doet aan massaproviandering, waarbij de broedcel in korte tijd wordt gevuld met voedsel en na de eileg wordt afgesloten. Progressieve proviandering komt voor bij sociale bijen. De werksters blijven in dat geval steeds opnieuw voedsel aandragen gedurende de periode waarin de larven zich ontwikkelen.

Bij maskerbijen *Hylaeus* en zijdebijen *Colletes* is de voedselmassa voor de larven vloeibaar met een relatief kleine hoeveelheid pollen. Bij sachembijen *Anthophora* en behangersbijen *Megachile* is de voedselmassa meer lijmachtig met meer pollen, maar neemt toch nog de vorm van de broedcel aan. Bij andere bijen bevat de proviand voor de larve voornamelijk pollen en is daardoor steviger. Er bestaat een grote variatie aan vormen van deze 'pollenbroodjes' (STEPHEN ET AL. 1969), vaak met een mimimum aan contact tussen broedcelwand en pollenmassa, waarschijnlijk om de vochtigheid van de pollenmassa te waarborgen en schimmelgroei tegen te gaan. Een mooi voorbeeld vormt het pollenbroodje van de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* dat op drie pootjes in de broedcel staat (fig. 20). Bij sommige soorten die geen broedcelbekleding aanbrengen zien we dat ze de voedselmassa van de larve bedekken met een secretie van nectar en wellicht eigen klierproducten (bv. *Panurgus*). Naast nectar en pollen bevat de proviand voor de larve vaak klierafscheidingen die naast voedingswaarde ook een antibacteriële en schimmelwerende functie kunnen hebben (BATRA & NORDEN 1996).

Eileg

Voordat het ei wordt gelegd is de broedcel meestal eerst voorzien van voedsel. Het ei wordt gewoonlijk op, zelden in of onder de voedselmassa gelegd. In de meeste gevallen is de plaats waar de eieren gelegd worden karakteristiek per genus of groep van verwante genera. Koekoeksbijen kunnen het ei verbergen in de celwand (*Nomada*), in de voedselmassa (*Coelioxys*, *Stelis*) of aan de bovenkant van de broedcel (Melectini). Zijdebijen *Colletes* plakken de eieren aan de celwand vlakbij de voedselmassa. De sociale Halictini en Meliponini kunnen een aantal broedcellen tegelijkertijd bevoorraden voordat de eieren worden gelegd. Bijen die hun larven progressief voeden, zoals honingbijen



Figuur 20
De stuifmeelvoorraad (het 'pollenbroodje') van de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* staat op drie pootjes in de nestcel.

Figuur 21
Een nest van de rosse metselbij *Osmia bicornis* in een bamboestengel. Er zijn tien broedcellen aangelegd, gescheiden door tussenwandjes. De laatstaangelegde cel bevindt zich achter de dikke afsluitprop (links) en bevat geen voedsel, om eventuele indringers te ontmoedigen. In de overige cellen is een stuifmeelvoorraad aangelegd en op elk daarvan is één ei gelegd.

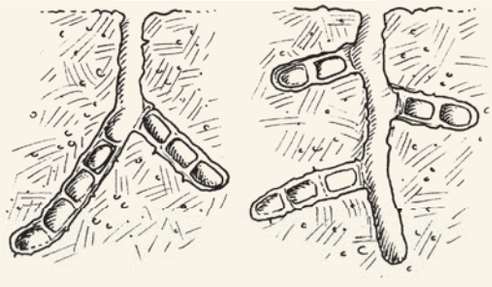
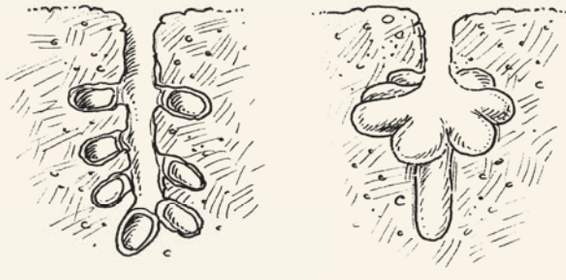


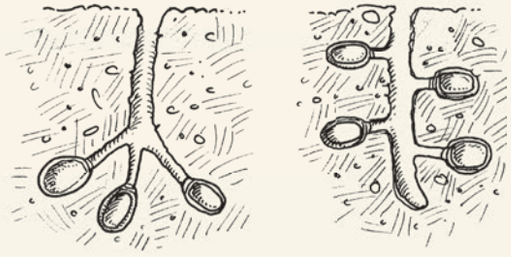
▼
Tabel 2
De 11 nesttypen.

▶▶
Tabel 3 (onderaan p. 29)
Begrippen die gebruikt worden bij het beschrijven van bijennesten.

Apis en hommels *Bombus*, leggen de eieren in lege broedcellen en geven de eieren geen of slechts weinig voedsel mee. Per broedcel wordt meestal één ei gelegd. Vooral bij nesten die door koekoeksbijen bezocht zijn worden vaak meerdere eieren per gastheercel aangetroffen. Het kan zijn dat we dan te maken hebben met eileg door verschillende vrouwtjes koekoeksbijen, maar er zijn gevallen bekend van een enkel vrouwtje dat meer dan één ei legt per broedcel (LINSLEY & MACSWAIN 1955, MICHENER 1955). Alleen bij hommels en de niet-inheemse Allodapini worden eieren in groepen gelegd in gezamenlijke kamers.
Het aantal eieren dat een vrouwtje tijdens haar leven kan leggen varieert van enkele tot meer dan een miljoen bij koninginnen van hoog ontwikkelde eusociale soorten zoals honingbijen.

Sluiten van de broedcellen en het nest
Het sluiten van de broedcel kan eenvoudig door de bouw van een tussenwandje (fig. 21). Zijdebijen *Colletes* sluiten de broedcellen door een ingewikkeld vouwsysteem van cellofaanachtige wandjes. De in de grond nestelende soorten graven vaak een nieuwe zijgang en vullen met de vrijgekomen grond de gang naar de vorige broedcel. De sluitprop van lineaire nesten (zie onder in de paragraaf Nest-

Nesttype		Bij welk genus of bij welke soort?
1. Open		*Anthidiellum strigatum*, *Osmia xanthomelana*
2. Overkapt		*Hoplitis anthocopoides*, *H. ravouxi*
3. Holte		*Anthidium*, *Bombus*, *Hoplitis villosa*, *Osmia bicornis* [=*rufa*] (soms); *Apis mellifera* (met raten)
4. Lineair, niet vertakt		*Andrena polita*, *Anthophora quadrimaculata*, *Ceratina*, *Chelostoma*, *Colletes daviesanus* (soms), *Heriades*, *Hoplitis* (veel soorten), *Hylaeus*, *Megachile* (veel soorten), *Osmia* (veel soorten), *Xylocopa* (soms)
5. Lineair, vertakt		*Andrena bimaculata*, *Anthophora furcata*, *A. plagiata*, *A. plumipes* (soms), *Colletes daviesanus* (soms), *C. halophilus* (soms), *Lasioglossum nitidiusculum*, *Megachile circumcincta*, *M. maritima*, *M. willughbiella* (soms), *Trachusa byssina*, *Xylocopa* (soms)
6. Zittend, niet vertakt		*Andrena aglissima* (soms), *A. barbilabris*, *A. labialis*, *Colletes hederae*, *Halictus* (veel soorten), *Lasioglossum majus*, *L. malachurum* (eerste broed), *L. morio* (soms), *L. xanthopus*

7. Zittend, enkelvoudig vertakt		*Halictus scabiosae* (soms), *Lasioglossum malachurum* (derde broed)
8. Eindstandig, niet vertakt		*Hoplitis papaveris*, *Osmia maritima*
9. Eindstandig, enkelvoudig vertakt		*Andrena* (veel soorten), *Anthophora plumipes* (soms), *Colletes cunicularius*, *C. halophilus* (soms), *C. succinctus*, *Dasypoda*, *Dufourea*, *Eucera*, *Halictus maculatus* (soms), *Lasioglossum leucozonium*, *L. lucidulum*, *L. minutissimum*, *L. morio*, *L.quadrinotatulum*, *L. zonulum*, *Melitta*, *Macropis*, *Rophites*, *Tetralonia*
10. Eindstandig, meervoudig vertakt		*Halictus sexcinctus*, *Panurgus* *Lasioglossum albipes*
11. Broedcelcluster		*Halictus quadricinctus*, *L. calceatum*, *L. fratellum*, *L. laticeps, L. lineare*, *L. malachurum*, *L. pauxillum*

Broedcelconfiguratie	**Omschrijving**	**Type nestgang**	**Omschrijving**
eindstandig	de broedcel ligt aan het einde van een gang	nestgang	de eerst aangelegde gang
aanliggend	de broedcellen liggen **langs** een gang en monden direct daarin uit	niet vertakte zijgang	zijgang van de hoofd gang, zonder zijtakken
lineair	de broedcellen liggen lineair gerangschikt **in** de gangen en zijn gescheiden via tussenschotten	vertakte zijgang	zijgang van de hoofdgang, met zijtakken
broedcelcluster	de broedcellen liggen groepsgewijs aan een gang, niet lineair, al of niet vrij en al of niet omgeven door een gedeeltelijke of volledige kamerwand	holte	er zijn geen gangen maar er is een holte

typen) kan zeer karakteristiek zijn voor een genus of zelfs een soort. Vaak worden er meerdere typen bouwmateriaal gebruikt.
Hergebruik van broedcellen komt alleen voor bij enkele Halictidae en honingbijen *Apis*. Hergebruik van het nest komt wel relatief vaak voor. Metselbijen *Osmia* beginnen met een poetsbeurt voordat ze de bouw van een nieuw nest starten. Overname van nesten en gemengde nesten zijn ook verschijnselen die in aggregaties van nesten (bijvoorbeeld nestblokken in tuinen) vaker optreden.

Nesttypen

Nesttypen van bijen kunnen worden ingedeeld naar de plaats van de broedcellen en, bij een nest met gangen, naar de configuratie van de cellen ten opzichte van de gang(en) en de vertaktheid van het nest. In dit boek worden 11 nesttypen onderscheiden (tabel 2), gebaseerd op Radchenko & Pesenko (1994). De gebruikte terminologie voor de naamgeving van de nesttypen wordt toegelicht in tabel 3.

Vliegtijd en generaties

Nadat het vrouwtje van een solitaire bij één of meerdere nesten heeft gebouwd, komt er een eind aan haar leven. Haar energie raakt op, de vleugels zijn versleten.
Tussen bijensoorten bestaan grote verschillen in vliegtijd. Onder vliegtijd verstaan we hier de periode in het jaar waarin het volwassen dier actief is. Er zijn voorjaars-, zomer- en nazomersoorten. Vooral solitaire soorten vliegen soms maar enkele weken (korte levensduur) en sommige voorjaarssoorten zijn bijvoorbeeld bijna alleen begin maart of eind april te vinden. Door deze spreiding wordt veel concurrentie tussen de soorten voorkomen. Sociale soorten hebben over het algemeen een lange vliegtijd.
Uit een vliegtijddiagram is, met enige voorzichtigheid, het aantal generaties per kalenderjaar af te leiden. Een generatie bestaat uit alle individuen die zich (min of meer) gelijktijdig uit het eistadium ontwikkelen tot het volwassen stadium of imago. Verschijnen er per kalenderjaar in een bepaalde periode gelijktijdig mannen en vrouwen, die in die periode paren en nakomelingen voortbrengen, dan heeft de soort één generatie per jaar (mono- of univoltien). Zijn er per kalenderjaar twee perioden waarin dit gebeurt dan heeft de soort er twee (bivoltien). Meer dan twee generaties per jaar (poly- of multivoltien) komt bij Nederlandse bijen nauwelijks voor. Soms treedt bij een bivoltiene soort slechts een gedeeltelijke tweede generatie op (partieel bivoltien). Bij sommige soorten, bijvoorbeeld *Osmia caerulescens* en *Chelostoma florisomne*, overwintert een deel van de populatie twee opeenvolgende winters; dit verschijnsel heet 'overliggen' of herhaalde diapauze (partivoltien).
Bij veel soorten, zoals hommels *Bombus*, nagenoeg alle groefbijen *Halictus* en *Lasioglossum* en diverse bloedbijen *Sphecodes*, vliegen in het voorjaar alleen vrouwtjes. Dat zijn geen vrouwtjes van een nieuwe voorjaarsgeneratie, maar de vrouwtjes van de zomergeneratie van het voorgaande jaar. Deze hebben overwinterd en komen in het voorjaar weer tevoorschijn.
In Nederland heeft het merendeel van de bijen één generatie per jaar. Twee duidelijk gescheiden generaties per jaar vinden we bij 17 soorten zandbijen *Andrena* en de bijbehorende parasitaire wespbijen *Nomada*. Een partiële tweede generatie komt voor bij diverse groepen. Van de weidehommel *Bombus pratorum* en de veenhommel *B. jonellus* is bekend dat in sommige jaren een partiële tweede generatie optreedt, en misschien is dit ook het geval bij de tuinhommel *B. hortorum*. Ook bij een aantal solitaire bijen kan een partiële tweede generatie optreden, zoals bij de gewone behangersbij *Megachile versicolor*, de bergbehangersbij *M. alpicola*, de tuinbladsnijder *M. centuncularis*, de blauwe metselbij *Osmia caerulescens* en de gouden slakkenhuisbij *O. aurulenta* (zie de vliegtijddiagrammen van deze soorten in hoofdstuk 18).
Bij circa 27 soorten is het op grond van de beschikbare gegevens moeilijk om het verschil te maken tussen een univoltiene en een bivoltiene levenswijze. Zijn het univoltiene dieren met een lange vliegtijd of komen de bijen verspreid over de tijd tevoorschijn? Of zijn het bijen met een partiële tweede generatie en dus bivoltiene soorten? In dit boek is dit onderscheid in zulke gevallen op subjectieve wijze gemaakt op basis van het aantal waarnemingen in de tweede periode.

Verbreiding of dispersie

Als gevolg van de geslachtelijke voortplanting verschijnt een nieuwe generatie van individuen, die onderling genetisch van elkaar verschillen. Een aantal individuen zal in de buurt van de nestplaats blijven maar andere zullen wegvliegen naar andere plekken. Er zijn twee momenten in de levenscyclus van bijen waarop dispersie (verbreiding naar, kolonisatie van nieuwe gebieden) is te verwachten: voor of na de overwintering. Bij het tevoorschijn komen van de bijen na de overwintering gaan ze op zoek naar een plek om zich voort te planten en/of te nestelen. Wanneer de dieren gepaard hebben gaan de geïnsemineerde vrouwtjes van sommige soorten op zoek naar een overwinteringsplek.
Dispersie is voor de bijensoort een middel om zijn areaal uit te breiden. Mooie voorbeelden zijn zuidelijke soorten, die als gevolg van klimaatverandering in Nederland verschijnen. Ook duiken soorten die voorheen alleen uit het zuiden en midden van het land bekend waren nu op in het noorden.
Natuurlijke volken van honingbijen splitsen zich (gaan zwermen) voordat een nieuwe koningin wordt geboren, of hele volken kunnen gaan zwermen, bijvoorbeeld bij gebrek aan voedsel, en gaan dan op zoek naar een nieuwe nestplaats. Ook dit is een vorm van dispersie.
Gerichte dispersie van bijen in een bepaalde richting wordt wel migratie of trek genoemd en is alleen bekend van koninginnen van enkele hommelsoorten. De mechanismen achter dit verschijnsel bij hommels zijn onbekend.

ONVOLWASSEN STADIA

In het ei vindt de eerste ontwikkeling van de bij plaats, de vorming van het embryo. De larvale stadia zijn typische groeistadia, die afgewisseld worden door vervellingen. Het laatste larvenstadium, de rustlarve of prepop, is op onze breedtegraad vaak het overwinteringsstadium. Ten slotte vindt in de pop de metamorfose plaats: de larvale weefsels sterven af en de adulte weefsels ontwikkelen zich.

Ei- en embryovorming

Eieren worden meestal gevormd in de twee eierstokken (ovaria), die bestaan uit een aantal ovariolen. In de ovariolen ontstaan door herhaaldelijke celdeling eicellen (oöcyten). Deze zijn volgroeid wanneer ze omgeven worden door een eischaal (chorion). Vanaf dat moment worden ze eieren genoemd.

Hier worden twee soorten eieren onderscheiden: onvruchtbare of trofische eieren en vruchtbare of reproductieve eieren. Trofische eieren zijn eieren of eiachtige structuren die zich niet verder ontwikkelen, maar geproduceerd worden voor consumptie door nakomelingen (CRESPI 1992). Tenzij anders vermeld gaat het hieronder steeds om vruchtbare eieren.

Vorm en grootte

Een bijenei is meestal langwerpig cylindrisch en enigszins gekromd, wittig van kleur en omgeven door een eischaal (chorion) (fig. 1, 2, 17-19). Meestal is het chorion zacht, membraanachtig dun, maar bij koekoeksbijen is het dikker. De meeste eieren zijn afgerond aan beide zijden en één uiteinde is gewoonlijk iets smaller dan het andere. Aan deze voorzijde van het ei bevindt zich in het chorion een cirkelvormig zogenaamd micropylair gebied, waar waarschijnlijk de zaadcellen naar binnen kunnen.

Eieren hebben meestal geen duidelijke oppervlaktestructuur wanneer ze onder een binoculair worden bekeken, maar bij vergroting van meer dan 90× is vaak een netvormige structuur te zien (ROZEN 1967, ROZEN & MICHENER 1968). Trofische eieren zijn gewoonlijk kleiner dan vruchtbare eieren en hebben een andere chorionstructuur dan vruchtbare eieren. Onvruchtbare eieren vallen om, terwijl de vruchtbare recht op het voer blijven staan doordat ze, evenals het ei van de koningin, een netvormige structuur aan de buitenkant bezitten.

Om eieren van bijen onderling te kunnen vergelijken bedachten Iwata & Sakagami (1966) een ei-index als een maat van de eigrootte ten opzichte van de gehele lichaamsgrootte. De ei-index wordt berekend door de lengte van het ei (E) te delen door de breedte van het mesosoma (M). De breedte van het mesosoma wordt gemeten als de afstand tussen de uitersten van de tegulae (voor terminologie van lichaamsdelen, zie hoofdstuk 15). De volgende vijf categorieën van eigrootte worden gehanteerd:

dwergei: E/M ≤0.50
klein ei: 0.50< E/M ≤0.75
middelgroot ei: 0.75< E/M ≤1.00
groot ei: 1.00< E/M ≤1.10
reuzenei: E/M >1.10

Er bestaat een relatie tussen de levenswijze van een bijensoort, het aantal eieren per vrouwtje en de grootte van de geproduceerde eieren (IWATA & SAKAGAMI 1966). De eieren van subsociale soorten vallen meestel in de categorieën 'groot ei' tot 'reuzenei'. Reuzeneieren komen vooral voor in de subfamilie Xylocopinae en bij enkele soorten Halictidae. Deze eieren rijpen langzaam en dat hangt wellicht samen met de progressieve proviandering van deze soorten. Grote tropische soorten houtbijen *Xylocopa* leggen slechts 6-8 eieren ter grootte van 16,5 mm die ongeveer de helft van hun lichaamsgrootte uitmaken; waarschijnlijk de grootste eieren van het insectenrijk (in verhouding tot de lichaamslengte). Dwergeieren en kleine eieren worden vooral door sociale bijen en koekoeksbijen gelegd. Uitzonderingen zijn sommige subsociale of primitief eusociale soorten zoals *Braunsapis* (niet-inheems) die grote eieren leggen, eusociale soorten van het genus *Melipona* (niet-inheems) die middelgrote eieren leggen en ook parasitaire soorten vlekkenbijen *Thyreus* en viltbijen *Epeolus* die middelgrote eieren leggen. De meeste solitaire bijen leggen kleine tot grote, meestal middelgrote eieren. Slechts enkele solitaire soorten hebben dwerg- of reuzeneieren.

Binnen de kleinere bijensoorten lijken de parasitaire soorten toch kleinere eieren te hebben dan de andere solitaire bijen; een trend die bij de grotere bijen niet werd teruggevonden (ALEXANDER & ROZEN 1987).

Bevruchting van het ei

Na de paring slaat het vrouwtje de zaadcellen op in de zaadblaas of spermatheca. We noemen het vrouwtje dan geïnsemineerd (nog niet bevrucht). Als het vrouwtje een ei gaat leggen beslist ze of ze dit laat bevruchten door zaadcellen uit de spermatheca of niet. In het eerste geval ontstaat uit het ei een vrouwtje, in het laatste een mannetje.

Ontwikkeling van de eieren na de eileg: embryogenese

In het eistadium vindt de eerste ontwikkeling plaats. Uit de eicel ontwikkelen zich door deling celgroepen die de larve gaan vormen. Andere celgroepen gaan in rust en gaan later, in het popstadium, het imago vormen. De duur van het eistadium wordt beïnvloed door temperatuur en sekse (BOSCH & KEMP 2000). De meeste eieren komen na enkele dagen uit.

Larve

Bijenlarven zijn gekromd, zacht, wit, blind, pootloos en meestal niet mobiel. Alleen gespecialiseerde stadia van enkele koekoeksbijen zijn mobiel en gewapend met krachtige kaken, aanpassingen die ze gebruiken om de gastheerlarve te overmeesteren voordat ze de provisie van hun gastheer verorberen.

De larven van bijen verorberen de voedselvoorraad in een paar weken en groeien snel. Om te kunnen groeien moeten ze een viertal keer vervellen. Net als bij andere aculeaten hebben de jonge larven van bijen geen verbinding tussen de middendarm en de einddarm en kunnen dus nog niet poepen. De meeste bijenlarven poepen pas als ze volgroeid zijn en het larvenvoedsel op is (bij andere soorten ver voordat de voedselvoorraad op is). Het laatste larvenstadium, de volgroeide larve, is steviger, minder vormloos en beter bestand tegen uitdroging dan de eerdere larvenstadia. We noemen dit laatste larvenstadium de rustlarve of prepop. Deze spint vaak een cocon. Dit stadium vormt voor veel soorten van de gematigde zone het overwinteringsstadium.

Het aantal larvale vervellingen van bijen varieert enigszins. De afgelegde huidjes in de eerste stadia van de vervellingen zijn zo klein en moeilijk te ontdekken dat voor het merendeel van de bijen het aantal vervellingen onbekend is.

Honingbijen *Apis* hebben vijf larvale stadia (vier vervellingen voordat ze vervellen naar het popstadium). Bij sommige

bijen, zoals sachembijen *Anthophora* en Megachilidae, blijft het eerste stadium grotendeels in de eischaal, waardoor er vier stadia overblijven (ROZEN 1991). Echter in eenzelfde populatie van *Megachile rotundata* hadden sommige individuen vier larvenstadia en andere vijf. De eerste drie stadia waren ongeveer gelijk van grootte in de twee groepen, maar het eindstadium van de larven met vier stadia was intermediair in grootte tussen de twee laatste stadia van de larven met vijf stadia (WHITFIELD ET AL. 1987).
Voor beschrijvingen en determinatietabellen van larven, zie Grandi (1961), McGinley (1981, 1987), Michener (1953a) en diverse uitgaven van Rozen (2001b, 2008), Rozen & Kamel (2009) en Rozen & Özbek (2008). McGinley (1989) geeft een catalogus van de bijenlarven die beschreven zijn.

Rustlarve of prepop

De volgroeide larve die haar excrementen heeft uitgescheiden noemen we de prepop. Omdat dit vaak het larvenstadium is dat overwintert, wordt dit ook vaak de rustlarve genoemd.
Een opvallend verschijnsel dat bij sommige bijensoorten optreedt is het 'overliggen' van de prepop. Deze ontwikkelt zich dan niet verder in het volgende jaar, maar slaat één of meerdere jaren over voordat ze zich tot pop en daarna volwassen dier ontwikkelt. Dit verschijnsel is bijvoorbeeld geconstateerd bij de ranonkelbij *Chelostoma florisomne*. Dit is een voedselspecialist die als larvenvoedsel uitsluitend stuifmeel van boterbloemen verzamelt. Voor een specialist kan deze vorm van risicospreiding handig zijn als er bijvoorbeeld een slecht jaar is van de voedselplant waardoor de productie van nakomelingen laag is en er larven zijn die dat jaar hebben overgelegen. Deze vorm van risicospreiding komt ook voor bij bijen die leven in onvoorspelbare milieus zoals woestijnen (DANFORTH 1999A).

Cocon

Cocons zijn kenmerkend als omhulsel van de ruststadia (prepoppen en poppen) bij allerlei insecten. In de volksmond worden cocons vaak poppen genoemd (denk aan mierenpoppen), maar dat is niet juist. De volgroeide larve van veel bijensoorten spint een cocon om in te verpoppen. Een cocon wordt grotendeels gemaakt van zijden draden en vaak worden bij de constructie materialen uit de directe omgeving of uitwerpselen ingebouwd.
De functie van een cocon kan veelzijdig zijn. Bepaalde eiwitten in de draden van cocons kunnen een antibacteriële en schimmelwerende rol spelen, cocons kunnen mechanische bescherming bieden, stevige cocons kunnen bescherming bieden tegen natuurlijke vijanden en cocons kunnen meer of minder waterdicht zijn en tegen overstroming beschermen. De cocon bezit aan de voorkant vaak een kleine regio die uitwisseling van gassen mogelijk maakt en wellicht ook voor de juiste luchtvochtigheid zorgt en daardoor uitdroging van de volgroeide larve en pop voorkomt (ROZEN & HALL 2011).
In Nederland spinnen circa 110 bijensoorten een cocon. Geen cocon spinnen soorten uit de genera *Dasypoda*, *Andrena*, *Panurgus*, *Halictus*, *Lasioglossum*, *Sphecodes*, *Colletes*, *Hylaeus*, *Ceratina*, *Xylocopa*, *Anthophora*, *Nomada* en diverse andere genera van de Apidae.

Pop

Wanneer de omstandigheden gunstig zijn treedt verpopping op. Bij de meeste soorten treedt verpopping pas op na een lang rustlarve- of prepopstadium. Voor eusociale en vele andere soorten treedt verpopping op meteen nadat de larve volgroeid is en gepoept heeft.
In het popstadium vindt de metamorfose plaats. Het larvale weefsel wordt geabsorbeerd en de rustende imagocelgroepen gaan delen en vormen het imago. Poppen zijn teer en hun ontwikkeling is snel. De verpopping van een volgroeide larve (prepop) tot witte pop bij de gewone sachembij *Anthophora plumipes* duurde slechts enkele uren (LOONSTRA 2009). Het gehele popstadium van een vrouwtje van deze bij duurde van 3 juli tot 12 augustus (VAN LITH 1947). Bij een mannetje van dezelfde soort duurde het popstadium van 14 juli tot 21 augustus (LOONSTRA 2009). Respectievelijk dus 41 en 39 dagen.
Bij bijen is het popstadium nagenoeg nooit het stadium dat lange ongunstige perioden, zoals de winter, overbrugt. De ranonkelbij *Chelostoma florisomne* is de enige Nederlandse bij waarvan bekend is dat ze én als prepop én als al dan niet uitgekleurde pop overwintert (VAN LITH 1957A, WESTRICH 1989B).
De ontwikkeling van het popstadium is af te lezen aan de pigmentontwikkeling van het lichaam. De pop verkleurt van geheel wit langzaam naar donker. De verkleuring van de facetogen verloopt bijvoorbeeld van wit, via roze en bruin naar zwart. De verpopping van een larve van de gewone sachembij *Anthophora plumipes* werd in beeld gebracht door Loonstra (2009, 2012) (fig. 10).

	Type levenscyclus	Voorbeeld
1.	monovoltien, overwintering als rustlarve	*Heriades truncorum*
2.	monovoltien, overwintering als imago in het nest	*Anthophora plumipes*
3.	monovoltien, overwintering als imago buiten het nest	*Ceratina cyanea*
4a.	monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (solitair)	*Lasioglossum leucozonium*
4b.	monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (sociaal)	*Bombus lapidarius*
5.	monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (koningin) met volk	*Apis mellifera*
6.	bivoltien, overwintering als imago in het nest	*Andrena bicolor*

OVERWINTERING

Bij bijen ligt het niet voor de hand dat een ei of onvolgroeide larve de winter doorbrengt. Het voedsel dat het moederdier in de broedcel heeft gebracht is namelijk aan bederf onderhevig. Een lang ruststadium zal dus pas optreden nadat het voedsel genuttigd is. Overwintering in het eistadium is dan ook niet bekend uit de bijenwereld. De enige meldingen van een bijensoort die als onvolgroeide larve overwintert betreffen de schorzijdebij *Colletes halophilus* (VAN LITH 1937A, SOMMEIJER 2009, SOMMEIJER ET AL. 2012). Ook overwinteren bijen zelden als pop. Alleen de ranonkelbij *Chelostoma florisomne* overwintert volgens enkele auteurs deels in het popstadium en deels als prepop (VAN LITH 1957A, WESTRICH 1989B). Waarschijnlijk gaat het hier om een strategie van risicospreiding die bij meer oligolectische bijensoorten optreedt.

In gematigde streken hebben de meeste bijen één generatie per jaar en overwinteren ze als prepop of imago. In Nederland overwinteren 223 soorten als imago en 131 als prepop (drie soorten onbekend). De prepop kan al of niet overwinteren binnen een cocon. Het imago kan overwinteren in het nest en dan al of niet in een cocon. Bij de meeste soorten bijen die als imago overwinteren, is dat het geïnsemineerde vrouwtje. Het imago kan ook overwinteren op een andere plek, zoals we zien bij de blauwe ertsbij *Ceratina cyanea* en de blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea*. Hiervan vliegen de mannetjes en vrouwtjes in het najaar al uit en gaan daarna op zoek naar een overwinteringsplek. Dat kan het nest zijn waarin ze zijn geboren of een andere plek. Vaak overwinteren deze dieren in groepen bij elkaar. Pas na de overwintering paren deze soorten.

Het overwinteringsstadium kan soms binnen dezelfde soort variëren, zoals hierboven vermeld voor de ranonkelbij. De gewone langhoornbij *Eucera longicornis* kan als prepop, maar ook als imago in haar cocon overwinteren (HÖPPNER 1901, MÜLLER 1944).

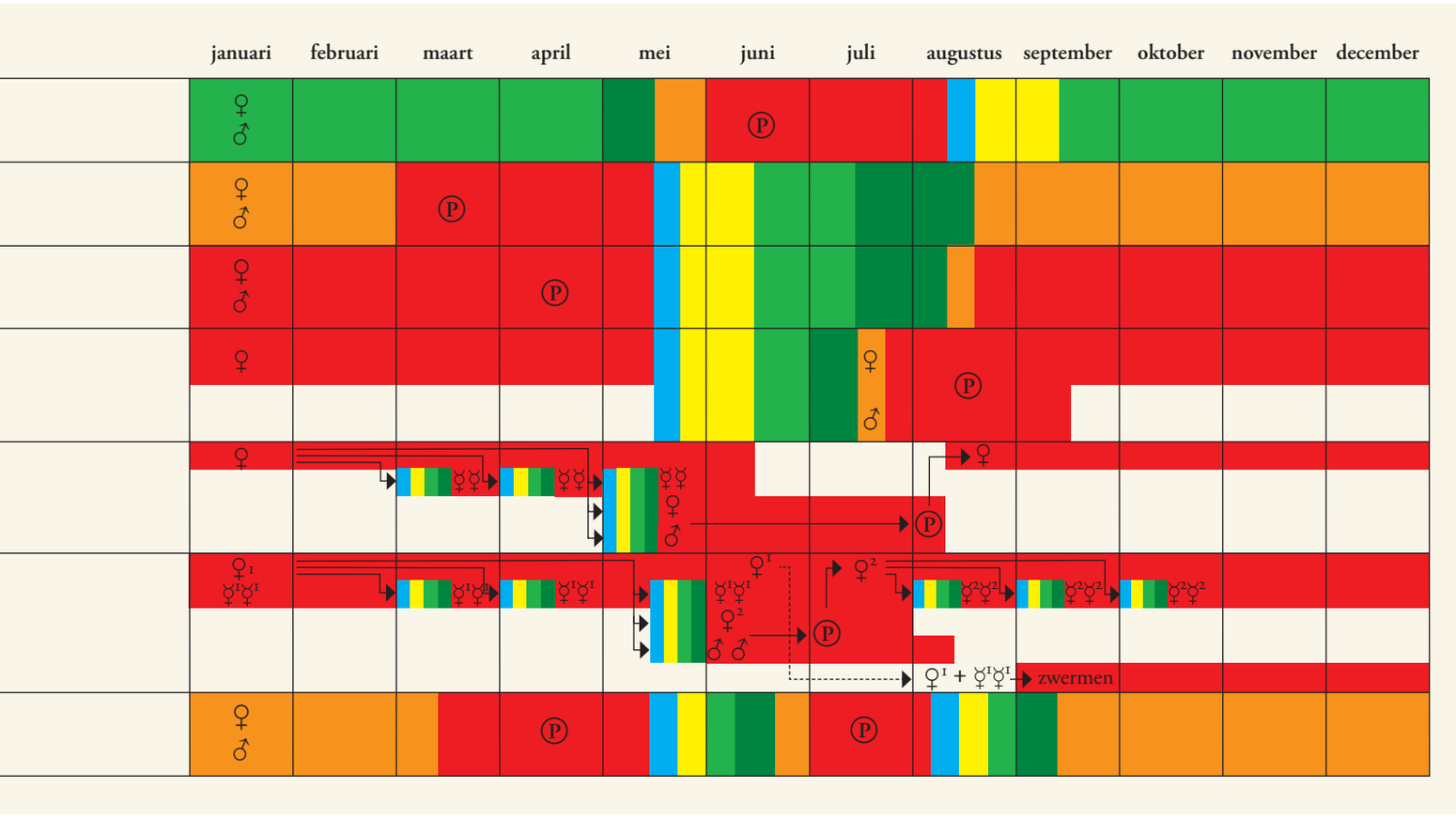
HOOFDTYPEN VAN LEVENSCYCLI

Geïnspireerd door Benno (1950a) en Reemer et al. (2009) worden bij de bijen op grond van het aantal generaties per kalenderjaar en het overwinteringsstadium een aantal hoofdtypen van levenscycli onderscheiden. Het aantal generaties is vaak af te leiden uit het vliegtijddiagram van een soort, de tijd dat de volwassen stadia worden waargenomen. Gecombineerd met onderzoek aan de andere stadia, onder andere door onderzoek van de nesten, kan het overwinteringsstadium worden vastgesteld. Dit levert zes hoofdtypen op (zie tabel 4 en fig. 22).

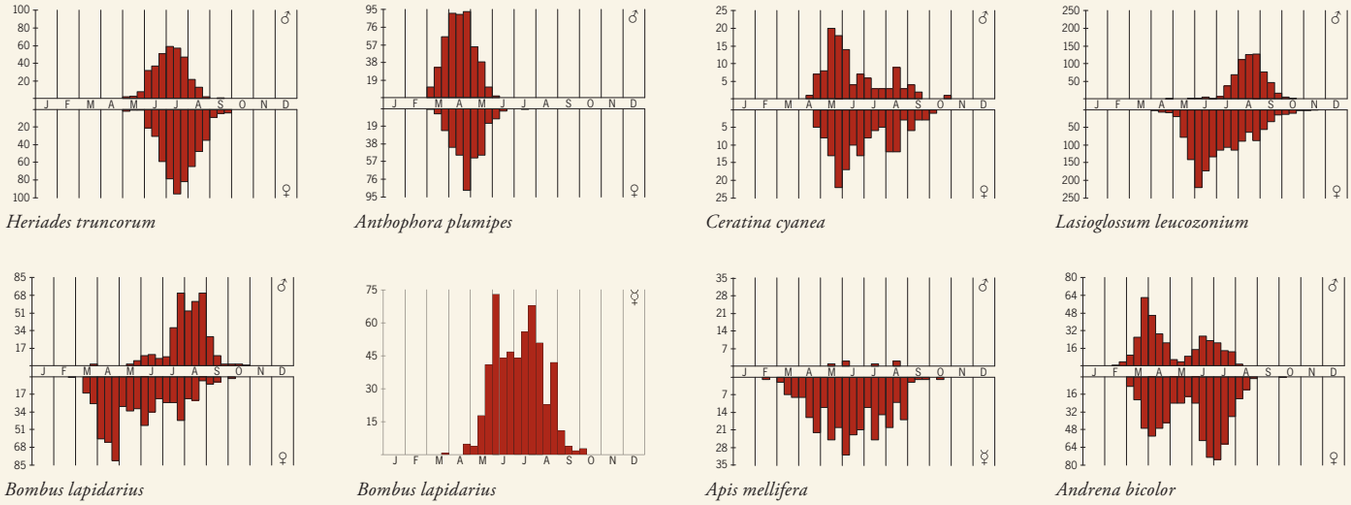
Het merendeel van de Nederlandse bijen heeft één generatie per jaar (monovoltien) en overwintert als imago. Een andere grote groep vormen de soorten met één generatie die als rustlarve overwintert. De levenscyclus van de schorzijdebij *Colletes halophilus* blijft buiten deze hoofdtypen omdat onvoldoende zekerheid bestaat over hoe deze soort de winterperiode doorkomt. Er zijn sterke aanwijzingen dat deze monovoltiene soort een afwijkende levenscyclus heeft en als niet volgroeide larve overwintert (VAN LITH 1937A, SOMMEIJER 2009, SOMMEIJER ET AL. 2012). Ook de levenscyclus van de roodbruine groefbij *Lasioglossum xanthopus* is nog onvoldoende bekend en daarom niet meegerekend. Het lijkt in

Figuur 22
De zes hoofdtypen van levenscycli.

Legenda
- ei
- larve
- rustlarve
- pop
- imago in nest
- imago buiten nest
- Ⓟ = paring



Type levencyclus	Aantal soorten in Nederland	Voorbeelden van vliegtijddiagrammen
1. monovoltien, overwintering als rustlarve	131	*Heriades truncorum*
2. monovoltien, overwintering als imago in het nest	97	*Anthophora plumipes*
3. monovoltien, overwintering als imago buiten het nest	2	*Ceratina cyanea*
4. monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje	96	*Lasioglossum leucozonium* en *Bombus lapidarius*
5. monovoltien, overwintering als geïnsemineerd vrouwtje (koningin) met volk	1	*Apis mellifera* (koninginnen worden in het veld niet waargenomen)
6. bivoltien, overwintering als imago in het nest	26	*Andrena bicolor*



Tabel 4
Vliegtijddiagrammen van de zes hoofdtypen van levenscycli bij bijen in Nederland.

ons land een solitaire soort waarvan de meeste mannetjes laat in het jaar vliegen als vrijwel geen vrouwtjes meer worden waargenomen. Waarschijnlijk gaan bij ons de vrouwtjes geïnsemineerd de winter in en hebben ook deze late mannetjes al gepaard. In zuidelijke streken overwinteren de mannetjes, evenals de vrouwtjes. Misschien hebben we daar te maken met een levenscyclus die lijkt op type 3 (tabel 4).
Zo'n 26 soorten hebben duidelijk twee generaties per jaar. Dit zijn bijna allemaal zandbijen *Andrena* en hun specifieke koekoeksbijen uit het genus *Nomada*. Uitzondering vormt de biggenkruidgroefbij *Lasioglossum villosulum*, de enige soort van dit genus die twee generaties per jaar heeft en als geïnsemineerd vrouwtje overwintert.
Een interessante uitzondering op de hier geschetste indeling betreft de solitaire bosgroefbij *Lasioglossum fratellum*. De vrouwtjes van deze soort leven uitzonderlijk lang en overwinteren tweemaal (FIELD 1996, VON DER HEIDE 1992). Dit is een vorm van risicospreiding in de tijd, die we iteropariteit noemen. Een ongunstig jaar kan dan toch worden overleefd, omdat er in het jaar daarop nogmaals een reproductiekans is. Soorten met een dergelijke risicospreiding kunnen daarmee veel noordelijker voorkomen.

HOOFDSTUK 4 BIJEN EN BLOEMEN

MANJA M. KWAK

Bijen en bloemen: iedereen weet dat ze iets met elkaar te maken hebben, maar weinigen weten er het fijne van. Bijen blijken in lichaamsbouw en levenswijze volledig aangepast aan het verzamelen van stuifmeel. Omgekeerd zijn veel bloemen ingericht op het aantrekken van insecten, waaronder bijen. Soms is de relatie heel specifiek en zijn bepaalde bijen gebonden aan bepaalde bloemen maar vaker is de voorkeur van plant en bij minder sterk. Waardoor worden zulke verschillen veroorzaakt? De antwoorden blijken te vinden in zaken als tonglengte en nectar- en stuifmeeleigenschappen.

INLEIDING

Bijen houden van bloemen en bloemen houden van bijen. Dat is zeker waar, maar het is slechts een deel van de werkelijkheid. Er zijn namelijk veel meer insectensoorten die van bloemen houden. Bijen moeten de producten die bloemen leveren, met name nectar en stuifmeel, delen met andere insecten. Daardoor is de voor bijen beschikbare hoeveelheid nectar en stuifmeel afhankelijk van hoeveel bezoeken andere soorten insecten aan bloemen brengen.

Ongeveer 80% van de Nederlandse plantensoorten wordt door insecten bestoven (KWAK 1994B), de overige door wind of water, of de plant produceert zaad na zelfbestuiving. Bijen vormen samen met vliegen de belangrijkste bloembezoekers en bestuivers van de Nederlandse flora. Kevers, wantsen, mieren en vlinders spelen slechts een kleine rol als bestuivers (HOFFMANN 2005). Het belang van insectenbezoek voor de voortplanting van planten is duidelijk. Het omgekeerde, het belang van bloeiende planten voor insecten, in het bijzonder voor bijen, is veel groter. Dat komt doordat bijen geen alternatieve voedselbronnen hebben: zij zijn volledig afhankelijk van bloemproducten. Verreweg de meeste plantensoorten ontvangen bezoek van meerdere soorten bestuivers; bovendien kan een aantal plantensoorten zich op een andere manier voortplanten (zelfbestuiving, ongeslachtelijke voortplanting) waardoor ze niet totaal afhankelijk zijn van bestuiving door één of meerdere insectensoorten. Voor een langlevende plantensoort is het geen ramp om gedurende een jaar weinig of geen zaad te produceren. Van veel plantensoorten ligt in de grond een hoeveelheid niet gekiemd zaad, de zaadbank, die afhankelijk van de soort na kortere of langere tijd kan kiemen (KWAK & BEKKER 2006).

Wat maakt bijen nu zo bijzonder juist in relatie tot planten? Bijen zijn voor het volbrengen van hun levenscyclus volledig afhankelijk van twee plantaardige producten: nectar (energie voor zowel larve als volwassen individu) en stuifmeel (eiwitten, vooral van belang voor de larven). Bijen zijn bij het bloembezoek meestal gericht op zoek naar stuifmeel en/of nectar om daarna het verzamelde materiaal naar het nest te brengen. Dat betekent dat hun actieradius beperkt is; zij moeten immers steeds heen en weer vliegen tussen bloemen en nestelplaats. Voor andere bloembezoekende insecten zoals zweefvliegen, waarvan de larven van ander voedsel leven dan stuifmeel of nectar, geldt dat niet. Hoe kleiner de bij, hoe korter die afstand is (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002, GREENLEAF ET AL. 2007). Een kleine bij als de ranonkelbij *Chelostoma florissomne* vliegt 150 m vanaf het nest, een middelgrote bij zoals de asbij *Andrena cineraria* vliegt tot 300 m. Een grote bij zoals een hommel overbrugt enkele honderden meters tot enkele kilometers tijdens het foerageren (KWAK ET AL. 1991, 1998). Aardhommels *Bombus terrestris* bleken tot 1750 m van het nest te foerageren maar moshommels *B. muscorum* tot 200 m (WALTHER-HELLWIG & FRANKL 2000). Een uitzondering op de relatie tussen lichaamsgrootte en vliegafstand vormt de honingbij. Hiervoor zijn afstanden tot 10 km gemeten (BEEKMAN & RATNIEKS 2000). De meeste kans om veel bijensoorten aan te treffen is wanneer de omgeving van de nestplaats bloemrijk is met veel voor insecten aantrekkelijke plantensoorten. De rijkdom aan dergelijke planten blijkt een goede voorspeller te zijn voor het aantal bloembezoekende insecten (BATÁRY ET AL. 2010, FRÜND ET AL. 2010, HOFFMANN 2005). Deze voorspelling komt goed uit bij bijen: hoe meer plantensoorten des te meer verschillende typen bloemen en des te meer verschillende bijensoorten (HOFFMANN & KWAK 2008, KOHLER ET AL. 2008). Hoe langer er plantensoorten bloeien, hoe meer soorten insecten gedurende het seizoen voedsel kunnen zoeken.

Bijen maar ook andere bloembezoekers worden door bloemen aangetrokken door middel van vorm, kleur, geur en voelbare kenmerken (DÖTTERL & VEREECKEN 2010). Bijen hebben veelal een behaard lichaam, met haren (parasitair levende bijen uitgezonderd) waar stuifmeel gemakkelijk aan blijft hangen, wat gunstig voor bestuiving is. Ook zweefvliegen kunnen behaard zijn, maar bij hen is de beharing meestal minder dicht en zijn de haren onvertakt.

Bijen zijn ijverige bloembezoekers; ze gaan van bloem naar bloem en verdoen onderweg weinig tijd. Ook dit gedrag komt de bestuiving ten goede.

De relatie bij-bloem wordt sinds Sprengel (1793) (zie PROCTOR ET AL. 1996, WASER 2006) beter begrepen. De complexiteit en fragiliteit van relaties tussen planten en hun bestuivers wordt tegenwoordig algemeen onderkend maar in Nederland nauwelijks onderzocht. Onderzoek in het verleden richtte zich op één plantensoort met zijn bloembezoekende insecten; denk aan het Verkade-album *De bloemen en haar vrienden* (THIJSSE 1934). Het afgelopen decennium is er steeds meer aandacht gekomen voor de planten- en diergemeenschap als groter geheel. Zowel planten als hun bestuivers leven niet geïsoleerd. Planten moeten hun bestuivers delen en bloembezoekers moeten voedselplanten delen met andere insecten (voedselwebben).

In dit hoofdstuk wordt bloembezoek door bijen zowel vanuit de bij als vanuit de plant besproken.

BIJEN OP BLOEMBEZOEK

Nectar verzamelen

Bijen zijn er in allerlei maten: van 3-4 mm (*Hylaeus*, *Lasioglossum*) tot 2,5 cm (de blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea*). De tonglengte in combinatie met de lichaamsbouw en -grootte bepaalt op welke bloemen de bij kan foerageren. Met een slanke kop en een korte tong kan een bij toch nog diep in de bloem komen. Een brede kop komt vaak



Figuur 1
Deze werkster van de weidehommel *Bombus pratorum* klapt haar tong uit voordat ze landt op de bloemen van witte rapunzel.

niet verder dan de bovenste helft van de bloembuis. Je zou denken dat insecten met een lange tong op alle bloemsoorten te vinden zijn, maar dit is niet zo. Er bestaat een relatie tussen lichaamsgrootte en tonglengte (onderzoek aan allerlei soorten bloembezoekende insecten): hoe langer de tong, hoe groter het lichaam. Soorten met een korte tong kunnen zowel een klein als groot lichaam hebben (STANG ET AL. 2006). Een lange tong kan op een bloem met een korte bloembuis juist in de weg zitten. Bijen bezitten een uitklaptong en in geval van een lange tong moet deze voor de landing uitgeklapt worden (fig. 1). Planten die weinig bloemen maken, bevatten over het algemeen veel nectar per bloem. Bloemen met veel nectar zijn doorgaans dieper dan bloemen met weinig nectar, zodat hun bezoekers een lange tong moeten hebben om de nectar te bereiken of er helemaal in zouden moeten kruipen, maar dit gebeurt niet. Er zijn veel minder bijensoorten met een lange dan met een korte tong. Het gevolg is dat hoe beter bereikbaar de nectar is, des te meer insectensoorten de plant bezoeken; plantensoorten waarbij de nectar diep verborgen ligt worden door een beperkt aantal insectensoorten bezocht (STANG ET AL. 2007).

Soms zit nectar diep in (de spoor van) een bloem. Om daar bij te kunnen bijten aardhommels een gat in de bloembuis of spoor (fig. 2, 3). Ze komen zo bij de nectar zonder de stempel of meeldraden aan te raken; door Thijsse (1934) werd dit 'diefstal met inbraak' genoemd. Hommels die een gat bijten worden primaire dieven genoemd. Secundaire dieven zijn insecten die op hun beurt gebruik maken van een dergelijk gat (verschillende hommelsoorten, honingbij). De toename van het aantal gaatjes in bloemen gedurende het seizoen loopt in Nederland gelijk met de toename van het aantal aardhommels. Plantensoorten waarop de bijtgaatjes gemakkelijk waargenomen kunnen worden zijn grote ratelaar, smeerwortel, akelei en dophei (KWAK & TIELEMAN 2000). Diefstal zónder inbraak wordt gepleegd door insecten die zonder de bloem te beschadigen en zonder de meeldraden en stempel aan te raken toch nectar zuigen. Vlinders kunnen soms hun lange dunne roltong toch in de bloembuis krijgen van bloemen die anders door insecten 'geopend' moeten worden, bijvoorbeeld met behulp van hun gewicht (fig. 4).

Stuifmeel verzamelen en transporteren

De meeste bijensoorten zijn harig, waardoor stuifmeel gemakkelijk blijft hangen. Door een bloem te bezoeken raakt een bij de helmhokken van de meeldraden aan en blijven de stuifmeelkorrels tussen de haren hangen. Dit passieve verzamelen van stuifmeel treedt meestal op bij bloembezoek omwille van de nectar. Er vindt ook bloem-



Figuur 2
Inbraak: een aardhommel *Bombus terrestris* zuigt nectar door een gaatje dat gemaakt is in de bloembuis van een smeerwortelbloem.



Figuur 3
Inbraaksporen: bloemen van smeerwortel vertonen bijtgaatjes van aardhommels *Bombus terrestris*.



bezoek plaats waarbij het stuifmeel actief verzameld wordt; de bij heeft dan een bepaald gedrag waardoor stuifmeelkorrels uit de helmhokken loskomen. Dit gedrag kan bestaan uit het snel rondjes draaien in een bloem (bv. de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes*). Hommels hangen in een tomatenplant of komkommerkruid met de kaken vastgebeten aan een bloem terwijl ze vibreren met de vliegspieren (dit is te horen als een sissend geluid en wordt in Engelstalige literatuur 'buzz pollination' genoemd). De bijtsporen zijn aan de bloem te zien als bruine vlekjes. Hommelwerksters schrapen actief stuifmeel met de poten bij elkaar, hangend aan de bloem van zwartblauwe rapunzel. Het stuifmeel dat tussen de haren van een bij terechtkomt kan tijdens het bezoek aan een volgende bloem dienen voor de bestuiving. Het wordt dan afgezet op het stempeloppervlak als de bij daar 'toevallig' langskomt.

Sommige bijensoorten (maskerbijen *Hylaeus* en ertsbijen *Ceratina*) transporteren het stuifmeel door het eerst samen met nectar op te eten. In de maag wordt het dan naar het nest gebracht. Door de beperkte omvang van de maag kan niet veel stuifmeel tegelijkertijd getransporteerd worden. De meeste in Nederland voorkomende bijensoorten hebben een beharing die uitwendig transport van grote hoeveelheden stuifmeel mogelijk maakt.

Het meeste stuifmeel wordt met de poten bij elkaar geveegd en getransporteerd naar een 'transportplek' op het lichaam. Honingbijen en hommels bezitten hiertoe een korfje (corbicula) aan de achterste poten. De zijkanten van de schenen zijn voorzien van lange haren die een 'korfje' vormen. De schenen hebben een centrale haar waaromheen het stuifmeel geplakt wordt. Aan het stuifmeel wordt een klein beetje nectar toegevoegd; soms wordt daardoor de kleur donkerder (fig. 5) (zie verder hoofdstuk 15). Buikverzamelaars zoals behangersbijen *Megachile* transporteren stuifmeel in de haren aan de buikzijde van het achterlijf (in de zogenaamde buikschuier), pluimvoetbijen *Dasypoda* tussen de lange haren van de schenen en dijen van de achterpoten. Bij zandbijen *Andrena* zijn schenen, dijen én heupen voorzien van speciale haren voor het transporteren van stuifmeel (fig. 6). Bijen van het genus *Melitturga* (niet in Nederland voorkomend, wel in Duitsland) bevochtigen het stuifmeel en kneden het in ringen om de achterpoten. Alleen stuifmeel dat niet bevochtigd is met nectar kan dienen voor bestuiving van bloemen.

Bijen die op zoek zijn naar nectar poetsen vaak lange tijd achtereen hun lijf niet en zien er dan bepoederd uit. Dit geldt bijvoorbeeld voor mannelijke hommels (fig. 7) en werksters van de honingbij (fig. 8). Parasitair levende bijen drinken nectar voor hun eigen energiebehoefte waardoor ze ook voor bestuiving kunnen zorgen; ze verzamelen echter niet actief stuifmeel en hebben ook geen speciale voorzieningen om stuifmeel te transporteren. Parasitair levende bijen zoals koekoekshommels kunnen onder het stuifmeel zitten en/of pollinia dragen (fig. 9). Over de betekenis van koekoeksbijen als bestuivers is weinig bekend.

Vliegtijden

De meeste bijensoorten vliegen in juni en juli (fig. 10), wanneer veel Asteraceae (soms nog met de oude naam composieten aangeduid) bloeien. De vliegtijd van solitair levende bijen is kort, een paar weken (PEETERS ET AL. 1999, zie hoofdstuk 3). Op enkele uitzonderingen na is er één gene-

◀◀ **Figuur 4**
Werkster van de akkerhommel *Bombus pascuorum* op veldsalie. Door hun gewicht zijn hommels in staat om bloemen te openen die voor lichtere bloembezoekers gesloten blijven. Twee meeldraden raken de rugzijde van de hommel aan doordat deze met haar kop tegen de vergroeide basis van de meeldraden aanduwt op zoek naar nectar.



◀ **Figuur 5**
Een werkster van de aardhommel *Bombus terrestris* heeft stuifmeel verzameld op brem. Door het bevochtigen met nectar is het stuifmeel in het korfje iets anders van kleur dan het droge stuifmeel op het borststuk.



◀ **Figuur 6**
Een vrouwtje van de knautiabij *Andrena hattorfiana* verzamelt stuifmeel op beemdkroon. Het verzamelde stuifmeel is als donkerroze massa zichtbaar aan de achterpoten.





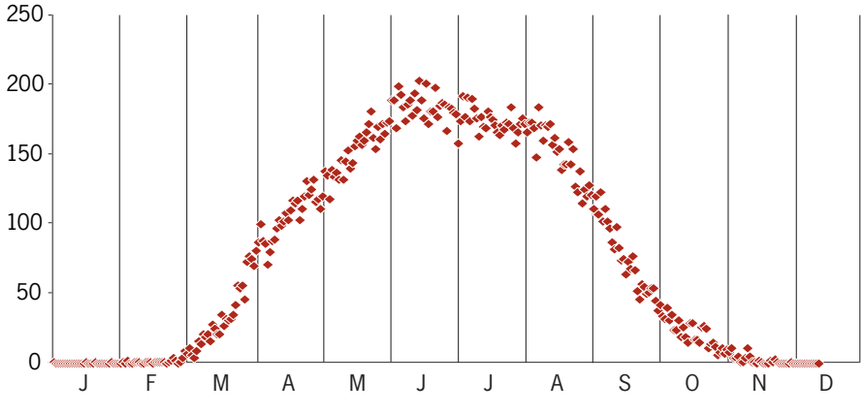
Figuur 7-8
Bijen die op zoek zijn naar nectar slaan vaak geen acht op het stuifmeel dat tijdens het bloembezoek op het lichaam achterblijft, zoals deze mannelijke hommel (fig. 7) en honingbijwerkster (fig. 8) op zwartblauwe rapunzel.



Figuur 9
Deze koekoekshommel draagt aan de voorzijde van de kop zogenaamde pollinia: stuifmeelpakketjes van orchideeën.

ratie per jaar. Individuen van sociaal levende soorten leven ook maar enkele weken, maar de soort is met steeds weer jonge individuen gedurende een groot deel van het jaar aanwezig en deze kunnen de later bloeiende bloemen bezoeken.
De vliegtijd van een solitair levende, specialistische bijensoort moet samenvallen met de hoofdbloei van haar favoriete plantensoort. Maaien kan herbloei stimuleren, maar ten tijde van de herbloei zijn de eerste bijen vaak al weer verdwenen, waardoor de bezoekersfauna tussen de twee bloeitijdstippen aanzienlijk kan verschillen.
Een aantal plantensoorten opent en sluit de bloemen op bepaalde tijdstippen van de dag (bloemenklok), waardoor deze niet de hele dag toegankelijk zijn voor bijen. Ook zonlicht beïnvloedt het openen van bloemen. Sommige soorten bijen laten zich insluiten in de bloemhoofdjes van bepaalde Asteraceae en overnachten daar. Ook de bloemen van klokjes worden door bijen vaak als schuilplaats gebruikt.
De bloeiduur van individuele bloemen wordt sterk beïnvloed door de hoeveelheid bezoek per tijdseenheid. Hoe meer bezoek, des te korter de bloem bloeit (PRIMACK 1985); bij klaprozen is dit gemakkelijk waar te nemen. Klaprozenbloemen gaan 's morgens vroeg open. Hommels (vooral de aardhommel *Bombus terrestris*) en de snorzweefvlieg *Episyrphus balteatus* zijn de eerste bezoekers, gevolgd door honingbijen. Om 12.00 uur kan al het stuifmeel verdwenen zijn en vallen de rode kroonbladen af; de bezoekers moeten dan op zoek naar andere voedselplanten. Dus hoewel een bijensoort zich gedurende langere tijd kan specialiseren op een bepaalde plantensoort (bloemvastheid), dwingt het bloeiverloop van de plant de bij om op een andere soort over te stappen.

Figuur 10
Aantal bijensoorten dat per dag van het jaar in Nederland is aangetroffen (over de jaren heen bij elkaar opgeteld). Het hoogste aantal (203 soorten) is gevonden op 10 juni. Bron: databestand EIS-Nederland.



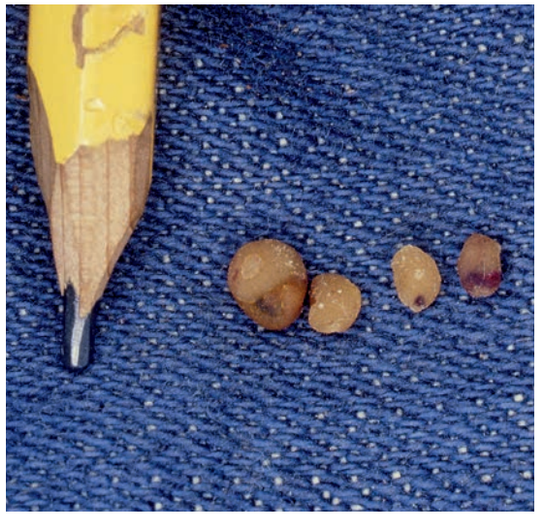
Bloemvastheid
Al naar gelang het aantal plantensoorten dat bezocht wordt, worden bijen verdeeld in polylectische (veel plantensoorten bezoekend uit veel families), oligolectische (weinig plantensoorten bezoekend behorende tot een paar families, de bezochte plantensoorten en -geslachten liggen vast) en monolectische (de bezochte plantensoort en -geslacht ligt vast) bijensoorten (CANE & SIPES 2006). Sommige polylectische bijensoorten zijn bloemvast: ze vliegen langere tijd op één bepaalde plantensoort. Dit kan komen doordat er geen andere bloeiende planten in de omgeving zijn of doordat de bij individuele keuzes maakt die tijdelijk zijn. Hoe minder plantensoorten per vlucht bezocht worden, hoe groter de kans is dat de bloem met soorteigen stuifmeel wordt bestoven. De bloemvastheid is vast te stellen aan het gedrag van de bij in het veld en aan de samenstelling van het stuifmeel tussen de haren of in de korfjes (fig. 11). Niet alleen bijen kunnen zich beperken tot een of enkele plantensoorten, ook plantensoorten kunnen afhankelijk zijn van

slechts één of enkele insectensoorten, waaronder bijen. Een plantensoort die bestoven wordt door een of enkele insectensoorten noemen we een specialist. Een plantensoort bestoven door vele soorten insecten is een generalist. Het belang van een bijensoort voor de bestuiving van een plantensoort hangt af van de talrijkheid van de bijensoort (aantal exemplaren), de vliegduur per dag, het aantal bezochte bloemen per tijdseenheid en de bloemvastheid. Honingbijen kunnen in vergelijking met hommels met veel exemplaren aanwezig zijn, een kortere werkdag hebben, minder bloemen per minuut bezoeken en een grote bloemvastheid hebben. Ze vliegen graag met zonnig weer, hun bezoeksnelheid is hoog en de kans op afzetten van soorteigen stuifmeel op de stempel is groot. Specialistische bijensoorten zijn vaak niet de meest voorkomende insectensoort op een plant; de meeste plantensoorten worden ook door andere insectensoorten bezocht. Slechts weinig plantensoorten zijn zo gespecialiseerd dat ze door slechts één bijensoort bezocht worden (zie tabel 1). Het analyseren van de stuifmeelsamenstelling op stempels geeft het resultaat van alle bezoekers tezamen. In Frankrijk bleken de stempels van duifkruid (bezocht door de specialistische pluimvoetbij *Dasypoda argentata*; niet in Nederland voorkomend) nauwelijks andere soorten stuifmeel te bevatten. Hoe verder naar het noorden (tot en met een kunstmatige populatie in de proeftuin in Haren) des te minder de soort door pluimvoetbijen bezocht werd, maar meer door zweefvliegen, honingbijen en hommels. Bovendien bleek er meer soortvreemd stuifmeel op de stempels aanwezig te zijn (KWAK & VELTEROP 1997). Om snel de betekenis van insecten voor de bestuiving van een plant te bepalen voldoet in veel gevallen het vaststellen van het aantal bloembezoekers per insectensoort. De talrijkste is vaak de belangrijkste bestuiver, ondanks het feit dat insectensoorten in bestuivingsefficiëntie kunnen verschillen.

EIGENSCHAPPEN VAN PLANTEN

Nectar

Bloemen produceren nectar in het nectarium, dat meestal gelegen is op de bloembodem. Nectar bevat vooral in water opgeloste suikers, met name fructose, glucose en sacharose. Die suikers kunnen worden omgezet in energie, bijvoorbeeld om te kunnen vliegen. Daarnaast kan nectar aminozuren, vitamines, eiwitten, antioxidanten en nog veel meer voedingsstoffen bevatten (BAKER & BAKER 1983).
Planten verschillen sterk in de hoeveelheid, concentratie en samenstelling van hun nectar. De meeste planten produceren nectar in concentraties van 10-40% suiker. Net aangemaakte nectar heeft een lagere suikerconcentratie en is daardoor minder stroperig dan nectar die al langer in de bloem aanwezig is. Heel stroperige nectar is voor bijen lastig op te nemen. Daar staat de hoge energie-inhoud van deze nectar tegenover. De bij moet voortdurend een keuze maken en dit geldt speciaal voor nectar verzamelende honingbijen en hommels; zij leggen een grote of kleine voorraad nectar aan, wat andere soorten niet doen. De bij staat bij het verzamelen voor een dilemma: een groot volume met een kleine energie-inhoud of een klein volume met grote energie-inhoud. Wat een bij beslist zal mede afhangen van de afstand tussen foerageergebied en nest of kolonie.



Figuur 11
Stuifmeelklompjes van hommels die gevangen zijn op zwartblauwe rapunzel. Zoneringen wijzen erop dat de hommel gedurende enige tijd achtereen op één plantensoort stuifmeel heeft verzameld, en vervolgens op een andere. Het rapunzelstuifmeel is paars, het lichtgele stuifmeel is afkomstig van grote ratelaar.

Doordat planten verschillen in het dagritme van hun nectarproductie moeten bijen zich hieraan aanpassen. Sommige soorten kan de bij beter 's morgens vroeg bezoeken en een andere soort juist laat in de middag.
Niet alle plantensoorten produceren nectar. Door insecten bezochte soorten die geen nectar aanmaken zijn bijvoorbeeld klaproos, roos, lupine (fig. 12) en bitterzoet. Veel windbestoven planten, met uitzondering van bijvoorbeeld wilgen, maken ook geen nectar.

Stuifmeel

Stuifmeel wordt door bijen gebruikt als eiwitbron voor de larven. Sommige volwassen individuen eten zelf ook stuifmeel, zoals hommelkoninginnen in het voorjaar. Door de eiwitten in het stuifmeel ontwikkelen haar ovaria zich.
Afhankelijk van de plantensoort wordt er veel of weinig stuifmeel gemaakt. De kleur kan wit, bijna zwart, geel, groen, blauw, oranje of rood zijn, met alle nuances daartussen. De meeste soorten hebben geel, groenig of beige gekleurd stuifmeel. Een bijzondere kleur stuifmeel, donkerpaars bij zwartblauwe rapunzel (fig. 11) of vaal paars bij zandblauwtje, kan een handige bijkomstigheid vormen bij stuifmeelonderzoek, omdat zo direct vastgesteld kan worden op welke plant de bij stuifmeel heeft verzameld.



Figuur 12
Een aardhommel *Bombus terrestris* benadert de bloemen van lupine, een plant die alleen stuifmeel produceert, geen nectar. De antennen zijn sterk naar voren gericht om de aanwezigheid van stuifmeel aan de geur vast te stellen.

De grootte van stuifmeelkorrels varieert van 7 µm (bosvergeet-mij-nietje) tot 127 µm (middelste teunisbloem) (KIRK 1994). De meeste plantensoorten hebben stuifmeelkorrels van 20-50 µm groot. Of bijen een voorkeur voor een bepaalde grootte van stuifmeelkorrels hebben is onbekend. Het is wel opvallend dat honingbijen en hommels zelden stuifmeel verzamelen op bijvoorbeeld duifkruid, beemdkroon of blauwe knoop, die grote stuifmeelkorrels hebben, terwijl ze deze planten wel bezoeken als nectarbron. Genoemde plantensoorten hebben elk wel gespecialiseerde bijen die het stuifmeel verzamelen. Müller et al. (1997) meldden dat bijensoorten die bloemen met grote stuifmeelkorrels bezoeken, zoals Malvaceae en Dipsacaceae, 'beenborstels' hebben die ijl behaard zijn, met lange haren die weinig of niet vertakt zijn; de borstels van soorten die kleine stuifmeelkorrels vervoeren, bijvoorbeeld van

BARBARA GRAVENDEEL
THOMAS PRZYBYLOWICZ

BIJEN EN ORCHIDEEËN: WAAROM BEDRIEGEN ZO SLECHT NOG NIET IS

Een derde van alle soorten orchideeën produceert geen nectar. Desondanks blijven bijen en andere insecten hun bloemen bezoeken. Darwin en Sprengel verwonderden zich hier al over, omdat zij veronderstelden dat bijen over een zekere mate van intelligentie beschikken. Wat zij niet wisten, is dat orchideeën zich gedurende miljoenen jaren gespecialiseerd hebben in het succesvol bedriegen van bestuivers. Ze doen dit op verschillende manieren, waarvan het nabootsen van voedselplanten en seksuele deceptie het meeste voorkomen.

Nabootsen van voedselplanten

Sommige orchideeën bedriegen hun bestuivers door te lijken op voedselplanten die wel een beloning in de vorm van nectar aanbieden. Een voorbeeld is het rood bosvogeltje, dat bestoven wordt door klokjesbijen *Chelostoma* en glansbijen *Dufourea*. De vrouwtjesbijen verzamelen stuifmeel van klokjes, die in ultraviolet licht op het bosvogeltje lijken. Deze orchideeën doen de vorm en kleur van de klokjes na en bloeien in dezelfde periode als de klokjes. De naar voedsel zoekende vrouwtjesbijen zorgen voor stuifmeeloverdracht totdat ze leren de bedriegende orchideeën te vermijden. Om dit leerproces te vertragen komen deze orchideeën in lage dichtheden voor. Ze bloeien alleen in het vroege voorjaar omdat bijen dan nog ervaring moeten krijgen in het herkennen van bedriegers. De bloemen van de Israëlitische orchis lijken om dezelfde reden op lelies van het genus *Bellevalia* (druifjes) en bedriegen verschillende soorten sachembijen *Anthophora*, hommels *Bombus* en langhoornbijen *Eucera*. Er zijn ook beloningloze orchideeën als de vlierorchis die bloemen in twee kleuren produceren en hun bestuivers, de steenhommel *Bombus lapidarius* en de boshommel *B. sylvarum*, zo nog wat langer aan het lijntje weten te houden.





Figuur 13-14
Een akkerhommelwerkster *Bombus pascuorum* steekt haar tong in de bloem van een harlekijn, waardoor de pollinia van deze orchidee zich aan haar tong kunnen hechten. De harlekijn bedriegt zijn bestuivers met een mix van algemene voedselplantkenmerken zoals helder gekleurde bloemen met opvallend getekend bloemdek en een nectarloze spoor. Bestuiving vindt plaats doordat de pollinia zich tijdens het zoeken naar nectar in de spoor aan de basis van de tong van de hommel hechten en in een volgende bloem weer aan de stempel blijven plakken.

Seksuele deceptie

Andere orchideeën imiteren de geur, beharing en vorm van vrouwtjesbijen. In tegenstelling tot voedselplantnabootsing, waar vooral het uiterlijk wordt nagedaan, is nu geur het belangrijkste. Feromonen, geurstoffen die geassocieerd worden met seksuele aantrekking, worden in de bloemen aangemaakt in veel hogere concentraties dan in de vrouwtjesbijen. Het resultaat is dat mannetjesbijen fanatiek proberen te paren met deze orchideeënbloemen. Bij het fysieke contact wordt stuifmeel overgebracht op de mannetjesbij, waarna bestuiving kan plaatsvinden wanneer deze een volgende orchidee bezoekt. Doordat elke individuele orchideeënbloem een ander geurenpalet produceert, duurt het wat langer voordat bijen leren om deze bedriegers te vermijden. Spiegelorchissen ontwikkelden dit syndroom met uitzondering van de bijenorchis, die zichzelf bestuift. Bij het vrouwenschoentje glijden de op feromonen afkomende zandbijen *Andrena* en groefbijen *Lasioglossum* na het landen de bloem in doordat de lip spekglad is. De bijen moeten zich langs de pollinia en stempel wurmen om de bloemen weer te kunnen verlaten en zorgen zo voor bestuiving. Dit valkuilmechanisme is uniek voor de bloemen van vrouwenschoentjes.

Voor- en nadelen

Bovenbeschreven bedrog lijkt nadelig voor bijen. De geïnvesteerde energie in voedselzoeken en paringen levert immers geen nectar of nageslacht op. Dafni (1984) voert echter aan dat deze visie niet klopt. De conditie van mannetjesbijen verbetert bijvoorbeeld door schijnparingen. De mannetjes worden zo aantrekkelijker voor vrouwtjes later in het seizoen. Deze – en mogelijk nog andere – voordelen zorgen er waarschijnlijk voor dat bijen zich blijvend in de luren laten leggen door orchideeën.

wilg, zijn dicht behaard met sterk vertakte haren.
Het oppervlak van een stuifmeelkorrel kan glad zijn of voorzien van stekels of andere structuren. Bij sommige plantensoorten, zoals soorten uit de heifamilie, worden de korrels als 'tetrade' (vier korrels aan elkaar) verspreid. Teunisbloem en kaasjeskruid produceren stuifmeel waarvan de korrels aan elkaar gekleefd zijn tot draden: viscinedraden of stuifmeeldraden. Soms wordt dit stuifmeel door honingbijen verzameld maar later toch weer uit de kast gewerkt.
Bij orchideeën en zijdeplantsoorten wordt het stuifmeel als twee pakketjes afgeleverd: de pollinia. Deze pollinia worden afhankelijk van de plantensoort en de insectensoort op de kop, borststuk of achterlijf geplakt (zie kader 'Bijen en orchideeën'). Een insect heeft vaak grote moeite om pollinia weg te poetsen (fig. 9). Bij bezoek aan een volgende bloem (orchidee of zijdeplant) kan een deel of het gehele pollinium op de stempel worden afgezet waarmee bestuiving een feit is. Het is niet bekend of bijen pollinia als voedsel gebruiken.
Slechts een klein deel van het stuifmeel dat een bloem produceert komt daadwerkelijk op de stempel van een andere bloem terecht (0,01-2,9%; KWAK ET AL. 1998). Een groot deel wordt gebruikt als voedsel, maar een aanzienlijk deel gaat verloren tijdens het poetsen. Bijen halen niet al het aanwezige stuifmeel bij een bezoek uit de bloem; bij slangenkruid verwijderen hommels per bezoek 44% en de helft hiervan blijft aan de hommel hangen, de rest gaat verloren tijdens het poetsen en valt in de vegetatie of op de grond. Uiteindelijk komt bij door hommels bezocht slangenkruid slechts 0,15% van het geproduceerde stuifmeel op de stempels terecht (RADEMAKER ET AL. 1997). Stuifmeel dat op het hommellijf terecht is gekomen wordt achtereenvolgens op meerdere bloemen afgezet. Dit wordt 'pollen carry-over' genoemd. Het aantal bloemen waarop stuifmeel wordt afgezet is afhankelijk van zowel het soort insect als de plantensoort. Voor slangenkruid is vastgesteld dat stuifmeel afkomstig van één bloem op ten minste 18 bloemen terechtkomt (RADEMAKER ET AL. 1997). Voor veldsalie bedraagt de carry-over ten minste 19 (volgens het verloop van de curve tot 113 bloemen) en voor zwartblauwe rapunzel 15 bloeiwijzen (volgens het verloop van de curve 34) (Manja Kwak ongepubliceerde gegevens). Bij het rapunzelklokje bleek 3,7% van het geproduceerde stuifmeel te dienen voor bestuiving en 95,5% voor de voeding van de larven van de grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi*; slechts 0,8% van het stuifmeel bleef in de bloem ongebruikt achter (SCHLINDWEIN ET AL. 2005).
Bijenlarven gebruiken de inhoud van stuifmeelkorrels: het is een eiwitbron. De harde wand blijft na vertering intact. Aan de uitwerpselen van hommellarven, overgebleven in een akkerhommelnest in het gebied van de Drentsche Aa, werden de belangrijkste voedselplanten gedurende het seizoen (op grond van het aantal stuifmeelkorrels) vastgesteld (KWAK 1995). Stuifmeel van grote ratelaar was het talrijkst (46%), daarna kwamen vlinderbloemen (25%, zonder klaver en rolklaver) en roosachtigen (mogelijk framboos, braam en roos) met 18%. Stuifmeel van *Solanum*, mogelijk van bitterzoet, haalde nog 4%, ondanks dat de soort niet veel voorkwam. Doordat de wand van de stuifmeelkorrel niet verandert kan ook bij museumexemplaren van bijen stuifmeelonderzoek verricht worden. Kleijn & Raemakers (2008) onderzochten de voedselplantkeuze van twee groepen hommels: hommels die vroeger algemeen waren en nu zeldzaam geworden zijn en hommels die vroeger en nu algemeen zijn. Zij vonden geen relatie tussen de achteruitgang van voedselplanten en de achteruitgang of verdwijning van hommelsoorten die nu bedreigd zijn.

RELATIES

Generalisten en specialisten: bijen

Bloembezoekers worden onderverdeeld in generalisten en specialisten. Generalistische bijen zijn soorten die vele plantensoorten bezoeken om stuifmeel te halen (polylectische soorten); de honingbij is de koploper. Soorten die een lange vliegtijd hebben, zijn vanzelfsprekend generalisten. Individuen van generalisten kunnen zich tijdelijk wel specialiseren op één of enkele plantensoorten zoals werksters van de honingbij of van hommels.
Bijensoorten die gespecialiseerd zijn op één of enkele voedselplanten worden mono- of oligolectisch genoemd. Deze specialisatie betreft bijna altijd het verzamelen van stuifmeel door vrouwtjes en zelden van nectar (WCISLO & CANE 1996). De voedselplant wordt soms ook gebruikt voor balts en paring (LUNAU 2004). Bij gebrek aan de voorkeursplantensoort kan een nauwe verwant bezocht worden. Praz et al. (2008b) slaagden erin de larven van de oligolectische tronkenbij *Heriades truncorum* op te kweken met stuifmeel van andere dan de voorkeursvoedselplanten (Asteraceae). Eenmaal volwassen bleken de vrouwtjes toch weer naar Asteraceae te vliegen. Gespecialiseerde bijen hebben ook nectar nodig om te kunnen vliegen en dat kan niet altijd bemachtigd worden op de plantensoort waarop ze voor stuifmeel (of olie) gespecialiseerd zijn. De gewone slobkousbij *Macropis europaea* (fig. 15), die op grote wederik vliegt en daar olie en stuifmeel verzamelt (VOGEL 1986), is ook aan te treffen op enkele andere plantensoorten die in de buurt van grote wederik groeien, zoals wolfspoot, kattenstaart, watermunt en akkerdistel (HOFFMANN 2005).



Figuur 15
Een gewone slobkousbij *Macropis europaea* duikt in de bloem van grote wederik. Aan de achterpoten kleven klompjes olie gemengd met stuifmeel verzameld op deze plant.

Vrouwtjes en mannetjes van een gespecialiseerde bijensoort kunnen in hun betekenis voor de bestuiving van de plant verschillen. Vrouwtjes van de knautiabij *Andrena hattorfiana* zijn oligolectisch op beemdkroon (fig. 6), duifkruid en verwante soorten en zijn daardoor belangrijke bestuivers. De mannetjes blijken elders in Europa de bestuivers van de endemische orchidee *Ophrys aveyronensis* te zijn (PAULUS & GACK 1999).
Specialistische bijen verwijderen meer stuifmeel per tijdseenheid dan niet gespecialiseerde bezoekers (CANE & PAYNE 1988, STRICKLER 1979, THØSTESEN & OLESEN 1996). Of die specialistische bijen nu ook de beste bestuivers zijn gemeten in aantal afgezette stuifmeelkorrels per tijdseenheid of in aantal zaden gevormd per bezoek is nauwelijks bekend (OLSEN 1997). Duidelijk is dat de lading meestal soortzuiver zal zijn (bv. bij het rapunzelklokje en de grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi* was 99,1% van het stuifmeel op de stempel inderdaad van het rapunzelklokje (SCHLINDWEIN ET AL. 2005).

Generalisten en specialisten: planten

Verreweg de meeste plantensoorten ontvangen bezoek van meerdere insectensoorten; dergelijke plantensoorten worden generalisten genoemd. De bezoekcombinatie bij-en-vlieg (vaak zweefvlieg) is het meest algemeen in de Nederlandse flora. Voorbeelden zijn boerenwormkruid, hertshooi en kattenstaart. Een klein aantal plantensoorten, specialisten genoemd, is aangewezen op bepaalde soorten of groepen bestuivers. Voorbeelden zijn grote ratelaar, lupine en kartelblad, alle aangewezen op bestuiving door hommels, of grote wederik, aangewezen op slobkousbijen *Macropis*.

Combinaties van specialisatie plant-bij

De combinatie generalistische plantensoort met generalistische bijensoort komt het meest voor (zie tabel 1). Veel plantensoorten hebben een aantal soorten insecten als bezoekers en die bezoekers kunnen weer meerdere plantensoorten bezoeken. Een voorbeeld van een echt generalistische bijensoort is de honingbij, een voorbeeld van een generalistische plantensoort is wolfspoot met als bezoekers (zweef)vliegen, vlinders, mieren, hommels en honingbijen (HOFFMANN 2005). Een generalistische plantenfamilie is die der Asteraceae; deze familie bevat soorten die door veel insectensoorten bezocht worden maar ook geslachten die door een beperkt aantal soorten bezocht en bestoven worden.
De combinatie van één gespecialiseerde bijensoort op één gespecialiseerde plantensoort is in Nederland zeldzaam, net als elders op de wereld (DÖTTERL & VEREECKEN 2010, WASER 2006). Grote wederik met slobkousbijen *Macropis* is daar een voorbeeld van. Op grote wederik is de slobkousbij de specialist en de plant schijnt daarop aangewezen te zijn voor bestuiving (VOGEL & WESTERKAMP 1991).
Van de combinatie gespecialiseerde bijensoort en generalistische plantensoort zijn in Nederland ongeveer 70 voorbeelden bekend. De gespecialiseerde bijensoort moet zijn voedselbron delen met een of meerdere insectensoorten.
Klokjes komen in Nederland in het wild voor met acht soorten (verwilderde tuinplanten niet meegerekend), waarvan het grasklokje het meest algemeen is. Op klokjes kunnen negen soorten bijen waargenomen worden, waaronder drie soorten klokjesbijen *Chelostoma* en de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*, maar ook hommels. In aanwezigheid van klokjesbijen werden hommels niet waargenomen als bezoekers en andersom (HOFFMANN 2005).
De combinatie gespecialiseerde bijensoort en generalistische plantensoort komt veel voor bij Asteraceae (18 soorten specialistische bijen) en vlinderbloemen (14 soorten specialistische bijen). Op Asteraceae foerageren onder andere vier soorten zandbijen *Andrena*, vier soorten zijdebijen *Colletes* en vier soorten metselbijen *Osmia*. Boerenwormkruid krijgt bezoek van een groot aantal insectensoorten waaronder de wormkruidbij *Colletes daviesanus*, die bij

Tabel 1
Voorbeelden van specialisatie in relaties tussen planten en bijen in Nederland.

Plant	Bij Mono- en oligolectische bijen (specialisten)	Polylectische bijen (generalisten)
Specialist	wederik – slobkousbijen *Macropis europaea*, *M. fulvipes* (één plantengenus)	dauwnetel – tuinhommel *Bombus hortorum*, akkerhommel *B. pascuorum* ratelaar – hommels *Bombus* kartelblad – hommels *Bombus* zwartkoren – hommels *Bombus* vlasbekje – hommels *Bombus* (ca. 100 plantensoorten)
Generalist	klokjes – klokjesbijen *Chelostoma*, sommige zandbijen *Andrena*, en glansbijen *Dufourea* (totaal negen bijensoorten) zandblauwtje – zandblauwtjesglansbij *Dufourea halictula* heggenrank – heggenrankbij *Andrena florea* ogentroost – ogentroostdikpoot *Melitta tricincta* beemdkroon – knautiabij *Andrena hattorfiana* wilg – grijze zandbij *Andrena vaga*, zwart-rosse zandbij *Andrena clarkella* struikheide – heizijdebij *Colletes succinctus*, heidezandbij *Andrena fuscipes* (70 plantensoorten)	honderden plantensoorten en tientallen bijensoorten bv. honingbij op vele plantensoorten akkerhommel op vele plantensoorten

voorkeur deze plant bezoekt, maar ook andere Asteraceae. In Drenthe zijn op stijf havikskruid en vertakte leeuwentand respectievelijk 36 en 31 insectensoorten waargenomen, inclusief de specialistische pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes*. Deze bijensoort draagt respectievelijk slechts 6 en 9% bij aan het totaal aantal bezoeken (VAN DER MUUREN ET AL. 2003) en is lang niet de talrijkste bezoeker. Fluitenkruid is een schermbloem die vele soorten insecten ontvangt, waaronder de fluitenkruidbij *Andrena proxima*, maar deze specialistische bij is veel minder talrijk op fluitenkruid dan vliegen. Andere voorbeelden van gespecialiseerde bijen op generalistische planten zijn de heizijdebij *Colletes succinctus* op struikhei, de knautiabij *Andrena hattorfiana* op beemdkroon en de heggenrankbij *Andrena florea* op heggenrank. Voorbeelden van de combinatie generalistische bijensoort en gespecialiseerde plantensoort zijn planten met grote bloemen die alleen succesvol bestoven worden door een bepaalde groep insecten. Hommels zijn de beste bestuivers voor een aantal soorten ratelaar, kartelblad en hengel, maar ook voor dauwnetel. Geschat wordt dat van dit type planten ongeveer 100 soorten in Nederland voorkomen.

BEHOEFTE VAN DE BIJ

Hoeveel stuifmeel nodig voor de ontwikkeling van een larve?

De larven van bijen worden gevoerd met stuifmeel dat door de moeder of bij kolonievormende soorten door de zussen wordt verzameld.

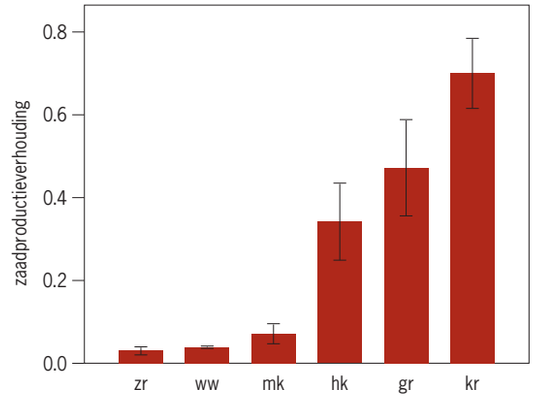
Voor bijen en andere bloembezoekende insecten zijn grotere populaties voedselplanten gunstiger omdat dan minder energie besteed wordt aan heen en weer vliegen. Maar kleine populaties kunnen toch ook een rol spelen. Natuurlijk speelt de soort een rol: een forse, bloeiende wilgenboom levert veel meer dan een bloeiende plant beemdkroon.

Vogel & Westerkamp (1991) beschrijven dat een dichte populatie van 20 planten van grote wederik voldoende is om de lokale populatie van de oligolectische gewone slobkousbij *Macropis europaea* te onderhouden. Verlaging van de populatiedichtheid leidde ertoe dat de planten niet meer bezocht werden. De laatste jaren wordt meer bekend over de behoefte aan stuifmeel van gespecialiseerde bijen. Lokale omstandigheden zoals het weer gedurende de vliegperiode zullen van grote invloed op de beschikbare hoeveelheid stuifmeel zijn. De gegevens in tabel 2 laten zien hoeveel bloemen er nodig zijn voor de groei van een individuele bij. Factoren die van grote invloed zijn op de hoeveelheid stuifmeel die bijen voor de larven kunnen verzamelen zijn hierin niet meegenomen: de aanwezigheid van andere soorten bloembezoekers en het verlies van stuifmeel tijdens het verzamelen en transport. Een derde factor, het feit dat bloemen op een plant niet allemaal tegelijkertijd hun stuifmeel afgeven, is ook niet meegenomen. Worden deze drie factoren meegerekend dan is het benodigde aantal bloemen veel groter. Het aantal benodigde planten is sterk afhankelijk van de bloemproductie;

Tabel 2
Hoeveelheid stuifmeel en bloemen nodig om een larve tot bij op te laten groeien. De tijd nodig voor het maken van het nest is niet meegerekend.

Relatie*	Bijensoort	Plantensoort	Aantal stuifmeelkorrels per bloem geproduceerd	Aantal stuifmeelkorrels nodig voor opgroei van één individu	Aantal bloemen nodig voor opgroei van één individu	Aantal voedselvluchten	Referentie
Sb-Gp	knautiabij *Andrena hattorfiana*	beemdkroon			12 hoofdjes, 2 planten	11 (= 12,1 uur)	Larsson 2005
Sb-Gp	knautiabij *Andrena hattorfiana*	beemdkroon			3,2 hoofdjes, 3,2 planten		Müller et al. 2006
Sb-Gp	duifkruidbij *Andrena marginata*	blauwe knoop	672 (56.448 per hoofdje)	120.494	2,13 bloemen, 0,3 plant	14 (= 17,3 uur)	Larsson 2006
Sb-Gp	duifkruidbij *Andrena marginata*	blauwe knoop			0,9 hoofdje, 0,2 plant		Müller et al. 2006
Sb-Sp	grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi*	rapunzelklokje	82.935	4.851.336	59 bloemen, 1,7 plant	niet beschikbaar	Schlindwein et al. 2005
Sb-Sp	klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*	grasklokje			66,3 bloemen, 16,6 planten		Müller et al. 2006
Sb-Gp	grote wolbij *Anthidium manicatum*	bergandoorn			1005,2 bloemen, 5,3 planten		Müller et al. 2006
Gb-Sp	hommel *Bombus vosnesenskii* (niet in Nederland)	divers	divers	430 mg (koningin), 100 mg (mannetje)	7020 bloemen voor koningin, 1950 bloemen voor mannetje	20 vluchten voor koningin (= ± 2 werkdagen), 5 vluchten voor mannetje (<1 werkdag), 9 vluchten per dag	Heinrich 1979
Gb-Gp	honingbij *Apis mellifera*	divers	divers	125-187,5 mg	2041-3656 bloemen	3,4-6,1 uur bij 10 bloemen per minuut	Hrassnigg & Crailsheim 2005 in Brodschneider & Crailsheim 2010

*S = specialist, G = generalist, b = bij, p = plant



Figuur 16
De verhouding in zaadproductie tussen afgedekte bloemen en open bestoven bloemen van zes plantensoorten, alle door hommels bezocht. Hoe dichter de waarde van de verhouding bij 1 ligt, hoe minder afhankelijk de plantensoort van insectenbezoek is.

zr = zwartblauwe rapunzel
ww = wilde weit
mk = moeraskartelblad
hk = heidekartelblad
gr = grote ratelaar
kr = kleine ratelaar

in tabel 2 is een schatting gebruikt, gegeven door de vermelde auteurs. Müller et al. (2006) hanteren een factor 2,5 voor een realistische schatting voor het aantal benodigde bloemen. Uit tabel 2 blijkt dat voor de knautiabij *Andrena hattorfiana* twee tot drie planten voldoende zouden zijn voor de groei van een larve. Voor een bijenpopulatie van twee vrouwtjes die elk vijf larven voeden is een populatie van ten minste 20-30 beemdkroonplanten nodig. Veldonderzoek in Zuid-Limburg wees uit dat de knautiabij aanwezig is op 90% van de groeiplaatsen met 50 of meer beemdkroonplanten. Bij 25 of minder planten bedroeg dit percentage slechts 30% (REEMER ET AL. 2008A).
De benodigde hoeveelheid nectar, voor het vliegen en verzamelen voor de larven, is buiten beschouwing gelaten. De functie van nectar voor de larven is nog onbekend. Gedacht wordt dat de aanwezigheid van nectar de pollenverteerbaarheid vergroot doordat de kieming van de stuifmeelkorrels geïnduceerd wordt. Dit zou een belangrijkere factor zijn dan de voedingswaarde van nectar (DOBSON & PENG 1997, ROULSTON & CANE 2000).

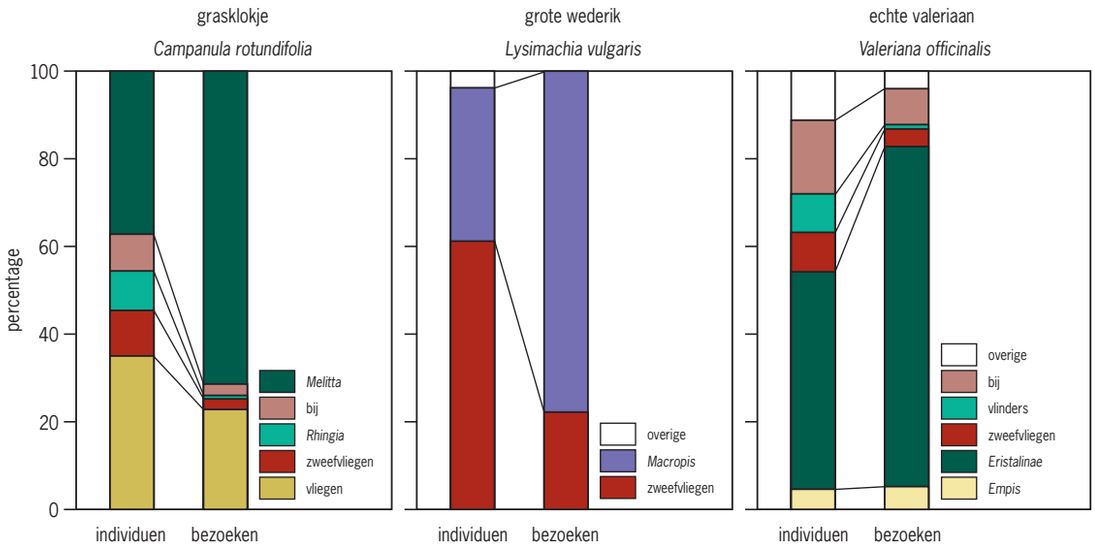
BEHOEFTE VAN DE PLANT

Wilde plantensoorten

Planten kunnen volledig óf in zijn geheel niet afhankelijk zijn van bijenbezoek voor hun zaadzetting. In figuur 16 staan een paar voorbeelden van plantensoorten die door hommels bezocht worden. Wilde weit (eenjarig) geldt als zeer afhankelijk van insectenbezoek (door hommels met een middellange tot lange tong). Voor deze plantensoort geldt: geen bezoek van hommels, dan ook geen zaadproductie. De combinatie slobkousbij *Macropis* op wederik, die overigens ook vegetatieve voortplanting heeft d.m.v. uitlopers), wordt beschouwd als een specialistische bij op een specialistische plantensoort, maar toch blijken ook zweefvliegen regelmatige bezoekers van wederik te zijn: 10-40% van de bezoeken worden door zweefvliegen gebracht (KWAK & BEKKER 2006). Het aandeel van zweefvliegen in de bestuiving is nog onbekend en wordt zelfs door Vogel (1986), die een uitgebreide studie maakte van wederik en slobkousbij, niet besproken. Specialistische bijen hebben waarschijnlijk een vrij zuivere stuifmeellading op hun lijf en zetten dus weinig soortvreemd stuifmeel af. Vaak zijn specialistische bijen niet de enige bezoekers. In een onderzoek bij de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes*, gespecialiseerd op Asteraceae, bezocht deze soort vijf plantensoorten maar op geen van deze was het de belangrijkste bezoeker (VAN DER MUUREN ET AL. 2003). Voor de pluimvoetbij *Dasypoda argentata* is gevonden dat de vrouwtjes verreweg de meeste korrels per tijdseenheid afzetten op de voedselplant duifkruid, vergeleken met zweefvliegen, honingbijen, hommels en vlinders (KWAK 2012, KWAK & VELTEROP 1997). In het algemeen geldt dat het aantal individuen van een insectensoort een goede maat is om de bestuivingswaarde van die soort voor een plant te bepalen. Het aantal bezoeken per insectensoort is een nog betere benadering, ervan uitgaande dat het insect van de ene plant naar de andere van dezelfde soort vliegt. Bijen worden in vergelijking met (zweef)vliegen en vlinders belangrijker als deze maat gehanteerd wordt voor grasklokje en grote wederik (fig. 17) (HOFFMANN 2005). Op echte valeriaan komen wel veel bij-individuen langs, maar ze bezoeken maar weinig bloemen van de soort.
De minimale levensvatbare populatiegrootte voor planten is op grond van theoretische modellen bepaald op 50 individuen (OUBORG 1988). Op basis van gegevens van het reproductief succes van vier plantensoorten in het veld komen Oostermeijer et al. (1998) tot de conclusie dat dit aantal zeker 200 planten zou moeten zijn om de problemen van kleine plantenpopulaties (zoals te geringe genetische variatie) te vermijden. Dergelijke kleine plantenpopulaties kunnen voor de lokale entomofauna zeer belangrijk zijn (zie het voorbeeld van de slobkousbij onder 'Hoeveel stuifmeel nodig voor de ontwikkeling van een larve?').

HONINGBIJEN EN ANDERE BLOEMBEZOEKERS

Bij bestuiving van planten denken de meeste mensen aan bijen en dan met name aan honingbijen. Hoffmann (2005) komt in zijn onderzoek naar de bezoekers van planten in wegbermen tot de conclusie dat honingbijen weliswaar van veel plantensoorten bloemen bezoeken, maar dat ze slechts voor een handjevol soorten ook daadwerkelijk als belangrijk bestempeld kunnen worden. Van de 58 soorten die onderzocht werden had alleen struikheide de honingbij als belangrijkste bezoeker. Voor boerenwormkruid, braam, wilgenroosje, echte koekoeksbloem en hondsdraf bedroeg het aandeel honingbij-individuen minder dan 40% van het totale aantal individuen. Van honingbijen is bekend dat ze op 'grote drachten' (massaal bloeiende voedselplanten) vliegen; de genoemde plantensoorten kunnen als grote dracht beschouwd worden en hebben ook nog een klonale groeiwijze waardoor voortplanting via zaad niet de enige manier is (KWAK & BEKKER 2006). Dijkstra & Kwak (2007) concluderen dat een aan- of afwezigheid van honingbijen voor tien zeldzame en 47 algemene soorten van de 453 onderzochte plantensoorten effect zou kunnen hebben op de zaadzetting. Wordt de bestuivingsefficiëntie bepaald dan blijkt dat honingbijen vaak minder stuifmeel per tijdseenheid afzetten dan andere soorten bijen (KWAK 1980, WESTERKAMP 1991).
Honingbijen zijn net als veel andere soorten insecten bloembezoekers, en moeten het voedsel dat de planten leveren dus delen met andere soorten. Als er nectar wordt weggehaald, vult de bloem dit meestal binnen een bepaalde tijd aan tot een bepaald volume. Deze vers aangemaakte nectar heeft een lagere suikerconcentratie dan de net weggehaalde nectar waardoor de bloem mogelijk even minder aantrek-



Figuur 17
Bloembezoek door verschillende insecten op drie verschillende planten. Het aantal individuen (gemeten gedurende transectwaarnemingen) en het aantal bezoeken van insecten (bezoeken geteld gedurende 10 minuten aaneengesloten op een geteld aantal bloemen). De plantensoorten met bijen zijn: grasklokje met klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*, slobkousbij *Macropis* op grote wederik en echte valeriaan met hommels *Bombus* en honingbijen *Apis mellifera* (naar HOFFMANN 2005).

kelijk is. Als het stuifmeel uit de helmhokken verdwenen is, wordt dit niet aangevuld. Honingbijen zijn behalve op zoek naar nectar (die als wintervoorraad wordt opgeslagen in de vorm van honing) ook op zoek naar stuifmeel. Wilde bijen zijn primair op zoek naar stuifmeel en in mindere mate naar nectar, omdat zij geen voorraad hiervan aanleggen. Honingbijen en wilde bijen hebben dezelfde belangen maar verschillende capaciteiten. Honingbijen kunnen drachtplanten op grote afstand van de kast ontdekken, elkaar hierover informeren en deze planten vervolgens bezoeken tot op een afstand van 10 km (BEEKMAN & RATNIEKS 2000, SEELEY 1985). Een gebied met een straal van 2,5 km wordt het meest bevlogen (GOULD & GOULD 1992). De afstand waarover solitaire bijen zich verplaatsen is beperkt tot 200 m (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002, GREENLEAF ET AL 2007). Hun voedselplanten moeten dus in de buurt van de nestplaats staan. Hommels gaan iets verder, maar ook hun actieradius is duidelijk beperkter dan die van honingbijen. Wanneer honingbijen in een bepaald gebied gebracht worden brengt dit een (tijdelijke) verstoring van de bloembezoekende insectenfauna met zich mee. Een gezond honingbijenvolk bevat 50.000 individuen, waarvan ongeveer de helft bloemen bezoekt. Of de plant met zijn nectarproductie de vraag kan bijhouden en of er voor alle insecten voldoende stuifmeel aanwezig is, is cruciaal om te kunnen vaststellen of er genoeg is voor alle individuen. Dit alles nog afgezien van het feit dat een veel groter aantal bloemen 'bezet' zal zijn door honingbijen en de verlaagde foerageerefficiëntie (de hoeveelheid voedsel die per tijdseenheid verzameld kan worden). Over directe confrontaties tussen honingbijen en andere soorten insecten (botsen, verjagen) is weinig gepubliceerd. Evertz (1993) nam waar dat wanneer er veel honingbijen vlogen, de zijdebijen onrustig waren, snel vlogen en slechts korte tijd op de bloem doorbrachten. Ook constateerde hij dat zijdebijen vluchtten zodra er een honingbij naderde. Wanneer een bloem bezet is door een hommel en de honingbij wil diezelfde bloem bezoeken dan verlaat de hommel de bloem (MK eigen waarneming).

Wetenschappers en imkers beoordelen de waarde van onderzoek naar de mogelijke concurrentie tussen honingbijen en de lokale insectenfauna verschillend (BLACQUIÈRE ET AL. 2009, VAN DER SPEK 2012). Steeds weer verschijnen er artikelen, maar echt onderzoek wordt er niet naar verricht; veelal is het een herhaling van wat al eerder bekend was (bv. CORNELISSEN & VISSER 2011). Voor natuurgebieden in Nederland wordt nu ten aanzien van het plaatsen van honingbijen een terughoudend beleid gevoerd. Hieraan voorafgaand is een discussie gevoerd (BRUGGE ET AL. 1998, SMEEKENS 1998) die nog steeds niet afgesloten blijkt te zijn (VAN DER SPEK 2010). Een imker die met zijn volken reist bezoekt gedurende het seizoen wilg, koolzaad, fruit, linde, witte klaver en heide. Het merendeel van zijn bijen zal ook daadwerkelijk op de bedoelde dracht vliegen, maar er zijn altijd bijen die op iets anders vliegen, mogelijk zijn deze als verkenners daadwerkelijk op zoek naar een andere voedselbron. Zowel op de hoofddracht als op die andere plantensoorten komen andere bloembezoekers voor.

Corbet et al. (1995) zagen het probleem van competitie om nectar als een samenspel tussen drie factoren: de temperatuur, de diepte waarop de nectar bereikbaar is (tonglengte van de bijen speelt dus een rol) en de hoeveelheid suiker per bloem. Dit laatste speelt een rol bij de energiekosten die een bezoekend insect heeft, onder andere afhankelijk van het lichaamsgewicht. Aan de hand van deze factoren wordt meer duidelijk over competitie tussen honingbijen en andere bloembezoekers. Een gezamenlijk gebruik van bronnen is mogelijk wanneer er ongelimiteerd nectar aanwezig is. Gezien de nectarproductiecapaciteit en de ritmiek in nectarproductie is te verwachten dat er omstandigheden zijn waaronder competitie optreedt. Bovendien is de hoeveelheid stuifmeel niet als variabele meegenomen, alleen nectar. Stuifmeel wordt niet dagelijks opnieuw geproduceerd dus hiervoor geldt: op is op. Voor solitaire bijen is de hoeveelheid stuifmeel eerder een beperkende factor dan de hoeveelheid nectar. De bloemkeuze van insecten is een proces van afwegen van de behoefte aan nectar en stuifmeel tegen de kosten. Die afweging verschilt per soort, per individu en per locatie.

HOOFDSTUK 5 SOCIAAL GEDRAG BIJ BIJEN

FRANK VAN DER MEER

Bij de meeste bijensoorten verloopt het leven van een vrouwtje na de paring in eenzaamheid. Het vrouwtje draagt in haar eentje zorg voor de nestbouw en voedselvoorziening voor haar nageslacht. Sociale bijen doen dit anders. Zij werken samen met andere vrouwtjes bij de broedzorg. Een bekend voorbeeld is natuurlijk de honingbij, waarbij het sociale gedrag uitzonderlijk sterk is ontwikkeld. Daarnaast zijn er nog diverse andere bijensoorten die in meer of mindere mate sociaal gedrag vertonen. Dit hoofdstuk beschrijft welke vormen van socialiteit bij bijen voorkomen.

INLEIDING

Bij de overgrote meerderheid van de insectenordes is de voortplanting een solitair gebeuren waar – afgezien van de paring – slechts een enkel vrouwtje bij betrokken is. Er zijn echter belangrijke uitzonderingen op die regel. In enkele ordes komen (groepen van) soorten voor waarvan de levenscyclus is gekenmerkt door een zekere mate van samenwerking tussen volwassen individuen bij de nestbouw en de verzorging van het broed.

In *De wespen en mieren van Nederland* (PEETERS ET AL. 2004), de voorganger van dit boek, werd het voorkomen van socialiteit bij insecten ook besproken. De nadruk lag daarbij op de evolutionaire ontstaansgeschiedenis van sociaal gedrag bij angeldragende insecten en de mogelijke voorwaarden voor het ontstaan hiervan. Voor een beschouwing van die onderwerpen verwijzen we dan ook naar het hoofdstuk *Van solitair naar sociaal* in dat boek (VELTHUIS 2004). Ook het huidige hoofdstuk heeft als rode draad 'Van solitair naar sociaal': een steeds toenemende complexiteit van samenwerkingsvormen in en buiten het bijennest en de daarbij behorende toenemende mate van specialisaties, in gedrag, in fysiologie en in uiterlijk. Een herhaling van de verschillende soorten samenwerkingsvormen is daarom onvermijdelijk. Nu ligt echter de nadruk op de bijen. Dit hoofdstuk is meer beschrijvend dan verklarend bedoeld, al wordt nu en dan stilgestaan bij de mogelijke oorzaken van het ontstaan van diverse gedragingen in de loop van de evolutie.

Diverse genera en afzonderlijke soorten komen voor het voetlicht ter illustratie van de variaties op ons thema. Dan komt bepaald niet onze hele inlandse bijenfauna langs: slechts enkele genera vertonen echt sociaal gedrag. Dat we eindigen bij de honingbij zal niemand verbazen!

VAN SOLITAIRE NAAR SOCIALE BROEDZORG

Tabel 1 laat zien welke typen of – zo men wil – niveaus van samenwerking in de bijenwereld te vinden zijn. Volgens Wilson (1971) voldoen eusociale (de hoger ontwikkelde sociale) insecten aan de volgende drie kenmerken:

- individuen van dezelfde soort werken samen bij het grootbrengen van de jongen;
- er is een arbeidsverdeling, waarbij min of meer steriele individuen werk verrichten ten behoeve van de zich voortplantende individuen;
- er zijn minimaal twee overlappende generaties die arbeid verrichten ten behoeve van de kolonie, zodanig dat de tweede generatie de ouder(s) assisteert gedurende een deel van hun leven.

Er zullen ook soorten voorkomen die slechts één of twee van deze gedragingen vertonen, en dan 'lager' op de sociale ladder staan. 'Lager' staat tussen aanhalingstekens; het is namelijk de vraag of de ladder rechtop gezet moet worden. Elke leefwijze moet immers ook en vooral worden bezien in het licht van aanpassing aan de omgeving.

Tabel 1
Niveaus van sociale organisatie bij bijen en hun kenmerken (naar MICHENER 1974). Plus- of mintekens duiden op al dan niet voorkomen van een eigenschap bij het betreffende niveau van socialiteit. Een 'plusminus'-teken geeft aan dat de betreffende eigenschap bij sommige taxa wel voorkomt en bij andere niet.

Niveau/type	Meerdere adulte vrouwtjes maken gebruik van één nest	Progressieve bevoorrading	Samenwerking bij de celbouw	Nestgemeenschappen met adulte dieren van twee generaties (matrifiliaal)	Kasten en onderlinge werkverdeling (specialisatie)	♀♀ structureel niet identiek; gynen kunnen zonder hulp niet overleven	Voorbeelden van genera en soorten
solitair	-	-	-	-	-	-	*Andrena* (gedeeltelijk), *Anthidium*, *Anthophora*, *Chelostoma*, *Colletes*, *Dasypoda*, *Halictus* (gedeeltelijk), *Hoplitis*, *Hylaeus*, *Lasioglossum* (gedeeltelijk), *Megachile*, *Melitta* en *Osmia*.
communaal	+	-	-	-	-	-	*Andrena agilissima*, *A. ferox*, *A. carantonica*, *Panurgus calcaratus*
subsociaal	+	+	-	-	-	-	*Halictus quadricinctus* (mogelijk)
semisociaal	+	±	+	-	+	-	*Halictus scabiosae* (alleen in de voorjaarsfase van het nest)
primitief-eusociaal	+	±	+	+	+	-	*Bombus* (exclusief subgenus *Psithyrus*), *Halictus* (gedeeltelijk), *Lasioglossum* (gedeeltelijk)
volledig eusociaal	+	±	+	+	+	+	*Apis mellifera*

Volgens deze criteria gelden de eerste drie niveaus van socialiteit in tabel 1, solitair, communaal en subsociaal, dus niet als eusociaal.

Solitair

Solitair zijn die bijensoorten waarbij het vrouwtje zonder enige hulp een nest met broedcellen aanlegt, deze van stuifmeel en nectar voorziet, in deze cellen een ei legt en ten slotte het nest, direct of na enige tijd, verlaat en zich daarna niet meer met het nakomelingschap bemoeit.

Driekwart van de Nederlandse bijensoorten is solitair. Hieronder zijn er echter vele die in aggregaties nestelen. Dit komt vooral voor bij soorten waarvoor geschikte nestplaatsen dun gezaaid zijn. Dood hout bijvoorbeeld is vaak ruim voorhanden, maar als dit in de schaduw staat of ligt is het voor de in hout nestelende bijen niet geschikt omdat de temperatuur te laag blijft, zodat de larven zich niet kunnen ontwikkelen. Een heideveldje dat klimatologisch en qua vegetatiestructuur uitstekend voldoet zal in het voorjaar geen zandbijen aantrekken als er in dat jaargetijde te weinig geschikte nectar- en stuifmeelvoerende planten in de buurt zijn, zoals wilgen of bremsoorten.

Het is daarom niet verwonderlijk dat veel bijen in aggregaties nestelen op de schaarse plekken waar de omstandigheden wél goed zijn. Een zonbeschenen berm van een zandpad op de Veluwe, met wat geschikte wilgen in de buurt, kan doorzeefd zijn van de nestgaten van de grijze zandbij *Andrena vaga*. De tientallen door u uitgeboorde kunstmatige nestgangen in een op het zuiden opgehangen nestblok in een tuin vol composieten kunnen binnen twee jaar volledig bezet zijn door tronkenbijen *Heriades truncorum*.

Het is hier onjuist om te spreken van kolonies. Die term heeft een sociale connotatie en wordt in de literatuur soms gebruikt om echte sociale nestgemeenschappen, zoals van hommels, aan te duiden.

De term 'solitair' houdt hier dus niet in dat solitaire bijen niet héél dicht bij elkaar kunnen leven.

Een voordeel van het nestelen in aggregaties is dat een partner gauw gevonden is. Eén van de nadelen is het gebrek aan risicospreiding. Zo kunnen de nestaggregaties van de grijze zandbij *Andrena vaga* sterk geïnfecteerd zijn met larven van de wolzwever *Bombylius major*, zelfs zodanig dat deze de populaties lokaal nadelig beïnvloeden (zie soorttekst *Andrena vaga*).

Communaal

Bij sommige bijensoorten maken verschillende individuen (neststichtsters) gebruik van één nestingang, maar ze leggen ieder hun eigen broedcel aan en helpen elkaar onderling niet. Bij de meidoornzandbij *Andrena carantonica* kunnen wel honderden exemplaren van één nestingang gebruik maken, en het komen en gaan van de bijen tijdens de provianderingsfase doet dan denken aan het reilen en zeilen van de nesten van sociale wespen. De individuen bemoeien zich echter niet met elkaar.

Wel is duidelijk dat de omstandigheden voor de stap naar een volgend niveau, het samen bouwen aan een cel of het provianderen van de gereedgekomen cel door meerdere individuen nu niet zo groot meer is. Immers, aan één van de voorwaarden die geassocieerd zijn met het ontstaan van sociale evolutie bij bijen, zoals samengevat door Michener (1974), is nu in enige mate voldaan: de onderlinge tolerantie van individuen van dezelfde soort in het nest.

Bij de vierbandgroefbij *Halictus quadricinctus* is vastgesteld dat in een nest dat door slechts enkele vrouwtjes werd gebruikt één enkele grote cluster van meer dan 30 broedcellen met een holte daaromheen werd gebouwd (GROZDANIĆ 1966). Het is dan zeer waarschijnlijk dat bij de aanleg en isolatie van het cluster door deze vrouwtjes werd samengewerkt. We spreken dan van 'quasi-sociale' samenleving.

Subsociaal

Bij de vierbandgroefbij *Halictus quadricinctus* komt vermoedelijk ook subsociaal gedrag voor. In sommige gevallen houden vrouwtjes broedcellen, waarin de jonge larven zich ontwikkelen, open. Wellicht inspecteert het vrouwtje de cellen op de voedselsituatie en voert bij wanneer dit noodzakelijk is. Van samenwerking van moeders en dochters bij de zorg voor het broed is nog geen sprake.

Semisociaal

Als volwassen vrouwtjes niet alleen samenwerken bij allerlei taken in een nest maar ook een arbeidsverdeling kennen, vaak met een dominant vrouwtje dat de eileg voor haar rekening neemt, dan is er sprake van semisociaal gedrag. Ook deze samenwerking kan natuurlijk geen doel op zich zijn, maar ontstaat bijvoorbeeld doordat de kans van een vrouwtje om genen door te geven door zelf van voortplanting af te zien ten gunste van de hulp aan een sterk verwant, meer dominant vrouwtje, groter kan zijn dan de kans om zelf met succes een eigen broed groot te brengen. In ons land komen vermoedelijk alleen soorten voor waarbij semisocialiteit slechts een vroege fase is van een uiteindelijke (later in het seizoen) (primitief-)eusociale nestgemeenschap. Bij diverse (sub)tropische soorten van de genera *Augochloropsis* en *Pseudaugochloropsis* (Halictidae) lijkt een semisociale samenleving de permanente organisatievorm in een nest te zijn (MICHENER 1974).

In Nederland kent alleen de nestgemeenschap van de breedbandgroefbij *Halictus scabiosae* dikwijls een semisociale fase. De sociale organisatie ondergaat bij deze soort in het voorjaar opmerkelijke veranderingen. Hoe gaat dit in zijn werk? Enkele vrouwtjes van de geslachtelijke generatie overwinteren in het geboortenest en gebruiken datzelfde nest in het volgende voorjaar. Dit wordt een 'polygyne neststichting' genoemd, een samenwerkingstype in het vroege voorjaar dat bij een aantal Halictidae is aangetoond. Het grootste vrouwtje zal nu driekwart van haar tijd besteden als wachter in de nestopening. Ze neemt daarmee, min of meer letterlijk, een dominante positie in en bepaalt wie of wat het nest mag betreden. Dit vrouwtje zal ook de eileg voor haar rekening nemen. Haar zusters, die toch ook tot de geslachtelijke generatie van het vorige jaar behoren en veelal bevrucht zullen zijn, worden nu 'gedegradeerd' tot werksters, en wel in de rol van stuifmeelverzamelaars. Naarmate het seizoen vordert, maakt het dominante vrouwtje het de met stuifmeel beladen terugkerende werksters steeds moeilijker het nest binnen te gaan. Ten slotte zal ze deze definitief uit het nest weren, ondanks dat deze

werksters voor zoveel proviand voor de nakomelingen van de koningin hebben gezorgd.
Observaties in de Franse Dordogne toonden aan dat een groot deel van de verdreven 'hulpvrouwtjes' eigen nesten stichtten of met geweld nesten van de groefbij *Lasioglossum nigripes* overnamen (KNERER & PLATEAUX-QUÉNU 1967).

Primitief-eusociaal

Kenmerken van socialiteit bij eusociale bijen

Wat is eusociaal? 'Eu' is Grieks voor 'goed' of 'echt' en in die zin worden de bijen pas 'echt sociaal' genoemd als er nestgemeenschappen met volwassen dieren uit twee generaties met elkaar in een nest leven. In de meeste gevallen gaat het dan om een koningin en haar – dikwijls functioneel steriele – dochters. Volledige eusocialiteit (zoals bij de honingbij en bij mieren) wordt pas bereikt als de taakverdeling tussen koningin en werksters (dochters) zo extreem is doorgevoerd dat de koningin fysiologisch en morfologisch dermate van de werksters verschilt dat ze niet zonder deze kan overleven.
Michener (1974) beschreef de kenmerken van eusocialiteit onder andere in de vorm van een stelsel variabelen waarmee de mate van socialiteit in een bijennest kan worden bepaald (zie tabel 2). Het is hier misschien van belang er nog eens op te wijzen dat samenwerking en zelfs altruïstisch gedrag bij deze dieren niets anders zijn dan het resultaat van evolutionaire selectie van die gedragingen die de beste kans bieden op de reproductie van de eigen genen (DAWKINS 2006).
Een hoge mate van socialiteit is ook pertinent níet de beste strategie voor alle insecten, waar als de evolutie maar lang genoeg de kans zou krijgen alle soorten op den duur op uit zouden uitkomen. Het is zelfs niet de beste strategie voor álle populaties van een enkele soort, zoals nog zal blijken. Een toenemende graad van socialiteit, gemeten aan een aantal variabelen, moeten we slechts beschouwen als een toenemende mate van organisatie en efficiëntie die blijkbaar bij de betreffende soorten op dít moment en in déze omstandigheden het beste past in de strijd om het voortbestaan van de genen. Als altijd moeten we ervoor waken om hierin de uitdrukking van een of ander teleologisch (doelgericht) proces te zien.
Als voorbeeld van een primitief-eusociale levenscyclys wordt hieronder de jaarcyclus van een groefbij uit het genus *Lasioglossum* beschreven. Een dergelijke cyclus komt bij een vrij groot deel van de onderzochte primitief-eusociale soorten voor.

De levenscyclus van veel *Lasioglossum*-soorten ziet er als volgt uit. Een in de nazomer geboren en geïnsemineerd wijfje overwintert en graaft in de lente een nieuw nest. Ze verzamelt stuifmeel, bevoorraadt de broedcellen hiermee en legt hierin voornamelijk bevruchte eieren. Als de broedcellen gesloten zijn wordt ze een tijdje inactief. Na enkele weken verschijnt in de voorzomer een nieuwe generatie, die vrijwel geheel uit vrouwtjes bestaat, die dikwijls functioneel steriel zijn. Deze dieren functioneren als werksters voor hun moeder, die daarmee de rol van koningin op zich neemt. Nieuwe broedcellen worden nu aangelegd, vaak wat dieper in de grond dan de cellen uit het voorjaar. De werksters nemen de taak van het stuifmeel verzamelen over van de koningin, die zich vooral bezighoudt met eieren leggen. Midden in de zomer komt weer een generatie tevoorschijn, die nu geheel uit geslachtelijke dieren bestaat, mannetjes en vrouwtjes; de sex-ratio (de verhouding tussen het aantal mannetjes en vrouwtjes) is vaak 1:1. De mannetjes komen uit onbevruchte eieren, de vrouwtjes uit bevruchte eieren. Deze dieren vliegen uit en paren met geslachtelijke dieren uit bijvoorbeeld naburige nesten. Daarmee begint weer een nieuwe cyclus.
Een 'vreemde eend in de bijt' in het genus is *Lasioglossum marginatum*, een niet-inheemse soort (onder andere bekend uit Duitsland) die binnen het genus een unieke levenscyclus vertoont.
Eén nest wordt gesticht door een enkel vrouwtje, de toekomstige koningin. De levensduur van de kolonie die zij sticht in dit nest bedraagt maar liefst vijf tot zes jaar. In het eerste jaar zal de koningin een nestgang uitgraven, cellen aanleggen en deze van stuifmeelbolletjes voorzien en er een ei in leggen. De uit de eieren komende larven ontwikkelen zich erg langzaam, de ontwikkeling van ei tot adult neemt liefst twee maanden in beslag. In die eerste herfst zal het nest dan behalve de koningin enkele (niet meer dan 2-6) werksters bevatten, die met hun moeder in het nest blijven om te overwinteren. In het volgende jaar zullen de werksters nieuwe cellen uitgraven en deze provianderen. De koningin doet nu voor de rest van haar leven (dat dus wel zes jaar kan duren!) niets anders meer dan eieren leggen. De werksters leven ook lang, tot 12-14 maanden, hoewel de actieve periode waarin ze met de cellen en proviandering daarvan bezig zijn hooguit anderhalve maand beslaat. Zolang de larven zich ontwikkelen blijft het nest gesloten. Er is een duidelijke taakverdeling, maar vreemd genoeg is er weinig verschil in grootte tussen de koningin en de werksters.
Ieder jaar ziet nu één nieuwe generatie van werksters het levenslicht. De kolonie groeit en groeit totdat ze in het laatste jaar soms meer dan 400 individuen bevat. In dat jaar, het vijfde of het zesde, wordt een geslachtelijke generatie met zowel mannetjes als vrouwtjes geproduceerd.
De nesten gaan ten slotte open in september van dat jaar en de mannetjes gaan op zoek naar andere nesten en paren daarin met de geslachtelijke vrouwtjes. De bevruchte vrouwtjes overwinteren en stichten het volgende jaar een nieuw nest.

Sociale flexibiliteit binnen de soort

De mate van sociaal gedrag is niet zo strikt en definitief vastgelegd in de genetische code van een bij als wellicht wordt verondersteld. Fylogenetisch onderzoek suggereert al dat sociaal gedrag in de loop van de evolutie meerdere malen moet zijn ontstaan en dat er ook meerdere malen een omkeer is geweest naar een solitaire levenswijze (zie kader 'Groefbijen en het onderzoek naar de evolutie van sociaal gedrag'). Sterker nog, bij enkele bijen is gevonden dat populaties van één soort, al naar gelang de geografische locatie waar de populaties werden bestudeerd, sociaal óf solitair gedrag vertoonden. Bij de roodpotige groefbij *Halictus rubicundus* bleek die sociale flexibiliteit zelfs bínnen een populatie op te treden. De sociale gedragingen van deze Holarctische soort zijn vooral in Noord-Amerika

GROEFBIJEN EN HET ONDERZOEK NAAR DE EVOLUTIE VAN SOCIAAL GEDRAG

Aan de vraag naar het hoe en waarom van het ontstaan van socialiteit besteedde Velthuis (2004) al uitvoerig aandacht in *De wespen en mieren van Nederland*. De studie naar de evolutie van sociaal gedrag is noodzakelijkerwijs tot een klein aantal insectengroepen beperkt. Eusocialiteit bij mieren, honingbijen en hommels is vermoedelijk al in het Krijt ontstaan (146 tot 66 miljoen jaar geleden). Verwante solitaire taxa zijn uitgestorven. Dit maakt het lastig om bij deze insectengroepen onderzoek te doen naar de evolutie van sociaal gedrag.

De groefbijen (Halictidae) vormen in dit opzicht een bijzondere groep bijen waarbinnen vrijwel het volledige spectrum van sociaal gedrag voorkomt (MICHENER 1974, VELTHUIS 2004). Enkele soorten vormen gedurende een deel van de levenscyclus een primitief-eusociale gemeenschap, de hoogste trap van socialiteit bij deze groep. Met name bij enkele soorten in het genus *Lasioglossum* is deze socialiteit zo ver ontwikkeld dat er een hoge graad van kastedifferentiatie bestaat in het vrouwelijke geslacht. Overigens is nog slechts een fractie van de Europese *Halictus*- en *Lasioglossum*-soorten op sociaal gedrag onderzocht.

Vanwege deze variatie in de mate van socialiteit – tussen soorten, binnen soorten en zelfs binnen een populatie – en het bestaan van allerlei overgangsvormen, staan de Halictidae al decennialang in de belangstelling van evolutiebiologen. Men stelt zich, om slechts één voorbeeld te noemen, de vraag langs welke weg de primitief-eusociale gemeenschappen in de *Lasioglossum*-nesten kunnen zijn ontstaan: via een monogyne stichting van een nest, waarbij uiteindelijk de nestbouwer de rol van koningin aanneemt te midden van haar dochters, of via polygyne nesten, waarbij de route langs een semisociale samenwerkingsvorm van volwassen dieren loopt (VELTHUIS 2004). In de Halictidae (waarbij eusocialiteit vermoedelijk 'pas' in het Tertiair is ontstaan) en dan met name in het genus *Lasioglossum*, komen zoals gezegd zowel puur solitaire als primitief-eusociale soorten voor, alsmede allerlei overgangsstadia daartussen. Danforth et al. (2003) reconstrueerden de onderlinge verwantschappen van een groot aantal soorten uit diverse subgenera van *Lasioglossum*. Vervolgens kenden zij aan deze soorten een van de volgende vier strategieën toe, die socialiteit of het ontbreken daarvan aanduiden: solitair, eusociaal, sociaal polymorf en sociaalparasitair.

Sociaal polymorf zijn die soorten die op sommige locaties overwegend eusociaal zijn, op andere locaties (bijvoorbeeld klimatologisch minder gunstige) solitair. Voorbeelden zijn de gewone geurgroefbij *Lasioglossum calceatum* en de roodpotige groefbij *Halictus rubicundus*.

Bij sociaalparasieten dringt een vrouwtje het nest van een verwante soort binnen en maakt voor cellen en proviand ten behoeve van de eigen larven gebruik van de diensten van het werksterbroed van de gastvrouw. Zulke sociaalparasieten komen onder de Nederlandse groefbijen niet voor. De Noord-Amerikaanse soort *Lasioglossum (Dialictus) asteris* is hier een voorbeeld van.

Deze vier sociale strategieën werden vervolgens op het cladogram (de 'stamboom') van het genus *Lasioglossum* gelegd. Hierbij kon worden vastgesteld dat er in de evolutie van *Lasioglossum* minimaal negenmaal een overgang was opgetreden van de ene strategie naar de andere. Er was slechts eenmaal een evolutionaire sprong van solitair naar eusociaal, terwijl er viermaal een 'terugval' van eusociaal naar solitair kon worden vastgesteld. Voor de overgang van solitair naar sociaal moeten vrouwtjes dan ook niets minder dan het vermogen ontwikkelen om: **1** de sex-ratio van de nakomelingen te variëren gedurende de loop van het seizoen; **2** de grootte van de dochters te beïnvloeden; en **3** werkersgedrag te stimuleren bij de dochters van het eerste broed, door zelf op bepaalde manieren haar eigen dominantie duidelijk te maken. Lastig genoeg, en blijkbaar wordt eusocialiteit gemakkelijker verloren dan verkregen. Hierbij speelt ook een rol dat in de vroege fase van de levenscyclus een aantal belangrijke gedragingen dat bij solitaire verwanten voorkomt, zoals de stichting van een nest, uitgraven van de gangen, celbouw, foerageren en provianderen, bij de koninginnen van de eusociale soorten behouden blijft.

goed onderzocht. Yanega (1993) bestudeerde populaties van deze bij, waarbij zowel solitaire als sociale nesten optraden. Hij vond een correlatie tussen het percentage mannetjes in het eerste broedsel en de gemiddelde temperatuur in de maanden april en mei. Er bleek ook een verband te bestaan tussen het percentage geproduceerde mannetjes en daglengte. En hij toonde aan dat hoe groter het percentage mannetjes in het eerste broedsel was, des te groter het aantal gynes (geslachtelijke vrouwelijke dieren) in vergelijking met de non-gynes (werksters) (YANEGA 1989, 1992). De gynes gingen vroeg in diapauze.

Samenvattend vond Yanega dat abiotische factoren het percentage mannetjes beïnvloedden en dit percentage beïnvloedde op zijn beurt de kaste van de vrouwtjes (werkster of gyne) en daarmee de socialiteit. Hij benadrukte dat moeilijk is in te zien waarom nu juist in relatief warme lentes er meer mannetjes worden geproduceerd en dus de socialiteit wordt onderdrukt. Voorts meende hij dat de daglengte, via de tussenstap van de relatie hiervan met het aandeel van de mannetjes in het geproduceerde broedsel, indirect een doorslaggevende invloed had op al of niet sociaal gedrag bij *H. rubicundus*. Op locaties waar het seizoen vroeg start, zal eileg immers al plaatsvinden in de periode waarin de daglengte nog relatief gering is. Er zullen nu vrijwel alleen vrouwtjes worden geproduceerd, die nog niet of nauwelijks mannetjes tegenkomen en dan als ongepaarde werksters een tweede broedsel zullen helpen grootbrengen. Op locaties waar het seizoen pas veel later begint (in het noorden of hoog in de bergen) zal de eerste eileg pas plaatsvinden in een periode waarin de zon op zijn hoogst staat. Het aandeel van de mannetjes is dan veel groter, en meer vrouwtjes zullen nu paren en in vroege diapauze gaan.

Soucy (2002) wees er echter op dat het percentage mannetjes dat Hogendoorn & Leys (1997) vonden in aggrega-

ties van *Halictus rubicundus* op Terschelling niet hoger was dan in andere bestudeerde populaties in de Verenigde Staten, die alle op veel zuidelijker breedtes gelegen zijn. De relatie tussen daglengte en het percentage mannetjes is dan niet absoluut geldig. Hogendoorn & Leys (1997) suggereerden zelf ook dat verder experimenteel onderzoek van de invloed van deze factor noodzakelijk is.

Michener (1990b) vermoedt dat het succes van *Halictus rubicundus* in de strijd om het bestaan, te meten aan het enorme (Holarctische) verspreidingsgebied, te danken is aan zijn grote sociale flexibiliteit.

Plateaux-Quénu (1993) vond bij *Lasioglossum albipes* eveneens verschillen in socialiteit tussen kolonies in de (warme) Dordogne en die in het noordoosten van Frankrijk. Haar experimenten in het laboratorium met deze soort (PLATEAU-QUÉNU ET AL. 2000) toonden aan dat niet-eusociale vormen, gekweekt onder omstandigheden met dezelfde hoge temperatuur en daglengte als sociale vormen, hun solitaire gedrag (deels) behielden. De expressie van sociaal gedrag moet dan gedeeltelijk genetisch zijn vastgelegd.

Bij sommige sociale angeldragers vinden we een zekere mate van flexibiliteit in de bepaling van de verhouding van de seksen bij de nakomelingen, die beïnvloed wordt door de hierbij tegengestelde belangen van koninginnen en werksters. Het gaat hier om de theorie van verwantenselectie ('kin selection') van Hamilton (1964), de grondgedachte van Fisher (1930) dat selectiedruk automatisch een evenwicht begunstigt waarbij er evenveel exemplaren van beide seksen worden geproduceerd, en zaken als investeringsratio's en 'split sex-ratio's', zoals al nauwkeurig toegelicht door Velthuis (2004). Hier werd uitgelegd dat het bij de sociale aculeaten in het belang van de koningin is (ze is immers zowel aan zonen als aan dochters voor 50% verwant) om evenveel zonen en dochters te produceren. De werksters zijn echter voor 75% aan hun volle zusters en slechts voor 25% aan hun broers verwant (omdat vrouwtjes diploïd en mannetjes haploïd zijn), reden waarom een sex-ratio m:v = 1:3 van het nageslacht voor hen het gunstigst is. Althans, wanneer de koningin door één mannetje is bevrucht! Werksters van de wegmier *Lasius niger* schijnen te 'weten' of hun koningin door één of meerdere mannen is geïnsemineerd en passen hun strategie daarop aan (VAN DER HAVE ET AL. 1988).

Bij angeldragers met nestgemeenschappen die korter dan één jaar bestaan lijken de werksters veel minder mogelijkheden te hebben om hun eigen strategie tegen de koningin door te drukken dan bij gemeenschappen die langer in stand blijven. Zo bracht onderzoek naar de effecten van deze belangenstrijd bij de aardhommel *Bombus terrestris* op het niveau van kolonies binnen een populatie aan het licht dat hier een even grote investering in beide seksen plaatsvond, wat erop wijst dat op populatieniveau de sex-ratio wordt beheerst door de koningin en niet door de werksters (DUCHATEAU ET AL. 2004). Maar op kolonie- en cohortniveau werd wel degelijk een flexibiliteit aangetoond in de bepaling van de sex-ratio van het nageslacht: die was gerelateerd aan de lengte van de overwinteringsperiode van de koningin: als deze lang was werden meer mannetjes geproduceerd en weinig nieuwe koninginnen, bij een korte diapauze waren de verhoudingen omgekeerd.

Aanleg van voedselvoorraden en klimaatbeheersing

Hommels *Bombus* zijn in ons land naast de groefbijen het andere omvangrijke primitief-eusociale taxon, maar voegen aan de organisatie van de nestgemeenschap belangrijke elementen toe.

Veel over de hommels is te vinden in de genustekst (hoofdstuk 18). In deze paragraaf wordt dan ook alleen ingegaan op twee aspecten van de sociale organisatie die bij de groefbijen ontbreken en – weliswaar veel efficiënter doorgevoerd – ook aanwezig zijn bij de honingbij *Apis mellifera* (hoofdstuk 6). Hommels leggen namelijk voedselvoorraden aan en zijn in staat de temperatuur in de broedcellen enigszins te regelen. Ondanks deze twee eigenschappen moeten hommels worden gekwalificeerd als primitief-eusociaal. De hommelkoningin vertoont namelijk geen fysiologische of structurele verschillen met de werksters waardoor ze niet in staat zou zijn om zonder hulp te overleven. Dat kan ook niet, want in het voorjaar moet zij zichzelf in leven houden en bovendien op eigen kracht een nieuwe nestgemeenschap opbouwen. Het grootteverschil tussen de koningin en de werksters kan echter extreem zijn.

De hommelkoningin construeert in het vroege voorjaar een broedkamer of cel, die met was overdekt wordt. De was die wordt gebruikt – voor de cel en ook voor voorraadpotjes waarin nectar wordt opgeslagen – is gemengd met stuifmeel. In de broedkamer worden verscheidene eieren bijeen gelegd. Hommels zijn te verdelen in 'pollenstorers' en 'pocket-makers' (zie genustekst in hoofdstuk 18). Bij de 'pollen-storers' zal de koningin de larven actief bijvoeren door van bovenaf een pollenbrij, die uit speciaal daarvoor gemaakte stuifmeelpotjes is opgenomen, in de broedkamer uit te braken. De koningin verwarmt de eieren door een soort broedgedrag: ze zit daartoe boven op de broedkamer. Een dergelijk gedrag ontbreekt bij de groefbijen, ook al omdat de broedcellen en de geringere afmetingen van de koninginnen daar in het geheel niet geschikt voor zijn.

Als de jonge hommelwerksters tevoorschijn komen, zullen ze de koningin helpen met de verdere uitbouw van de nestgemeenschap. Uiteindelijk, als het aantal werksters een hoogtepunt bereikt, zal een geslachtelijke generatie geproduceerd worden. In deze opzichten verschilt de uitbouw van de nestgemeenschap en de productie van nieuwe generaties niet van die van de sociale groefbijen.

De hommelkolonie verschilt niet van die van de honingbij, in die zin dat de onvolwassen stadia zich dicht bij elkaar bevinden en niet omgeven zijn door de celwanden die gemaakt zijn van aarde. Hierdoor wordt klimaatbeheersing vergemakkelijkt. Echter, voor wat betreft het efficiënt gebruik van de broedruimte, en dus in de maximalisering van het aantal nakomelingen, wint de honingbij het gemakkelijk van de hommels: de broedcellen van de laatste zijn bolvormig, en vaak wanordelijk geplaatst.

Volledig eusociaal

De honingbij *Apis mellifera* is de enige Nederlandse bijensoort die voldoet aan alle criteria in tabel 1 voor het niveau 'volledig eusociaal'. Voor een uitgebreide beschrijving van de levenswijze van de honingbij, zie hoofdstuk 6.

In tegenstelling tot onze andere sociale bijengenera is de honingbij erin geslaagd een mate van organisatie te bereiken die haar in staat heeft gesteld als volk de winter door te komen. Het voordeel daarvan is duidelijk: de energie en tijd die koninginnen van andere sociale bijen – en ook van sociale wespen – ieder jaar opnieuw in de opbouw van een grote nestgemeenschap moeten steken om nakomelingen te produceren, zijn dan niet meer nodig. De volken kunnen zodra het weer in het voorjaar het toelaat beginnen met de productie van grote aantallen nakomelingen.

De honingbij is een succesvolle soort; zij is wereldwijd verspreid. Een honingbijenvolk is dermate goed georganiseerd dat het reusachtig groot kan worden, met maximaal 100.000 dieren. Dergelijke aantallen kunnen in een beperkte ruimte alleen worden geproduceerd als de celbouw zeer georganiseerd plaatsvindt. De honingbij heeft de in dat opzicht meest ideale celvorm gevonden; de hexagonaal. De cellen laten zich daarmee perfect in verticale raten stapelen; de aanwezige ruimte wordt zo het meest efficiënt gebruikt.

Hoe komt een volk de koelere jaargetijden door? Ook hier is de grote mate van sociale organisatie doorslaggevend. Als het weer kouder wordt, zullen zich tussen de raten grote clusters van bijen vormen. Hiermee wordt warmte geconserveerd en bij een verdere daling van de temperatuur wordt door spierbewegingen extra warmte gegenereerd. Om de energie op peil te houden wordt ook opgeslagen voedsel geconsumeerd. De normale levensduur van werksters die in voorjaar en zomer volwassen worden is ongeveer zes weken. Werksters die overwinteren hebben uiteraard een veel langere levensduur, anders komt het volk de winter niet door.

Bij groefbijen en hommels vormt de maximale grootte van de nestgemeenschap meteen de bovengrens van het aantal individuen afkomstig van die gemeenschap in dat jaar. Bij honingbijen ligt dat anders. Het volk kan zich splitsen door het zogenoemde 'zwermen'. De oude koningin zal de nestruimte met een groot aantal werksters verlaten en elders een nieuwe kolonie stichten. Een jonge gyne in het oude nest zal paren en zich ontwikkelen tot de nieuwe koningin en met de achtergebleven werksters de gemeenschap in de oorspronkelijke kolonie verder uitbouwen. Dit zwermen is dus een vorm van sociaal gedrag dat het aantal reproducerende vrouwtjes verder maximaliseert.

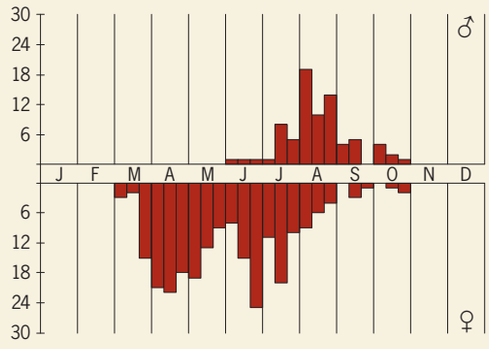
De koningin bezoekt zelf geen bloemen om voedsel te verzamelen. Tijdens de eilegperioden is ze geheel afhankelijk van voedsel dat de werksters haar verschaffen, de zogenoemde koninginnengelei. Ook fysiologisch zijn er grote verschillen met de werksters; ze is bijvoorbeeld niet in staat om was te produceren. De afhankelijkheid van de werksters is totaal; zonder hen kan ze niet overleven.

SOCIAAL OF NIET SOCIAAL? HET BELANG VAN VLIEGTIJDDIAGRAMMEN EN MUSEUMEXEMPLAREN

Van een groot aantal van de in dit boek beschreven soorten zijn door de jaren heen zoveel records verzameld dat aangenomen mag worden dat de vliegtijddiagrammen een getrouw beeld geven van de vliegtijd van de soort, zowel voor de mannetjes als voor de vrouwtjes. Bij aandachtige beschouwing blijkt dat in een aantal gevallen bij de Halictidae het voorkomen van een zomerbroed, en daarmee van een eusociale fase in de levenscyclus, uit het vliegdiagram kan worden afgeleid of tenminste vermoed. Het bestuderen van museumexemplaren geeft nog meer aanwijzingen.

Als voorbeeld is in figuur 1 het vliegtijddiagram van de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum* afgebeeld. De vliegtijd van de vrouwtjes duurt bijna onafgebroken voort van maart tot in september. De eerste piek valt in april; deze valt samen met de top in activiteit van de neststichtsters. Hierna is een tweede piek te zien in de late lente en de voorzomer; er verschijnt nu ook een zeer gering aantal mannetjes. Het is duidelijk dat een nieuw broed is uitgekomen, maar de verhouding mannetjes: vrouwtjes is veel kleiner dan 0,5. Dit wijst op een generatie die vooral uit vrouwtjes bestaat en waarbij de eigen voortplanting niet primair van belang is, anders zou de sex-ratio veel meer in evenwicht zijn.

Onderzoekt men nu de museumcollecties van deze soort, dan blijken de vrouwtjes die in juni of juli gevlogen hebben gemiddeld een stuk kleiner te zijn dan die uit het voorjaar en uit de nazomer. Het grootteverschil is zelfs zodanig dat deze zomerdieren vroeger als een aparte soort (*Lasioglossum longulum*) werden beschouwd. De voor de hand liggende hypothese is dat er een 'extra' generatie van kleinere vrouwtjes opgroeit.



Figuur 1
Vliegtijddiagram van de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum*.

Nr.	Kenmerk/gedraging	→ toenemende socialiteit →				
		Kenmerkstatus				
1	**maximum aantal ♀♀ per nest**	1	2-19	20-199	200-1999	> 1999
2	**percentage ♂♂ vroeg in het jaar**	50	0<<50		0	
3	**hoeveelheid ♀♀ die zelf geen nakomelingen krijgen**	geen	weinig tot veel		alle, behalve koninginnen	
4	**sociale dimorfie vrouwtjes / werksters en koninginnen**	geen	aanwezig (grootte), maar overlap	volledig (grootte)	volledig, qua grootte én morfologisch	
5	**boventallige gynen**	n.v.t.	worden gedood door andere gynen	worden gedood door werksters		
6	**specialisatie ontwikkeling ovaria bij koningin**	zoals bij verwante solitaire soorten	> bij verwante solitaire soorten	>> bij verwante solitaire soorten	>> bij verwante solitaire soorten; veel meer ovariolen aanwezig	
7	**levensduur koningin (of enkele gyne)**	< 1 jaar	~ 1 jaar	meerdere jaren		
8	**voedsel van de larven**	vooral nectar en stuifmeel	klieruitscheiding van adult is belangrijke component	klieruitscheiding van adult is grootste component		
9	**eieren en larven in cellen die afgesloten blijven**	ja	nee			
10	**progressief voeren van de larven door de adulten**	nee	ja			
11	**voedselopslag voor volwassen dieren**	geen	goed ontwikkeld			
12	**voedseluitwisseling tussen volwassen dieren**	geen	alleen via broedcellen	via 'opslagvaten'	direct tussen dieren zelf, maar komt weinig voor	direct tussen dieren zelf, komt veel voor
13	**mate waarin celwand is opgebouwd van materiaal afkomstig van klieruitscheiding**	niet	alleen binnen(ste) laagje	belangrijke component, gemengd met stuifmeel of hars	geheel	
14	**hergebruik van cellen**	geen	geregeld, maar niet het deel wat door klieruitscheiding is gevormd	al het materiaal wordt hergebruikt, maar cellen worden opnieuw gebouwd	cellen voortdurend hergebruikt	
15	**stadium waarin de kaste wordt bepaald**	adult	laat in het larvestadium, of vooral voedselhoeveelheid	vroeg in het larvestadium, voedselkwaliteit	zygote	
16	**communicatie inzake voedselbronnen**	niet bekend	onder andere geur	geurspoor; vóórgaan (leiden)	gedeeltelijk leiden	dans
17	**onvolwassen stadia in clusters of kamers bijeen die controle van omgevingsfactoren mogelijk maken**	nee	ja; celwanden van substraatmateriaal, dik	ja; celwanden van substraatmateriaal, dun	ja; celwanden niet van substraatmateriaal	ja; celwanden afwezig of meerdere larven per cel
18	**klimaatbeheersing (koeling)**	geen	onder andere door vleugelwaaieren	onder andere door vleugelwaaieren en aanvoer van water		
19	**klimaatbeheersing (verwarming)**	geen	broedgedrag, individueel of groepsgewijs	groepsgewijze verwarming van groot volume		
20	**alarmferomonen**	niet bekend, vermoedelijk geen	aanwezig			

Tabel 2
Kenmerken en gedragingen van bijen als sociale variabelen (bewerkt naar MICHENER 1974).

HOOFDSTUK 6 DE HONINGBIJ

THEO M.J. PEETERS

De honingbij is een van de meest bestudeerde diersoorten, samen met bijvoorbeeld 'de muis' en 'de fruitvlieg'. Hoewel de honingbij door sommigen niet tot onze wilde bijenfauna wordt gerekend, mag ze ons inziens in een boek over bijen in Nederland niet ontbreken. De honingbij speelt een belangrijke rol in agrarische en natuurlijke ecosystemen en in onze cultuur. Ze is overal in Nederland te vinden omdat ze door veel imkers wordt gehouden en een groot vliegbereik heeft. Dit hoofdstuk gaat vooral over de levenswijze van 'onze' honingbij, maar ook de diversiteit en de verspreiding van uitheemse soorten honingbijen komen kort aan bod.

EEN KONINGIN MET EEN VOLK VAN WERKSTERS EN DARREN

Wereldwijd worden momenteel circa tien soorten honingbijen onderscheiden (zie kader 'Diversiteit en verspreiding van honingbijen'), waarvan bij ons alleen de westelijke honingbij *Apis mellifera* voorkomt, verder kortweg honingbij genoemd. Honingbijen leven in permanente volken en zijn eusociaal. Dat wil zeggen dat ze samenwerken bij de productie van hun nakomelingen, dat ze een duidelijke arbeidsverdeling hebben en dat de generaties elkaar overlappen. Eén vrouwtje legt de eieren (de koningin of moer) terwijl de andere vrouwtjes hun hele leven of een groot deel ervan steriel zijn (de werksters). Voor meer informatie over sociale broedzorg bij bijen, zie hoofdstuk 5.

Morfologisch zijn binnen een volk drie kasten te onderscheiden: koninginnen (fig. 1), werksters (fig. 2) en mannetjes (darren) (fig. 3). Kenmerkend voor de werksters, de honingbijen die men het meest in het veld tegenkomt, zijn onder andere: de verbrede achterpoten met een corbicula (of 'korfje', een pollendragende structuur op de achterpoten, ook wel 'stuifmeelbroekje' genoemd) voor het verzamelen van stuifmeel, het ontbreken van tanden op de kaken, een rechte angel met weerhaakjes, het bezit van wasklieren en een heel arsenaal aan klieren die onder andere stoffen afscheiden voor het voeden van larven, en een krop om nectar te verzamelen. Werksters planten zich doorgaans niet voort, maar kunnen wel onbevruchte, en dus haploïde eieren leggen waaruit darren komen.

Koninginnen zijn groter dan werksters en hun achterlijf is meer uitgerekt kegelvormig. Ze hebben geen corbicula aan hun achterpoten, geen klieren om was en larvenvoedsel te produceren en ze missen de krop voor nectaropslag. Hun angel heeft geen weerhaken en is ietwat gekromd. Andere kenmerken van de koningin zijn zeer grote ovaria, een spermatheca (zaadblaas voor de opslag van sperma) en diverse klieren waarvan de secreten darren en werksters op haar aanwezigheid wijzen.

▼
Figuur 1
Een honingbijkoningin (lang achterlijf) met enkele werksters op een honingraat. De rode verf op het borststuk van de koningin is door de imker aangebracht.



Darren (mannetjes) zijn ongeveer even groot als koninginnen en herkenbaar aan de grote ogen en de korte tong. Ze ontstaan uit onbevruchte eieren. Zowel koninginnen als werksters kunnen darren produceren. Voor zover bekend is de enige functie van darren het paren met jonge koninginnen. Het genitaal van de darren is sterk gereduceerd en bestaat, uitgestulpt, vooral uit een enorme penis (endophallus) en wijkt daarmee sterk af van dat van de overige bijen.

Naast deze morfologische kenmerken onderscheiden honingbijen zich van andere bijen ook door een aantal

◀◀
Figuur 2
Een honingbijwerkster.

▼
Figuur 3
Een dar. De ogen van darren zijn duidelijk groter dan die van werksters en boven op de kop met elkaar verbonden.





DIVERSITEIT EN VERSPREIDING VAN HONINGBIJEN

Uiterlijk

Honingbijen *Apis* zijn donkerbruine, vaak deels bruin-oranje tot rood gekleurde, matig behaarde en vrij slanke bijen met behaarde ogen. De voorvleugels hebben een kenmerkende langwerpige radiaalcel en de achterschenen dragen geen sporen.

Binnen de honingbijen kunnen we, gelet op de grootte, drie groepen onderscheiden: dwerghoningbijen, middelgrote honingbijen en reuzenhoningbijen. De middelgrote groep wordt ook wel de holbewonende groep genoemd, omdat deze soorten in holten nestelen. De lengte van de voorvleugel en de lichaamsgrootte van de werksters worden als een maat voor de grootte genomen. Onze honingbij *A. mellifera* valt binnen de middelgrote groep met een voorvleugellengte van 7,5-10 mm en een lichaamslengte van 10-15 mm. De dwerghoningbijen hebben een voorvleugel kleiner dan 7 mm en een lichaamsgrootte kleiner dan 10 mm. De reuzenhoningbijen hebben een voorvleugellengte van meer dan 11 mm en een lichaamsgrootte van meer dan 16 mm (KOENIGER ET AL. 2011A).

Diversiteit en verwantschappen

Apis is het enige genus van de tribus Apini (subfamilie Apinae, familie Apidae s.s.). Wegens het bezit van een corbicula (korfje) worden ze tot de korfdragende bijen gerekend (zie hoofdstuk 17). Binnen de korfdragende bijen onderscheidt men vier groepen (zie tabel 1), die op de orchideebijen na alle een hoog-sociale levenswijze hebben.

Tot op de dag van vandaag is er nog veel discussie over het aantal te onderscheiden soorten honingbijen. Engel (1998, 1999) onderscheidt zeven soorten, verdeeld over drie subgenera. Arias & Sheppard (2005) onderscheiden op grond van DNA-onderzoek tien *Apis*-soorten. Lo et al. (2010) onderscheiden 11 soorten en in het meest recente overzicht van de Aziatische honingbijen worden negen soorten onderscheiden (RADLOFF ET AL. 2011).

De oudste fossielen van honingbijen stammen uit het Oligoceen in Europa en zijn naar schatting 25 miljoen jaar oud. Er zijn tot op heden negen fossiele honingbijsoorten beschreven (ENGEL 2006B, ENGEL ET AL. 2009). De diversiteit van fossiele soorten suggereert een westelijke (Europese) oorsprong van honingbijen met een daaropvolgende invasie en radiatie in Azië (RADLOFF ET AL. 2011).

Verspreiding van het genus *Apis*

Alle levende soorten van het genus *Apis* komen oorspronkelijk alleen voor in Eurazië en Afrika. De twee meest verbreide soorten zijn 'onze' honingbij *A. mellifera* en de Aziatische honingbij *A. cerana* (zie fig. 6). Door versleping door de mens is *A. mellifera* inmiddels een kosmopoliet. De overige soorten komen voor in Azië, met uitzondering van de Afrikaanse dwerghoningbij *A. (Micrapis) florea*, die ook in Afrika voorkomt.

▼ **Figuur 4**
Een werkster van de Aziatische honingbij *Apis cerana*.



►► **Figuur 5**
Een werkster van de reuzenhoningbij *Apis dorsata*.



opvallende gedragingen. Een aantal daarvan, zoals de nestbouw, polyandrie (paren met meerdere mannen), zwermgedrag en enkele vormen van communicatie zullen hieronder aan de orde komen.

HET NEST

Nestplaats

In het wild levende honingbijvolken geven voor het bouwen van hun nesten de voorkeur aan holten die op het zuiden gelegen zijn, met een kleine ingang onder in de nestholte en op een gemiddelde hoogte van 6,5 m boven de grond en een volume van gemiddeld 40 l. Zulke holten zijn bijvoorbeeld te vinden in holle bomen en rotsspleten. De aanwezigheid van oude raten van een vertrokken volk maken een nestplek aantrekkelijker (SEELEY 2010). Deze nestplekken maken het volk beter bestand tegen koude winters en predatoren. De nestplaatsvoorkeur van honingbijen verschilt vermoedelijk per regio, in samenhang met factoren als de lokale ondersoort, lokale predatoren en het klimaat. Deze factoren en de beschikbaarheid van nestelplaatsen bepalen de lokale dichtheid van honingbijenvolken. De nestdichtheid kan variëren van enkele (kunstmatige) nesten per km² in Duitsland en Ierland tot meer dan negen wilde volken per km² in Zuid-Afrika (JAFFÉ ET AL. 2010).

Nestbouw

Een nest bestaat uit meerdere verticaal hangende raten (fig. 7, 8) met aan de zijkanten open verbindingen om van

rige honingbijsoorten zijn vrijwel beperkt tot Zuidoost-Azië (fig. 6); *A. florea* heeft zich naar het westen uitgebreid.

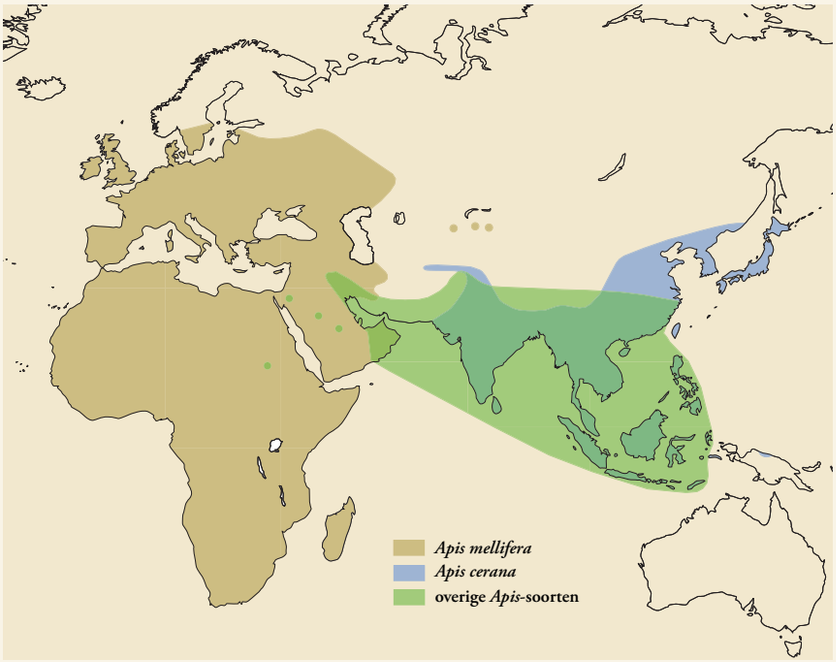
Verspreiding en rassen van de westelijke honingbij *Apis mellifera*

Het natuurlijke verspreidingsgebied van *Apis mellifera* omvat Afrika, grote delen van Europa en een deel van westelijk Azië. Zij komt voor in zeer uiteenlopende biotopen. In de loop van de tijd hebben populaties van honingbijen zich aanpast aan de regionale omstandigheden en ontstonden rassen (soms ook ondersoorten genoemd) met verschillen in morfologie en gedrag. Onderzoekers onderscheiden in het verspreidingsgebied van *A. mellifera* inmiddels zo'n 26 verschillende rassen die waarschijnlijk behoren tot een vier- of vijftal verwantschapslijnen (DE LA RÚA ET AL. 2009, MEIXNER ET AL. 2011, RUTTNER 1988, 1992).

Door recent DNA-onderzoek is inmiddels ook meer bekend over de afkomst en verspreiding van de verschillende rassen van *A. mellifera*. Tot voor kort werd aangenomen dat *A. mellifera* zich vanuit het Midden-Oosten naar Europa en Afrika heeft verspreid (GARNERY ET AL. 1992), maar dat blijkt onjuist. 'Onze' honingbij stamt oorspronkelijk uit Afrika en heeft zich ten minste tweemaal naar Eurazië verbreid, resulterend in populaties in Oost- en West-Europa die geografisch dicht bij elkaar liggen maar genetisch duidelijk verschillend zijn. Een zeer recente verbreiding vindt plaats van Zuid- naar Noord-Amerika, waar de rassen van de geïmporteerde 'Europese honingbij' worden vervangen door nakomelingen van de in 1956 in Brazilië geïmporteerde Afrikaanse honingbij *A. mellifera scutellata* (WHITFIELD ET AL. 2006).

Verspreiding in Nederland

In Nederland komt de honingbij over het gehele land voor. Er is regelmatig discussie over de vraag of honingbijen tot de oorspronkelijke, inheemse fauna behoren. De term inheems kent uiteenlopende definities en kan beter worden vermeden (NOORDIJK ET AL. 2010). In het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl) heeft de honingbij momenteel de status 'Oorspronkelijk', wat wil zeggen dat de soort op eigen kracht ons land heeft bereikt en zich minimaal tien jaar achtereen heeft voortgeplant. Uit het wild zijn in Nederland wel honingbijvolken bekend (zie o.a. DE ROND 2005), maar hoeveel van deze volken langer dan tien jaren achter elkaar zelfstandig hebben overleefd is niet bekend.



Figuur 6
Verspreiding in de Oude Wereld van de nu levende *Apis*-soorten (naar HEPBURN & RADLOFF 2011, RUTTNER 1988 en SHEPPARD & MEIXNER 2003). De uitbreiding naar het westen van de overige *Apis*-soorten komt op rekening van *A. florea*.

Tribus	Nederlandse naam	Aantal genera (wereldwijd)	Aantal soorten (wereldwijd)	Referentie
Apini	honingbijen	1	7-11	Engel 2006b, Lo et al. 2010
Meliponini	angelloze bijen	61	600	Rasmussen & Cameron 2010
Bombini	hommels	1	250	Williams et al. 2008
Euglossini	orchideebijen	5	195	Ramírez et al. 2010

Tabel 1
Diversiteit van korfdragende bijen in de wereld.

de ene naar de andere raat te kunnen lopen. Een raat bestaat uit twee lagen van zeshoekige cellen die met de achterzijde tegen elkaar aan liggen. De cellen liggen vanaf de basis naar het uiteinde iets schuin omhoog zodat de honing er niet uitloopt. Ze worden gemaakt van was, die door de werksters wordt afgescheiden.

De nestcellen hebben verschillende functies. Er zijn broedcellen voor werksters, koninginnen en darren en opslagcellen voor honing en stuifmeel. Broedcellen voor darren zijn iets groter dan die voor werksters en ze liggen meestal in de periferie van de broedzone (zie onder). Koninginnen worden grootgebracht in speciale koninginnencellen, die in vorm doen denken aan de omhulsels van pinda's. Ze bevinden zich meestal niet in de raten maar hangen aan de onderkant van een raat met de opening naar beneden. Broedcellen blijven open om de larven tijdens de ontwikkeling doorlopend te kunnen voeden. Wanneer de larve volgroeid is sluiten de werksters de broedcel met een dekseltje van was. De verpopping vindt plaats in de gesloten cel. Opslagcellen zijn gelijk aan de broedcellen voor werksters, maar ze worden gevuld met honing of met stuifmeel. Nestcellen kunnen afwisselend als broed- en opslagcel gebruikt worden. Opslagcellen voor stuifmeel liggen meestal in een krans om de buitenste broedcellen heen. Bij groei of krimp van de broedzone worden de opslagcellen verplaatst. Hetzelfde geldt voor de honingopslagzone, die boven de stuifmeelopslagzone ligt.



Figuur 7
Een raat in een verlaten honingbijennest in een holle boom.

De koningin begint met de eileg in de cellen in het midden van een raat. Zo ontstaat de broedzone. De honing wordt opgeslagen in een brede band van cellen op de top of soms ook langs de zijkanten van de raten (de honingzone). De opslagzone van het stuifmeel vormt een smalle band tussen honing en broed. Deze stuifmeelopslagcellen worden niet afgesloten, in tegenstelling tot opslagcellen voor honing, die wél met was worden afgesloten.

Temperatuurregeling in het nest

Om te kunnen vliegen moet het borststuk van honingbijen een temperatuur van ten minste 27°C hebben. De bijen kunnen deze temperatuur zelf verhogen door de vliegspieren te activeren, waardoor warmte wordt geproduceerd, zonder dat de vleugels bewegen. Dit mechanisme kunnen ze ook in het nest gebruiken als daar de temperatuur te laag wordt.

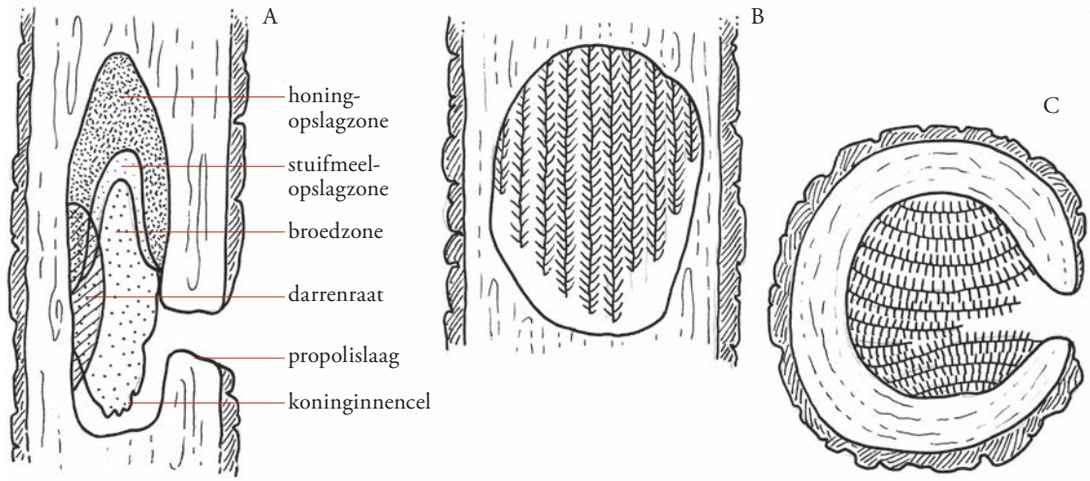
Volken van honingbijen hebben strikte temperatuurregels voor de ontwikkeling van hun broed. De optimale nesttemperatuur van het centrale broedgedeelte van het nest (broedzone) is 34,5 (33-36)°C. Volken kunnen deze temperatuur (met een schommeling van minder dan 1 graad) handhaven bij buitentemperaturen van -40 tot +40°C. Afhankelijk van de buitentemperatuur vertonen de werksters een aantal gedragingen om de optimale temperatuur te handhaven.

Bij lage temperaturen, met name in de winter, gaan honingbijen in een tros zitten. De bijen in het centrum van de tros genereren warmte met hun vliegspieren, de bijen aan de buitenkant van de tros functioneren als een buffer tussen deze warmtebron en de buitentemperatuur. Af en toe wisselen de bijen van plaats. Honingbijen zijn in staat om zelf de temperatuur van het broed te meten. Indien nodig gaan de bijen op de broedraten dicht opeen zitten en bedekken ze de broedcellen met hun lichaam om deze te verwarmen.

Op warme dagen daarentegen verspreiden ze zich zo veel mogelijk over de raten en als de temperatuur desondanks toeneemt, brengen ze water naar binnen, strijken een dun laagje water over alle raten en bevorderen de verdamping daarvan door met hun vleugels te waaieren. Ook door het constant uitsteken en intrekken van de monddelen, die een druppel water tot een waterfilm trekken, wordt verdamping gestimuleerd. Door de verdamping van het water daalt de temperatuur van de broedcellen. Indien de temperatuur nog verder blijft stijgen, verlaten groepen werksters het nest en clusteren samen op een schaduwrijke plek in de buurt (SEELEY 1985).

Voedsel, water en hars

In principe hebben alle dieren dezelfde soorten voedingstoffen nodig: brandstoffen (vetten en koolhydraten, zoals suikers) en bouwstoffen, zoals eiwitten. Bij honingbijen worden deze stoffen door de werksters verzameld in de vorm van nectar en stuifmeel. Nectar is rijk aan suikers en levert de bijen energie. Stuifmeel is eiwitrijk en levert de voor de groei onontbeerlijke bouwstoffen. Zowel de nectar als het stuifmeel worden op bloemen verzameld. Honingbijen zijn extreem polylectisch (zie hoofdstuk 4). Ellis & Ellis-Adams (1993b) noemen 443 plantensoorten



Figuur 8
A Onderdelen van een honingbijennest in een holle boom (naar SEELEY & MORSE 1976).
B Verticale doorsnede dwars op de raten (naar TOFILSKI 2012).
C Horizontale doorsnede (naar TOFILSKI 2012).

waarop bloembezoek door honingbijen is waargenomen, meer dan door welk ander insect ook in Noordwest-Europa. Honingbijen zuigen de nectar met hun tong op en via de slokdarm komt deze terecht in de honingmaag in het achterlijf. Als de bij hongerig is wordt de honingmaag geopend en vloeit een deel van de nectar in de darm. Daar wordt het verteerd en opgenomen voor eigen gebruik. Als de honingbijen thuiskomen, wordt het grootste deel van de inhoud van de honingmaag opgebraakt en opgeslagen voor het volk. Van de nectar wordt honing gemaakt die wordt gebruikt om de larven te voeden en de winterperiode te overbruggen. Honing is door actieve verdamping sterk ingedikte nectar waaraan door de werksters enzymen zijn toegevoegd die de structuur van de suikers veranderen. Deze bewerkingen zorgen ervoor dat bacteriën en schimmels geen kans krijgen zich te ontwikkelen en de honing niet bederft. Naast nectar en stuifmeel zijn ook water en hars van belang voor het volk. Water wordt verzameld voor het afkoelen van het nest op warme dagen en om de honingvoorraden te verdunnen die bestemd zijn als voedsel voor de larven. Harsen worden verzameld van allerlei planten. Na vermenging met andere ingrediënten, zoals was en stuifmeel, wordt de substantie 'propolis' genoemd. Dit wordt gebruikt om de nestholte te bekleden en de opening van de nestholte te vernauwen. Naast deze mechanische functie speelt propolis ook een rol in de verdediging tegen schimmels, bacteriën en virussen. Indringers zoals muizen die zijn gedood maar te groot zijn om uit het nest te verwijderen, worden volledig ingekapseld met propolis.

FOERAGEREN

Wanneer foeragerende honingbijen ('haalbijen') een gunstige plek hebben gevonden om voedsel te verzamelen, voeren ze bij terugkeer in hun nest een soort dans uit die andere werksters ertoe aanzet om die gunstige voedselplek op te zoeken. De haalbijen geven met de bijendans de richting en afstand tot de voedselbron aan (zie kader 'Dansende bijen'). Ook geven ze de geur van de bloemen door aan de werksters die haar volgen. Als de hulpbron niet ruikt zoals water, een nieuwe nestplek of weinig geurende bloemen, zullen de bijen op die plek geuren uit hun Nasonovklieren (gelegen onder de laatste tergiet) achterlaten die de andere werksters helpen bij hun oriëntatie.

De foerageeractiviteiten worden gespreid over een vast gebied rond de nestplek van het volk, met een oppervlakte tot meer dan 100 km² (VISSCHER & SEELEY 1982). Goede foerageerplekken vormen samen een mozaïek dat steeds verandert. De foerageerplekken worden gedurende een beperkte periode (ongeveer zeven dagen) gebruikt. Een honingbijenvolk dirigeert haar haalbijen zoveel mogelijk naar een aantal hoogproductieve voedselbronnen binnen haar vliegbereik. Meestal foerageren honingbijen binnen 3 km van het nest, maar in bepaalde landschappen kunnen ze foerageertochten tot 10 km ondernemen (BEEKMAN & RATNIEKS 2000). Het aantal bijen dat wordt ingezet voor het binnenhalen van het voedsel wordt vooral bepaald door de behoeften van het volk.

Individuele honingbijen specialiseren zich op één bloemplant. Het overgrote deel (95-99%) van de pollenkorrels op een honingbij bestaat uit pollen van één plantensoort. Door deze bloemvastheid leren de bijen hoe ze het beste nectar en pollen kunnen verzamelen en daardoor neemt de efficiëntie van het bloembezoek toe.

COMMUNICATIE BINNEN EEN BIJENVOLK

Honingbijen kennen allerlei vormen van communicatie (HÖLLDOBLER 1977, DE WILDE 1956). De meest opvallende uitingen zijn communicatie door middel van dans, chemische signalen (feromonen) en geluiden c.q. vibraties (honingbijen kunnen niet horen zoals wij maar wel vibraties opvangen). De meest bekende vorm van communicatie tussen (werksters van) honingbijen, de bijendans, wordt besproken in het kader 'Dansende bijen'. Het grote belang van chemische signalen in de communicatie tussen de leden van een volk blijkt bijvoorbeeld uit de koninginnengeurstoffen. Een bijenvolk wordt voortdurend door chemische signalen geïnformeerd over de aanwezigheid van de koningin. Zij scheidt onder andere met haar kaakklieren verschillende feromonen af (VELTHUIS 1970). Buiten het nest functioneren bepaalde componenten als seksferomonen die darren aantrekken en spelen ze een belangrijke rol bij het zwermen. Binnen het nest worden de darren er niet door beïnvloed, maar hebben ze een sterke uitwerking op de fysiologie en het gedrag van de werksters. De koninginnengeurstoffen bevorderen tevens de onderlinge samenwerking tussen koningin en werksters, onderdrukken de rijping van eieren bij de werksters en remmen hun neiging om koninginnencellen te bouwen (WINSTON 1987).

De koninginnengeurstoffen kunnen op verschillende manieren doorgegeven worden. Dat kan via de lucht of via lijfelijke contacten, zoals met de antennen of via wederzijdse voedseluitwisseling (trophallaxis). Zo wordt bijvoorbeeld de koningin steeds omringd door een groepje van 8-10 werksters, de zogenaamde hofhouding. Deze werksters hebben contact met de koningin via de antennen en likken haar bij het verzorgen. Vervolgens lopen ze ongeveer een half uur door het volk terwijl ze met hun antennen veel contact maken met andere werksters, waarbij waarschijnlijk geurstoffen worden uitgewisseld. Wanneer een volk haar koningin verliest is dit binnen vijf tot zes uur in de gehele gemeenschap bekend. Alle remmingen vallen dan weg, cellen met zeer jonge larven erin worden omgebouwd tot koninginnencellen en als alles goed gaat leveren deze tijdig nieuwe koninginnen. Gewoonlijk wordt de koningin die dan het eerst uit de cel tevoorschijn komt de opvolgster van de oude koningin; de overige worden door haar of door de werksters gedood.

Bijen kunnen geluid produceren door hun vleugelspieren te laten trillen. Wanneer de vleugels daarbij opgevouwen blijven, veroorzaakt dat een luid gezoem. Overigens zoemen honingbijen ook onder het dansen en vliegen. Hoewel we nog weinig weten van de betekenis van akoestische signalen, spelen deze in vergelijking met chemische signalen waarschijnlijk een bescheiden rol in de communicatie van de honingbij. Toch kennen we ook hiervan opmerkelijke voorbeelden. Zo is al eeuwen bekend dat jonge koninginnen voortdurend 'kwaak'- en 'tuut'geluiden uitwisselen. De kwaakgeluiden worden gemaakt door de nog niet uitgelopen jonge koninginnen in de koninginnencellen.

DANSENDE BIJEN

De communicatie tussen honingbijen bestaat uit een reeks complexe gedragingen in en buiten het nest, die nog lang niet geheel in kaart zijn gebracht. Onderdeel hiervan zijn de zogenaamde bijendansen. Deze werden ontdekt door Karl von Frisch in de eerste helft van de twintigste eeuw en behoren tot de best onderzochte communicatievormen bij dieren. De dansende bijen informeren elkaar over een rijke nectar- of stuifmeelbron, een plek om water of propolis te verzamelen of een nieuwe nestplek.



Figuur 9
Stertselende werksters van de honingbij. Bij dit gedrag komt de Nasonovklier, hier te zien als een gele strook voor het uiteinde van het achterlijf, bloot te liggen.

Bijen worden niet geboren als dansers maar leren het vak pas aan het einde van hun leven. Ze bereiden zich voor op hun leven als speur- of haalbij door oriëntatievluchten rondom het nest te maken en zo te leren hoe de omgeving eruit ziet. Om het terugvinden van het nest makkelijker te maken, stellen oude bijen zich met opgeheven achterlijf voor de nestopening op terwijl ze met hun vleugels wapperen. Zo verspreiden ze een geurstof uit de Nasanovklier aan het eind van hun achterlijf. Dit gedrag noemen we stertselen (fig. 9). Ervaren haalbijen helpen nieuwelingen eveneens bij het zoeken van voedselbronnen of water door geurstoffen uit de Nasanovklier af te scheiden die als bakens voor de oriëntatie van de nieuwelingen kunnen dienen.
Als een haalbij een voedselbron heeft ontdekt, keert ze met wat nectar naar het nest terug, draagt de nectar over aan 'aanneembijen' en verlaat het nest om naar dezelfde bron terug te vliegen. Dat proces herhaalt zich een aantal keren, waarbij de heen- en terugweg steeds sneller worden afgelegd. Wanneer de bij na ongeveer tien vluchten eenmaal de snelste weg heeft gevonden, begint ze aan haar dans in het nest. De twee bekendste bijendansen zijn de rondedans en de kwispeldans.
De rondedans (fig. 10) wordt uitgevoerd om voedselbronnen aan te duiden die tot zo'n 70 m van het nest af liggen. De haalbij loopt op de raat in cirkeltjes rond, waarbij ze steeds de richting van de draai verandert. Een rondedans kan een paar seconden tot een minuut duren. Deze dans verschaft weinig informatie: de danser geeft met haar geur aan waarnaar de dansvolgsters moeten zoeken en dat de bron zich dicht bij het nest bevindt.
De kwispeldans (fig. 11) wordt uitgevoerd om voedselbronnen die verder van het nest liggen aan te duiden. Deze dans dankt zijn naam aan het deel van het dansgedrag waarin de bij haar achterlijf ongeveer 15 keer per seconde heen en weer 'kwispelt'. Aansluitend daarop loopt de bij in een cirkel naar het uitgangspunt van de kwispelbeweging terug, herhaalt het kwispelen en loopt dan langs de andere kant opnieuw naar het uitgangspunt. Een complete danscyclus duurt slechts enkele seconden en speelt zich af op een oppervlak van 2-4 cm. De vliegspieren van de bij produceren hierbij een zoemgeluid en trillingen die via de poten op de raat worden overgedragen en die dienen om nestgenoten te lokken en te informeren.
In tegenstelling tot een rondedans geeft een kwispeldans tevens de richting en afstand tot een doel aan. De dansende bij gebruikt de zon als oriëntatiepunt. Als de zon niet te zien is kan het bijenoog, dat ook het ultraviolette deel van het licht kan zien, de stand van de zon afleiden uit

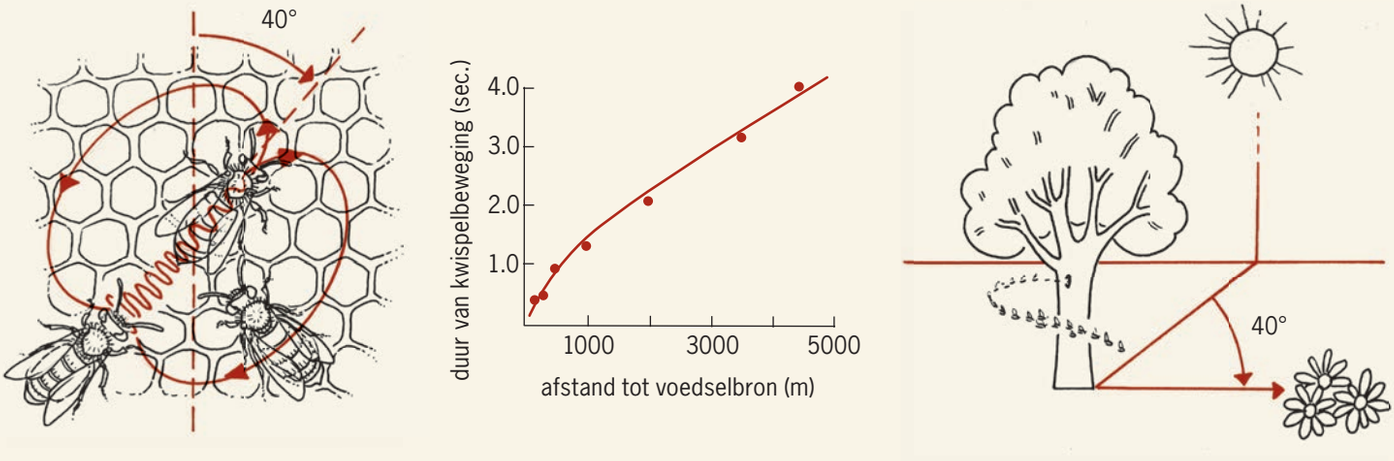


Figuur 10
De rondedans van de honingbij wordt gebruikt om voedselbronnen dicht bij het nest aan te duiden (naar SEELEY 1985).

Pas uit hun cel gekropen jonge koninginnen 'tuten'. Dit tuten van de koningin kan eindigen met het slaan van het achterlijf op de raat. Door het tuten verstijven de werksters van het volk en wordt de aanwezigheid van de koningin aan de werksters en de andere koninginnen medegedeeld. Het lijkt erop dat deze akoestische communicatie en vibraties ervoor moeten zorgen dat de jonge koninginnen niet uitlopen voordat de eerst uitgelopen jonge koningin met een deel van de werksters uit het nest vertrokken is ('nazwerm') (KIRCHNER 1993).

DISPERSIE DOOR ZWERMEN

De honingbij kan als individu niet overleven. Nieuwe koninginnen kunnen niet zelfstandig de wijde wereld in trekken om zich te verbreiden, zoals bijvoorbeeld hommels dat wel kunnen. Ze moeten omringd worden door werksters. Honingbijen lossen dit op door te zwermen, het volk deelt zich in tweeën. De voorbereiding hiervan, die 2-4 weken in beslag neemt, begint in mei als de werksters aan de onderrand van de raten een aantal koninginnencellen (moerdoppen) bouwen en hierin een aantal jonge konin-



Figuur 11
Kwispeldans van de honingbij, zoals deze wordt uitgevoerd op de verticaal hangende raat in het nest. De grafiek in het midden geeft aan hoe de duur van de kwispelbeweging aangeeft hoe ver de voedselbron is. De richting wordt aangeduid ten opzichte van de stand van de zon: de afwijking die de 'as' van de dans heeft ten opzichte van de richting van de zwaartekracht komt overeen met de hoek die de richting van de voedselbron maakt ten opzichte van de zon, gezien vanuit de uitgang van het nest. Naar Seeley (1985, 2010).

de polarisatie (de trilrichting) van de lichtgolven. In het duister van het nest, waar de dans plaatsvindt op een verticaal hangende raat, vormt de zwaartekracht een vaste referentie. Een vliegende bij ziet waar de zon zich bevind. De bij toont nu de hoek die de te volgen route naar de voedselbron maakt ten opzichte van de zon door voor het kwispelgedeelte van de dans dezelfde hoek te maken ten opzichte van de richting van de zwaartekracht. De kwispeldans geeft de honingbij ook informatie over de afstand tussen nest en doel. De kwispelbeweging op het rechte gedeelte van de dansfiguur duurt langer naarmate de afstand van nest naar doel groter wordt. Bij afstanden tot enkele honderden meters neemt de duur van de kwispelbeweging ongeveer recht evenredig met de afstand toe. Echter, bij grotere afstanden stijgt de duur nog maar nauwelijks waardoor de afstandsinformatie steeds onnauwkeuriger wordt. Tussen twee en drie kilometer, doorgaans de grens van het gebied waarbinnen het merendeel van de bijen voedsel verzamelt, maakt de dans nauwelijks nog onderscheid. Door onderzoek waarbij bijen werden getraind om door een tunnel te vliegen, waarbij de tunnelwand kon worden gemanipuleerd, en door experimenten in het veld werd tevens duidelijk dat bij een egaal landschap dezelfde vliegafstand leidt tot een kortere kwispelfase dan bij een landschap met een complexere structuur. De optische kilometerteller van de bijen levert dus geen absolute afstand (TAUTZ 2009).

Bijendansen vinden vrijwel uitsluitend plaats op een klein gebiedje dicht bij de ingang van het nest, een plek die bijen waarschijnlijk herkennen aan de geur. Op deze dansvloer komen de dansbijen samen met elk maximaal een tiental haalbijen die in hun boodschap geïnteresseerd zijn. Tijdens de kwispelfase staan de volgsters met uitgestrekte antennen zo dicht mogelijk bij de dansbij om de boodschap te kunnen lezen. Bij een zwerm die op zoek is naar een nieuwe nestplek wordt gedanst op de buitenkant van de tros bijen. Aangezien het nogal eens voorkomt dat vele speurbijen succes hebben met het vinden van een geschikte nieuwe huisvesting, zie je soms meer dan 20 bijen op de tros dansen die ieder een verschillende richting en afstand aangeven. De bijen gaan nu kijken welk van de aangeboden nestplaatsen het meest geschikt is. Het duurt enkele uren, soms zelfs enkele dagen, voor zij het daarover eens zijn geworden.

Bij aanwezigheid van voldoende voedselbronnen ontwikkelen bijenvolken zich ook normaal als de danscommunicatie wordt verhinderd, omdat alleen al door toeval of dankzij de lokroep van bloemengeuren voldoende bloemen worden gevonden. De bijendans is echter zeer belangrijk voor sociale bijen in tropische bossen waar geschikte voedselbronnen en nestplaatsen sterk verdeeld zijn over de ruimte. Deze plekken worden door speurbijen gezocht en kunnen vervolgens door middel van dans aan elkaar worden medegedeeld en zodoende efficiënter worden benut. Dit geeft honingbijvolken een duidelijk voordeel ten opzichte van angelloze bijen (NIEH 2004) en hommels (DORNHAUS & CHITTKA 2004).

Voor meer informatie over de dansen van bijen zie Dyer (2002), Von Frisch (1967), Seeley (1995, 2010) en Tautz (2009).

ginnen grootbrengen. De werksters voeden deze vrouwelijke larven met koninginnengelei (larvaal voedsel dat overvloedig bij deze larven wordt aangebracht), waardoor ze tot koninginnen opgroeien. De oude koningin maakt zich klaar om het nest te verlaten. Terwijl de dochterkoninginnen zich ontwikkelen verandert de fysiologie en het gedrag van de oude koningin, die elke dag minder gevoed wordt door de werksters. Haar eiproductie loopt terug en haar achterlijf krimpt sterk in. De werksters beginnen aan haar te duwen en te trekken en dwingen haar om door het nest te gaan lopen. Nadat de eerste broedcel van de nieuwe koninginnen is afgesloten, vliegt de moederkoningin weg in een zwerm ('voorzwerm') met iets meer dan de helft van de werksters van het volk. De aanzet hiertoe komt van de werksters, die zich in grote aantallen voor de vliegopening van het nest concentreren en zich plotseling als een wolk van door elkaar vliegende bijen in de lucht verheffen.

Aanvankelijk vliegt de bijenzwerm slechts enkele tientallen meters ver weg. De zwerm verzamelt zich bijvoorbeeld aan een boomtak en vormt rondom de oude koningin een



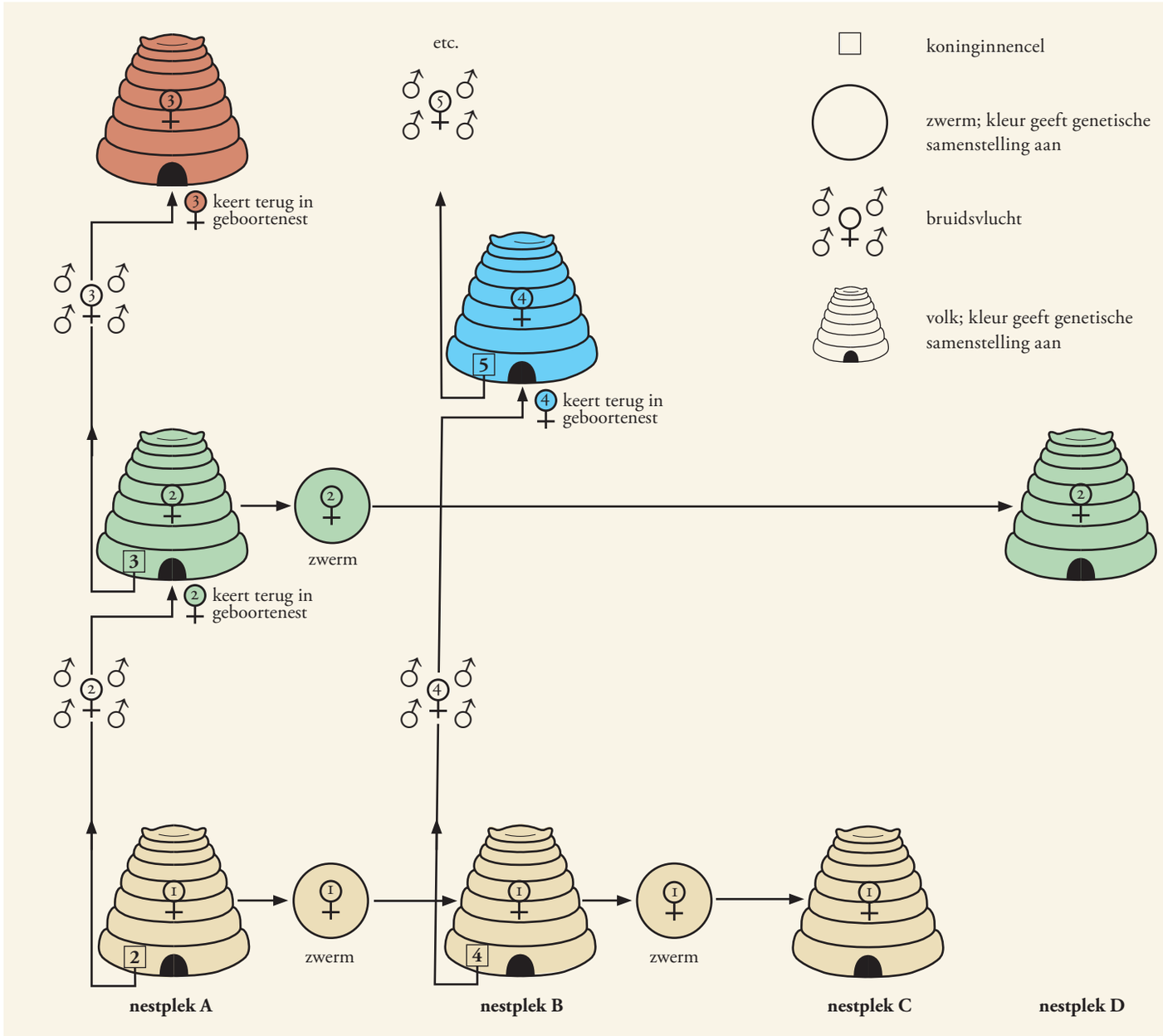


Figuur 12-13
Zwermen honingbijen, met ergens in het midden de koningin, kunnen op allerlei onverwachte plekken neerstrijken.

compacte tros (fig. 12, 13). Terwijl deze tros aan de boomtak hangt, zijn speurbijen druk aan het uitkijken naar een geschikt nieuw onderkomen. De speurbijen rapporteren geschikte locaties, zoals een holle boom, door middel van kwispeldansen op de zwermtros. Dit proces kan enkele dagen duren. Als de speurbijen consensus hebben bereikt over een nieuwe nestplaats brengen de speurbijen de zwerm weer in beweging en wijzen, met een snelheid van 5-12 km/h, de zwerm de weg naar de nieuwe woning.
In het oude nest zijn de achtergebleven bijen nu hun koningin kwijt. Na enkele dagen komt echter een jonge maagdelijke koningin te voorschijn. Wanneer het zwermen het oude volk sterk heeft gedecimeerd accepteren de werksters dat de jonge koningin alle andere jonge koninginnen (haar zusters) doodt. Als het volk sterk genoeg is bewaken de werksters de koninginnencellen tegen vernietiging door de eerst uitgelopen jonge koningin en beginnen ook aan deze koningin te duwen en te trekken om haar aan te zetten om te gaan zwermen. Dit leidt tot een 'nazwerm' en dit proces kan worden herhaald totdat het volk zo sterk is afgezwakt dat verdere splitsing niet wordt ondersteund. Als zich nu nog meerdere koninginnen in het nest bevinden vechten die tot slechts één koningin overblijft.
Zwermgedrag komt niet uitsluitend voort uit de noodzaak tot reproductie en dispersie. Ook een tekort aan voedsel kan hiertoe aanleiding geven. Bij voedseltekort kunnen honingbijen van bepaalde Afrikaanse rassen migreren naar gebieden waar wel voldoende voedsel beschikbaar is. Een dergelijke migratie (aangepast aan tropische omstandigheden) komt bij de Europese rassen van de honingbij echter niet of nauwelijks voor.
In Nederland worden zwermen van honingbijen vaak snel opgemerkt en door imkers 'geschept'. Wanneer dit niet gebeurt, kan het soms gebeuren dat de zwerm op de plaats waar deze is neergestreken (vaak om een boomtak) raten gaat bouwen. Dit bouwgedrag in de open lucht moet meer als noodoplossing beschouwd worden, een verschijnsel van 'woningnood'.

VOORTPLANTING: BRUIDSVLUCHT EN POLYANDRIE

Mannetjes en vrouwtjes van honingbijen moeten communiceren om elkaar te vinden. Vooral chemische communicatie speelt hierbij een grote rol. In het volk waarin de nog maagdelijke jonge koningin geboren wordt zijn her en der verspreid over de raten genoeg darren, maar beide seksen van een volk interesseren zich op dat moment niet voor elkaar.
Om te paren verlaat de koningin een week nadat ze haar koninginnencel heeft verlaten het nest en vliegt naar een darrenverzamelplek, een 'drone congregation area' (DCA). Dit noemen we de bruidsvlucht van een koningin. De duur van een bruidsvlucht is gemiddeld 18 minuten (variërend van 10 tot meer dan 30 minuten) (KOENIGER 1988). Soms maakt een koningin, nadat ze is teruggekeerd in het nest, nogmaals een of meerdere bruidsvluchten.
Een DCA is een tijdelijke verzamelplek van darren in het landschap die meestal vele jaren achter elkaar wordt gebruikt. Darren verzamelen zich boven open gebieden, gewoonlijk tot 5 km van het nest. Een darrenverzamelplek is doorgaans 30-120 m in diameter en de darren cirkelen hier op een hoogte van 5-30 m boven de grond. Op zo'n DCA kunnen zo'n 25.000 mannetjes van enkele honderden volken aanwezig zijn (PAGE 1986). Baudry et al. (1998) vonden met behulp van DNA-technieken, dat darren van 238 verschillende volken aanwezig waren op één DCA in Duitsland. Darren van honingbijen worden in het veld maar weinig waargenomen en meldingen van darrenverzamelplekken in Nederland zijn ons niet bekend.
Wanneer een koningin een DCA binnenvliegt wordt ze gedetecteerd door de darren. De darren zien haar en door een seksferomoon dat zij afscheidt ruiken ze haar. Ze ontmoet de darren op een hoogte van 5-30 m in de lucht. De darren achtervolgen de koningin in een komeetachtige groep, die met grote snelheid en in zigzagvlucht met plotselinge haken wegvliegt (GRIES & KOENIGER 1996). Directe

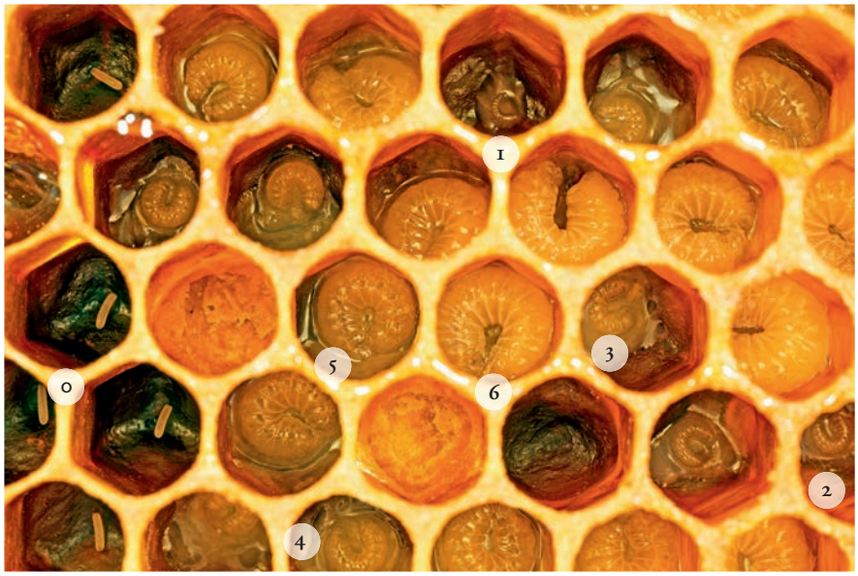


competitie tussen de darren is hierbij niet waargenomen. Het snelste mannetje paart het eerst. De paring zelf duurt minder dan vijf seconden (KOENIGER & KOENIGER 1991). De koningin paart, snel achter elkaar, met gemiddeld 12 (± 8) darren (KOENIGER ET AL. 2011B). Als een dar heeft gepaard scheurt zijn penis (endophallus) met accessoire klieren uit zijn lichaam en sterft hij. Dit 'paringsteken' blijft achter in de angelkamer van de koningin. Alle volgende darren brengen hun penis onder het paringsteken in, waardoor dit uit de koningin wordt getrokken. Gedurende de paring slaat de koningin het zaad van alle darren op in de oviducten. Pas nadat ze in het nest is teruggekeerd worden de zaadcellen van de oviducten naar de spermatheca getransporteerd, waarin ze jarenlang goed blijven (WOYKE 1960).
Na de bruidsvlucht keert de geïnsemineerde koningin terug in haar nest. Door de productie van werksters vult ze haar volk weer aan tot de oorspronkelijke grootte. Het volk gaat zich voorbereiden op de overwintering. Onder geschikte omstandigheden overleeft het volk en kan in een volgend jaar de gehele cyclus herhaald worden. Maar volken kunnen ook sterven door voedseltekort, predatie en ziekten, of mislukken in het vervangen van hun oude koningin.
In figuur 14 wordt de voortplanting en dispersie van de honingbij schematisch samengevat.

ONTWIKKELINGSSTADIA, WERKSTERTAKEN EN VLIEGTIJD

Honingbijen ontwikkelen zich, evenals andere bijen, via een aantal fasen tot volwassen dieren. In tegenstelling tot solitaire bijen zijn er bij sociale bijen, zoals honingbijen, interacties tussen broed en volwassen dieren. Deze relaties tonen ons diverse unieke aspecten binnen honingbijvolken (WINSTON 1987).

Figuur 14
Het zwermen van een koningin met een groep werksters (horizontaal in het schema) zorgt voor de dispersie (verbreiding), het vestigen van een volk op een nieuwe nestplek. De bruidsvlucht (verticaal) zorgt voor de geslachtelijke voortplanting. Na de bruidsvlucht keert de nieuwe koningin (2, 3, 4, 5) terug in haar geboortenest. Hierdoor verandert de genetische samenstelling van een volk op een nestplek. Het aantal koninginnencellen per volk (in dit schema steeds één weergegeven) is variabel.



Figuur 15
Een honingbijenraat met eieren en larven. Met cijfers is de leeftijd in dagen aangeduid (0 voor de eieren).

Ei, larve en pop

De eieren van de koningin zijn 1,3-1,8 mm groot en lijken in kleur en vorm op kleine rijstkorrels (fig. 15). Het ei wordt rechtop op de bodem van de broedcel vastgeplakt maar helt in de dagen daarna om totdat het op de bodem rust. Na drie dagen begint een kleine witte larve (fig. 15) uit het ei te kruipen die onmiddellijk in haar cel door de werksters van voedsel wordt voorzien (open broed). Binnen vijf tot zes dagen en na vijf vervellingen is de larve volgroeid. De werksters dekken de cel af met een zacht, bol dekseltje van was en de larve vormt onder dit wasdekseltje nog een dicht spinsel dat lijkt op de cocon van andere bijen. Het popstadium duurt, afhankelijk van de kaste, 7-14 dagen. Daarna wordt het deksel van de cel opengebroken en de volwassen gevleugelde honingbij komt uit haar cel tevoorschijn. De broedcellen waaruit de jonge bijen gekropen zijn worden schoongepoetst door werksters en door de koningin van nieuwe eieren voorzien.

Opvallend is de grote variatie in ontwikkelingsduur tussen de kasten. De popfase van een koningin duurt circa zeven dagen tegen 14 dagen voor darren. Waarschijnlijk heeft dit te maken met de hogere kwaliteit van het voedsel van de koninginnenlarven in vergelijking met dat van werkster- en darrenlarven, want of er uit een ei een werkster of een koningin (moer) ontstaat wordt bepaald door het voedsel dat de werksters geven. Koninginnenlarven krijgen gedurende hun gehele ontwikkeling een melkachtige vloeistof toegediend, afgescheiden door speciale speekselklieren. Deze vloeistof wordt 'koninginnengelei' genoemd. In deze gelei is een speciaal enzym aanwezig dat bepaalt dat een larve zich tot koningin ontwikkelt. Werksterlarven krijgen deze koninginnengelei weliswaar ook, maar alleen gedurende de eerste levensdagen en bovendien in minder grote hoeveelheden dan een koninginnenlarve. Als werksterlarven ouder worden verdragen ze grovere kost en krijgen ze naast koninginnengelei ook stuifmeel en honing.

Het leven van een werkster

Een opvallend verschijnsel bij honingbijen is de verandering van de taak van de werksters gedurende hun leven (fig. 16). Het leven van een werkster valt in drie fasen uiteen en hangt nauw samen met de lichamelijke toestand gedurende de verschillende levensfasen. Hoe de aansturing van deze gedragsveranderingen precies plaatsvindt is onderwerp van studie.

- Van de eerste tot de tiende levensdag is de werkster als huisbij actief binnen het nest. Ze maakt cellen schoon, zit op de broedcellen om deze voor afkoeling te behoeden en verder doet zij hele perioden niets; ze zit of kuiert op haar gemak over de raten rond. Na enkele dagen beginnen de voedingsklieren in haar kop zich krachtig te ontwikkelen en wordt ze rijp voor haar belangrijkste taak in de eerste levensfase: werken als voedster. Tegen het eind van deze eerste levensfase verlaat de werkster voor het eerst het nest en maakt een oriëntatievlucht.
- Van de tiende tot ongeveer de twintigste levensdag komt er een einde aan de activiteit als voedster doordat de voedingsklier degenereert. In plaats daarvan beginnen nu de was- en gifklieren zich sterk te ontwikkelen en gaat ze cellen bouwen. Andere taken worden het aannemen van nectar en het verwerken en in de voorraadcellen opbergen hiervan, het aanduwen van stuifmeel in de cellen en het schoonhouden van het nest door allerlei afval en dode soortgenoten uit het nest te verwijderen. Aan het eind van deze levensfase wijden veel bijen zich aan de taak van schildwacht bij de vliegopening. Iedere binnenkomende bij wordt met de antennen aan een onderzoek onderworpen, ze weren brutale wespen en andere honingdieven en voeren aanvallen uit op bijvoorbeeld mensen of paarden die te dicht in de buurt van het nest komen.
- Van de twintigste levensdag tot haar dood, als ze vier tot vijf weken oud is, is de werkster verzamelaarster (haalbij). Ze haalt bij de bloemen nectar of stuifmeel. Deze stap wordt mogelijk gemaakt door veranderingen in de hersenen waardoor de werksters de geuren en bruikbaarheid van nectar en de locatie van zowel bloemen als het nest makkelijker kunnen leren en gemotiveerd zijn om het nest te verlaten. Het gevaarlijkste werk, waarbij het veilige nest regelmatig wordt verlaten, valt dus aan het eind van het leven van de werksters en zo ondersteunen ze hun moeder het langst.

Vliegtijd en overwintering

Honingbijen leven in permanente (meerjarige) volken die de hele winter intact blijven en beginnen dus in de vroege lente reeds op volle sterkte met hun bloembezoek. Juist dit vermogen om snel grote voedselbronnen te benutten vormt de speciale ecologische niche van de honingbij.

Het bijenleven is meestal maar kort. In voorjaar en zomer worden de werksters zelden ouder dan vier tot vijf weken. De winterbijen, die in de nazomer en herfst uit hun ei komen, bereiken een leeftijd van verscheidene maanden. Ze kunnen zich tegoed doen aan de reserves in het nest en de in hun lichaam opgeslagen reserves worden niet verbruikt omdat er in deze tijd van het jaar geen broed meer te verzorgen is. De darren vliegen vooral tijdens de periode met de grootste bloei, wanneer ook de jonge koninginnen worden geproduceerd. Ze vliegen gemiddeld zo'n 14 dagen en verlaten het volk twee- of driemaal per dag voor een periode van 16-31 minuten (DRESCHER 1969, RUEPPELL ET AL.

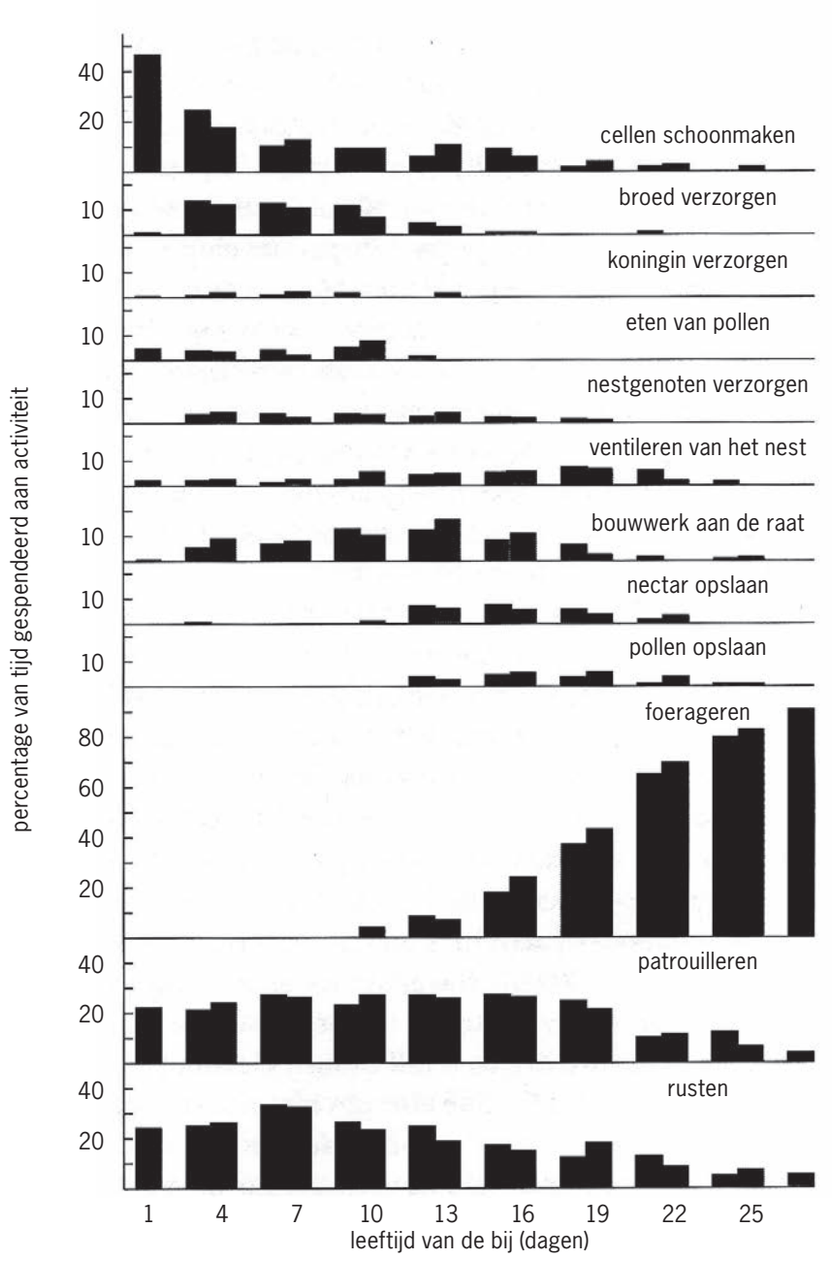
2005). Het oudst wordt de koningin, die vier tot vijf jaar haar moederlijke taak kan blijven vervullen.
Gedurende de koudste periode van het seizoen zitten tienduizenden bijen dicht opeengepakt op een gedeelte van de raat waarin zich de voorraden honing en stuifmeel van de kolonie bevinden. In het midden zit de koningin, verwarmd door de omringende bijen, die honing eten en warmte opwekken door hun vleugelspieren te bewegen.
Wanneer de dagen weer langer worden, beginnen de bijen die zich in de directe omgeving van de koningin bevinden haar te voeren met koninginnengelei (zie hierboven in de paragraaf 'Ei, larve en pop'). Dit levert de eiwitten die ze nodig heeft om eieren te leggen.

VIJANDEN, ZIEKTEN EN VERDEDIGING

Vijanden van honingbijen kunnen zich richten op de bijen zelf (eieren, larven, poppen en volwassen dieren), op de voedselvoorraad (stuifmeel en honing) en op de was, waaruit de raat is opgebouwd. De mens en de beer (vroeger ook in onze streken) zijn echte honingstelers. Ook andere zoogdieren, zoals marterachtigen en knaagdieren, doen zich graag tegoed aan honing.
De diverse insecten die de honingbij belagen, zoals bijenwolven en wasmotten, komen aan bod in hoofdstuk 8. Er wordt een honderdtal mijtensoorten geassocieerd met honingbijen (EICKWORT 1994). De meeste hiervan zijn niet schadelijk. De varroamijt *Varroa destructor*, afkomstig van de Aziatische honingbij *Apis cerana*, vormt echter al vele jaren een serieuze plaag voor de Europese honingbij. De mijten tasten het broed en de overwinterende werksters aan en verspreiden tevens diverse virussen (CORNELISSEN ET AL. 2010).
Vooral de larvenstadia van de honingbij zijn gevoelig voor allerlei microscopisch kleine ziektenverwekkers, zoals virussen, bacteriën en schimmels. Berucht is de bacterie die de ziekte 'vuilbroed' veroorzaakt.
De raadselachtige verdwijnziekte 'colony collapse disorder' (CCD) is vanaf november 2006 weer opgedoken in de Verenigde Staten. Dit verschijnsel, waarbij in de winterperiode hele volken van *Apis mellifera* verdwijnen, is al langer bekend maar naar de oorzaak kunnen we tot op heden slechts gissen. Ook in Nederland heeft de berichtgeving over de verdwijnziekte onder de naam 'bijensterfte' een grote vlucht genomen. Het onderzoek naar de oorzaken hiervan is nog in volle gang en zorgt voor veel discussie. Zie voor meer informatie de websites van de Bijenstichting (www.bijenstichting.nl), de Universiteit Utrecht (www.bijensterfte.nl) en Wageningen Universiteit (www.bijen.wur.nl).

Defensie

Honingbijen proberen hun vijanden voor te zijn door bijvoorbeeld nestplaatskeuze, wachtbijen bij de nestingang, herkenning van nestgenoten, volkgrootte, propolis (op takken waaraan de raat wordt bevestigd of rond de invliegopening en voor het inkapselen van indringers zoals muizen en motten), hygiëne van het nest (dode bijen worden naar buiten gebracht, er wordt niet gepoept in het nest, ook niet tijdens de overwintering) en poetsgedrag van de werksters onderling. Daarnaast zijn er diverse meer directe vormen van verdediging.
Indien nodig wordt overgestapt op een robuustere defensie door het aanvallen en steken van de indringer. Bijen op de buitenkant van de raat of wachtbijen bij de ingang van het nest openen hun kaken en tonen hun angel waarbij alarmferomonen worden verspreid. Predatoren worden vooral met de ogen gelokaliseerd. De aanval wordt echter door feromonen gestuurd. Alarmferomonen zorgen voor verhoogde waakzaamheid bij de nestingang maar zijn onbelangrijk om een aanvaller te lokaliseren. Voor het afgeven van alarmferomonen neemt de werkster een karakteristieke houding aan, met de kop omlaag en het achterlijf gestrekt omhoog geheven waarbij de gifkamer wordt geopend waaruit het feromoon vrijkomt dat vervolgens door het waaieren met de vleugels wordt verspreid.
Beweging, kleur en trilling van de aanvaller zijn het belangrijkst bij de activering van defensieve reacties. De alarmferomonen geven de werksters waarschijnlijk geen informatie over de plaats (oriëntatie) van de indringer.



Figuur 16
Gedragsveranderingen van honingbijenwerksters naarmate ze ouder worden. Op de x-as staat de leeftijd van de bij in dagen, op de y-as is voor verschillende typen gedragingen aangegeven hoeveel procent van de tijd per dag de bij eraan besteedt. Naar Seeley (1985).

In tegenstelling tot een veelgehoorde opvatting sterven werksters van de honingbij die gestoken hebben en daarbij hun angel verloren hebben niet direct, maar blijven soms de aanvaller achtervolgen en rond zijn hoofd vliegen (CUNARD & BREED 1998). Honingbijen die hun angel verloren hebben gaan wel binnen enkele uren of dagen dood. De meeste achtervolgers (75%) steken niet maar kwellen de aanvaller om deze te intimideren waardoor de meeste predatoren verjaagd worden.
Een opmerkelijk voorbeeld van defensief gedrag is het vormen van 'vuurballen' ('heat balling'). Dit gedrag is vooral bekend van de Aziatische honingbij *Apis cerana*. Of het ook bij onze honingbij voorkomt is onzeker. Vijandelijke insecten zoals hoornaars *Vespa* die in direct contact komen met honingbijnesten worden door een groep werksters ingesloten, waarna de werksters door middel van hun vliegspieren de temperatuur van hun borststuk verhogen tot boven de 45°C, heet genoeg om de aanvaller te doden. Soortgelijk gedrag zien we ook als werksters een koningin doden.
De intensiteit van het verdedigingsgedrag van honingbijen wordt beïnvloed door genetische componenten, maar ook door omgevingsfactoren zoals een hoge luchtvochtigheid, hoge temperatuur en een gebrek aan nectar die de prikkelbaarheid verhogen.

HOOFDSTUK 7 PARASITAIRE BIJEN

JAN SMIT

Niet alle bijen zijn nijverig. Sommige zijn ronduit lui. Zij laten het bouwen van een nest en het zoeken naar voedsel voor hun nageslacht liever over aan andere bijen. Zulke parasitaire bijen glippen bijvoorbeeld op een onbewaakt ogenblik het nest van een andere bij binnen, om daar ongemerkt hun eigen eieren in te leggen. Andere parasieten gaan minder subtiel te werk en roven gewoonweg de stuifmeelvoorraad uit het nest van andere bijen. Ruim een kwart van de Nederlandse bijensoorten maakt zich schuldig aan dergelijk gedrag. Dit hoofdstuk bespreekt de levenswijze van deze parasitaire bijen.

INLEIDING

Het graven of aanleggen van een nest en vervolgens de cellen hierin voorzien van een voorraad stuifmeel kost een bijenvrouwtje veel tijd en moeite. Het is logisch dat er bijen zijn die gebruik willen maken van het werk van een ander. We noemen dit parasitisme. Deze bijen maken gebruik van het broedzorggedrag van andere bijen door diefstal van voedsel uit het nest of door overname van het nest of van een of meer broedcellen.

De terminologie over parasitisme is in verschillende publicaties zeer verwarrend. Zo gebruiken Amerikaanse onderzoekers andere termen dan veel Europeanen. In dit boek wordt de term broedparasitisme gebruikt voor nestovername en de term kleptoparasitisme (VOLLRATH 1984) voor diefstal van voedsel uit het nest. Dit sluit aan bij de algemeen in de biologie geldende definities. We wijken daarmee af van de terminologie in *De wespen en mieren van Nederland* (PEETERS ET AL. 2004), waar voor alle vormen dezelfde term (kleptoparasitisme) gebruikt is.

Vindt de parasitering plaats bij een vrouwtje van de eigen soort dan spreken we van intraspecifiek parasitisme. Wanneer een bij parasiteert bij een andere bijensoort dan spreken we van interspecifiek parasitisme. Hieronder vinden we soorten die gewoonlijk zelf een nest maken en dat bevoorraden, maar waarvan sommige individuen parasiteren en de (obligaat) parasitaire bijen, die altijd gebruik maken van het broedzorggedrag van een andere bijensoort.

Definities van de verschillende termen zoals in dit boek gebruikt zijn in tabel 1 samengevat.

KLEPTOPARASITISME

De houtbij *Xylocopa pubescens*, die in het oostelijke Middellandse Zeegebied, Afrika en Azië voorkomt, is de enige solitaire bij waarvan is waargenomen dat ze voedselvoorraden steelt uit de nesten van soortgenoten (BEN MORDECHAI ET AL. 1978). Binnen de sociale bijen van de Meliponini en de Apini komt kleptoparasitisme frequent voor (MICHENER 2007). Hommels dringen het nest van andere hommels binnen om het daar aanwezige voedsel te stelen (MICHENER 1974). De werksters van de Kaapse honingbij *Apis mellifera capensis* stelen het voedsel uit de nesten van andere honingbijen. Jean (2005) maakt melding van diefstal van stuifmeel door werksters van de honingbij uit de scopa (structuur om stuifmeel in te verzamelen) van andere bijensoorten, vooral van hommels. De genera *Lestrimelitta* (tropisch Amerika) en *Cleptotrigona* (Afrika) zijn gespecialiseerd in het stelen van stuifmeel en nectar uit de nesten van andere sociale bijensoorten. Ze overvallen de nesten in groepen van 50 tot 800 individuen, waarbij aan beide kanten slachtofffers vallen. Wanneer een nest herhaaldelijk overvallen wordt, kan het te gronde gaan (PORTUGAL-ARAÚJO 1958). De kleptoparasitaire overvallers die gedood worden scheiden een doordringende geur uit die nog veel meer werksters van de soort naar het nest lokt (SAKAGAMI ET AL. 1993). De geur heeft tevens een desoriënterende invloed op de werksters van het overvallen nest, die vaak inactief worden. Zelfs nesten van de zogenaamde 'killer bee' (de geafrikaniseerde honingbij) worden met succes overvallen door bepaalde *Lestrimelitta*-soorten (SAKAGAMI ET AL. 1993), ondanks het feit dat deze bijen veel groter zijn en de aanvallers geen angel hebben. De overvallers nemen het voedsel mee in hun vergrote krop. Ze hebben geen voorziening van haren, zoals het korfje van de honingbij, om stuifmeel mee te vervoeren.

INTRASPECIFIEK BROEDPARASITISME

Van intraspecifiek broedparasitisme is sprake wanneer een vrouwtje van een bijensoort die gewoonlijk geen parasitaire

Tabel 1
Definities van verschillende vormen van parasitisme door bijen.

Term	Omschrijving	Voorbeeld
Intraspecifiek		
kleptoparasitisme (diefstal)	een vrouwtje steelt voedsel uit het nest van een soortgenoot	hommels, *Apis mellifera capensis*
broedparasitisme	een vrouwtje neemt het nest van een soortgenoot over	hommels, *Halictus scabiosae*, *Hoplitis anthocopoides*, *Colletes succinctus*, *Colletes halophilus*?, *Osmia bicornis*, *Osmia cornuta*
Interspecifiek		
kleptoparasitisme	een vrouwtje steelt voedsel uit het nest van een andere soort	Hommels, *Lestrimelitta*, *Cleptotrigona*, *Xylocopa pubescens*
sociaal broedparasitisme	een vrouwtje gebruikt het nest en de werksters van een andere soort om haar eigen nakomelingen groot te brengen	(koekoeks)hommels, *Sphecodes* (deels)
solitair broedparasitisme, facultatief	een vrouwtje van een soort die gewoonlijk niet parasitair is, neemt het nest van een vrouwtje van een andere soort over	hommels, *Lasioglossum malachurum*, *Osmia cornuta*
solitair broedparasitisme, obligaat	een vrouwtje legt een ei in een of meer cellen van een vrouwtje van een andere soort, koekoeksgedrag	*Ammobates*, *Biastes*, *Coelioxys*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Melecta*, *Nomada*, *Sphecodes*, *Stelis*, *Thyreus*

levenswijze heeft het nest overneemt van een ander vrouwtje van dezelfde soort. Zij doet dit door de eigenaresse van het nest te verdrijven. Dit gedrag kan mede veroorzaakt worden door gebrek aan nestgelegenheid, hoewel het ook voorkomt in situaties met voldoende nestmogelijkheden. In sommige gevallen nemen vrouwtjes wier nest verloren is gegaan het nest over van een ander vrouwtje. Volgens Field (1992) is nestovername gewoon één van de methoden om met succes tot reproductie te komen. Voor een bijenvrouwtje is de investering in het overnemen van een nest minder groot dan in het aanleggen van een nieuw nest (MADDOCKS & PAULUS 1987). Het vrouwtje dat het nest overneemt gaat vervolgens verder met de nestbouw of proviandering waar het verdreven vrouwtje gebleven was.
Wcislo (1987) noemt een aantal bijengenera en -soorten die dit gedrag vertonen, waaronder enkele soorten die ook in Nederland voorkomen: de breedbandgroefbij *Halictus scabiosae*, en de zwaluwstaartbij *Hoplitis anthocopoides*. Richards (1927) noemt nestovername bij verschillende soorten hommels *Bombus*. Erteld (1998) heeft waargenomen dat een vrouwtje van de zesbandgroefbij *Halictus sexcinctus* een bezet nest probeerde over te nemen. Inge Bischoff (pers. med.) heeft intraspecifiek broedparasitisme waargenomen bij de heizijdebij *Colletes succinctus* en vaak bij de gehoornde metselbij *Osmia cornuta*. Zij vermoedt dat het ook voorkomt bij de schorzijdebij *C. halophilus* in Saeftinghe (ZE). Michener (2007) vermoedt dat dit gedrag heel wijd verspreid is. Om deze vorm van parasitisme met zekerheid vast te kunnen stellen, moeten onderzoekers individuele bijen merken, een onderzoeksmethode die niet zoveel gebruikt wordt omdat die zeer arbeidsintensief is. Maddocks & Paulus (1987) hebben onderzoek naar dit gedrag gedaan bij een natuurlijke nestplek en in een botanische tuin met nestkasten. Zij hebben nestovername vastgesteld bij 75% van de nesten van de rosse metselbij *Osmia bicornis* en bij 85% van de nesten van de gehoornde metselbij *Osmia cornuta*.

INTERSPECIFIEK BROEDPARASITISME

Hierin zijn twee vormen te onderscheiden: facultatief broedparasitisme en obligaat broedparasitisme.

Facultatief broedparasitisme

Facultatieve broedparasieten hebben gewoonlijk geen parasitaire levenswijze, maar nemen soms het nest over van een vrouwtje van een andere (vaak nauwverwante) bijensoort door de eigenaresse te verdrijven. Dit gedrag komt veel minder voor dan intraspecifiek broedparasitisme. Plateaux-Quénu (1960) heeft een geval geconstateerd van facultatief broedparasitisme door de groepjesgroefbij *Lasioglossum malachurum* bij *L. marginatum* (niet inheems). Maddocks & Paulus (1987) hebben drie gevallen waargenomen waarin een vrouwtje van de gehoornde metselbij *Osmia cornuta* het nest overnam van een vrouwtje van de rosse metselbij *O. bicornis*.
Richards (1927) en Michener (1974) vermelden echter dat dit gedrag wel tamelijk frequent voorkomt bij diverse hommelsoorten. *Macrogalea berentyensis* is een sociaalparasitaire bijensoort van Madagascar, die mogelijk facultatief broedparasitair gedrag vertoont (SMITH 2007).

Obligaat broedparasitisme (koekoeksbijen)

Bij obligate boedparasieten maakt een bijenvrouwtje altijd gebruik van de broedzorg van een vrouwtje van een andere bijensoort om haar eigen nakomelingen groot te brengen (WCISLO 1987). Dit gaat ten koste van de nakomelingen van de gastheer. Ze doet dit op de plek waar de gastheer haar nest heeft gemaakt. Bijen met een dergelijke levenswijze staan bekend als koekoeksbijen. We onderscheiden hierin sociaal broedparasitisme en solitair broedparasitisme.

Sociaal broedparasitisme

De gastheer is sociaal en heeft dus een werksterkaste. De broedparasiet maakt gebruik van de werksters van de gastheer om haar eigen nakomelingen groot te laten brengen. Dat zijn alleen mannetjes en vrouwtjes (geen werksters). Alle hommels *Bombus* van het subgenus *Psithyrus* zijn sociale broedparasieten; hiervan komen in Nederland zeven soorten voor. Daarnaast is er in Europa een soort van het subgenus *Thoracobombus* (*B. inexpectatus*) en in Amerika een soort van het subgenus *Alpinobombus* (*B. arcticus*) die beide een parasitaire levenswijze hebben. Parasitaire hommels worden koekoekshommels genoemd.
Een vrouwtje van een sociaalparasitaire soort gaat een nest van een andere *Bombus*-soort binnen en neemt dit over van de oorspronkelijke koningin. Dit doet ze door dominantie te verwerven over deze koningin of in sommige gevallen door haar te doden. Het gedrag is echter zeer verschillend per soort. Bij de ene sluipt het parasitaire vrouwtje een nest binnen en blijft daar voorlopig verscholen zitten. Bij een andere soort komt het vrouwtje een nest binnen en vertoont verschillende agressieve gedragingen ten opzichte van de aanwezige werksters: kopstoten uitdelen, betasten met de antennes, kopwrijven, steken met de angel. Een sociale broedparasiet heeft een nest nodig van bescheiden omvang, maar wel met voldoende werksters. Deze brengen haar nakomelingen groot. Indien een nest reeds te groot is en te veel werksters bevat, kan ze die niet allemaal onder controle houden en kan ze aangevallen en zelfs gedood worden (MICHENER 1974).
Hommelkoninginnen gebruiken feromonen om hun dominantie over de werksters te behouden. Waarschijnlijk maken koekoekshommels die náást een *Bombus*-koningin leven gebruik van de dominantie van die koningin over de werksters. De dominantie van de koekoekshommel is namelijk zeer snel verdwenen wanneer de oorspronkelijke koningin gedood wordt (FREHN & SCHWAMMBERGER 2000, KÜPPER 1998).
Een kenmerk van sociaal broedparasitisme is dat het vrouwtje in het nest van de gastheer blijft, om er zeker van te zijn dat de werksters haar larven groot brengen.

Solitair broedparasitisme

De vrouwtjes van solitaire bijen met een broedparasitaire levenswijze maken niet zelf een nest, maar leggen hun eieren in het nest van andere solitaire bijen. In tegenstelling tot sociale broedparasieten blijven zij na de eileg niet in het nest. Deze vorm van broedparasitisme komt bij veel bijengenera voor. Van de 33 bijengenera in Nederland zijn er tien waarvan de soorten een broedparasitaire levenswijze hebben: *Ammobates*, *Biastes*, *Coelioxys*, *Epeoloides*, *Epeolus*,

Melecta, *Nomada*, *Sphecodes, Stelis* en *Thyreus*. Met uitzondering van *Coelioxys*, *Sphecodes* en *Stelis* behoren deze genera tot de familie van de Apidae. In Europa vinden we nog vier andere genera van parasitaire bijen: *Ammobatoides, Dioxys, Pasites* en *Triepeolus*. Broedparasitisme is in de evolutie verscheidene keren ontstaan binnen de bijen. Volgens Michener (2007) ligt dit aantal tussen de 20 en 29, maar recent onderzoek heeft aangetoond dat broedparasitisme binnen de Apidae s.s. vier keer is ontstaan (CARDINAL ET AL. 2010).

De gastheren van solitaire broedparasieten zijn altijd soorten uit andere bijengenera, maar vaak wel uit dezelfde familie (tabel 2). De gastheer is gewoonlijk solitair, met uitzondering van sommige primitief-sociale soorten groefbijen *Lasioglossum* en *Halictus*.

Enkele parasitaire soorten hebben één vaste gastheer (bv. de kortsprietwespbij *Nomada fucata* heeft als gastheer de grasbij *Andrena flavipes*), andere hebben meer soorten als gastheer. Bij soorten met verschillende gastheren is vaak wel een hoofdgastheer aan te wijzen. Dat wil zeggen dat de meeste parasitering bij deze soort plaats vindt en de andere gastheren minder frequent of incidenteel geparasiteerd worden.

De broedparasitaire bosbloedbij *Sphecodes ephippius* en dikkopbloedbij *S. monilicornis* hebben een breed spectrum aan gastheren uit de genera *Andrena*, *Halictus* en *Lasioglossum*. Individuele vrouwtjes van deze bloedbijen parasiteren echter slechts bij één soort van deze gastheren (BOGUSCH ET AL. 2006).

Nog lang niet alle relaties tussen broedparasieten en hun gastheren zijn met zekerheid vastgesteld. We kunnen in de mate van zekerheid de volgende gradaties aanbrengen (aangepast naar WIERING 1997):

zeker	bewezen door kweek of uitgraven van de broedparasiet uit de gesloten nesten van de gastheer.
zeer waarschijnlijk	veel aanwijzingen, maar minder duidelijk of minder vaak geconstateerd dan bij de vorige categorie. De soorten worden vaak samen vliegend bij de nestplaatsen waargenomen.
waarschijnlijk	er zijn niet veel aanwijzingen.
mogelijk	het zou kunnen dat de broedparasiet bij deze gastheer zit, maar er zijn geen duidelijke aanwijzingen.
onwaarschijnlijk	deze relatie is in de literatuur geopperd, maar er zijn geen concrete aanwijzingen.

KOEKOEKSBIJEN EN KOEKOEKSHOMMELS

Morfologie van de volwassen dieren

Parasitaire bijen verschillen in uiterlijk vaak sterk van de soorten van verwante genera. Vooral de vrouwtjes zijn op hun hele lichaam veel minder sterk behaard (fig. 1). Het belangrijkste kenmerk is echter dat ze geen of gereduceerde voorzieningen hebben om stuifmeel te verzamelen. De scopa ontbreekt bij de Nederlandse parasitaire soorten helemaal. Stuifmeelverzamelende bijenvrouwtjes hebben een soort plaatje aan de basitarsus van de voorpoot waarmee ze stuifmeel van de antennen kunnen afvegen. Dit plaatje ontbreekt bij parasitaire bijen. Niet-parasitaire bijenvrouwtjes hebben op het zesde tergiet een pygidium (of pygidiale plaat), een afgeplat, vaak duidelijk begrensd deel van het tergiet, dat wordt gebruikt om de celwanden mee aan te stampen. Ook deze ontbreekt bij parasitaire bijen. Parasieten die hun ei in een cel of in de celwand leggen, hebben vaak aanpassingen aan het zesde tergiet en sterniet, meestal zijn ze puntiger (fig. 2). Ook bij de sociale broedparasitaire hommels (subgenus *Psithyrus*) is het achterlijf puntiger.

Opvallend veel bijen met een broedparasitaire levenswijze zijn kleurrijker dan hun gastheren, veel soorten zijn roodzwart of geel-zwart gekleurd. Deze bijen lijken sterk op wespen; de wespbijen *Nomada* hebben hun Nederlandse naam hieraan te danken.

Genus	Familie	Parasiet bij genus	Familie	Binnen zelfde familie
Ammobates	Apidae	*Anthophora*	Apidae	ja
Bombus	Apidae	*Bombus*	Apidae	ja
Biastes	Apidae	*Dufourea*	Halictidae	nee
Coelioxys	Megachilidae	*Megachile*	Megachilidae	ja
		Anthophora	Apidae	nee
Epeoloides	Apidae	*Macropis*	Melittidae	nee
Epeolus	Apidae	*Colletes*	Colletidae	nee
Melecta	Apidae	*Anthophora*	Apidae	ja
Nomada	Apidae	*Andrena*	Andrenidae	nee
		Eucera	Apidae	ja
		Lasioglossum	Halictidae	nee
		Melitta	Melittidae	nee
		Panurgus	Andrenidae	nee
Sphecodes	Halictidae	*Andrena*	Andrenidae	nee
		Colletes	Colletidae	nee
		Dufourea	Halictidae	ja
		Halictus	Halictidae	ja
		Lasioglossum	Halictidae	ja
Stelis	Megachilidae	*Anthidium*	Megachilidae	ja
		Chelostoma	Megachilidae	ja
		Heriades	Megachilidae	ja
		Osmia	Megachilidae	ja
Thyreus	Apidae	*Anthophora*	Apidae	ja

Tabel 2
Broedparasitaire genera in Nederland, hun gastheergenera en de familie waartoe ze behoren.



Figuur 1
Veel parasitaire bijen, zoals deze bleekvlekwespbij *Nomada alboguttata*, zijn veel minder behaard en kleurrijker dan hun gastheren. Ook hun gedrag is kenmerkend: vrouwtjes vliegen vaak laag boven de grond en zoeken zo naar nesten van hun gastheren.



Figuur 2
Bij kegelbijen is het uiteinde van het achterlijf spits en uitgerust met speciale structuren die van pas komen bij het leggen van eieren in het nest van hun gastheer. Deze gewone kegelbij *Coelioxys inermis* inspecteert de nestopening van een Lapse behangersbij *Megachile lapponica*.



Figuur 3
Koekoekshommels lijken qua uiterlijk sterk op sociale hommels. Dit mannetje van de grote koekoekshommel *Bombus vestalis* lijkt bijvoorbeeld sterk op zijn gastheer de aardhommel *B. terrestris*.

Veel parasieten zijn beschermd tegen aanvallen door de gastheer doordat ze een grover gepuncteerde en dikkere chitinehuid hebben. Koekoekshommels (fig. 3) hebben scherpere kaken dan niet-parasitaire hommels. De meeste parasitaire genera hebben een langere en sterkere angel dan de gastheren.

Eieren en larven

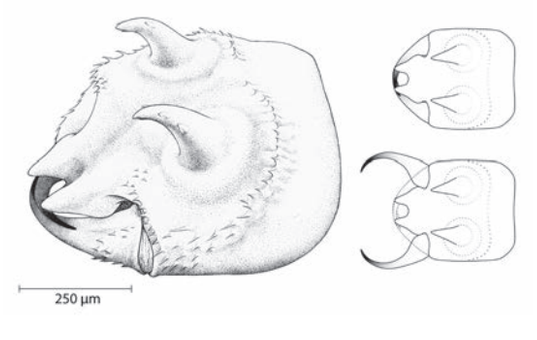
De eicellen rijpen in de ovariolen van de ovaria (eierstokken). Gewoonlijk hebben vrouwtjes van bijen drie ovariolen per ovarium, behalve bij de Apidae, die hebben er ten minste vier. In de subfamilie Nomadinae hebben de vrouwtjes er meer dan vier, vaak vijf of soms zelfs tien. Bij de sociaalparasitaire hommels varieert het aantal van zes tot 18. Oöcyten zijn eieren die bijna zover zijn dat ze gelegd kunnen worden. Niet-parasitaire bijen hebben gewoonlijk slecht één volgroeide oöcyt in hun ovarium omdat ze maar één ei hoeven te leggen nadat een cel klaar is. In de tijd dat ze de volgende nestcel bouwen kan de volgende oöcyt rijpen. De vrouwtjes van broedparasieten hebben in hun ovaria meer volgroeide oöcyten (ALEXANDER & ROZEN 1987). Een parasiet kan vrij snel achter elkaar meer cellen vinden die 'belegd' kunnen worden. De eieren van veel parasitaire soorten zijn verhoudingsgewijs klein en meestal anders van structuur dan die van niet-parasitaire soorten. Wanneer ze verstopt zijn in een cel die nog bevoorraad wordt, worden ze door hun geringe formaat en structuur mogelijk minder snel opgemerkt dan grotere eieren. Parasitaire soorten die reeds afgesloten cellen openen en daar hun ei in leggen, hebben eieren die lijken op die van niet-parasitaire bijen. Dit komt voor bij de soorten van onder andere de genera *Melecta* (fig. 4) en *Sphecodes*.
De larven van broedparasieten wijken in veel gevallen sterk af van die van niet-parasitaire bijen. Meestal is het eerste larvenstadium voorzien van scherpe kaken, die naar voren gericht zijn (fig. 5). Hiermee vernietigen ze het ei of de larve van de gastheer. Bij kegelbijen *Coelioxys* heeft het tweede of derde larvenstadium de grootste kaken, bij tubebijen *Stelis* kan het laatste larvenstadium modificaties hebben om de gastheerlarve te doden. De kop is sterk gesclerotiseerd, in tegenstelling tot die van de larven van gastheersoorten. De latere stadia hebben naar beneden gerichte kaken, die niet scherp zijn. Deze zijn geschikt om van de stuifmeelvoorraad te eten.
De larven zijn beweeglijker dan die van niet-parasitaire soorten, omdat ze op zoek moeten gaan naar de gastheerlarven. De larve heeft vaak een soort antennen of andere zintuigen waarmee de gastheerlarve kan worden opgespoord (ROZEN 1991).
Rozen (1984) oppert de mogelijkheid dat sommige gastheerlarven in staat zijn zich te verdedigen tegen de larve van de broedparasiet. De larven van de niet-parasitaire genera *Ptiloglossa* en *Protoxaea* (beide niet in Nederland) hebben eveneens scherpe kaken.

Gedrag

De vrouwtjes van broedparasitaire bijen zoeken in eerste instantie op zicht naar de nesten van gastheren. Daarbij vliegen ze vrij laag boven de grond en alle mogelijke nestplaatsen worden van dichtbij bekeken (fig. 6). Indien ze een nestingang vinden, stellen ze onder andere door middel van hun reukvermogen vast of dit een nest van een gastheer is. Het vervolggedrag verschilt per genus. Meestal dringt ze bij afwezigheid van de gastheer een nest binnen en inspecteert de cellen. Van sommige genera (*Sphecodes*, *Hoplostelis*) vernietigen de vrouwtjes eerst het ei van de gastheer en leggen daarna hun eigen ei, dat qua vorm niet afwijkt van dat van de gastheer. De meeste broedparasitaire



Figuur 4
Ei van de parasitaire bruine rouwbij *Melecta albifrons* (links) in de nestcel van zijn gastheer, de gewone sachembij *Anthophora plumipes*. Rechts is in de door de gastheer aangelegde voedselvoorraad nog het ei van de gastheer te zien.



Figuur 5
Het eerste larvenstadium van parasitaire bijen heeft vaak scherpe, naar voren gerichte kaken, waarmee ze het ei of de larve van de gastheer kunnen doden. Hier afgebeeld is de kop van een pas uit het ei gekomen larve van de bruine rouwbij *Melecta albifrons*. Aan de rechterzijde twee schematische afbeeldingen in bovenaanzicht die de beweging van de kaken illustreren.





◀◀ **Figuur 6**
Een vrouwtje van de roodharige wespbij *Nomada lathburiana* inspecteert de nestopening van een zandbij *Andrena*.

▲ **Figuur 7**
Om te slapen bijten veel soorten parasitaire bijen zich 's avonds met de kaken vast aan een stengel of grasspriet. Hier een vrouwtje van de heideviltbij *Epeolus cruciger*.

soorten leggen echter hun ei in de broedcel van de gastheer zonder dat van de gastheer te vernietigen. Ze verstoppen hun ei in een nog niet afgesloten cel, bijvoorbeeld in de celwand. Vrouwtjes van enkele genera leggen hun ei in reeds afgesloten cellen, door een kleine opening in de afsluiting van de cel te maken. Sommige andere, waaronder wespbijen *Nomada* en kegelbijen *Coelioxys*, leggen vaak twee of meer eieren per cel (MICHENER 2007).

Gewoonlijk verlaat de broedparasiet het nest nadat een ei gelegd is. Ze kan wel terugkeren om in een andere cel eieren te leggen. Enkele soorten bloedbijen *Sphecodes* blijven in het nest van hun gastheer, om er zeker van te zijn dat de larven grootgebracht worden. Knerer (1980a) heeft in verschillende nesten van de primitief-sociale blokhoofdgroefbij *Halictus maculatus* ook vrouwtjes van bloedbijen aangetroffen, zelfs in nesten die al dagen gesloten waren. Het ging om twee soorten, de zwarte bloedbij *Sphecodes niger* en *S. subovalis* (niet in Nederland).

Bijen van veel parasitaire genera rusten (slapen) terwijl ze zich met hun kaken hebben vastgebeten aan stengels, takjes of bladeren (fig. 7). Ze hebben immers geen eigen nest om zich in terug te trekken. Het lichaam steekt hierbij vrij in de lucht, of hangt iets af (BLÖSCH 2006, MÜLLER ET AL. 1997, WESTRICH 1989A). In sommige gevallen bijten exemplaren van verschillende soorten zich vast aan dezelfde stengel en vormen zogenaamde slaapgemeenschappen. Koekoekshommels (*Bombus* subgenus *Psithyrus*) en bloedbijen *Sphecodes* zoeken schuilplekken in of op de grond (BLÖSCH 2006).

De vliegtijd van veel parasitaire bijen komt ongeveer overeen met die van hun gastheren.

Geografie van broedparasitisme

Het percentage broedparasitaire soorten in een bijenfauna is in noordelijke en alpiene regio's veel hoger dan in mediterrane en (sub)tropische regio's. In het noorden kan het percentage broedparasieten oplopen tot 25-30%, terwijl dat in de subtropen 10-15% is (PETANIDOU ET AL. 1995). Voor Nederland is het percentage ruim 26,5%. Sluitende verklaringen voor deze verschillen zijn nog niet gegeven, wel enkele hypothesen. Mogelijk wordt het veroorzaakt door de synchronisatie van vliegtijden van een soort, veroorzaakt door het koelere klimaat. Daardoor zijn er veel nesten van gastheren tegelijkertijd beschikbaar. Bovendien is de competitie onderling groot, waardoor sommige individuen geen eigen nestplaats kunnen vinden. De korte zomer maakt het moeilijk voor verlaat uitgekomen individuen om nog succesvol een nest te bevoorraden. Gebruik maken van het nest van een ander om het ei in te leggen geeft dan betere kansen (MICHENER 2007). Petanidou et al. (1995) vermoeden dat de onvoorspelbaarheid van het ecosysteem in mediterrane gebieden, tezamen met de korte vliegperiode van mogelijke gastheren, de problemen voor broedparasieten vergroten. Vooral met betrekking tot het juiste moment om het nest binnen te dringen. Michener (2007) oppert dat dit verspreidingspatroon mogelijk een gevolg is van de grotere soortenrijkdom in de genera *Andrena* en *Bombus* in noordelijke regio's en daardoor ook in hun broedparasieten.

HOOFDSTUK 8 RELATIES MET ANDERE INSECTEN

WIJNAND R.B. HEITMANS

Bijen en planten zijn sterk van elkaar afhankelijk. Wat minder bekend is dat ook veel andere organismen een relatie hebben met bijen. Hieronder zijn vele insecten, zoals bijenluizen, oliekevers, hommelreuzen en hongerwespen. Soms ondervinden de bijen nadeel van deze relaties, soms hebben ze er geen last van of levert het ze zelfs voordeel op. Dit hoofdstuk geeft een overzicht van deze relaties en gaat in op de vraag hoe het komt dat er juist met bijen zo veel insecten geassocieerd zijn.

INLEIDING

Bijen zijn onder de insecten verreweg de belangrijkste bestuivers van bloemplanten. Omdat ze, in tegenstelling tot andere insecten, zowel zichzelf als hun larven voeden met stuifmeel en nectar, zijn ze ook geheel afhankelijk van hun voedselplanten. Soms wordt ten onrechte de indruk gewekt dat bijen en bloemen op elkaar zijn afgestemd tot samenwerking. Niets is minder waar. Uit gedragsecologisch onderzoek blijkt dat bijen als bestuivers aangepast zijn om tegen de laagste kosten de hoogste opbrengst aan stuifmeel op te halen in de kortste tijd, terwijl planten zich hebben ontwikkeld om stuifmeel zo efficiënt mogelijk te ontvangen en te exporteren tegen de laagste kosten. Beide groepen, bijen en planten, bedriegen elkaar als het ware voortdurend om zich zo goedkoop mogelijk te kunnen voortplanten. Het proces dat veranderingen implementeert in de erfelijke samenstelling van een soort (of een groep) als respons op een genetische verandering in een andere soort staat bekend als co-evolutie. De co-evolutie tussen bijen en bloemplanten is een van de beroemdste voorbeelden van een evolutionair proces dat duidelijk maakt dat de diversiteit van het leven en levensvormen niet alleen voortkomt uit aanpassing aan statische omgevingen, maar dat biotische interacties tussen organismen bij bijen en bloemplanten klaarblijkelijk veel belangrijker zijn. Co-evolutie is de drijvende kracht achter de handhaving van de ontstane relaties tussen organismen en de rijke soortvorming. Door de beschikbaarheid van een grote diversiteit aan bestuivers zag de angiosperme flora er in een betrekkelijk korte, geologische periode van enige tientallen miljoenen jaren heel anders uit en dat heeft grote gevolgen gehad voor al het andere leven dat de aarde tot op heden domineert.

Het succes van de bijen en hun voedselplanten is niet zonder gevolgen gebleven. Immers, ieder succesvol systeem is onderhavig aan predatie en parasitisme. Andere organismen willen graag een graantje meepikken en zijn op eigen wijze ingehaakt in het co-evolutionaire proces. Dit heeft bijzonder veel nieuwe, specifieke relaties teweeggebracht, zowel voor de bijen als hun voedselplanten. De verschillende groepen bijen onderhouden relaties met organismen uit maar liefst acht verschillende fyla (taxonomische hoofdgroepen). Het gaat hier om taxa die voor hun voortplanting en ontwikkeling geheel afhankelijk zijn van bijen. In een uitzonderlijk geval zijn de bijen op hun beurt deels van hen afhankelijk. De belangrijkste relaties worden gevormd met andere geleedpotigen (Arthropoda), vooral insecten en mijten. Maar ook onder andere eukaryote organismen zijn taxa te vinden die geheel afhankelijk zijn van bijen, zoals sommige rondwormen of aaltjes (Nematoda) en diverse schimmels (Fungi). Uit de diverse groepen van de eencellige, eukaryote micro-organismen komen vertegenwoordigers van de Apicomplexa (sporendiertjes), Lobosea (amoeben s.s.) en Euglenozoa. Ten slotte zijn er nog prokaryoten, zoals verschillende groepen bacteriën (Eubacteria) en virussen.

Onder de hoger ontwikkelde organismen die relaties met bijen hebben zijn twee ecologische groepen te onderscheiden: rovers of predatoren en symbionten (parasieten, parasitoïden, commensalen en inquilinen). De eencelligen, bacteriën en virussen worden meestal beschouwd als pathogenen of ziekteverwekkers. Zij zijn vooral bekend van bijen met een (eu)sociale levenswijze, met name de honingbijen (*Apis*), omdat die over de hele wereld het intensiefst bestudeerd zijn.

De kennis over hun voorkomen en hun kenmerkende biologie, de soortspecificiteit en hun plaats in de co-evolutie met de gastheer en andere met bijen gerelateerde organismen, is uitermate boeiend en vaak buitengewoon verbazingwekkend. Om met de woorden van de bekende Engelse bioloog Richard Dawkins te spreken is het waarnemen en bestuderen van ecologische relaties met bijen de ‘greatest show on earth’, en bovendien heel makkelijk in de eigen achtertuin uit te voeren. Een bespreking van alle genoemde groepen valt echter buiten het bestek van dit boek en we beperken ons hier tot de insecten en wel tot die soorten die in Nederland voorkomen of binnen korte termijn verwacht kunnen worden. De verschillende groepen insecten zijn naar hun aard ecologisch ingedeeld en hun biologie wordt beknopt behandeld. Aan het eind wordt ingegaan op de vraag waarom bijen een zo grote diversiteit aan relaties met andere organismen hebben vergeleken met andere insecten. De naamgeving van de in dit hoofdstuk genoemde Nederlandse en/of Europese genera en soorten volgt het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl) en Fauna Europaea (www.faunaeur.org). Andere taxanamen (inclusief auteur) zijn te vinden in bijlage 2.

TYPEN RELATIES

Predatoren van volwassen bijen

Predatoren (roofvijanden) van volwassen bijen komen voor bij graafwespen (Crabronidae) en plooivleugelwespen (Vespidae). Graafwespen vangen vooral de werksters van sociale bijen (Apidae en Halictidae) of solitaire bijen die in grote aggregaties nestelen (vooral Andrenidae en Colletidae). In Nederland is vooral de bijenwolf *Philanthus triangulum* bekend. Deze soort jaagt voornamelijk op honingbijen. De bijen worden meestal tijdens het foerageren op bloemen overvallen en geïmmobiliseerd door een steek in de zenuwknoop tussen de voorpoten (fig. 1). De prooi wordt vliegend naar het nest getransporteerd. In Zuid-Europa en Egypte kan de bijenwolf aanzienlijke schade aanrichten in de imkerij door predatie van grote aantallen honingbijwerksters bij de korf (CLAUSS 1985, SIMON THOMAS & SIMON THOMAS 1977, 1980). In Noordwest-Europa wordt de bijenwolf niet of nauwelijks als schadelijk beschouwd.



Figuur 1
Een bijenwolf *Philanthus triangulum*, een graafwesp, overmeestert een honingbij en brengt deze een verlammende steek toe. Deze soort moet niet verward worden met de kever *Trichodes alvearius* met dezelfde Nederlandse naam (zie fig. 12).

Figuur 2
Een vrouwtje viltvlekzandbij *Andrena nitida* is het slachtoffer van de parasitaire waaiervleugelige *Stylops melittae*. Een gevleugeld mannetje probeert te paren met een vleugelloos vrouwtje, dat zich tussen de segmenten van het bijenachterlijf heeft genesteld.

In het graafwespengenus *Cerceris*, waarvan de meeste soorten op snuitkevers prederen, komen soorten voor die bijen als prooi hebben. De bekendste is de gewone graafbijendoder *C. rybyensis*. Als prooien dienen kleine(re) graafbijen, vooral zandbijen (*Andrena*), maar ook groefbijen (*Halictus*, *Lasioglossum*) en bloedbijen *Sphecodes*. De prooien worden in de lucht achtervolgd en op de grond of op een bloem overmeesterd met één of meer steken tussen de midden- en voorpoten.
Plooivleugelwespen (Vespidae) prederen regelmatig op bijen en graafwespen, maar geen van hen hebben zich ontwikkeld tot uitgesproken specialisten. Buiten Europa staan vooral hoornaars *Vespa* bekend als belangrijke natuurlijke vijanden van diverse soorten honingbijen, en recent heeft de Aziatische hoornaar *V. velutina* zich al in Zuid-Europa gevestigd. Of deze soort zich ook naar het noorden zal verspreiden en zich in Nederland zal kunnen vestigen is onzeker.

Parasieten van larvale en volwassen bijen
De op bijen parasiterende waaiervleugeligen (Strepsiptera) uit de familie Stylopidae presenteren zich op familieniveau als uitgesproken specialisten. Stylopidae komen vooral voor bij in de grond nestelende bijen (Andrenidae, Halictidae en Colletidae). In Nederland komen twee soorten waaiervleugeligen voor op bijen (SMIT & SMIT 2005). Het zandbijwaaiertje *Stylops melittae* (fig. 2) is op maar liefst 15 soorten zandbijen gevonden. Het groefbijwaaiertje *Halictoxenos tumulorum* heeft groefbijen als gastheer: *Halictus confusus*, *H. tumulorum*, *Lasioglossum morio* en *L. punctatissimum*.
In 2012 heeft een spectaculaire vondst van *S. melittae* bij Soest een heel andere visie op de biologie van het zandbijwaaiertje opgeleverd (SMIT 2012). Op 25 februari werden maar liefst meer dan 500 grijze zandbijen *Andrena vaga* aangetroffen die alle geparasiteerd waren. Er werden een tot vier vrouwelijke zandbijwaaiertjes per bij gevonden, die werden bezocht door zojuist uitgekomen, rondvliegende mannetjes voor een paring. De grijze zandbij is weliswaar een uitgesproken voorjaarsbij, maar zij vliegt toch niet in de winter. Het lijkt erop dat het zandbijwaaiertje het gedrag van haar gastheer weet te manipuleren. Het voordeel van deze manipulatie is dat de bijen op het zelfde tijdstip uit hun onderaardste nesten tevoorschijn komen, zodat de zeer kort levende mannetjes van het zandbijwaaiertje (3-4 uur) succesvol zijn in het vinden van vrouwtjes. Geparasiteerde bijen vertonen meestal een wat sloom gedrag, ook als je ze later in het voorjaar waarneemt. Door de lage temperatuur zijn ze bovendien makkelijk te benaderen door de mannetjes van het zandbijwaaiertje. De soort plant zich dus, heel verrassend, bij voorkeur voort in de late winter. De vrouwtjes produceren honderden eieren. De uitgekomen larven vinden in de lente nieuwe gastheren (bijenlarven) door over te stappen op ongeparasiteerde bijenvrouwtjes die nieuwe nesten graven om zich voort te planten.

Parasitoïden van volwassen bijen
De belangrijkste vertegenwoordigers in deze groep zijn brakwespen (Braconidae) van de subfamilie Euphorinae, die parasiteren op hommels, en blaaskopvliegen (Conopidae). Neotropische bochelvliegen (Phoridae) van de subfamilie Metopininae op angelloze bijen behoren ook tot deze groep. Deze bochelvliegen kunnen in sommige gevallen overschakelen op geïntroduceerde Europese en Afrikaanse honingbijrassen. Zij worden hier niet besproken.

Euphorine brakwespen
De Europese vertegenwoordigers van deze brakwespen behoren tot het genus *Syntretus* waarvan de vrouwtjes hommels en ichneumonide sluipwespen parasiteren. In Nederland parasiteert *S. splendidus* niet alleen verschillende soorten hommels, maar ook hun koekoekshommels. Net als veel andere sluipwespen van adulte gastheren hebben de vrouwtjes van *S. splendidus* een licht naar beneden gebogen lancetvormige legboor, die zeer geschikt is om in een fractie van een seconde een snede tussen de cuticulaire platen te maken om de eieren te leggen. De brakwesp schijnt het legsel te deponeren in het borststuk, althans daar worden de eieren bij dissectie in gevonden (ALFORD 1968). Vervolgens verhuizen de jonge larven naar het achterlijf om zich verder te ontwikkelen. Als ze volgroeid zijn verlaten ze de hommel door intersegmentale naden en vallen op de bodem. Daar spinnen ze een onderaardse cocon of een



cocon in de strooisellaag om te overwinteren. Het volgende jaar komen de volwassen dieren uit in de lente of vroege zomer. De vrouwtjes vinden hun potentiële slachtoffers op bloemen (ALFORD 1973). Hommelkoninginnen, werksters, mannetjes en koekoekshommels kunnen alle geparasiteerd worden. *S. splendidus* is een gregaire parasitoïd die haar legselgrootte mogelijk aanpast aan de actuele gastheergrootte. Er kunnen ongeveer 20 nakomelingen uit een werkster kruipen, maar wel 70 uit een koningin. Een vrouwtje *S. splendidus* zou zich dus het voordeligst voorplanten via een koningin of een vrouwtje koekoekshommel. Schmid-Hempel (2001) meldt dat vooral voorjaarskoninginnen van de aardhommel *Bombus terrestris* slachtoffer worden van een *Syntretus*-soort. Rutrecht & Brown (2008) vonden in Ierland dat een *Syntretus*-soort de belangrijkste insectenparasitoïd was van de weidehommel *B. pratorum*. Geparasiteerde koninginnen leefden kort en werden grotendeels of geheel gesteriliseerd door de sluipwespen. De opbouw van de kolonie in het voorjaar werd spoedig gestopt of vond helemaal niet plaats. Bovendien sterft een weidehommelkoningin 7-8 dagen na het uitkruipen van de sluipwesplarven. *Syntretus splendidus* en andere hommelparasiterende *Syntretus*-soorten kunnen dus een grote invloed hebben op het hommelleven en op de koloniefitness hoewel het gevonden parasiteringspercentage van weidehommelkoninginnen met 7% tamelijk laag lag (RUTRECHT & BROWN 2008).

Blaaskopvliegen

Blaaskopvliegen (Conopidae) zijn vooral gespecialiseerd op 'hogere' Aculeata: bijen, wespen en (hoewel niet in Nederland) mieren. Om een bij of wesp te parasiteren is het vrouwelijke geslachtsapparaat geëvolueerd tot een 'klampje' onder het gebogen achterlijf. Dit klampje werkt als een soort blikopener. De vlieg snijdt vlug een gaatje tussen de tergieten en het ei wordt zo in het achterlijf van het slachtoffer gedeponeerd. Sommige soorten blaaskopvliegen jagen op in de grond nestelende bijen.

Door blaaskopvliegen geparasiteerde hommels ondergaan een gedragsverandering: zij bezoeken andere bloemen dan gezonde soortgenoten en graven zich een paar dagen voor hun dood de grond in. Hiermee bieden ze de pop van de parasitoïd een veilig heenkomen voor de overwintering.

Enige relaties van blaaskopvliegen en hun gastheren in Nederland: *Conops quadrifasciatus* heeft met name de steenhommel *Bombus lapidarius* als gastheer. *Conops flavipes* parasiteert niet alleen hommels, maar ook metselbijen *Osmia* en de rode wesp, *Vespula rufa*.

Physocephala rufipes lijkt een voorkeur te hebben voor hommels: aardhommel *Bombus terrestris*, akkerhommel *B. pascuorum*, heidehommel *B. humilis*, veldhommel *B. lucorum*, weidehommel *B. pratorum*, grashommel *B. ruderarius*, vierkleurige koekoekshommel *B. sylvestris*, tuinhommel *B. hortorum* en steenhommel *B. lapidarius* en de rode wesp *Vespula rufa*.

Physocephala vittata parasiteert op hommels, de malvabij *Tetralonia malvae*, een aantal groefbijen *Halictus*, behangersbijen *Megachile* en *Chalicodoma sicula*, maar eveneens op de plooivleugelwespen hoornaar *Vespa crabro* en Duitse wesp *Vespula germanica* en zelfs op de kiezelsprinkhaan *Sphingonotus caerulans*. *Dalmannia-* en *Thecophora*-soorten parasiteren verschillende soorten groefbijen (*Halictus*, *Lasioglossum*). Ook *Zodion cinereum* parasiteert groefbijen: *Halictus quadricinctus* en *H. rubicundus*. *Myopa-* en andere *Zodion*-soorten hebben vooral zandbijen *Andrena* als gastheer. In Nederland heeft *Myopa tessellatipennis* naar alle waarschijnlijkheid de witbaardzandbij *A. barbilabris* als gastheer (NIEUWENHUIJSEN 2009B).

Sicus ferrugineus (fig. 3) is bij uitstek een hommelspecialist: de gastheren zijn onder andere aardhommel *Bombus terrestris*, akkerhommel *B. pascuorum*, heidehommel *B. humilis*, tuinhommel *B. hortorum* en steenhommel *B. lapidarius* (VAN VEEN 1984).



Figuur 3
Deze blaaskopvlieg *Sicus ferrugineus* is een parasitoïd van hommels. Het vrouwtje heeft een 'klampje' onder aan het achterlijf, waarmee ze – als met een blikopener – het achterlijf van een hommel kan openen om daar een ei in te leggen.

Parasitoïden van bijenlarven en -poppen

Larvale parasitoïden komen vooral voor onder de vliegen en vliesvleugeligen, maar ook bij de kevers. Veel soorten larvale parasitoïden komen voor bij solitaire bijen, slechts enkele bij eusociaal levende bijen.

'Hommelbroedvliegen'

Hommelbroedvliegen van het genus *Brachicoma* (Sarcophagidae; Paramacronychiinae) planten zich uitsluitend in hommelnesten voort. *Brachicoma devia* is de enige Nederlandse vertegenwoordiger. Deze soort komt overal voor waar geschikte gastheren te vinden zijn en is uit de nesten gekweekt van onder andere boomhommel *Bombus hypnorum*, steenhommel *B. lapidarius*, late hommel *B. soroeensis* en aardhommel *B. terrestris*. Behalve hommels bezoekt de vlieg soms nesten van sociale plooivleugelwespen.

Het vrouwtje dringt hommelnesten binnen en produceert daar een aantal larven (de soort legt dus niet eerst eieren) die ze verdeelt over broedcellen die hommeleieren of -larven bevatten. Zodra de hommellarven volgroeid zijn en zich hebben ingesponnen in een cocon, doorboren de vliegenlarven de cocon en consumeren ze de hommellarve of prepop. Volgroeide vliegenlarven komen uit de hommelcocon en verpoppen zich in het nestmateriaal(afval). Al na ruim een week verschijnt de nieuwe generatie vliegen. Bij meer dan 50 vliegenmaden kan de hommelkolonie beginnen te stinken en gaat het nest op den duur te gronde.



Figuur 4
Veel soorten wolzwevers, zoals deze *Bombylius major*, leven als larve als parasitoïden in bijenlarven.

Bovendien kan een tweede of derde generatie hommelbroedvliegen later in het seizoen het koninginnenbroed vernietigen. Daarom zijn *Brachicoma*-soorten zeer destructief.

Wolzwevers

Wolzwevers (Bombyliidae) zijn een soortenrijke vliegenfamilie waarvan diverse soorten zich op de larven van solitaire bijen ontwikkelen. *Bombylius*-soorten (fig. 4) parasiteren meestal op in de grond nestelende bijen; zo zoekt *B. posticus* (syn. *B. vulpinus*) naar nesten van roetbijen *Panurgus* en heeft *B. major* een voorkeur voor zandbijen *Andrena*. *Anthrax anthrax* wordt vaak gevonden bij in muren nestelende bijen, zoals *Osmia* en *Megachile*, waarbij ook de bijbehorende koekoeksbijen, bijvoorbeeld de kegel- en tubebijen van de genera *Coelioxys* en *Stelis*, tot het gastheerspectrum behoren (KRUNIĆ ET AL. 2005).

De voortplantingsbiologie is opmerkelijk. Na de paring oriënteert het vrouwtje zich vliegend op een bijennest waarbij zij stil kan staan als een zweefvlieg. Vanaf korte afstand, 2-3 cm, wordt een ei in de nestopening 'geschoten'. Wolzwevers hebben een hoge fecunditeit en kunnen een paar duizend eieren produceren. Als ze een keer mis schieten heeft dat vermoedelijk geen grote gevolgen voor het voortplantingssucces.

De meeste wolzwevers ondergaan een hypermetamorfose. Het eerste larvenstadium heeft vijf schijnpoten en is zeer actief en beweeglijk. Zij vinden zelfstandig de weg naar een broedcel. Er zijn soorten die zich eerst tegoed doen aan de opgeslagen nectar en stuifmeel, daarna vervellen zij naar een tweede stadium waarin zij in staat zijn nog een broedcel te veroveren. Het derde stadium is niet meer beweeglijk, heeft geen poten meer en doet zich tegoed aan de bijenlarve. In het geval van *A. anthrax* wacht de jonge larve totdat de gastheer de stuifmeelbrij heeft opgegeten. Daarna voegt de larve zich bij de spinnende gastheer in de cocon alwaar deze wordt geconsumeerd en waarin de *Anthrax*-larve zal overwinteren. In het voorjaar vindt de verpopping plaats. De pop heeft een kroon van harde, tandachtige doorns en boort daarmee met roterende bewegingen een uitweg door de cocon- en/of de nestwanden om als adulte vlieg te kunnen uitvliegen.

De impact van wolzwevers op het bijenleven kan vrij hoog zijn. Bij de rosse metselbij *Osmia bicornis* in nestblokken in Amsterdam in 2001 en 2002 was het parasiteringspercentage door *A. anthrax* 20-30% (WH eigen waarneming).

Mierwespen

Mierwespen (Mutillidae) zijn onderverdeeld in zeven subfamilies. Vier daarvan leven als parasitoïden van de larven van nestbouwende angeldragers. Zij komen ook bij bijen voor, vooral bij de in de grond nestelende groefbijen (Halictidae), maar tevens bij hommels.

In Nederland komen drie soorten mierwespen voor, waarvan de grote mierwesp *Mutilla europaea* de bekendste is. Deze soort is geenszins soortspecifiek en maar liefst van 13 soorten hommels bekend. Het vrouwtje dringt in het voorjaar de jonge hommelnesten binnen om zich voort te planten. De hommels vallen de wesp merkwaardig genoeg niet aan in het nest. De wesp steekt een net ingesponnen larve of prepop aan door de cocon en remt daarmee de ontwikkeling van de gastheer. Er wordt één ei per gastheer in de cocon gelegd.

Mierwespen kunnen bijenpopulaties decimeren. Uit één hommelnest zijn maar liefst 76 exemplaren *M. europaea* uitgekweekt tegen twee hommels (ALFORD 1975). Ook bij andere soorten mierwespen zijn in nesten van sociale groefbijen hoge parasiteringspercentages bekend.

Goudwespen

Goudwespen (Chrysididae) van de subfamilie Chrysidinae komen wereldwijd voor en staan grotendeels bekend als solitaire broedparasieten van graafwespen en solitaire plooivleugelwespen. Een minderheid is larvale en/of prepupale parasitoïd van met name metselbijen *Osmia*, zelden wolbijen *Anthidium* of bladsnijderbijen *Megachile*. Buiten Noordwest-Europa worden zij ook op houtbijen *Xylocopa* gevonden. Goudwespen vormen een mooi voorbeeld van een groep broedparasieten die niet de stap hebben kunnen maken naar het vegetarische dieet van de bijenlarve (zie onder in de paragraaf 'Andere factoren die de diversiteit en het aantal relaties bepalen - Stuifmeeldieet'). Goudwespen zijn carnivoren gebleven en de soorten die bijen als gastheer hebben manifesteren zich als larvale parasitoïden.

Door onderzoek aan de goudwesp *Chrysura trimaculata*, die parasiteert bij de in slakkenhuisjes nestelende gouden slakkenhuisbij *Osmia aurulenta*, is veel bekend geworden over gedrag van goudwespen in relatie met bijen (samenvatting en foto's in BELLMANN 1998, 2003). Tijdens de verzorgingsfase kruipt het vrouwtje van de goudwesp bij de gastheer in de open broedcel in het slakkenhuis. Gewoonlijk hecht ze een ei aan de achterzijde van de deels vooraf aangelegde eindwand, zodat het door de metselbij niet wordt ontdekt. De goudwesplarve zuigt vervolgens voor korte tijd met lange tussenpauzen aan de jonge bijenlarve, maar trekt zich daarna weer terug in een rustplaats aan de wand van het slakkenhuis. Pas als de gastheer de voedselvoorraad heeft geconsumeerd en gereed is voor de verpopping slaat de goudwesplarve toe. Met de goudwesplarve aan haar lijf spint de

bijenlarve nog een cocon, om daarna geheel uitgezogen te worden door de goudwesplarve. De goudwesplarve verpopt en overwintert ten slotte zelf in de cocon van de gastheer.
In Nederland komen circa 60 soorten goudwespen voor, waarvan er drie bekend zijn als parasitoïden van metselbijen. Van het meest soortenrijke genus *Chrysis* komen in Nederland twee soorten zeker voor, omdat die uit nesten van metselbijen zijn opgekweekt: *Chrysis mediata* (bij de zwaluwbij *Hoplitis anthocopoides*) en *C. ruddii* (bij de klavermetselbij *H. ravouxi*). Vertegenwoordigers van het genus *Chrysura* lijken zich eveneens gespecialiseerd te hebben op metselbijen. In Nederland parasiteert de zeldzame *Chrysura cuprea* op de larven van de in slakkenhuisjes nestelende gedoornde slakkenhuisbij *Osmia spinulosa*. De bovengenoemde *C. trimaculata* is nog niet waargenomen in ons land.

Sluipwespen
Tot de 'echte' sluipwespen of Ichneumonidae behoren op wereldschaal tienduizenden soorten. De familie is onderverdeeld in tientallen subfamilies en honderden genera. Het gastheerspectrum is voor dit megataxon erg breed. De soorten die geassocieerd worden met bijen hebben meestal een vrij lange tot zeer lange legboor waarmee zij een larve of pop in de broedcel kunnen bereiken. Met name uit twee subfamilies, Pimplinae en Cryptinae, zijn er ectoparasitoïden bekend die het doelgericht gemunt hebben op solitaire bijen die in holle plantenstengels nestelen. Uit Nederland zijn er bijzonder weinig concrete gastheerrelaties gepubliceerd.
De bekendste bijenparasitoïd uit de subfamilie Pimplinae is *Ephialtes manifestator*, die vooral de volgroeide larven van metselbijen van de genera *Osmia* en *Chelostoma* parasiteert. *E. manifestator* bereikt de gastheren door de lange legboor door de gemetselde barrières van de broedkamers te steken of door kleine gaatjes op dunne plekken in stengels te boren. De Nederlandse hymenopteroloog pater Benno kweekte in de jaren 1950 een *Ephialtes*-soort uit een cocon van de rosse metselbij *Osmia bicornis* [= *rufa*] die in een hol takje had genesteld. In nestblokken met *O. bicornis* als belangrijkste bewoner in Amsterdam en Purmerend en ook van materiaal uit elders in Nederland werd nooit een infectie met een *Ephialtes*-soort geconstateerd (WH eigen waarnemingen). Waarschijnlijk hebben *Ephialtes*-soorten toch een specifieke voorkeur voor nesten in holle stengels. In Europa zijn er zes *Ephialtes*-soorten bekend die in Zuid-Frankrijk uit heel verschillende bijengenera zijn opgekweekt: *Osmia*, *Anthidium*, *Heriades, Hylaeus* en *Ceratina*.
Een andere bekende sluipwesp uit de subfamilie Pimplinae is *Perithous scurra*, die eveneens uit in holle stengels nestelende metselbijen (*Osmia*) en houtbijen (*Xylocopa*) is opgekweekt.
Uit de subfamilie Cryptinae zijn sluipwespen uit de genera *Xylophrurus* en *Hoplocryptus* opgekweekt uit nesten in holle stengels. *Xylophrurus dentatus* parasiteert de zwartgespoorde houtmetselbij *Hoplitis leucomelana* evenals de broedparasitaire *Stelis*-soorten en de kortsprietmaskerbij *Hylaeus brevicornis*, die onder andere in holle bramenstengels nestelen. Het vrouwtje boort met haar legboor een gat in de stengel en legt een ei in een broedkamer. De larve zuigt een (bijna) volgroeide bijenlarve uit en schijnt haar daarna te consumeren. *Hoplocryptus bellosus* is ook bekend van *H. leucomelana* en een aantal soorten maskerbijen *Hylaeus*. Van deze sluipwesp is bekend dat zij alle broedcellen door de stengelwand een voor een met een ei kan beleggen en zo effectief een heel cohort bijen kan uitroeien. Bij maskerbijen kan de sluipwesplarve de dunne celwand tussen twee broedcellen doorbreken om ook de bijenlarve van de buurbroedcel te consumeren. Daarna verpopt de sluipwesplarve in een cocon.

Bronswespen - Melittobia acasta
In de zeer soortenrijke superfamilie Chalcidoidea of bronswespen komen enkele families voor waarin genera zijn vertegenwoordigd met zeer destructieve parasitoïden van solitaire bijen. Een dergelijk berucht genus is *Melittobia* uit de familie Tetrastichidae (Tetrastichinae), een vrij soortenarm (ca. tien soorten), maar zeer wijdverspreid genus. *Melittobia* heeft een atypisch voorkomen vergeleken met andere Tetrastichidae. Zij zijn extreem afgeplat en dit is een aanpassing aan hun bijzondere levenswijze. In Europa is de wijdverspreide *M. acasta* de bekendste vertegenwoordiger, die ook vrij algemeen in Nederland voorkomt. De vrouwtjes gaan (vliegend of lopend) op zoek naar een nest en knagen zich dwars door de klei- of leemachtige afsluitprop van de in muren of hout nestelende solitaire bijen en wespen. Bij hard materiaal zien zij kans zich door zeer kleine openingen naar binnen te persen. In een broedcel oriënteert een vrouwtje zich op een (bijna) volgroeide larve of jonge pop. De larve wordt gestoken om de verdere ontwikkeling stop te zetten. Dan wordt het eerst groepje van 8-20 eieren afgezet op de gastheer. Uit de steekwond likt het vrouwtje hemolymfe op om uit de eiwitten en vetten nieuwe bouwstoffen te halen voor de rijping van de volgende cohorten eieren (synovigenie). De procedure herhaalt zich een aantal keren totdat er, afhankelijk van de gastheergrootte, enkele tientallen tot honderen eieren zijn gelegd. Het achterlijf van een leggend vrouwtje zwelt duidelijk op en wordt in omvang twee tot drie keer zo dik. Als de gastheer volledig is belegd kan een vrouwtje, ook weer afhankelijk van de gastheergrootte, nog een of een paar gastheren beleggen. Als een vrouwtje kans ziet een cocon te doorboren wordt ook die larve of pop geparasiteerd (VAN LITH 1955A, MOENEN 2012).
Het gastheerspectrum van *Melittobia*'s is opvallend breed. De puparia van parasitaire vliegen, bijvoorbeeld die van Sarcophagidae, zijn ook niet veilig en kunnen zeker succesvol worden geparasiteerd. In gevangenschap parasiteren *Melittobia*-soorten allerlei soorten bijen- en wespenlarven, waaronder die van de honingbij, hommels en plooivleugelwespen, alsmede de wespen- of waaierkever *Metoecus paradoxus* (Ripiphoridae) en puparia van diverse calyptrate vliegen (Calliphoridae, Sarcophagidae en Muscidae). *Melittobia acasta* kan zich voortplanten op gastheren van maar liefst drie verschillende insectenordes.
Melittobia acasta kan net als de soorten uit (sub)tropische streken zich onder gunstige omstandigheden (bv. in gevangenschap) zonder rustpauze het hele jaar door voortplanten. Overwintering kan plaatsvinden als prepop of

als adult vrouwtje. *Melittobia acasta* kan zowel voorjaars- als zomerbijen parasiteren of in het geval van hommels een aantal cohorten werksters en koninginnenlarven. De legselgrootte neemt toe met de grootte van de gastheer; uit een Calliphoride puparium kunnen 20-50 individuen komen, uit cocons van *Osmia bicornis* 40-100 en uit grote koninginnenlarve van *Vespula vulgaris* wel tegen de 500 exemplaren. Bij gelegenheid zal een *Melittobia*-vrouwtje op relatief kleine gastheren meer gastheren proberen te parasiteren.
Melittobia acasta wordt in Nederland het meest waargenomen op lemen muren van gebouwen of leemkliffen (bv. Isabellagreend bij Roermond) waar diverse groepen angeldragers langdurig nestelen van generatie op generatie. Ook op dood hout zijn er waarnemingen. Tijdens jarenlang onderzoek aan nestmateriaal uit houten nestblokken en papierrolletjes in Amsterdam en Purmerend, met *Osmia bicornis* als hoofdbewoner, is *M. acasta* echter nooit waargenomen (WH eigen waarneming).

Bronswespen - Torymidae

In de familie Torymidae vormt *Monodontomerus* (Toryminae), met circa tien Europese soorten, een belangrijk genus van gregaire ectoparasitoïden van angeldragers en andere Hymenoptera, alsmede van Lepidoptera.
Monodontomerus obscurus en *M. aeneus* worden vaak als parasitoïd bij een aantal soorten metsel- en behangersbijen aangetroffen, inclusief de broedparasitaire soorten van het genus *Stelis*. *Megachile parietina*, *M. rotundata*, *Hoplitis adunca* en *Osmia bicornis* zijn bekende gastheren (GRISSELL 2007).
De wespen kunnen vanaf mei tot medio juli worden geobserveerd rond de nesten van potentiële gastheren. Zij worden sterk aangetrokken door de nestgeur van de gastheren (fig. 5). Als de eindplug is beschadigd kan de wesp makkelijk naar binnen glippen. In artificiële, lineaire nesten, die volop door *O. bicornis* worden bezocht, kunnen de sluipwespen diep in de nesten worden aangetroffen, waar vooral de grote cocons met vers ingesponnen, vrouwelijke larven worden geparasiteerd. Bij de in holle takjes nestelende bijen kunnen *Monodontomerus*-soorten aan de buitenkant door een gaatje of andersoortige beschadiging een gastheercocon aanprikken.
Monodontomerus injecteert chemische stoffen in de larve die de ontwikkeling remmen en deponeert vervolgens 20-35 eieren op de bijenlarve binnen de cocon. De larven zuigen de bijenlarve uit. Tijdens de groei maken zij vier of vijf larvale stadia door. In het laatste stadium stopt de ontwikkeling en wordt overwinterd als prepop. Van de gastheerlarve is dan vrijwel niets meer over en de cocon wordt volledig opgevuld met de prepoppen van de wesp. In Zuid-Europa kunnen er twee of drie generaties worden geproduceerd (op verschillende gastheren). Het volgend voorjaar komen de parasitoïden 4-5 weken later uit dan de bijen. Een exemplaar knaagt een gaatje van 1 mm doorsnede in de cocon waardoor alle broers en zussen naar buiten komen. De jonge bijen kunnen de tussenschotten van de broedcellen al kapot gebeten hebben, zodat de jonge wespen direct kunnen uitvliegen. Als dat niet het geval is kunnen de wespen zichzelf bevrijden door zich ook door de modderwand (*Osmia*) of bladbarrière (*Megachile*) te knagen.
Monodontomerus obscurus is algemeen in alle Nederlandse provincies en kan overal worden aangetroffen. Of *M. aeneus* in Nederland net zo algemeen is als *M. obscurus* is de vraag, omdat de soorten in het verleden niet goed uit elkaar gehouden zijn. *Monodontomerus obscurus* is zeer mobiel en weet de nesthabitats goed te vinden, zelfs als die voor bestuiving korte tijd (zes weken) in het veld staan (WH eigen waarneming).
Bij *M. obscurus* zijn parasiteringspercentages op *O. bicornis* tot ca. 15% (= cocons met parasitoïden) heel gewoon. Als *O. bicornis* voor bestuivingsdoeleinden laat in het seizoen (na half mei tot juli) nestelt kan het percentage parasiteringen drastisch toenemen tot wel 80%. Bosch (1992, 1994a, 1994b) meldt uit Spanje respectievelijk 0,5-73% parasitisme voor *M. aeneus* op *O. cornuta*. Beide parasitoïden kunnen commercieel gezien een aanzienlijke schadepost zijn bij vermeerderingsprojecten van gewasbestuivers (KRUNIĆ ET AL. 2005). In de Verenigde Staten zijn er voor *Monodontomerus*-soorten dan ook effectieve anti-nestpenetratietechnieken ontwikkeld.
Naast *Monodontomerus* parasiteren de soorten van het zeer soortenrijke en wijdverspreide genus *Torymus* ook bijen. In Nederland is dit *T. cupreus* op *Osmia*-soorten.

Bronswespen - Eurytomidae

Vertegenwoordigers van de subfamilie Eurytominae zijn vooral bekend als larvale parasitoïden van galwespen (Cynipidae), maar enkele zijn 'overgestapt' naar andere typen gastheren, zoals de in holle takjes en stengels solitair nestelende ertsbijen *Ceratina*, metselbijen *Osmia* en tronkenbijen *Heriades* (GRISSELL 2007). In Nederland komt *Eurytoma nodularis* voor als parasitoïd van sommige *Hylaeus*-soorten; in het buitenland worden ook *Osmia coendescens* en *Heriades crenulatus* bezocht. De blauwe ertsbij *C. cyanea* zou ook een gastheer moeten zijn, maar dat is in Nederland niet aangetoond. Wel is de Europese ertsbij *C. callosa* een gastheer, maar deze soort ontbreekt in Nederland. In Nederland bestaan er geen goed gedocumenteerde rapporten over de gastheren van *Eurytoma*.



Figuur 5
Een vrouwtje *Monodontomerus obscurus*, een bronswesp uit de familie Torymidae, steekt haar legboor in een cocon van de rosse metselbij *Osmia bicornis*. De cocon is bedekt met uitgedroogde uitwerpselen van de bijenlarve.

Van de ca. 22.000 beschreven soorten bronswespen (NOYES 2003) worden er 216 geassocieerd met bijennesten of zijn inderdaad parasitoïden omdat ze uit bijenmateriaal zijn uitgekweekt. Van de biologie van veel soorten is nagenoeg niets bekend. Bovendien berusten veel associaties op een enkele waarneming. Naast de behandelde families komen ook bij de Pteromalidae, Encyrtidae, Eupelmidae, Eulophidae, Chalcididae, Perilampidae en Mymaridae soorten voor die gebonden zijn aan bijen(nesten) (GRISSELL 2007). Van de in Nederland voorkomende Encyrtidae, *Coelopencyrtus arenarius* en *C. callidii,* zijn de gastheren de gewone maskerbij *Hylaeus communis* en de rietmaskerbij *H. pectoralis*. Moenen (2012) vond dat ook de resedamaskerbij *H. signatus* geparasiteerd wordt door een nog te identificeren *Coelopencyrtus*-soort.

Van sommige bronswespen is bekend dat zij broedparasieten, potentieel destructieve saprofagen en andere commensale gasten in het bijennest parasiteren en mogelijk de overlevingskansen van de bijen positief beïnvloeden. Zo is de algemeen in Nederland gevonden *Pachycrepoideus vindemmiae* (Pteromalidae) gevonden in hommelnesten als parasitoïd van vliegenpuparia. *Dibrachys boarmiae* (Pteromalidae) komt voor bij honingbijen en parasiteert daar de poppen van de grote wasmot *Galleria mellonella*.

Broedparasieten

Bij broedparasieten voeden de larven zich met het mengsel van stuifmeel en nectar in het bijennest. Meestal hebben ze zich eerst tegoed gedaan aan het bijenei of de jonge larve. Broedparasieten zijn zelden geheel vegetarisch en in sommige gevallen blijkt het zelfs onmogelijk dat de larve zich ontwikkelt zonder dierlijk 'voorgerecht'. Bij de angeldragende Hymenoptera zijn knotswespen de bekendste broedparasieten en bij de parasitaire Hymenoptera zijn dit de hongerwespen. Bij de Diptera zijn er drie families waarbinnen broedparasieten voorkomen: fruitvliegen, bloemvliegen en dambordvliegen. Oliekevers zijn een soortenrijke en zeer diverse groep met broedparasieten en bij de mierkevers (Cleridae) zijn de bijenwolven geduchte broedparasieten (niet te verwarren met de gelijknamige graafwespen van het genus *Philanthus*).

Knotswespen

Knotswespen (Sapygidae) vormen een soortenarme familie (ca. 80 soorten wereldwijd), waaruit zich maar liefst negen genera binnen de subfamilie Sapyginae als broedparasieten op bijen hebben ontwikkeld. In Europa zijn deze wespen vooral bekend als broedparasieten van verschillende bijenfamilies, vooral Megachilidae, maar ook solitaire Apidae zoals houtbijen *Xylocopa* en sachembijen *Anthophora*. In Nederland zijn vier soorten inheems (PEETERS ET AL. 2004).

Een knotswespvrouwtje observeert de activiteiten van haar gastheer. Zodra deze een broedcel heeft bevoorraad met stuifmeel en nectar en een ei heeft gelegd, sluipt de wesp naar binnen om haar ei(eren) te leggen. Het leggen van een ei kost hoogstens tien seconden en de wesp kan dit ongemerkt doen als de bij van het nest is. Bij een confrontatie kan de bij agressief gedrag vertonen, waarbij zij de knotswesp kan verwonden. De eerst uitgekomen knotswesp begint na twee uur de broedcel te doorzoeken met het doel mogelijke concurrenten uit te schakelen. Het eerste larvenstadium heeft dolkvormige kaken die geschikt zijn om concurrenten te doorboren. De enige overgebleven larve zuigt vervolgens het bijenei uit. Na de vervelling zijn de kaken morfologisch veranderd en geschikt om de voedselvoorraad kauwend naar binnen te werken. Tijdens de vertering van het voedsel scheidt de larve goed herkenbare keutels af. Daaraan is goed te zien of zich een bij of een knotswesp in de cel ontwikkelt.

Hongerwespen

Hongerwespen van de familie Gasteruptiidae (fig. 6) lijken zich exclusief op stuifmeelverzamelaars te hebben ontwikkeld. Gasteruptiidae zijn een zeldzaam voorbeeld van broedparasieten die zich zowel aan bijen als aan pollenwespen (Vespidae; Masarinae) hebben gebonden. Ze hebben zich, heel uitzonderlijk, ecologisch binnen de superfamilie Evanoidea als stuifmeeleters ontwikkeld, maar kunnen zich in sommige gevallen nog altijd als carnivoren op volgroeide bijen- of wespenlarven manifesteren. In Europa komt alleen het genus *Gasteruption* voor met circa acht soorten in Nederland. Ze parasiteren voornamelijk maskerbijen *Hylaeus*. Imago's worden vaak op bloemen gezien met makkelijk bereikbare nectar, zoals Apiaceae en Asteraceae. Ook worden ze, karakteristiek zwevend met het achterlijf scheef omhoog geheven als een soort roer, waargenomen bij de nestopeningen van potentiële gastheren.

Op de zandgronden is *G. assector* een algemene soort die zich normaliter op verschillende soorten maskerbijen ontwikkelt, maar ook is ze uit een nest van de pottenbakkerswesp *Trypoxylon figulus* gekweekt. Larven die zich ontwikkelen op twee broedsels zijn als imago bijna twee keer zo groot als de soortgenoten die zich met één portie tevreden moesten stellen. Na de beëindiging van de voedingsfase spinnen de hongerwesplarven geen echte cocon, maar creëren een schoon deel van de broedcel door de keutels van de bijenlarven naar de kanten te schuiven en twee scheidingswanden te construeren. De scheidingswanden bestaan uit



Figuur 6
Een hongerwesp *Gasteruption*. De larven van deze wespen zijn broedparasieten van bijen.



Figuur 7
Volgroeide, overwinterende larven van de fruitvlieg *Cacoxenus indagator*. Deze larven voeden zich met stuifmeel in een nest van de rosse metselbij *Osmia bicornis*. De uitwerpselen van de vliegenlarven (dunne, oranjeachtige draden) zijn duidelijk te onderscheiden van die van de bij (dikke, donkere, gebroken slierten).

Figuur 8
Een bloemvlieg van het genus *Leucophora* (rechts) ligt op de loer bij een nest van de heizijdebij *Colletes succinctus*. Er is echter een andere kaper op de kust: een heideviltbij *Epeolus cruciger*, eveneens een broedparasiet, heeft ook belangstelling.

vloeistof uit de darmen, eventueel verhard met droge keutels. In deze ruimte kan worden overwinterd als prepop. Vroeg in de zomer kunnen de larven echter ook verpoppen en na vijf weken uitkomen en in een partieel tweede generatie vliegen.

Cacoxenus indagator

Deze fruitvlieg (Drosophilidae), die overal in Nederland voorkomt, leeft als broedparasiet in de nesten van met name metselbijen *Osmia* (MOENEN 2012). De meeste fruitvliegen planten zich voort op gisthoudende substraten, zoals gistend fruit, paddestoelen en sapstromen. *Cacoxenus*-soorten (Steganinae) maken hierop een uitzondering; de larven van de enige Europese soort *C. indagator* eten uitsluitend stuifmeel.
Tijdens de periode waarin de bij het nest bevoorraadt worden in een broedcel twee tot acht eieren gelegd op de stuifmeelvoorraad. Eenmaal uitgekomen beginnen de larven direct met het verorberen van de stuifmeelproviand. Soms doden zij eerst de bijenlarve, maar meestal ontstaat er een competitie om de voedselbron, waarbij de bijenlarve meestal verliest (fig. 7) (KRUNIĆ ET AL. 2005).



Jarenlange observaties (2000-2010) aan nestkasten met ieder jaar nieuw ingezette rosse metselbijen *Osmia bicornis* in Amsterdam en Purmerend brachten aan het licht dat *C. indagator* ieder jaar aanwezig was en voor aanzienlijke sterfte zorgde onder nakomelingen van de bijen (WH en Hans Vogel eigen waarnemingen). De vlieg kan zijn gastheren uitstekend traceren over grote afstanden en op verborgen plaatsen, of deze nu in parken of boomgaarden nestelen of midden in de binnenstad. Nestgeuren spelen voor *C. indagator* een voorname rol in het vinden van de gastheren.

Bloemvliegen

Binnen de bloemvliegen (Anthomyiidae) zijn vertegenwoordigers van het genus *Leucophora* (fig. 8) bekend als broedparasieten bij solitaire bijen. Vooral zandbijen *Andrena* en roetbijen *Panurgus* zijn favoriet, maar ook andere in de grond nestelende bijen worden geparasiteerd, zoals Colletidae (*Colletes succinctus*) en Halictidae (*Lasioglossum*, *Rophites*) (HENNIG 1976). In Nederland komen vijf soorten voor.
Loonstra (2010a) deed verslag van waarnemingen in Groningen aan het gedrag van *Leucophora obtusa* bij een nestaggregatie van de viltvlekzandbij *Andrena nitida*. Vliegen volgen de vliegbewegingen van binnenvliegende bijen met stuifmeel op de voet. Zelfs de kleinste en onverwachte afwijkingen in hun vliegbewegingen worden met grote precisie en heel synchroon gevolgd op een gelijkblijvende afstand van ongeveer 10 cm. Ditzelfde achtervolgingsgedrag was al eerder waargenomen van *L. obtusa* bij het vosje *Andrena fulva* (PAXTON & POHL 1999). In een publicatie over waarnemingen aan het gedrag van de grijze zandbij *Andrena vaga* werd een dergelijk achtervolgingsgedrag ook beschreven voor *L. cinerea* (WALRECHT 1947).
Het schaduwen van een gastheer heeft waarschijnlijk tot doel de nestingang te ontdekken. De vlieg blijft op een karakteristieke manier op de loer liggen, totdat de bij weer is uitgevlogen, en gaat daarna naar binnen om te controleren of er voldoende voorraad aanwezig is. Vermoedelijk legt de vlieg na enige inspecties een (of meer) eieren ergens in het nest. Parasiteringen bij *Andrena fulva* en *A. nitida* kunnen makkelijker plaatsvinden dan bij *A. vaga*, omdat deze laatste de nestschacht steeds afsluit voor vertrek.
Voor informatie over larvale ontwikkelling en verpopping van *Leucophora grisella*, zie Huie (1916).

Dambordvliegen

Onder de dambordvliegen (Sarcophagidae) uit de subfamilie Miltogramminae bevinden zich veel genera met soorten die zich als broedparasieten manifesteren van nestbouwende angeldragers. Van de 73 soorten Sarcophagidae in Nederland behoren er 27 tot de Miltogramminae of satellietvliegen. Deze worden meestal in verband gebracht met graafwespen. In dit geval hebben de vliegenlarven hun carnivore levenswijze behouden (zie onder in de paragraaf 'Waarom zo veel relaties? – Verwante taxa'). De genera *Miltogramma* en *Senotaina* worden echter vaak genoemd in relatie met solitaire bijen. De in Nederland voorkomende *Miltogramma punctata* is vooral opgekweekt uit de nesten van de wormkruidbij *Colletes daviesanus*. De

puparia kunnen in grote aantallen worden gevonden in de graafgangen van deze zijdebij. Een andere gastheer is de schorzijdebij *C. halophilus*. De nestgang van deze bij heeft drie tot vijf zijgangen, die door de bij worden behangen met een omhulsel, een wasachtige substantie van speeksel en voedsel, dat een zijdeachtig uiterlijk heeft en waterafstotend is. Het lijkt erop dat *M. punctata* wordt gefopt door aanleg van een zijgang zonder afsluiting en ei, maar mét voedsel. Hierin zou de satellietvlieg zich niet volledig kunnen ontwikkelen.
Een aantal *Miltogramma-* en *Senotaina*-soorten vertoont het volggedrag zoals hierboven beschreven voor bloemvliegen. Zij volgen de naar het nest terugkerende bijen op een afstand van 15-30 cm en lijken met dit gedrag op satellieten. Het traceergedrag vindt ook plaats tijdens de constructie van het nest en gedurende de oriëntatievluchten van een potentiële gastheer. Als bijen de gastheer zijn moet een satellietvlieg haar ei(eren) in het nest leggen, waarna de larve zich vermoedelijk actief naar de voedselvoorraad beweegt.

Oliekevers

Oliekevers (Meloidae) vormen een grote keverfamilie met wereldwijd meer dan 2500 beschreven soorten. Een groot deel hiervan leeft als broedparasiet van solitaire bijen. De enorme expansie van het aantal soorten oliekevers is bij uitstek het product van co-evolutie met solitaire bijen (zie onder in de paragraaf 'Waarom zo veel relaties? – Verwante taxa'). In Nederland komen tien soorten oliekevers voor.
De meeste oliekevers van het genus *Meloe* ontwikkelen zich als broedparasieten van solitaire bijen. Omdat de kans dat een eerste larvenstadium zelfstandig een gastheer vindt gering is, produceren de vrouwtjes grote hoeveelheden eieren. Door de grote hoeveelheid eieren zwelt het achterlijf worstvormig op en bereikt de kever een gewicht dat wel tot tien keer zo hoog ligt als toen zij uit de pop kwam. Sommige soorten kunnen 10.000 tot 40.000 eieren produceren. Om de kans op het vinden van een gastheer te vergroten bedienen de larven van diverse soorten zich van foresie: ze liften mee op bijen om aldus in hun nesten te belanden.
De primaire larve is carnivoor en hongerresistent, omdat het lang kan duren voordat ze bij een gastheer terechtkomt. Eenmaal in een broedcel beland wordt eerst het bijenei of de jonge larve uitgezogen. Daarna vervelt de larve. Het tweede stadium ontwikkelt zich op het mengsel van stuifmeel en nectar. Het derde en vierde stadium nemen geen voedsel meer op.
Over de biologie van de oliekever *Cerocoma schaefferi* is weinig meer bekend dan dat deze waarschijnlijk parasiteert bij zijdebijen *Colletes* en mogelijk ook bij Megachilidae. De in Nederland zeer zeldzame en misschien verdwenen Spaanse vlieg *Lytta vesicatoria* heeft zijdebijen *Colletes* en maskerbijen *Hylaeus* als voornaamste gastheren. Of de larven zich ook foretisch verspreiden is niet helemaal zeker.

Zes Nederlandse oliekevers behoren tot het genus *Meloe*, waarvan de gewone oliekever *Meloe proscarabaeus* en de blauwe oliekever *M. violaceus* met enige regelmaat worden waargenomen. De andere soorten zijn zeer zeldzaam (geworden). Oliekevers kunnen lokaal vaak in grote aantallen worden gevonden in open, droge, warme habitats zoals zonnige, bloemrijke dijken, zandige, halfnatuurlijke graslanden en in de duinen. Het zijn dagactieve bodemdieren maar de eieren worden meestal 's nachts afgezet in zelf gegraven kuiltjes in de grond. De larven zijn foretisch. De gastheren zijn meestal zandbijen (Andrenidae) en sachembijen *Anthophora*. De primaire larven klimmen omhoog in planten en wachten in de bloemen op een gastbij waar zij zich heel behendig aan vastklampen (fig. 9, 10).

De smalvleugelige sachembijenoliekever *Sitaris muralis* gold voor 1990 als uiterst zeldzaam in Nederland, maar in de laatste 20 jaar zijn er verschillende nieuwe waarnemingen gedaan (BELGERS & TEUNISSEN 2012, HEITMANS 2007). Het vrouwtje legt haar eieren bij of rond de nestholten van haar gastheren (fig. 11). In Nederland is dat meestal de gewone sachembij *Anthophora plumipes*. De eieren vormen na een uur een kapsel, dat zo hard wordt dat de eieren er



Figuur 9
Een larve van de oliekever *Meloe proscarabeus* wacht in een bloem van beemdkroon op een bij om zich aan vast te klampen.



Figuur 10
Dit mannetje van de wimperflankzandbij *Andrena dorsata* is de klos: de larve van de oliekever *Meloe proscarabeus* heeft zich aan hem vastgeklampt. De larve zal tijdens een paring moeten overstappen op een vrouwelijke bij om uiteindelijk in een bijennest te geraken. Alleen daar kan de keverlarve zich verder ontwikkelen.





Figuur 11a
Dit vrouwtje van de smalvleugelige sachembijenoliekever *Sitaris muralis* heeft zojuist een grote hoeveelheid eieren gelegd bij een nest van de gewone sachembij *Anthophora plumipes*.
Figuur 11b
De in de nazomer uitgekomen eerstestadiumlarven van de smalvleugelige sachembijenoliekever overwinteren en zullen zich in het volgend voorjaar proberen vast te klampen aan een gewone sachembij om in een broedcel terecht te komen voor hun verdere ontwikkeling.

niet (meer) afzonderlijk kunnen worden uitgenomen zonder ze te beschadigen. De larven komen in de nazomer of vroege herfst uit en overwinteren in de nestgang of op de bodem in gaatjes in de grond of in de strooisellaag. De larven zijn foretisch en proberen zich in het voorjaar aan een bij vast te klampen met de bedoeling in een broedcel terecht te komen. Omdat mannetjes sachembijen eerder uitkomen dan de vrouwtjes zullen veel larven tijdens een paring moet overstappen op een vrouwtjesbij.
De klimopbijenoliekever *Stenoria analis*, die parasiteert op de klimopbij *Colletes hederae*, is in 2008 voor het eerst in Nederland vastgesteld (MOENEN 2009, RAEMAKERS 2009B). Deze kever legt eieren op plantenstengels, die uitkomen wanneer de klimop gaat bloeien. Na het uitkomen blijven de jonge, actieve larven bij elkaar en een paar dagen later vormen zij een bal die aan een kleverig koordje aan de stengel hangt. Na enkele uren vallen de larven op de grond en blijven daar ook bij elkaar. Vereecken & Mahé (2007) suggereren dat (mannetjes) klimopbijen zich tot zo'n kluitje larven voelen aangetrokken, maar Moenen (2009) kon dit niet bevestigen. Wel werd aangetoond dat de primaire larven zich direct aan een klimopbij vastklampen, zodra ze daartoe experimenteel de kans werd geboden. In de natuur zijn klimopbijen gevonden met wel 70 of meer larven op het lichaam. De bijen kunnen vanwege de zware larvenlading moeilijk vliegen en zo mogelijk verhongeren. Dat is voor beide partijen nadelig.
Over de invloed van oliekevers op solitaire bijen is weinig concreets gepubliceerd. Heitmans (2007) berichtte over een waarneming van *Sitaris muralis* in Noord-Frankrijk waarbij waarschijnlijk alle broedcellen van de gewone sachembij *Anthophora plumipes* werden geparasiteerd.



Figuur 12
De behaarde bijenwolf *Trichodes alvearius* is een kever waarvan de larven als broedparasieten in bijennesten leven. Deze soort moet niet verward worden met de graafwesp *Philanthus triangulum* met vrijwel dezelfde Nederlandse naam (zie fig. 2).

Mierkevers
Enkele soorten mierkevers (Cleridae) hebben een relatie met bijen en hebben een omschakeling in hun dieet gemaakt van geheel carnivoor naar voornamelijk vegetarisch (zie onder in de paragraaf 'Waarom zo veel relaties? – Verwante taxa'). Het grote genus *Trichodes* (27 soorten in Europa) omvat soorten die zich als broedparasieten ontwikkelen in de nesten van angeldragers, waaronder enige bovengronds nestelende solitaire bijen en bij uitzondering ook bij honingbijen. De bekendste vertegenwoordigers zijn de bijenwolf *T. apiarius* en de behaarde bijenwolf *T. alvearius* (fig. 12) (KRUNIĆ ET AL. 2005). Beide komen in Nederland vrij zeldzaam voor op de zandgronden van de zuidelijke provincies.
De kevers leggen hun eieren in groepjes in kieren van houtblokken in de nabijheid van nesten van solitaire bijen, vooral de rosse metselbij *Osmia bicornis* en de gehoornde metselbij *O. cornuta*. *Trichodes alvearius* komt ook bij graafwespen voor. De primaire larve dringt een nest binnen en eet de bijeneieren of de jonge larven op van de jongste broedcel. Daarna begint ze aan de voedselvoorraad. Bij *T. apiarius* is waargenomen dat de larve na het consumeren van de inhoud van de eerste of jongste broedcel door de celbarrière heen kan breken en tevens de inhoud van een buurcel kan consumeren. Het is zelfs mogelijk dat een enkele larve alle broedcellen vernielt. De larven verblijven in het nest tot aan het begin van de winter. Indien zij volgroeid zijn kunnen zij daar verpop-

pen in het voorjaar. Als er te weinig voedsel in het bijennest wordt gevonden kan de taaie, extreem hongerresistente, onvolgroeide larve vertrekken en elders overwinteren (WESTRICH 1990). In het volgende jaar probeert zij dan een nieuw bijennest binnen te dringen om daar haar ontwikkeling met meer succes af te sluiten.

Destructieve saprofagen

Lichtmotten

Onder de lichtmotten (Pyralidae) heeft een klein aantal soorten in de subfamilie Galleriinae zich gespecialiseerd in het leven in de nesten van sociaal en, in mindere mate, solitair nestelende bijen en wespen. De rupsen leven voornamelijk van nestmateriaal.

De grote wasmot *Galleria mellonella* (fig. 13) kan als imago in nesten van honingbijen en hommels worden aangetroffen. De mot legt haar eieren aan de binnenkant van het nest. De rupsjes komen na twee tot vier dagen uit en begeven zich weldra naar de raten om vooral bijenwas en resten van stuifmeel en nectar te eten. De was is noodzakelijk voor een succesvolle ontwikkeling. Meestal beginnen de rupsen met de oude broedcellen, maar later volgen ook de nieuwe, waar nog voorraad in ligt. De rupsen bedekken de raten met spinsel. De verpopping vindt meestal groepsgewijs plaats in de spinselbuis aan de rand van de raten in hard gesponnen cocons. De uitgekomen motten kunnen het nest verlaten en op zoek gaan naar een ander nest of zich nogmaals voortplanten in het oude nest als dat nog in goede conditie is. De kleine wasmot *Achroia grisella* heeft een overeenkomstige levenswijze, maar opereert meer solitair en verpopt niet gezamenlijk. Bijenwas is bij deze soort niet noodzakelijk voor een succesvolle ontwikkeling.

De hommelnestmot *Aphomia sociella* zet haar eieren af in pakketten tussen het nestmateriaal van hommelnesten. De rupsen zijn polyfaag, maar zullen bij voorkeur eerst de uit was gevormde broedcellen, larvenwiegen en voorraadpotten consumeren. Door vraat aan de wasconstructies kan de hommelnestmot fikse schade aan het nest aanrichten. *Aphomia sociella* komt ook voor in wespennesten (*Vespula* en *Vespa*) en speelt daar een rol als afvaleter. Bijenwas is dus geen noodzakelijk ingrediënt van hun dieet.

Wasmotten bevuilen de nesten van hun gastheren met hun spinsels en uitwerpselen; dood en vochtig rottend materiaal biedt vervolgens weer gelegenheid tot de vestiging van andere schadelijke organismen, zoals bepaalde bijenmijten en schimmels. De motten zijn vooral schadelijk omdat ze in grote aantallen voorkomen. Zwakke of verzwakte kolonies kunnen aan hen te gronde gaan.

Kleine bijenkastkever

De kleine bijenkastkever *Aethina tumida* is een van de weinige soorten glanskevers (Nitidulidae) die direct met bijen wordt geassocieerd. Oorsponkelijk komt de soort uit Zuid-Afrika en wordt aldaar in de nesten van Kaapse honingbijen *Apis mellifera capensis* gevonden. In het oorspronkelijke verspreidingsgebied wordt de kever door imkers niet als schadelijk ervaren, omdat de bijen daar zijn aangepast aan de binnendringende kever door hem in te kapselen met propolis (hars). Buiten Afrika is de kever echter zeer gevreesd en een schrikbeeld voor imkers. Hier wordt de destructieve kever niet herkend door de bijen. De kever die door een combinatie van bijengeur, honing en stuifmeel aangetrokken wordt, deponeert eipakketjes van tien of meer 1,2 mm lange eieren in spleten in het nest, op stuifmeel en in broedcellen. De keverlarven boren zich door de raten op zoek naar voedsel en laten een slijmspoor na. De honing loopt daardoor uit en gaat gisten. Bij een ernstige besmetting kunnen enige tienduizenden larven het nest te gronde richten door te ontlasten in de honingraat. Van de hele kastinhoud blijft slechts een zwart poeder over, uitwerpselen vermengd met wasmul. De kastwanden vertonen bruine slijmsporen en korsten. De honingbijen zijn dan reeds vertrokken. Aangetrokken door het licht verlaten de volgroeide larven het nest en graven zich enige tientallen centimeters van het nest in de bodem om te verpoppen. *A. tumida* kan 's zomers vier tot vijf generaties voortbrengen. De naam van de kever wordt bij sommige imkers niet meer volledig uitgesproken en afgekort als KBK of in het Engels als SHB ('small hive beetle'). De soort is in in Spanje, Zuid-Frankrijk en Italië reeds geïmporteerd en geregistreerd als destructieve plaag. Ook in de Verenigde Staten en Australië is de soort al bekend. In Noordwest-Europa doet men er alles aan om de KBK buiten de deur te houden en is hij tot op heden, voor zover bekend, nog niet doorgebroken.



Figuur 13
De grote wasmot *Galleria mellonella* legt eieren in nesten van honingbijen en hommels. De larven voeden zich met bijenwas, stuifmeel en nectar.

Commensalen en inquilinen

Bijenluizen

'Bijenluizen' (Braulidae) zijn zeer kleine, vleugelloze vliegen. Ze vormen een kleine familie met wereldwijd maar twee genera: *Braula* (zes soorten) en *Megabraula* (twee soorten). Alle hebben een exclusieve relatie met honingbijen.

Braula coeca is een kosmopoliet, die door de imkerij verspreid is over de wereld. Het is de enige bijenluis die in Noordwest-Europa voorkomt, inclusief Nederland. Het is een zeer kleine vlieg: 1,0-1,5 mm. De volwassen vliegen leven epizoïsch tussen de pelsharen van de bijen. De eieren worden vaak gelegd op de binnenzijde van het nog niet gesloten deksel van de zeshoekige broedcel. De larve



Figuur 14
De larven van de hommelreus *Volucella bombylans*, een zweefvlieg, ontwikkelen zich onder in hommelnesten, waar ze zich voeden met afval.

knaagt gangetjes in het deksel en in de wand van de broedcel. Het voedsel bestaat waarschijnlijk uit bijenwas, aangevuld met aan de wand klevend stuifmeel en nectar. De verpopping vindt plaats in het nest. De monddelen van volwassen bijenluizen zijn aangepast om het voedsel op te nemen dat door de bijen wordt afgegeven bij de onderlinge uitwisseling van voedsel (trophallaxis). De vliegen bedelen ook om voedsel. Bijenluizen zijn dus geen parasieten, maar kostgangers die onder andere van de voedseloverdracht profiteren.

Bochelvliegen

Bochelvliegen (Phoridae) uit de subfamilies Conicerinae en Metopininae kunnen als saprofagen leven in de nesten van (eu)sociale Hymenoptera, zowel bij bijen als mieren en wespen. Onder deze saprofagen bevinden zich waarschijnlijk ook zoöfagen en broedparasieten. De ecologische rol van veel soorten is bij lange na nog niet opgehelderd.
In Europa worden vooral de vertegenwoordigers uit het kleine genus *Gymnoptera* en uit het soortenrijke genus *Megaselia* geassocieerd met bijen. Veel soorten staan bekend als zeer polyfaag en kunnen daarom ook in veel verschillende habitats voorkomen. De soorten die in hommelnesten leven kruipen in de onderaardse nesten en kunnen daar een aantal generaties voortbrengen. Door hun geringe afmetingen (meestal 1-3 mm) worden zij door de hommels waarschijnlijk niet als indringers opgemerkt.

Zweefvliegen

Enkele soorten zweefvliegen (Syrphidae) uit het genus *Volucella* leven als larve als inquiline in de nesten van sociale angeldragers. Eén hiervan, de hommelreus *Volucella bombylans* (fig. 14), is met bijen geassocieerd. Om eieren te leggen betreedt het vrouwtje het nest vlak nadat een hommel naar binnen is gegaan, zodat de kans op een tegenligger klein is (RUPP 1987, 1989). In het nest legt zij enige tientallen eieren. De larven kruipen onder de eibekers, de honingpot en de larvenwiegen en leven daar van het afval. Soms wordt er ook een dode of verzwakte larve gegeten, maar de hommelreus richt verder geen schade aan. De larven blijven achter als de laatste hommels het nest in augustus of september verlaten. Overwintering vindt plaats in het puparium. De nieuwe vliegen komen in het volgende voorjaar uit.

Harige schimmelkevers

In de grote groep van harige schimmelkevers (Cryptophagidae) zijn enige soorten die zich in hommelnesten ontwikkelen. De zwartspriethommelkever *Antherophagus nigricornis* is in Europa en Noord-Amerika de bekendste vertegenwoordiger. Op een bloem klampt de kever zich vast aan de poten, antennen of monddelen van een hommelwerkster en laat zich naar het nest transporteren. De kever is niet soortspecifiek. De eieren worden in en tussen het nestmateriaal gelegd alwaar de larvale ontwikkeling plaatsvindt. De larven voeden zich voornamelijk met organisch detritus. Onderzoek wees uit dat *Antherophagus*-soorten geen schade veroorzaken door predatie op hommellarven, ook niet bij hoge dichtheden, zodat de kevers als echte commensalen te boek staan (POUVREAU 1974). Twee andere Europese soorten hommelkevers zijn *A. canescens* en *A. pallens*.

Spektorren

Spektorren (Dermestidae) staan vooral bekend als opruimers van dierlijk afval, zoals kadavers, restafval in nesten, huiden, wol, hoorn en dierlijke producten in museumcollecties. In herbaria wordt ook plantaardig materiaal gegeten. *Megatoma undata* is een van de weinige inheemse soorten die in oude nesten van metsel- en behangersbijen (*Osmia* en *Megachile*) kan worden gevonden en soms ook bij maskerbijen *Hylaeus* in kunstmatige nesten en rieten daken. De eieren worden gelegd in boorgaten in dood hout. De larven voeden zich vaak met resten van stuifmeel, exuviae, dode bijen en ander dood dierlijk materiaal. Ze zoeken hun voedsel in meerdere nesten. Spektorren voeden zich in bijennesten uitsluitend met afvalproducten en brengen als echte commensalen de nakomelingen van bijen geen schade toe.

Diefkevers

Diefkevers (Ptinidae) uit de subfamilie Ptininae en hun larven leven gewoonlijk van allerlei soorten organisch afval, zoals voedselresten, granen en tabak, maar ook van zaken als leer, papier en behanglijm. In het grote genus *Ptinus* (105 soorten in Europa) zijn er enkele bekend die als commensalen in bijennesten leven. Ze worden vooral gevonden in de broedcellen van metselbijen *Osmia*, maar ook in verlaten of niet voltooide nesten, waarschijnlijk om zich daar terug te trekken. Het is de in Nederland zeldzaam gevonden *Ptinus sexpunctatus* die exclusief gebonden is aan Osmia-soorten (WESTRICH 1989B). De daarentegen algemene *P. fur*, vooral bekend uit vogelnesten, zou zich eveneens in nestblokken met *Osmia bicornis* als hoofdbewoner kunnen voortplanten en in Zuid-Nederland mogelijk ook bij *O. cornuta*. De kevers leggen hun eieren in de stuifmeel-nectarmix. Daar ontwikkelen de larven zich binnen één of enkele broedcellen. Ze eten mee van de voedsel-

voorraad van de bij zonder de bijenlarve noemenswaardig te benadelen. Of bij massaal optreden toch schade optreedt is niet geheel duidelijk. De larven kunnen immers als voedselconcurrenten worden gezien.

Stofluizen

Stofluizen (Psocoptera) van de familie Liposcelididae zijn het hele jaar door te vinden onder boomschors. De bekendste vertegenwoordigers van het grote genus *Liposcelis* (36 soorten in Europa) worden dikwijls massaal rond en in de nesten en nestkasten van metselbijen *Osmia* aangetroffen, waar ze zich vooral voeden met de op het nestafval groeiende schimmels. Als echte commensalen doen zij geen schade aan de nakomelingen van bijen.

WAAROM ZO VEEL RELATIES?

Zoals we bij het passeren van de genoemde groepen insecten hebben kunnen zien zijn alleen al in Nederland bijna alle ecologische relaties die worden genoemd in de inleiding aanwezig. Het is een feit dat bijen beduidend meer relaties met andere insectengroepen groepen hebben dan andere insecten en dat die relaties zowel ecologisch als taxonomisch zeer divers zijn. De weinige groepen die in de buurt komen zijn andere nestbouwende angeldragers, wespen en mieren. Blijkbaar speelt het residentiële gedrag, het hebben van een nest als vaste verblijfplaats, het maken van broedgelegenheden in de vorm van broedkamers en de aanleg van voedselvoorraden voor de nakomelingen een belangrijke rol als aangrijpingspunt voor natuurlijke vijanden en andersoortige profiteurs. Andere insecten met een zwervend bestaan zouden dan veel minder of geen relaties hebben verworven. Zou dat waar kunnen zijn? En hebben bijen dan een heel eigen gilde van relaties opgebouwd en/of delen zij relaties met angeldragers met een min of meer overeenkomstige levenswijze? Om die vragen bevredigend te kunnen beantwoorden zou men een volledig overzicht moeten hebben van alle groepen relaties. Voor insecten en mijten is een dergelijk overzicht inmiddels beschikbaar, maar het voert in het bestek van dit boek te ver om de bijpassende analyse te geven. Toch kan er op eenvoudige wijze een tip van de sluier worden opgelicht door te kijken naar de naaste verwanten van bijen in de superfamilie Apoidea.

Verwante taxa

De Apoidea bestaan uit de bijen (Anthophila) die onderverdeeld zijn in zeven verschillende families. In dezelfde evolutionaire lijn bevinden zich een drietal groepen wespen, de zogenaamde apoïde wespen. De kakkerlakkenwespen (Ampulicidae) vormen een kleine familie die als de 'verste verwanten' van de bijen kunnen worden beschouwd. Het aantal soorten (ca. 200) bedraagt slechts 1% van dat van de bijen (ca. 20.000). Kakkerlakkenwespen hebben geen relatie met bloemen, gebruiken geen nectar als voedselbron, leven als parasitoïden, zijn solitair, leggen geen voedselvoorraad aan, zijn meestal onbehaard en bouwen geen vast nest. Zij leiden dus een zwervend bestaan en voldoen dus aan de bovengenoemde categorie. Een dergelijke, nomadische levenswijze is onvoorspelbaar en levert weinig aangrijpingspunten voor het ontwikkelen van specifieke relaties met andere organismen. Op de specifieke relaties met hun prooien na, kakkerlakken, zijn er dan ook geen andere relaties bekend.

Dit ligt anders bij de twee andere apoïde wespenfamilies: de langsteelgraafwespen (Sphecidae) en de graafwespen (Crabronidae). Dit zijn met respectievelijk ruim 700 en circa 10.000 soorten beduidend grotere families dan de Ampulicidae, maar toch nog aanzienlijk kleiner dan de bijen. In beide families is een ontwikkeling te zien van een zwervend bestaan, naar een veel complexere, residentiële levenswijze. Kenmerkend voor de evolutionair historische ontwikkeling is: **1** dat nectar uit bloemen de voornaamste koolhydraatbron werd voor imago's; **2** dat er een grote diversiteit aan prooien werd gebruikt; **3** dat de prooigrootte afnam ten opzichte van de lichaamsgrootte van de wesp; **4** en dat er een differentiatie in nestarchitectuur is ontstaan om nakomelingen en voedselvoorraden te bergen (Peeters et al. 2004). Deze sterk vereenvoudigde reconstructie van de evolutie van de graafwespenfamilies toont aan dat zij biologisch steeds meer op bijen zijn gaan lijken. Uit stap 3 en 4 volgt dat een groot aantal groepen graafwespen een flinke afstand met een kleine prooi kunnen afleggen richting het nest dat meestal uit meerdere broedcellen bestaat. Bijen volgen eenzelfde procedure, zij het dat zij geen prooien, maar stuifmeel vervoeren. Onderzoek wees uit dat sommige subfamilies van de Crabronidae de zusterfamilie vormen van alle bijen en een gemeenschappelijke voorouder moeten hebben gehad in de vorm van een denkbeeldige 'oerbij' (DANFORTH ET AL. 2006A, 2006B, MICHENER 2007; MICHEZ ET AL. 2009A). Echter, van de recent levende taxa is er geen die de voorouderlijke eigenschappen bezit die lijken op die van de fylogenetisch gereconstrueerde oerbij. Aangenomen wordt dat de gemeenschappelijke voorouder is uitgestorven. Bij de Sphecidae en Crabronidae die de stappen 2-4 niet hebben doorgemaakt of, wat wel wordt aangenomen, terug zijn gegaan naar een zwervend bestaan zijn er geen relaties gevonden met andere organismen dan met hun specifieke prooidieren. Voorbeelden zijn het primitieve genus *Chlorion* (Sphecidae) en de genera *Larra* en *Liris* en andere Larrinae (Crabronidae). Vooral van de wespen die stappen 3-4 hebben doorgemaakt zijn er relaties met andere organismen bekend, vaak zijn dat insecten (BOHART & MENKE 1976). Van veel graafwespen buiten Europa is de biologie nog grotendeels onopgehelderd.

Uit bovenstaande reconstructie is duidelijk dat het aantal relaties met andere organismen nauw samenhangt met een residentiële levenswijze. Ook bij niet aan de bijen verwante angeldragers is een zelfde tendens te ontdekken: verreweg de meeste relaties met andere organismen worden gevonden bij de Vespoidea, de plooivleugelwespen en verwanten (Vespidae) en de mieren (Formicidae) (PEETERS ET AL. 2004; WITT 2009).

ANDERE FACTOREN DIE DE DIVERSITEIT EN HET AANTAL RELATIES BEPALEN

Soortenrijkdom

De grote diversiteit aan relaties is niet uitsluitend te verklaren uit de levenswijze. Immers, bijen hebben veel meer associaties met andere organismen dan de verwante wespen.

Allereerst moet worden aangestipt dat de bijen een soortenrijke groep vormen. Waarschijnlijk had het taxon (Anthophila) zich aan het einde van het Krijt (65 miljoen jaar geleden) in al zijn diversiteit ontwikkeld en hebben veel organismen ruim de kans gekregen zich gedurende miljoenen jaren aan te passen aan het leven van bijen (ENGEL 2010, ENGEL & GRIMALDI 2005).

Bloembezoek

Bloembezoek is een van de meest kenmerkende, biologische eigenschappen van bijen. Veel rovers maken gebruik van de mogelijkheid bijen te overvallen, zoals bijenwolven *Philanthus* en blaaskopvliegen (Conopidae) (fig. 2). Bijenwolven vormen een onderfamilie van graafwespen die zich bijna alle gespecialiseerd hebben op het vangen van andere Hymenoptera, maar meestal geen andere graafwespen. Zij hebben niet per se bloemen nodig om hun prooien te pakken te krijgen. Ook de meeste blaaskopvliegen zijn uitsluitend bekend als parasitoïden van angeldragers, maar zijn niet aan bloemen gebonden voor het bejagen van hun gastheren. Voor roofvijanden lijken bloemen geen speciale betekenis te hebben. Anders is dat met organismen die bloemen als opstap- of transferplaats gebruiken, zoals waaiervleugeligen (Strepsiptera) en een aantal oliekevers (Meloidae) (fig. 10). Eerstestadiumlarven oriënteren zich op de bloemkroon om zich vast te klampen. Strepsiptera die op wespen parasiteren maken vaak gebruik van bloemen om bij de gewenste gastheer te komen. De relatie met Strepsiptera is dus niet uniek voor bijen. Oliekevers hebben wel een unieke associatie met bijen, maar die is vooral ontstaan doordat hun larven voornamelijk van de stuifmeel-nectarmix leven.

Bij insecten heeft de relatie met het bloembezoek vrijwel geen unieke associaties opgeleverd ten opzichte van andere angeldragers.

Stuifmeeldieet

Een van de grootste evolutionaire stappen die bijen hebben genomen is de omschakeling van het carnivore dieet van hun wespachtige voorouder naar een vegetarisch dieet, bestaande uit een mix van stuifmeel en nectar, soms aangevuld met plantaardige oliën. Deze switch in het dieet heeft ingrijpende gevolgen gehad voor de relaties met andere organismen. Voor zover er reeds relaties bestonden met (vooruderlijke) wespen moesten die organismen ook veranderen van spijs. Dat is een grote omschakeling die meestal niet heeft plaatsgevonden of niet heeft kunnen plaatsvinden door beperkingen in de fysiologische mogelijkheden van de spijsvertering. Goudwespen (Chrysididae) staan bijvoorbeeld vooral bekend als een soortenrijke groep van broedparasieten van wespen. De goudwesplarve leeft doorgaans van de gevangen prooien die als voedsel dienen voor de wespenlarve. De goudwespen die daarentegen bijen als gastheer hebben leven niet van de stuifmeel-nectarmix, maar als parasitoïd van de bijenlarve. De goudwesplarve wacht met het uitzuigen van haar prooi totdat zij is volgroeid. De overstap naar een stuifmeeldieet hebben de goudwespen waarschijnlijk niet kunnen maken. Ook bij de genera *Leucophora* en *Eustalomyia* van de bloemvliegen (Anthomyiidae) en *Miltogramma* en *Senotainia* van de dambordvliegen (Sarcophagidae; Miltogramminae) bestaat het vermoeden dat de soorten die als broedparasieten van bijen zijn waargenomen mogelijk niet zo zeer van de stuifmeel-nectarmix leven, maar van de bijenlarve zelf. Bij wespen leven soorten uit de genoemde genera, net als bij de goudwespen, vaak als echte broedparasieten.

Exclusief aan bijen gebonden zijn de relaties die zich goed kunnen ontwikkelen op een stuifmeeldieet. Dit zijn de hongerwespen (Gasteruptiidae) en wereldwijd tientallen genera van oliekevers (Meloidae), die na het doden en/of consumeren van het ei of de jonge bijenlarve zich op de stuifmeel-nectarmix succesvol kunnen ontwikkelen. Zij hebben dan ook een bijna exclusieve relatie met bijen en zelden met andere Aculeata (een klein aantal genera ontwikkelt zich ondergronds op de eipakketten van kortsprietsprinkhanen (Orthoptera Caelifera)). Hetzelfde is gebeurd met soorten van het Zuid-Amerikaanse sluipwespengenus *Grotea* (Ichneumonidae; Labeninae) die, heel uitzonderlijk voor Ichneumonidae, vegetariërs zijn geworden. Naast insecten kunnen ook veel groepen mijten goed stuifmeel verteren en zijn daarom als broedparasieten geduchte concurrenten van bijenlarven, die vaak het onderspit delven bij een grote invasie. De aanpassing of omschakeling naar een vegetarisch dieet heeft dus geleid tot veel nieuwe, exclusieve relaties, die bij andere angeldragers niet voorkomen.

Beharing

De pelsachtige beharing van bijen biedt diverse dieren een tijdelijke of structurele verblijfplaats. Foresie vindt waarschijnlijk bij bijen makkelijker plaats dan bij de doorgaans kale wespen, omdat de foreten zich makkelijker kunnen vastklampen. Bekende foreten die tijdelijk op bijen verblijven zijn de eerste larvenstadia van kevers (Meloidae, Ripiphoridae) en soms de kevers zelf, zoals de hommelkevers (*Antherophagus*) (fig. 11). Bijenluizen (Braulidae) leven als volwassen vliegen epizoisch in de pels van honingbijen. De pelsachtige beharing heeft in een aantal gevallen bijzondere relaties opgeleverd bij taxa die niet bekend zijn van andere angeldragers. Ook veel mijten hebben baat bij het vinden van schuilplaatsen in de vacht van bijen. De beruchte, destructieve varroamijt (Varroidae; in Europa is dit voornamelijk *V. destructor*) is een voorbeeld van een mijtentaxon dat exclusief voorkomt op honingbijen.

Complexe sociale levensvormen

Veel organismen zijn exclusief gebonden aan bijen met een complexe, sociale levenswijze. Zij komen vaak uitsluitend voor bij hommels, honingbijen en buiten Europa bij angelloze bijen. Het dicht op elkaar leven bij een hoge, constante nesttemperatuur heeft veel organismen aangetrokken, die vaak permanent in de bijennesten leven. Bij de insecten komen opmerkelijk genoeg weinig taxa voor die tot die exclusieve groepen behoren, maar bij andere geleedpotigen en andere fyla die genoemd zijn in de inleiding des te meer. Hieronder bevinden zich opmerkelijk veel mijten, nematoden, fungi, eencellige ziekteverwekkers en pathogene bacteriën en virussen. Naast de bijenluizen zijn het vooral sommige genera uit zeer verschillende insecten-

groepen, zoals de bijenkastkevers, hommelkevers, Euphorine brakwespen, sommige dambordvliegen (Sarcophagidae) en bochelvliegen (Phoridae) die exclusief gebonden zijn aan eusociale bijen of zich uitsluitend voortplanten in hun nesten.
Het is duidelijk dat er voor een eusociale levenswijze een hoge prijs moet worden betaald. Een kolonie kan alleen succesvol overleven doordat er een reeks aan effectieve verdedigingsmechanismen is geëvolueerd. De belangrijkste daarvan is de nesthygiëne. Een andere is de vertrekregel. Veel wilde of weinig gecultiveerde honingbijrassen verlaten op tijd hun nestplaats bij een fatale infectie door een natuurlijke vijand, bijvoorbeeld de bijenkastkever. De koningin en de gezonde werkers bouwen dan op een andere plaats een nieuw nest. Verkassing of verdwijning is dus een natuurlijk verschijnsel, maar is alleen effectief als de resterende bijen niet zijn aangetast door de ziekteverwekker of de sporen daarvan met zich meedragen. Hommels hebben eveneens een natuurlijke vertrekgedrag als de jonge koninginnen het nest verlaten om een tijd lang solitair te leven en te overwinteren om daarna opnieuw te beginnen in het voorjaar.

Nestbouwmateriaal en afval

Veel met bijen geassocieerde organismen ontwikkelen zich binnen de beschermde omgeving van het nest en leven van bouwmateriaal of afval. Hommels en honingbijen bouwen hun broedcellen met behulp van bijenwas en dat is het voedsel voor gespecialiseerde groepen saprofagen. De rupsen van diverse soorten wasmotten (Pyralidae; Galleriinae) en de larven van bijenkastkevers (Nitidulidae, *Aethina*) en bijenluizen (Braulidae) leven bij voorkeur of zijn zelfs geheel afhankelijk van bijenwas voor hun ontwikkeling. Deze groepen vormen unieke associaties.
Bijenlarven produceren als vegetariërs veel meer organisch afval dan wespenlarven in de vorm van sliertvormige excrementen. In deze uitwerpselen bevinden zich chemische (geur)stoffen (kairomonen) waardoor niet alleen saprofagen en detrituseters worden aangetrokken, maar ook parasitoïden (zie onder). Zowel bij solitaire bijen als bij sociaal levende bijen worden tal van afvalruimers aangetroffen die zich als commensalen of inquilinen tijdelijk of permanent in de nesten ophouden. Vaak zijn deze opruimers keverlarven van de families Dermestidae, Ptinidae en Cryptophagidae. Zij leven van organisch detritus, inclusief de stuifmeelresten, zonder daarbij noemenswaardige schade aan te richten aan het bijenbroed. De relatie met spektorren (Dermestidae) is niet uniek, want zij worden ook gevonden in wespennesten. Spektorren en diefkevers (Ptinidae) worden aangetrokken door geurstoffen uit het nest en laten daar hun voorkeur door bepalen. Hommelkevers (Cryptophagidae; *Antherophagus*) laten zich foretisch met de hommel naar het nest transporteren en hebben wel een unieke relatie.
Ook andere commensale saprofagen kunnen een unieke relatie met bijen hebben, zoals sommige zweefvliegen van het genus *Volucella*, maar bochelvliegen (Phoridae) van de genera *Gymnoptera*, *Megaselia* en *Phalacrotophora* worden ook in de nesten van andere angeldragers gevonden en zelfs buiten de nesten op keukenafval. Stofluizen van het genus *Liposcelis* worden als afvalruimers eveneens in allerlei (verlaten) nesten gevonden van de in droog hout nestelende angeldragers.
Nestafval in de vorm van excrementen, stuifmeelresten en materiaal voor de celbouw trekt organismen aan met minder goede bedoelingen, bijvoorbeeld sluipwespen van het genus *Monodontomerus* bij metselbijen (fig. 5). Wasmotten worden aangetrokken door de geur van honing en bijenwas en kunnen bij een massaal optreden grote schade aanrichten bij hommels en honingbijen (fig. 13).

Bijen met en zonder relaties, de verschillen tussen de bijenfamilies in evolutionair perspectief

Uit bovenstaande valt duidelijk af te leiden dat niet alleen het residentiële leven van bijen verantwoordelijk is voor de vele relaties met andere insecten, maar dat het vooral de typerende, aanvullende eigenschappen van bijen zijn die verantwoordelijk zijn (geweest) voor de ontwikkeling van heel unieke associaties. De meeste relaties worden op familieniveau gevonden bij de langtongige bijen, met name bij de Apidae. De Apidae vormen de soortenrijkste en meest diverse bijenfamilie. Een rekensom levert wereldwijd ca. 52 associaties met andere insecten op, ruim 2,7 keer zoveel als bij de (langtongige) Megachilidae (19 associaties). Het verschil met korttongige bijen is nog groter: 3,25 keer zoveel associaties als bij de Halictidae (16), 3,7 keer zoveel als bij de Colletidae (14), 4,3 keer zoveel als bij de Andrenidae (12) en maar liefst 17,3 keer zoveel als bij de Melittidae (3).
Vooral de Melittidae vallen op door het ontbreken van relaties met andere organismen. Zelfs de enige vermelding van een Afrikaanse vertegenwoordiger van het oliekevergeslacht *Nemognatha*, vooral parasiterend op Megachilidae en Anthophoridae en soms op Halictidae, Melittidae en Andrenidae, berust waarschijnlijk op een misverstand (BOLOGNA & PINTO 2002). Ook buiten de insecten zijn er geen organismen geassocieerd met Melittidae. Wel zijn er bij een klein aantal soorten gespecialiseerde, broedparasitaire bijen bekend (zie hoofdstuk 7). Uit fylogenetisch onderzoek waar ook moleculair-biologische kenmerken zijn geanalyseerd komen de Melittidae als een van de meest basale clades tevoorschijn inzake de vroege soortvorming, historische biogeografie, evolutie met de voedselplant en de fossiele geschiedenis van bijen (DANFORTH ET AL. 2006A, 2006B, MICHEZ ET AL. 2009A). Michener (2007) beschouwt de Melittidae als een basale groep van korttongige bijen met zekere eigenschappen van sommige langtongige bijen. Samen met een paar andere taxa (Fideliinae, Lithurgini (Megachilidae)), Rophitinae (Halictidae)) vormen de subfamilies van de Melittidae (Melittinae, Meganomiinae en Dasypodiinae) groepen met primitieve kenmerken zonder dat een van de recente soorten als voorouder kan worden beschouwd van alle bijen. Alle soorten uit de genoemde groepen hebben de minst gespecialiseerde monddelen ten opzichte van andere bijen, zijn vaak strict oligolectisch, nestelen in de grond en bouwen relatief simpele nesten, terwijl de nestwanden niet of matig bewerkt en verstevigd worden met wasachtige producten uit de Dufourklier. Alle soorten nestelen solitair, vaak verborgen tussen de planten, soms in kleine, zelden in grote aggregaties. De larven spinnen meestal een stevig cocon direct nadat ze de voedselvoorraad

hebben geconsumeerd. Al dit soort eigenschappen worden geassocieerd met de oorsprong van bijen in de periode dat de bloemplanten verschenen in het midden van het Krijt, circa 110-120 miljoen jaar geleden (ENGEL 2010, ENGEL & GRIMALDI 2005, MICHENER & GRIMALDI 1988A).

Het is de moeite waard om verder te onderzoeken of het ontbreken van relaties met andere organismen indicatief is voor de fylogenetische en ecologische positie van deze primitieve taxa. Een dergelijk onderzoek zou tevens moeten ophelderen in hoeverre de ecologische relaties met andere organismen berusten op een overeenkomstige ecologie met andere angeldragers en/of dat andere specifieke relaties het product zijn van een intrinsieke co-evolutie. Een aantrekkelijke hypothese is dat bijen eens zijn begonnen als 'tabula rasa'; een nieuw, revolutionair concept van fytofage Apoidea. Een snel verlopend co-evolutionair proces tussen de bijen en hun voedselplanten, aanvankelijk niet of nauwelijks gehinderd door nadelige relaties met andere organismen, zou hebben geresulteerd in een aantal basale lijnen waaruit later de geavanceerde bijen tevoorschijn zijn gekomen. Daarna heeft het co-evolutionair proces een expansie doorgemaakt en een ander karakter gekregen doordat veel meer organismen invloed kregen op het verloop van de evolutie van de bijen.

HOOFDSTUK 9 ZEVEN LANDSCHAPSTYPEN: HUN BIOTOPEN EN HUN BIJEN

HANS NIEUWENHUIJSEN
CHIEL JACOBUSSE
FRANK VAN DER MEER
IVO P. RAEMAKERS

Wie kriskras door Nederland reist ontdekt algauw dat vrijwel ons hele land in cultuur is gebracht. Dit cultuurlandschap is ontstaan door de wisselwerking tussen mens en natuur. Eenvormig is ons land echter bepaald niet. Verschillen in ontstaansgeschiedenis en bodemtype hebben gezorgd voor verschillende landschapstypen. Dit hoofdstuk bespreekt zeven Nederlandse landschapstypen en hun bijen: het heuvelland, de hogere zandgronden, het rivierengebied, het laagveengebied, het zeekleigebied, het duin- en getijdengebied en het stedelijk gebied. Binnen deze landschapstypen komen verschillende biotopen voor, elk met een eigen bijenfauna.

BIJEN IN HUN BIOTOOP

Het landschap ziet er niet overal in Nederland hetzelfde uit. Ook binnen eenzelfde landschapstype is er allerminst sprake van uniformiteit. Door plaatselijke verschillen in reliëf, grondwaterstand en bodem komen er in het landschap verschillende biotopen voor. Een biotoop is hier gedefinieerd als een waarneembare levensgemeenschap in het landschap. In tabel 1 is per landschapstype een aantal voor bijen belangrijke biotopen opgenomen. De ligging van de landschapstypen is weergegeven in figuur 1. Het aantal bijensoorten dat per landschapstype in Nederland is aangetroffen is in figuur 2 aangeduid.
De biotoop heeft een bepaalde structuur; hij is opgebouwd uit een aantal habitats of woonplaatsen, die overlap kunnen vertonen. Elke soort in een levensgemeenschap heeft zijn eigen habitat, waardoor er weinig concurrentie tussen de soorten optreedt. Een aantal van die habitats in een biotoop worden bewoond door verschillende bijensoorten. De habitat van een bijensoort valt vaak uiteen in deelhabitats: de plek waar de bij nectar haalt is vaak een andere dan waar hij een nest maakt. Meestal, maar niet altijd, komen de deelhabitats in dezelfde biotoop voor. Omdat een habitat in verschillende biotopen kan voorkomen zijn de meeste bijensoorten niet beperkt tot één biotoop.
Welke eisen stelt een bijensoort aan zijn habitat? Of beter, welke eisen stellen de verschillende stadia uit de levenscyclus van een bij aan hun habitat?

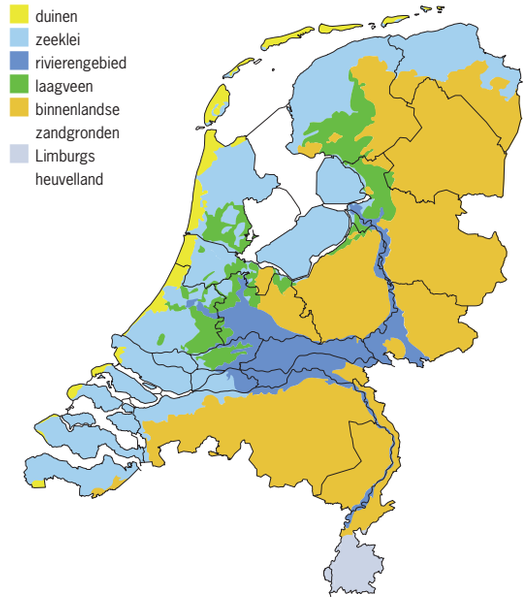
Eisen van het larvenstadium:
- het microklimaat van het nest, vooral bepaald door temperatuur en vochtigheid.
- stuifmeel en nectar als voeding (zie ook volwassen stadium).

Eisen van het volwassen stadium:
- de aanwezigheid van planten, die stuifmeel en nectar leveren.
- voor het mannetje: structuren in het landschap die dienen als bakens voor oriëntatie, het uitvoeren van patrouillevluchten, het afbakenen van een territorium.
- voor het vrouwtje: geschikte nestelgelegenheid.
- het microklimaat: dit wordt vooral bepaald door straling van de zon, temperatuur, vochtigheid, beschutting, expositie en hellingshoek en samenstelling van de bodem.
- voor koekoeksbijen: de aanwezigheid van gastheren; broedparasitaire bijen of koekoeksbijen verzamelen zelf geen stuifmeel maar dringen het nest van een gastheerbij binnen en leggen een ei op de voedselvoorraad van de gastheer.

Naast een habitat in de biotoop hebben bijensoorten vaak ook een functionele betekenis in de levensgemeenschap. Bestuiving is een van de belangrijkste functies van bijen. Ook kunnen zij zelf dienen als voedsel of gastheer voor andere organismen (zie hoofdstuk 7 en 8).
Voordat de verschillende biotopen en hun bijen ter sprake komen wordt hier eerst een aantal soorten genoemd die weinig specifieke eisen aan het milieu stellen en bijna overal voorkomen ('ubiquisten'). Deze komen in Nederland bijna overal voor en vele ervan zijn cultuurvolgers. Van de zandbijen *Andrena* zijn het de witbaardzandbij *A. barbilabris*, de meidoornzandbij *A. carantonica*, het vosje *A. fulva*, het roodgatje *A. haemorrhoa*, de viltvlekzandbij *A. nitida* en

Tabel 1
De zeven landschapstypen met de in dit hoofdstuk besproken biotopen die voor bijen van belang zijn.

Landschapstype	Biotoop
heuvelland	kalkgraslanden
	doornstruwelen
	eiken-haagbeukenbossen
	kruidenrijke akkers
hogere zandgronden	nat grasland
	droog grasland
	heiden en hoogvenen
	zomen, ruigten en struwelen
	bossen
	pioniervegetaties
rivieren- en zoetwater-getijdengebied	graslanden
	rivierbegeleidende natte ruigten
	doornhagen en doornstruwelen
	ooibossen
	rivierduinen en -stranden
	ruderale gemeenschappen
laagveengebied	laagveenmoerassen
	blauwgraslanden
zeekleigebied	dijken
	stinsenbossen
duin- en getijden-gebieden	*waddendistrict:*
	- natte en droge duinheide.
	- moerasstruweel.
	- droog duingrasland
	renodunaal district:
	- droog duingrasland
	estuariëndistrict:
	- kwelders en schorren
stedelijk gebied	spoorwegemplacementen
	tuinen
	stedelijk groen



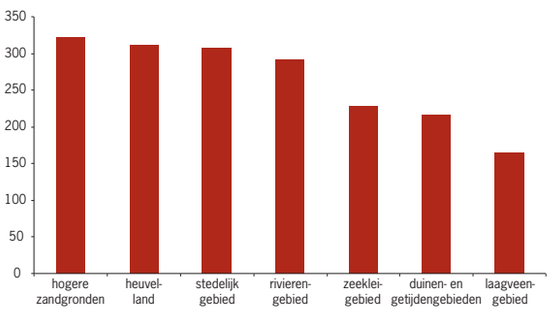
Figuur 1
Ligging van de zeven in dit boek onderscheiden landschapstypen in Nederland (m.u.v. het stedelijk gebied).

de witkopdwergzandbij *A. subopaca*. Weinig kritische hommels *Bombus* zijn de veldhommel *B. lucorum*, de akkerhommel *B. pascuorum*, de steenhommel *B. lapidarius*, de aardhommel *B. terrestris* en de weidehommel *B. pratorum*. Ubiquistische groefbijen *Halictus en Lasioglossum* zijn de roodpotige groefbij *H. rubicundus*, de parkbronsgroefbij *H. tumulorum*, de gewone geurgroefbij *L. calceatum*, de matte bandgroefbij *L. leucozonium* en de gewone franjegroefbij *L. sexstrigatum.* Maskerbijen *Hylaeus* die weinig eisen aan hun omgeving stellen zijn de gewone maskerbij *H. communis* en de tuinmaskerbij *H. hyalinatus.* Van de behangersbijen *Megachile* behoren de tuinbladsnijder *M. centuncularis* en de gewone behangersbij *M. versicolor* tot deze groep. Onder de metselbijen *Osmia* is alleen de rosse metselbij *O. bicornis* een ubiquist.

DE LANDSCHAPSTYPEN EN HUN ONDERLINGE RELATIES

Over de kaart van Nederland loopt een denkbeeldige lijn van noordoost naar zuidwest, die de grens vormt tussen de oude zand- en leemgronden in het binnenland en de jongere klei-, veen- en duinlandschappen in het kustgebied (fig. 1). De zuidoostelijke helft kan op zijn beurt in tweeën worden gedeeld in het zuidelijk deel van Limburg, het heuvelland, dat in feite een uitloper vormt van het Midden-Europese bergland, en de rest van het gebied, de hogere zandgronden, met hun oorspronkelijk uitgebreide bosgebieden en heidevelden.

Vanaf de plaats waar de Maas Zuid-Limburg binnenkomt, maar ook in Oost-Gelderland waar de Rijn en haar zijtakken naar het westen stromen, ligt het oostelijke deel van het rivierengebied, dat zich in westelijke richting voortzet tot aan de duinkust waar deze rivieren uitmonden in zee (zoetwatergetijdengebied). De doorsnijding van het pleistocene gebied door de grote rivieren met hun kleinere zijtakken als de IJssel en de Vecht, heeft in ecologisch opzicht grote consequenties. Op de oude zandgronden komt vanouds over grote oppervlakten een climaxvegetatie voor van uitgestrekte bossen en de bodem bestaat overwegend uit grotendeels of geheel ontkalkte zand- en leemgronden. De rivieren met hun stroomdalen vormen brede linten waar zich als gevolg van de rivierdynamiek geen climaxvegetaties ontwikkelen. Bovendien zorgen de rivieren voor regelmatige aanvoer van kalk en andere mineralen. Deze beide aspecten, het permanent voorhanden zijn van pionier- en halfpioniersituaties en de aanvoer van kalkrijke sedimenten, geven het rivierenlandschap een eigen gezicht en een sterk van de aangrenzende landschapstypen afwijkende flora en fauna. Daarnaast fungeren de rivierdalen als een soort ecologische corridor, die het kustgebied verbindt met het Midden-Europese bergland. Langs deze corridor is in twee richtingen altijd sprake geweest van een druk verkeer van planten en dieren. Het lagere deel van Nederland omvat de laagveen- en zeekleigebieden. De noordwestelijke begrenzing wordt gevormd door de duin- en waddenkust, die zich uitstrekt van Rottumeroog tot aan Cadzand. De uitgestrekte zeekleigebieden in de noordelijke provincies en in het zuidwestelijke deel van Nederland zijn van elkaar gescheiden door een laagveengebied dat zich uitstrekt over de provincies Noord- en Zuid-Holland en het westelijke deel van Utrecht. Zuidwest-Friesland heeft een uitgestrekt veenlandschap, dat zich via het westelijke puntje van Drenthe uitstrekt tot ver in Noordwest-Overijssel, met vermaarde veenmoerassen als de Weerribben en de Wieden.



Figuur 2
Aantal bijensoorten dat in Nederland is aangetroffen in de zeven in dit hoofdstuk onderscheiden landschapstypen.

Heuvelland

Hoewel de hogere zandgronden de ranglijst van meest bijenrijke landschapstypen aanvoeren (fig. 2), doet het heuvelland hier nauwelijks voor onder. Gelet op de kleine oppervlakte van het heuvelland in vergelijking met de zandgronden is het hoge aantal bijensoorten zelfs opmerkelijk. Deze rijkdom is te danken aan verscheidene factoren die er samen voor zorgen dat het aanbod aan geschikte microklimatologische omstandigheden, nestplaatsen en voedsel groter is dan in de meeste andere delen van ons land.

Allereerst biedt het reliëfrijke, glooiende landschap veel hellingen met een gunstige expositie en een relatief droog en warm microklimaat. Door menselijke activiteiten (groeven, infrastructuur) en daarmee samenhangende erosie zijn steilranden en -wanden aanwezig die door veel bijen worden geprefereerd om in te nestelen.

De bodem is meestal goed waterdoorlatend en droge plekken zijn geschikt als nestplaats voor zowel klei- als zandliefhebbers. Sommige kalksteen is hard en rotsachtig en dus geschikt voor echte rotsbewoners, die nestelen in kieren of spleten of die zelf hun nesten bouwen op stenen. Zachtere kalksteen is geschikt voor veel bodemnestelaars die met wat hardere substraten uit de voeten kunnen.

Ten slotte is de basenrijke bodem in potentie geschikt voor bovengemiddeld soortenrijke vegetaties. Bloemrijke graslanden bieden een overvloed aan voedsel en soortenrijke struwelen en heggen bieden allerlei bovengronds nestelende bijen geschikte nestplaatsen.
De meest karakteristieke bijenbiotopen van het heuvelland zijn kalkgraslanden, doornstruwelen, eiken-haagbeukenbossen en kruidenrijke akkers.

Kalkgraslanden
Kalkgraslanden (fig. 3) zijn doorgaans steile zuid- tot zuidwest-geëxponeerde beweide graslanden op kalksteen met weinig bodemvorming. De vegetatie is zeer rijk aan soorten, waaronder veel plantenfamilies die voor bijen belangrijk zijn, zoals vlinderbloemen, klokjes en lipbloemen. Zowel voor generalisten als specialisten zijn de voedselomstandigheden dan ook zeer goed. Bovendien zijn de korte vegetatie en de droge bodem geschikt voor bodemnestelaars, terwijl voor meer kieskeurige soorten steilrandjes, stenen en slakkenhuizen beschikbaar zijn. Dit alles verklaart het relatief grote belang voor zeldzaamheden als de gewone klokjesglansbij *Dufourea dentiventris*, langhoornbijen *Eucera*, de klavermetselbij *Hoplitis ravouxi*, de gouden slakkenhuisbij *Osmia aurulenta*, de ruige behangersbij *Megachile circumcincta*, de rotsbehangersbij *M. pilidens*, de glimmende zandbij *Andrena polita* en de zwarte sachembij *Anthophora retusa*. De rimpelsnuit *Andrena combinata* en de donkere klokjeszandbij *A. pandellei* zijn in Nederland vrijwel uitsluitend op kalkgraslanden waargenomen. Gewonere soorten vliegen hier vaak in grote aantallen. Van de roodpotige groefbij *Halictus rubicundus*, de breedkaakgroefbij *Lasioglossum laticeps*, de kleigroefbij *L. pauxillum* en de grasbij *Andrena flavipes* zijn regelmatig zeer grote kolonies van honderden tot duizenden nesten aanwezig.
Overigens is het niet goed mogelijk om 'echte' kalkgraslandbijen te onderscheiden. Vegetatiekundig zijn kalkgraslanden goed omgrensd, maar als biotoop bestaan ze vrijwel altijd uit een mix van plantengemeenschappen. Zo zijn de bovenranden van hellingen vaak zandig en grindrijk met een meer heischrale vegetatie. Hier nestelen zandsoorten als de grijze zandbij *Andrena vaga*, de grote zijdebij *Colletes cunicularius* en de kleine roetbij *Panurgus calcaratus*. De benedenranden zijn door uitspoeling uit hogere delen van de helling juist klei- en voedselrijker en veelal begroeid met glanshavergemeenschappen en ruigten. Dit is het voornaamste leefgebied voor langhoornbijen *Eucera*, de Texelse zandbij *Andrena fulvago*, de donkere klaverzandbij *A. labialis* en de rotsmetselbij *Hoplitis villosa*. Verder grenzen onze kalkgraslanden vrijwel altijd aan mergelwinplekken met mergelsteilwanden, pioniervegetaties en ruigten. Dergelijke overgangen zijn favoriet bij de slangenkruidbij *Hoplitis adunca*, de driedoornige metselbij *H. tridentata,* de gedoornde slakkenhuisbij *Osmia spinulosa* en de kattenkruidbij *Anthophora quadrimaculata*.
Op minder intensief begraasde plekken groeien bloemrijke zomen en doornstruwelen. Dit zijn nestplekken voor houten stengelbewoners, zoals de zuidelijke slanksprietmaskerbij *Hylaeus paulus* en de blauwe ertsbij *Ceratina cynea*, en belangrijke foerageergebieden voor soorten als de lathyrusbij *Megachile ericetorum* (op boslathyrus), de gedoornde slakkenhuisbij *Osmia spinulosa* (op bitterkruid en asterfijnstraal) en veel groefbijen *Halictus* en *Lasioglossum*.



Figuur 3
Kalkgraslanden herbergen een voor Nederland zeer bijzondere bijenfauna, met soorten als de rotsbehangersbij *Megachile pilidens* en de donkere klokjeszandbij *Andrena pandellei*.

Doornstruwelen
Doornstruwelen zijn in het heuvelland talrijker en diverser aan plantensoorten dan in de andere regio's (m.u.v. de kustduinen). Het is vooral het aanbod van nestelgelegenheid dat ervoor zorgt dat hout- en stengelbewoners, inclusief koekoeksbijen als kegelbijen *Coelioxys* en tubebijen *Stelis* hier talrijker zijn aan te treffen dan elders. Ook het grotere bloemaanbod binnen het gehele heuvelland speelt hierbij een rol. Van de minder algemene soorten zijn vooral klokjesbijen *Chelostoma* en de blauwe ertsbij *Ceratina cyanea* relatief veel aanwezig.

Eiken-haagbeukenbossen
Vooral onder invloed van kapbeheer kunnen de eiken-haagbeukenbossen van het heuvelland floristisch en faunistisch rijk zijn. Het traditionele kapbeheer, het zogenaamde middenbosbeheer, is recent weer ingevoerd. Hierbij mag een klein deel van de bomen tot wasdom komen terwijl de rest veel frequenter wordt gekapt als hakhout. De oorspronkelijke bijenfauna van deze traditioneel beheerde bossen is niet bekend, maar was vermoedelijk bijzonder. In recent door kap geopende bossen zijn in elk geval de distelbehangersbij *Megachile ligniseca*, de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*, de andoornbij *Anthophora furcata*, de kleine groefbij *Lasioglossum parvulum*, de gekielde dwergzandbij *Andrena strohmella*, de kauwende metselbij *Osmia leaiana* en de boemerangmaskerbij *Hylaeus difformis* met enige regelmaat aangetroffen. Gesloten bossen zijn duidelijk minder soortenrijk, al zijn de valse rozenzandbij *Andrena helvola* en het vosje *A. fulva* ook in dichte heuvellandbossen opvallend talrijk.

Kruidenrijke akkers
Vóór de opkomst van kunstmest en chemische en geavanceerde mechanische onkruidbestrijding waren akkers



Figuur 4
Vroeg in de twintigste eeuw vormden kruidenrijke akkers een belangrijke habitat voor bijen. Deze habitat is grotendeels verloren gegaan, samen met kenmerkende soorten als de papaverbij *Hoplitis papaveris*. In enkele akkerreservaten in Zuid-Limburg komen nog bijzonderheden voor als de blauwe zandbij *Andrena agilissima* en de glimmende zandbij *A. polita*.

(fig. 4) van grote betekenis voor bijen. Van deze biotooptypen is vrijwel niets bewaard gebleven. In Zuid-Limburg zijn relatief vroeg enkele akkerreservaten ingesteld omdat de akkerflora hier van oudsher al rijker was dan elders. Profiterende soorten zijn onder andere verscheidene hommels, langhoornbijen *Eucera*, de donkere klaverzandbij *Andrena labialis*, de blauwe zandbij *A. agilissima*, de glimmende zandbij *A. polita* en vermoedelijk ook de roodbruine groefbij *Lasioglossum xanthopus*. De koolzwarte zandbij *A. pilipes* en de kruisbloemzandbij *A. distinguenda*, beide op kruisbloemen gespecialiseerd, lijken vooralsnog niet te profiteren. De deels van bouwland afhankelijke papaverbij *Hoplitis papaveris* is geheel uit Nederland verdwenen.

Hogere zandgronden

Individuele gebieden op de hogere zandgronden kennen doorgaans een beperkte bijenrijkdom in vergelijking met het heuvelland en rivierengebied. De hogere zandgronden hebben doorgaans weinig reliëf. Hellingen met een extra gunstig micro- of mesoklimaat zijn dan ook schaars, al vormen zandverstuivingen en niet beboste stuwwallen op dit punt een uitzondering. Warme zomen en bosranden komen relatief veel voor. De bodem bestaat doorgaans uit zand of lemig zand en is op droge, weinig begroeide plekken geschikt voor het nestelen van veel bodembewoners. Dat op de hogere zandgronden toch een groot deel van de Nederlandse bijenfauna is waargenomen komt door de grote variatie aan habitats.
De meest algemene en karakteristieke halfnatuurlijke biotopen in dit landschapstype zijn graslanden, heide en hoogvenen, zomen, ruigten en struwelen, bossen en pioniervegetaties.

Natte en droge graslanden

Van de halfnatuurlijke natte graslanden (fig. 5) waren natte heischrale graslanden, blauwgraslanden en graslanden van het dotterbloemverbond in het verleden algemeen. Thans zijn ze vrijwel verdwenen. Natte heischrale graslanden en blauwgraslanden vormen de belangrijkste voedselbiotoop voor de oligolectische oranje zandbij *Andrena marginata* (op blauwe knoop) en vermoedelijk ook voor de tormentilzandbij *Andrena tarsata* (op tormentil), de zadeldwergzandbij *A. falsifica*, de noordelijke klaverzandbij *A. intermedia* en de zadelgroefbij *Lasioglossum rufitarse*. Graslanden van het dotterbloemverbond hebben voor zover bekend geen karakteristieke soorten, al wordt de oligolectische ranonkelbij *Chelostoma florisomne* (op boterbloem) relatief frequent aangetroffen. Natte graslanden worden verder bovengemiddeld gebruikt door de veenhommel *Bombus jonellus* (op kartelblad en ratelaar). In bosrijkere landschappen vormden ze vermoedelijk ook een belangrijk foerageergebied voor de boszandbij *Andrena coitana*.
Van de droge graslanden zijn vooral de buntgrasbegroeiingen, heischrale graslanden en graslanden van het dwerg-



Figuur 5
Met de achteruitgang van de kwaliteit van natte graslanden op de zandgronden zijn de bijbehorende kenmerkende bijen sterk afgenomen, zoals de tormentilzandbij *Andrena tarsata*, of zelfs geheel uit Nederland verdwenen, zoals de oranje zandbij *A. marginata*.

haververbond en het verbond van gewoon struisgras belangrijk. Buntgrasvegetaties vormen een zeer gewaardeerde nestbiotoop, waarschijnlijk vanwege het gunstige microklimaat en de schaarse begroeiing. Voedsel valt er niet te vinden. In het binnenland zijn ze de primaire nestplaats van de zilveren zandbij *Andrena argentata,* de grote zijdebij *Colletes cuniculariu*s en de heidebronsgroefbij *Halictus confusus*. Daarnaast zijn vaak nestaggregaties van de grijze zandbij *A. vaga*, de witbaardzandbij *A. barbilabris*, de donkere wilgenzandbij *A. apicata* en de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* aanwezig. De graslanden van het dwerghaververbond en het verbond van gewoon struisgras bieden behalve nestbiotoop ook voldoende voedsel. Voor bijen lijken met name bloemrijke vormen van de vogelpootjesassociatie en de associatie van schapegras en tijm een bijzondere positie te hebben ingenomen.
Nestelgelegenheid in combinatie met de aanwezigheid van veel zandblauwtje, grasklokje en een groot aantal composieten bood leefgebied aan een aantal oligolectische danwel sterk warmte- en droogteminnende soorten: de zandblauwtjesglansbij *Dufourea halictula* (op zandblauwtje), de klokjesglansbij *D. inermis* (grasklokje), de gewone klokjesglansbij *D. dentiventris* (op grasklokje), de kortsprietgroefbij *Lasioglossum brevicorne* (op composieten), de duingroefbij *L. tarsatum* (op composieten), de kleine bandgroefbij *L. quadrinotatum*, de donkere rimpelrug *Andrena bimaculata*, de kleine sachembij *Anthophora bimaculata*, de zuidelijke bronsgroefbij *Halictus leucaheneus* en de rode maskerbij *Hylaeus variegatus*. Door sterke achteruitgang in oppervlak en kwaliteit van de betreffende plantengemeenschappen zijn deze bijen voor een groot deel uit Nederland verdwenen. Desondanks zijn de resterende vegetaties nog altijd van belang voor veel soorten maskerbijen *Hylaeus* en groefbijen *Lasioglossum*, de donkere zomerzandbij *Andrena nigriceps,* de klaverdikpoot *Melitta leporina* (op vlinderbloemen, hier hazenpootje) en beide soorten roetbijen *Panurgus* (op composieten).
Droge heischrale graslanden nemen qua soortensamenstelling een middenpositie in tussen heide en natte en droge schraalgraslanden. De totale soortenrijkdom is daardoor vaak wat hoger dan in alleen heide of schraalgraslanden, maar de afzonderlijke soorten zijn vaak met minder individuen vertegenwoordigd. Frequent aanwezige soorten zijn de heidezandbij *Andrena fuscipes* (op struikheide), de bremzandbij *A. ovatula* (op vlinderbloemigen), de glanzende bandgroefbij *Lasioglossum zonulum* en beide soorten roetbijen *Panurgus* (op composieten). Vooral in overgangen naar natte schraalgraslanden is het aanbod van nestelgelegenheid voor soorten als de tormentilzandbij *Andrena tarsata*, de zadeldwergzandbij *A. falsifica*, de noordelijke klaverzandbij *A. intermedia* en de zadelgroefbij *Lasioglossum rufitarse* van belang.

Heiden en hoogvenen

Natte heiden en hoogvenen hebben bijen weinig te bieden. In ons land hebben de ericabij *Megachile analis*, de viltige groefbij *Lasioglossum prasinum* en de heidehommel *Bombus humilis* hier momenteel hun optimum. Het zijn soorten die graag de bloemen van dopheide bezoeken, maar hoogst waarschijnlijk deels toch afhankelijk zijn van aangrenzende biotopen. Vermoedelijk kwam ook de zesvlekkige groefbij *L. sexnotatum* hoofdzakelijk in het natte heidelandschap voor.
Droge heidevelden (fig. 6) zijn op de eerste plaats het leefgebied van de heidezandbij *Andrena fuscipes en* de heizijdebij *Colletes succinctus*. Beide soorten zijn gespecialiseerd op struikheide. Op plekken met veel brem of heidebrem zijn ook de bremzandbij *A. ovatula* en de geriemde zandbij *A. angustior* te verwachten, in heiden met veel bosbes (bijvoorbeeld op de Veluwe) ook de bosbesbij *A. lapponica*. Verder zijn droge heidevelden net als buntgrasvegetaties een belangrijke nestbiotoop voor veel bijen.



Figuur 6
Droge heidevelden hebben een zeer kenmerkende bijenfauna, met soorten als heizijdebij *Colletes succinctus*, heidezandbij *Andrena fuscipes* en de bijbehorende koekoeksbijen heideviltbij *Epeolus cruciger* en heidewespbij *Nomada rufipes*.



Figuur 7
In bossen komen soorten als vosje *Andrena fulva*, roodgatje *A. haemorrhoa* en weidehommel *Bombus pratorum* veel voor. Afhankelijk van het bostype treft men hier bijvoorbeeld ook de sporkehoutzandbij *Andrena fulvida* en de bosbesbij *A. lapponica*.

Zomen, ruigten en struwelen

De onder natte omstandigheden groeiende moerasspirearuigten en wilgenstruwelen zijn belangrijke voedselgebieden. Moerasspirearuigten zijn het voornaamste foerageergebied van de gewone slobkousbij *Macropis europaea* (op grote wederik) en de kattenstaartdikpoot *Melitta nigricans* (op grote kattenstaart). Ook andere bijen vinden hier veel voedsel met naast grote kattenstaart planten als moerasrolklaver, kale jonker, gewone engelwortel en moerasandoorn. Wilgenstruwelen zijn van belang voor een hele reeks oligolectische zandbijen en de eveneens oligolectische grote zijdebij *Colletes cunicularius*. Ook voor veel hommels zijn wilgen bovengemiddeld belangrijk als voornaamste voedselbron in de opstartfase van de kolonie. Vele solitaire voorjaarsbijen maken eveneens gebruik van de wilgenbloei.

Onder drogere omstandigheden vormen vooral kapvlakten, haviksskruidrijke zoomvegetaties en braamstruwelen een belangrijke biotoop in het zandlandschap. Kapvlakten met wilgenroosje, distels en braam bieden voedsel in voor bijen doorgaans voedselarme bosgebieden. De Lapse behangersbij *Megachile lapponica*, met een sterke voorkeur voor wilgenroosje, komt hier optimaal voor. Zonnige zoomvegetaties met veel haviksskruiden en kruiskruid vormen een belangrijk leefgebied voor de oligolectische kruiskruidzandbij *Andrena denticulata*, biggenkruidgroefbij *Lasioglossum villosulum,* tronkenbij *Heriades truncorum* en beide soorten roetbijen *Panurgus*. Zonnige braamstruwelen zijn niet alleen een door veel bijen gewaardeerde stuifmeel- en nectarbron, maar oude braamstengels vormen ook de primaire nestplaats voor de geelgespoorde houtmetselbij *Osmia clavicornis*, de zwartgespoorde houtmetselbij *Hoplitis leucomelana* en een hele reeks soorten maskerbijen *Hylaeus*.

Bossen

Door het koele klimaat zijn bossen (fig. 7) slechts voor een klein aantal bijensoorten aantrekkelijk. Op de zandgronden hebben vooral niet te dichte berkenbroekbossen en berken-eikenbossen een karakteristieke bijenfauna. De belangrijkste voedselplanten in beide bostypen zijn rode en blauwe bosbes en sporkehout. De bijenfauna komt grotendeels overeen. Van de gezamenlijke soorten lijken de bosbesbij *Andrena lapponica*, de sporkehoutzandbij *A. fulvida* en de bosmetselbij *Osmia uncinata* de drogere berken-eikenbossen te prefereren, terwijl de bosgroefbij *Lasioglossum fratellum* een optimum in berkenbroekbossen lijkt te hebben. Dat laatste geldt ook voor de mogelijk inheemse slanksprietmaskerbij *Hylaeus gracilicornis* en ook de veenhommel *Bombus jonellus* is hier relatief vaak aanwezig. Overgangen van berkenbroekbos naar schraalland vormde waarschijnlijk het belangrijkste leefgebied van de boszandbij *Andrena coitana*. Soorten die veel in bossen voorkomen zonder duidelijke binding aan droge of natte condities zijn het vosje *A. fulva*, het roodgatje *A. haemorrhoa* en de weidehommel *B. pratorum*.

Pioniervegetaties

Pioniervegetaties (fig. 8) zijn meestal weinig ontwikkeld op de zandgronden en zijn doorgaans van weinig betekenis voor bijen. Het vroegere akkerbouwsysteem bood in het verleden wel een geschikt leefgebied aan nogal wat bijen, lokaal zelfs aan de koolzwarte zandbij *Andrena pilipes* (op kruisbloemen) en de papaverbij *Hoplitis papaveris*. In de tegenwoordige akkerbouw valt voor bijen niets meer te halen. Een voor bijen interessante ruige pioniervegetatie die in het huidige landbouwgebied wel veel voorkomt is de wormkruidassociatie. Deze gemeenschap vormt het belangrijkste foerageergebied voor de oligolectische wormkruidbij *Colletes daviesanus* en duinzijdebij *C. fodiens* (beide op composieten, vooral boerenwormkruid). Verder zijn er veel andere minder specifieke soorten aan te treffen zoals de grasbij *Andrena flavipes*, de roodpotige groefbij *Halictus rubicundus* en de brilmaskerbij *Hylaeus dilatatus*.

Rivieren- en zoetwatergetijdengebied

Het rivierengebied omvat de stroomdalen van Maas, Rijn, Waal en IJssel en de Biesbosch.

Dit landschapstype heeft een rijke flora en fauna, ook wat betreft de bijen. Alleen al in sommige uiterwaarden zijn 110 soorten bijen geteld (NIEUWENHUIJSEN ET AL. 2008). Bovendien komen er nogal wat zeldzame soorten voor. De uiterwaarden zijn goed onderzocht op bijen (KOK & SMIT 2010, PEETERS 1997A, 1997B, 2004B, REEMER & VAN DER MEER 2002, REEMER ET AL. 2005, ROOS & REEMER 2009, SMIT ET AL. 2009). De soortenrijkdom van dit gebied hangt samen met de vele biotopen – niet alleen natuurlijke, maar ook polders en dijken – en ook met de dynamiek van het gebied. Regelmatig vinden er overstromingen plaats en er is veel menselijke activiteit in de vorm van klei-, zand- en grindwinning.

De belangrijkste biotopen zijn graslanden, natte ruigten, doornhagen en doornstruwelen, ooibossen, pioniersgemeenschappen op rivierduinen en -stranden en ruderale gemeenschappen.

Graslanden

Op oeverwallen vindt men vooral een vorm van 'droog grasland op zandgrond', het droge stroomdalgrasland. Op de dijken, die voedselrijker zijn, komt glanshaverhooiland voor en in de uiterwaarden meer het vossenstaarthooiland.



Figuur 8
Pioniervegetaties kunnen interessant zijn voor bijen vanwege de bloemenrijkdom en de spaarzaam begroeide bodem, die veel nestelgelegenheid biedt. Hier komen bijvoorbeeld zijdebijen *Colletes* voor, die graag de bloemen van boerenwormkruid bezoeken, en kruiskruidzandbijen *Andrena denticulata*, die op kruiskruid foerageren.

Deze bloemrijke graslanden bevatten een keur aan bloeiende planten, die voor de wilde bijen als nectar- en stuifmeelleveranciers van belang zijn, zoals rode klaver, veldlathyrus, kruisdistel, gewone smeerwortel, glanshaver, gele morgenster, beemdkroon en pastinaak. Een aantal hiervan zijn van groot belang voor oligolectische bijen. De donkere klaverzandbij *Andrena labialis,* met zijn parasiet de borstelwespbij *Nomada stigma,* bezoekt uitsluitend rode klaver. Beemdkroon is de stuifmeelleverancier voor de knautiabij *A. hattorfiana*. De wikkebij *A. lathyri* en de lathyrusbij *Megachile ericetorum* vliegen graag op heggenwikke en veldlathyrus. De verspreiding van de hierboven genoemde bijen beperkt zich tot het rivierengebied en Zuid-Limburg. De roodrandzandbij *A. rosae* komt alleen in en rond de Biesbosch voor. De zomergeneratie bezoekt uitsluitend schermbloemen met een sterke voorkeur voor gewone berenklauw en kruisdistel, een als distel vermomde schermbloem. Voor deze en andere zandbijen zijn de dijken van groot belang omdat zij daar hun nesten in aanleggen.
Waar rode ogentroost aanwezig is, is de kans op de ogentroostdikpoot *Melitta tricincta*, een andere typische rivierensoort, groot. Deze soort profiteert sterk van de recente natuurontwikkeling met extensieve begrazing waardoor grote populaties rode ogentroost zijn ontstaan.
Het grasland van het rivierengebied is ook van belang voor bijen met een wijdere verspreiding. De rode maskerbij *Hylaeus variegatus* vliegt graag op kruisdistel. Gele composieten zijn in trek bij de tronkenbij *Heriades truncorum*, de breedbandgroefbij *Halictus scabiosae*, de grote roetbij *Panurgus banksianus*, de kleine roetbij *P. calcaratus* en de paardenbloembij *Andrena humilis*. Rolklaver wordt bezocht door de zwartgespoorde houtmetselbij *Hoplitis leucomelana*. De klaverdikpoot *Melitta leporina* heeft een voorkeur voor diverse vlinderbloemigen. Op de klokjesfamilie vliegen een paar soorten klokjesbijen *Chelostoma* en de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*. Op ereprijs vliegt de ereprijszandbij *A. labiata*.
De rijkdom aan bijen heeft niet alleen met het voedselaanbod te maken; blijkbaar is er ook genoeg nestelgelegenheid voor zowel in de grond als in hout nestelende bijen.

Rivierbegeleidende natte ruigten
In deze vegetaties komt een aantal voor bijen belangrijke plantensoorten voor zoals haagwinde, koninginnenkruid, rivierkruiskruid, fluitenkruid, moerasandoorn, grote wederik en grote kattenstaart. Op de laatste soort vliegt de kattenstaartdikpoot *Melitta nigricans.* Veel groefbijen *Halictus* en *Lasioglossum* vliegen op koninginnenkruid, haagwinde, akkerdistel en reuzenbalsemien.
In het voormalige poldergebied op Tiengemeten bloeit veel grote kattenstaart, moeraskruiskruid en watermunt. Ze zijn zeer in trek bij de in het rivierengebied inmiddels zeer zeldzame moshommel *Bombus muscorum* en zandhommel *B. veteranus*. De moshommel vliegt ook op rode klaver, paardenbloem en hondsdraf. De hommels nestelen in de dijken.

Doornhagen of doornstruwelen
Kenmerkend voor deze struwelen zijn eenstijlige meidoorn, sleedoorn, heggenrank, bosrank en verschillende soorten roos. Hier foerageren de weidebij *Andrena gravida*, de goudpootzandbij *A. chrysosceles* en de breedrandzandbij *A. synadelpha*. Op heggenrank vliegt de heggenrankbij *A. florea*.

Ooibossen
Deze rivierbegeleidende bossen bestaan uit een groot aantal wilgensoorten. In het voorjaar halen veel soorten zandbijen *Andrena* er hun nectar en stuifmeel. De zeldzame roodrandzandbij *A. rosae,* reeds genoemd voor de biotoop graslanden, is sterk afhankelijk van deze bossen, omdat de voorjaarsgeneratie uitsluitend op wilg vliegt.

Pioniergemeenschappen op rivierduinen en -stranden
Wilde reseda en wouw vormen de belangrijkste voedselbronnen voor de resedamaskerbij *Hylaeus signatus*. Deze planten zijn ook aantrekkelijk voor veel andere maskerbijen. Kruisbloemen zijn van belang voor de koolzwarte zandbij *Andrena pilipes*, die in twee generaties vliegt, en de zeldzame gebandeerde dwergzandbij *A. niveata*. Vroeger kwamen beide soorten ook voor in akkerbiotopen, maar het zijn in Noordwest-Europa van nature meer rivierpioniers.

Ruderale gemeenschappen
Vlasbekje, kruldistel, wouw, boerenwormkruid en reseda maken deel uit van deze gemeenschap. De fluitenkruidbij *Andrena proxima* vliegt op fluitenkruid. Boerenwormkruid is zeer in trek bij de wormkruidbij *Colletes daviesanus* en de zuidelijke zijdebij *C. similis*.
Distels, kruldistel en knikkende distel trekken veel soorten aan, waaronder de breedbandgroefbij *Halictus scabiosae,* hommels *Bombus* en de zwartbronzen houtmetselbij *Osmia niveata* en de kauwende metselbij *O. leaiana*.

Laagveengebied
Het laagveengebied vormt een gordel van Zuidwest- tot Noord-Nederland, onderbroken door het IJsselmeergebied. Het is een gevarieerd landschap van open water,



Figuur 9
Laagveenmoerassen zijn niet rijk aan bijensoorten, maar er komen enkele karakteristieke soorten voor, zoals de rietmaskerbij *Hylaeus pectoralis* en de moerasmaskerbij *H. pfankuchi*.



Figuur 10
Op kruidenrijke bermen, weilanden en dijken op kleigrond komen de grasbij *Andrena flavipes* en de goudpootzandbij *A. chrysosceles* veel voor.
Op sommige plekken vindt men ook de ereprijszandbij *A. labiata* en de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis*.

veenrietland, hooiland en elzenbroekbos. Door verdroging en het inlaten van voedselrijk water is het landschap sterk verruigd .
Het gebied is arm aan bijen. Voedsel zal in dit type landschap voor de vestiging van bijen niet de beperkende factor zijn. Nestelgelegenheid en microklimaat daarentegen wel. Bijen zijn droogteminnend, zeker wat de keuze van hun nestplaatsen betreft. Er zijn maar weinig bijensoorten die in of op de bodem in dit vochtige landschap kunnen nestelen. Soorten die in stengels of gallen nestelen kunnen wel overleven.
De biotopen laagveenmoeras (fig. 9) en blauwgrasland zijn voor bijen van belang. Zie voor blauwgrasland de paragraaf 'Hogere zandgronden', onder 'Natte en droge graslanden'.
De volgende soorten komen bijna uitsluitend in het laagveenmoeras voor. De rietmaskerbij *Hylaeus pectoralis* maakt zijn nest in de verlaten gallen van halmvliegen van het genus *Lipara*. De zeldzame moerasmaskerbij *H. pfankuchi* is in laagveengebieden gevonden. Het is niet bekend waar deze soort zijn nest maakt, in rietstengels of in sigaargallen. De zompmaskerbij *H. gredleri*, ook een zeldzaamheid, zou in deze biotoop kunnen voorkomen.
Bijenverzamelaars mijden dit soort natte biotopen. Nader onderzoek van het laagveengebied kan nog interessante vondsten opleveren. Bloemrijke graslanden op laagveen en zeeklei waren vroeger waarschijnlijk belangrijke hommelbiotopen voor de moshommel *Bombus muscorum*, de gele hommel *B. distinguendus*, de grote tuinhommel *B. ruderatus* en de zandhommel *B. veteranus*.

Zeekleigebied
Het zeekleigebied ligt voornamelijk in het noordoosten in Groningen en Friesland en omvat verder de poldergebieden in de kop van Noord-Holland en geheel Zuidwest-Nederland. In het zuidwesten behoort niet alleen het polderland op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden tot het zeekleigebied, maar ook het noordwesten van Noord-Brabant. Het gebied bestaat uit jonge aangeslibde klei en is via inpolderingen pas gedurende de laatste 1000 jaar ontstaan. De inpolderingen hadden steeds tot doel om landbouwgronden aan te winnen en het hele district is dan ook intensief in cultuur gebracht.
De bodem in het zeekleigebied is van nature voedselrijk en dat betekent dat in bermen en niet te intensief beheerde weilanden veel nectarplanten van voedselrijke milieus te vinden zijn (fig. 10). Onder andere vlinderbloemen als klaver, rolklaver, lathyrus en wikke komen talrijk voor. Ook andere drachtplanten van uiteenlopende families als wilg, fluitenkruid en meidoorn hebben hier zo al niet hun zwaartepunt, dan toch omvangrijke florerende populaties.
Een aantal soorten heeft in dit landschap zijn optimum, zoals de grasbij *Andrena flavipes*, de goudpootzandbij *A. chrysosceles* en een groot aantal hommels.



Figuur 11
Een stinsenbos op kleigrond. Door de bloemenrijkdom in het voorjaar zijn hier veel bijen te vinden, al zijn er geen specifieke soorten bekend.

Dijken

Een belangrijke bijenbiotoop vormen de dijken. Vooral dijken die niet meer als zeewering dienst doen, en dat zijn duizenden kilometers, kunnen zeer rijk zijn aan bloeiende wilde planten. Ze worden niet voor niets bloemdijken genoemd. Omvangrijke inventarisaties in het zuidwesten hebben aan het licht gebracht dat een flink aantal soorten hier een zwaartepunt heeft. In de eerste plaats bijen die aan vlinderbloemen gebonden zijn, zoals de lathyrusbij *Chalicodoma ericetorum*, de tuinbladsnijder *Megachile centuncularis*, de distelbehangersbij *M. ligniseca*, de klaverdikpoot *Melitta leporina*, de geelstaartklaverzandbij *Andrena wilkella* en de ereprijszandbij *Andrena labiata*. Ook de bijbehorende koekoeksbijen, zoals wespbijen *Nomada* en kegelbijen *Coelioxys*, komen relatief talrijk voor. Dit gebied is ook de habitat van de grashommel *Bombus ruderarius*.

Stinsenbossen

Met name daar waar het zeekleigebied grenst aan de duinen komen veel stinsenbossen voor (fig. 11). De met sierstruiken beplante zomen en de vroeg in het jaar bloeiende stinsenflora kunnen zorgen voor een rijkdom aan bijen, al zijn er geen echt specifieke soorten bekend.

Een bijzonder onderdeel van het zeekleigebied wordt gevormd door Zeeuws-Vlaanderen. Het is voor een belangrijk deel zandlandschap en deels ook rivierengebied gevormd door de Westerschelde. Tal van soorten met een optimum in Zuid-Limburg en het rivierengebied kennen hier eveneens kleine populaties. Dat geldt bijvoorbeeld voor de ogentroostdikpoot *Melitta tricincta,* de knautiabij *Andrena hattorfiana* en de klimopbij *Colletes hederae.*

Duin- en getijdengebieden

Langs vrijwel de gehele kustlijn, vanaf de Zeeuwse delta tot het waddengebied, vormen de duinen een natuurlijke barrière die de zee van het lage achterland scheidt.

In het mondingsgebied van Schelde, Rijn, Waal en Maas bevindt zich buitendijks het estuariene gebied. Het wordt gekenmerkt door een gradiënt in zoutgehalte en getijdendynamiek. Er zijn kale eilanden en begroeide oevers. De hogere schorren zijn vaak bloemrijk en zijn voor een beperkt aantal bijen van grote waarde.

Het duinenlandschap in ons land is grotendeels in enigszins natuurlijke vorm bewaard gebleven. De oorzaak is duidelijk: de bodem bestaat uit (veelal los) zand en de kuststrook is gevoelig voor sterke zeewinden; hierdoor is het altijd lastig geweest om het gebied voor landbouw te gebruiken of te bebouwen. Alleen de binnenduinen en de oude, meer naar binnen gelegen strandwallen zijn soms bebouwd of voor de aanleg van bossen gebruikt.

Ten noorden van Schoorl bestaan de duinen uit pleistocene zanden en zijn ze kalkarm. Ten zuiden van Schoorl is het zand voornamelijk afkomstig van de Rijn en zijn de duinen kalkrijk. De verschillen in bijbehorende flora en fauna zijn dermate groot, dat deze duingebieden worden onderverdeeld in het kalkarme waddendistrict en het kalkrijke renodunaal district. Het zoutwatergetijdengebied of estuariëndistrict vertoont weer een andere fauna.

Enkele abiotische factoren die de leefmogelijkheden voor bijen in de duinen bepalen zijn de wind, de losse bodemstructuur, reliëf en expositie.

De wind is een belangrijke factor die ervoor zorgt dat plekken met kaal of schaars begroeid zand voldoende aanwezig blijven en voortdurend opnieuw worden gevormd. Zuidhellingen en wanden van stuifkuilen zijn zo warm dat de bijenlarven in de nesten die hierin worden aangelegd zich snel kunnen ontwikkelen. De daarnaast gelegen vochtige valleien en duingraslanden herbergen een rijke flora, waardoor de nectar- en stuifmeelvoorziening gewaarborgd is.

Zéér opvallend is het in de duinen vrijwel ontbreken van vertegenwoordigers van de elders in ons land rijk aanwezige zandbijen *Andrena*, met de bijbehorende parasitaire wespbijen *Nomada*. Uitsluitend de witbaardzandbij *A. barbilabris* komt zeer talrijk voor, en de zilveren zandbij *A. argentata* is een kensoort van het duin. Beide soorten nestelen in mul zand.

Waddendistrict

Wie door de duinen van Castricum naar Schoorl wandelt, ziet de vegetatie om zich heen veranderen. In de kalkrijke duinen rond Castricum, die net als de meeste zuidelijke duinen gevormd zijn uit zand afkomstig van Rijn en Maas, domineren struiken als duindoorn, liguster en kardinaalsmuts. In de kalkarme duinen, die bestaan uit pleistoceen zand, maken kruipwilg, kraai- en struikheide en aangeplante zwarte dennen de dienst uit. De duinrooshellingen geven het overgangsgebied tussen kalkrijk en kalkarm zand aan. De kalkarme duinen strekken zich uit tot en met de Deense waddeneilanden.

Een aantal biotopen, die besproken werden bij de hogere zandgronden, komt ook in het waddendistrict voor, met de bijbehorende bijenfauna.

In de droge en natte hei komen de ericabij *Megachile analis*, de heizijdebij *Colletes succinctus*, de viltige groefbij *Lasioglossum prasinum* en de heidehommel *Bombus humilis*



Figuur 12
In het duinlandschap ten zuiden van Schoorl komen enkele kenmerkende bijensoorten voor, zoals de gouden slakkenhuisbij *Osmia aurulenta* en de gedoornde slakkenhuisbij *O. spinulosa*.

voor. Opvallende afwezige is de heidezandbij *Andrena fuscipes*, die wel op de hei op het uitgeloogde zand van het renodunaal district voorkomt. Bijen als de grote roetbij *Panurgus banksianus* en de late hommel *B. soroeensis* komen op het droge grasland van zowel de hogere zandgronden als van het waddendistrict voor. De roodscheenzandbij *A. ruficrus* vliegt op wilgen in het moerasstruweel van beide landschapstypen.
In het droge duingrasland van het waddendistrict komen de volgende soorten voor: de waddenmetselbij *Osmia maritima*, die op gewone rolklaver vliegt, de zeldzame ijszijdebij *Colletes impunctatus* en zijn broedparasiet de waddenviltbij *Epeolus alpinus*. Een andere liefhebber van droog grasland, de waddenhommel *Bombus cullumanus*, lijkt verdwenen uit het waddendistrict. Ook de grote metselbij *O. xanthomelana* is verdwenen. Deze kwam op Texel voor en vloog op onder andere gewone rolklaver. Soorten die binnen het waddengebied nog alleen op Texel voorkomen zijn de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis* en de Texelse zandbij *Andrena fulvago*, die een voorkeur voor gele composieten heeft.

Renodunaal district
Dit district omvat de vastelandsduinen ten zuiden van Schoorl (fig. 12) en de duinen van de eilanden in de Zuid-Hollandse en Zeeuwse delta.
Het duindistrict heeft enkele soorten gemeen met het heuvelland, zoals de slakkenhuisbewoners de gouden slakkenhuisbij *Osmia aurulenta* en de gedoornde slakkenhuisbij *O. spinulosa*. Laatstgenoemde lijkt gebonden aan het zeedorpenlandschap (DOING 1988) en is niet ten noorden van Egmond aangetroffen. De zuidgrens lijkt de zuidrand van Katwijk te zijn. De kleine wolbij *Anthidium punctatum*, ook een soort van het heuvelland, komt opvallend talrijk voor in Meijendel bij Wassenaar.
De steilrandgroefbij *Lasioglossum quadrinotatulum*, een soort die grote kolonies kan vormen in stuifkuilwanden ten noorden van Den Haag, komt niet voor ten noorden van Noordwijk. Een andere groefbijsoort, de duingroefbij *L. tarsatum*, is tegenwoordig nog uitsluitend in dit duindistrict te vinden. Vroeger kwam deze stuifzandliefhebber ook verspreid over de binnenlandse zandgronden voor.
De duinmaskerbij *Hylaeus spilotus* is in Nederland nooit ergens anders aangetroffen dan in de duinen tussen Bergen en Vogelenzang en dus uniek voor dit district. Ze is gevonden in slenken achter de buitenste duinenrij, in een schijnbaar armzalig biotoop met vuil zand, wat duindoorns en dauwbraam (KUIJKEN 2004).
De Rond (2004) heeft voor de Amsterdamse Waterleidingduinen de kenmerkende bijen van de door Doing (1988) onderscheiden duinlandschappen benoemd.

Estuariëndistrict
Waar de grote rivieren in de Noordzee stromen ligt een langgerekte overgangszone tussen de rivier en de zee. Gaande van de rivier naar de zee wordt het water steeds zouter en de getijdenslag gemiddeld groter. Dicht bij de zee wordt vooral zand afgezet, stroomopwaarts meer klei. Van nature hebben de riviermondingen brede oevers die tijdens iedere vloed overstromen. Hier heerst een extreem dynamisch milieu, waarin alleen specialisten het uithouden. De kustbehangersbij *Megachile maritima* en haar parasiet de grote kegelbij *Coelioxys conoidea* zijn daar voorbeelden van. De delen van de hogere rivieroevers, de zogenaamde schorren of kwelders, zijn ongeschikt als nestplaats maar in de delen die alleen met uitzonderlijke springtijen overstromen, zijn wel nestelplekken van de schorzijdebij *Colletes halophilus* gevonden. Kennelijk kunnen de dieren dit overleven. De schorren kunnen in de nazomer tot diep in de herfst uitbundig bloeien en worden dan bezocht door verschillende hommelsoorten, de duinzijdebij *Colletes fodiens* en de schorzijdebij *Colletes halophilus*. Van de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* zijn ook wel buitendijkse nestaggregaties gevonden. De veenhommel *Bombus jonellus* wordt op de hogere schorren vaker waargenomen dan binnendijks.
Twee bijen zijn strikt gebonden aan de schorren: de schorzijdebij *Colletes halophilus* en de schorviltbij *Epeolus tarsalis*. De eerste verzamelt stuifmeel vooral op de massaal bloeiende zeeaster en de tweede is zijn broedparasiet.
De deltawerken hebben de natuurlijke situatie drastisch veranderd. De oppervlakte waar natuurlijke estuariene processen kunnen plaatsvinden is dramatisch afgenomen en deze afname zet zich nog steeds verder voort.

Stedelijk gebied
Het stedelijk gebied wordt hier opgevat als alle stedelijke kernen, groot en klein, verspreid over Nederland. Het feit dat een aantal ecologische factoren afwijkt van die van de landelijke omgeving rechtvaardigt het dit stedelijk gebied op te vatten als een apart landschapstype.
Het ecologisch profiel kan als volgt beschreven worden. De stad vormt een 'warmte-eiland' in zijn omgeving. De gemiddelde jaartemperatuur ligt enkele graden boven die van de omgeving en ook is de stedelijke omgeving droger dan daarbuiten. In de stad gaat regelmatig wat op de schop, dus het bevat dynamische plekken. Deze en andere factoren hebben ervoor gezorgd dat de stad een kenmerkende flora herbergt, sommigen onderscheiden zelfs een apart urbaan floradistrict (DENTERS 2006).
Dit profiel kan nog aangevuld worden met factoren die bij uitstek van belang zijn voor wilde bijen. Er zijn veel bloeiende planten te vinden in parken, stadstuinen en op rangeerterreinen. Nestelgelegenheid is er ook volop. In het verleden was dat het zand tussen de bestrating, maar nu gaat het vooral om open stukken grond in tuinen en in groenvoorzieningen. In sommige tuinen zijn 'bijenhotels' aanwezig (zie hoofdstuk 14). Bovendien is de afstand tussen voedselplanten en nestplaatsen vaak gering.
Toch varieert het aantal soorten dat men in het stedelijk gebied aantreft sterk. In een stadskern zullen het er niet veel zijn, maar in de buitenwijken, de tuinsteden, kan het aantal bijensoorten aanzienlijk zijn. Bovendien maakt het nog verschil of het stedelijk gebied zich bevindt in een bijenarm of bijenrijk landschapstype.
Een derde deel van alle Nederlandse soorten is wel eens in stedelijk gebied waargenomen (KOSTER 2000). De soorten die in de stad worden aangetroffen zijn succesvolle cultuurvolgers of, beter gezegd, stadsbewoners. Raemakers (2001)

vergeleek van een aantal bedreigde wilde bijensoorten in Zuid-Limburg de aantallen van een soort in het stadsgroen en buiten de stad, in terreinen van Natuurmonumenten. Hij concludeerde dat de ericabij *Megachile ericetorum* en de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis* significant vaker in de stad voorkomen dan in natuurterreinen, terwijl voor de donkere klaverzandbij *Andrena labialis* het omgekeerde geldt. Hij vermoedde dat niet-bedreigde soorten als de rosse metselbij *Osmia bicornis*, de gehoornde metselbij *O. cornuta,* de grote wolbij *Anthidium manicatum* en de gewone sachembij *Anthophora plumipes* meer binnen de stad dan erbuiten worden aangetroffen.
Het stedelijk gebied bevat een grote verzameling biotopen op een relatief klein oppervlak, zoals kerkhoven, stadsparken, tuinen, muren, bestratingen, spoorwegemplacementen en industrie- en haventerreinen, die aan voortdurende verandering onderhevig zijn. De belangrijkste daarvan worden hieronder besproken.

Spoorwegemplacementen
Goed onderzochte spoorwegterreinen in ons land zijn Bospoort in Maastricht, Simpelveld en Westervoort (fig. 13) (LEFEBER 1991, SMIT 2008). Interessant is de inventarisatie van bijen en angeldragende wespen van spoorwegemplacement Westervoort bij Arnhem (Smit 2008). Bij dit langjarige onderzoek (1987-2006) werden maar liefst 125 bijensoorten aangetroffen op een strook van ongeveer 30 m breedte en 500 m lengte aan weerzijden van een spoorlijn.
Dit soort zandige terreinen worden onder andere bezocht door de gewone geurgroefbij *Lasioglossum calceatum* en zijn koekoeksbij de dikkopbloedbij *Sphecodes monilicornis*, de parkbronsgroefbij *Halictus tumulorum,* de langkopsmaragdgroefbij *Lasioglossum morio*, de witkopdwergzandbij *Andrena subopaca* en zijn broedparasiet de gewone kleine wespbij *Nomada flavoguttata* en de viltvlekzandbij *A. nitida* en de donkere wespbij *N. marshamella*.

Tuinen
Tuinen vormen binnen de stad de biotoop die nog het meest op een natuurlijke omgeving lijkt. Tuinen zijn rijk aan bloemen en, in toenemende mate, aan nestelgelegenheid voor hout- en stengelbewonende soorten door het ophangen van bijenhotels. In een stadstuin in Arnhem werden in de loop der jaren 36 bijensoorten waargenomen (Jan Smit pers. med.) en in een dorpstuin in Gronsveld maar liefst 133 soorten (Ivo Raemakers eigen waarnemingen). Daarbij moet wel bedacht worden dat de bijenrijkdom van het stedelijk gebied gekoppeld is aan die van de omgeving.
Soorten die in deze habitats te vinden zijn, zijn onder andere de gewone sachembij *Anthophora plumipes* en zijn koekoeksbij de bruine rouwbij *Melecta albifrons*, de grote wolbij *Anthidium manicatum* en zijn broedparasiet de geelgerande tubebij *Stelis punctulatissima*, de gewone maskerbij *Hylaeus communis*, de weidemaskerbij *H. gibbus*, de tuinmaskerbij *H. hyalinatus,* de grote bladsnijder *Megachile willughbiella*, de rosse metselbij *Osmia bicornis*, het vosje *Andrena fulva* en zijn koekoeksbij de sierlijke wespbij *Nomada panzeri*, het roodgatje *Andrena haemorrhoa,* de tweekleurige zandbij *A. bicolor,* de witbaardzandbij *A. barbilabris,* de grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi,* de kleine klokjesbij *C. campanularum*, de aardhommel *Bombus terrestris* en de boomhommel *B. hypnorum*. De laatste soort nestelt graag in nestkastjes.



Figuur 13
Het beheer van spoorwegemplacementen is er vaak jarenlang op gericht geweest om het gebied zo open mogelijk te houden. Hierdoor is de bodem schraal en kunnen bij bijen geliefde planten als zandblauwtje zich handhaven.

Stedelijk groen
In het stedelijk groen trof Koster (2000) 32 soorten aan. Binnen het stedelijk groen onderscheidt Koster (2000) een aantal milieutypen of biotopen: kale gronden en stenige bodems, pioniervegetaties en bloemakkers, grazige vegetaties, ruigten, vegetaties op en bij natte plekken en houtige begroeiingen. Tuinen zijn hierboven al behandeld en kleine (groene) elementen zijn hier weggelaten. Het blijkt dat houtige begroeiingen, met kruidachtige vegetatie (parken en plantsoenen), speciaal die met een kruidachtige zoom, zeer bijenrijk zijn.
Tussen het plaveisel nestelen de witbaardzandbij *Andrena barbilabris,* de gewone franjegroefbij *Lasioglossum sexstrigatum* en de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* (Benno 1950a). Vegetaties op en bij natte plekken zijn de habitat voor de gewone slobkousbij *Macropis europea*. Soorten met een grote voorkeur voor ‘houtige begroeiing met kruiden met een zoom’ zijn de goudpootzandbij *A. chrysosceles*, de grasbij *A. flavipes,* de gewone dwergzandbij *A. minutula*, de witkopdwergzandbij *A. subopaca,* de gewone sachembij *Anthophora plumipes,* de grote klokjesbij *Chelostoma rapunculi,* de wormkruidbij *Colletes daviesanus*, de gewone maskerbij *Hylaeus communis,* de gewone geurgroefbij *L. calceatum,* de matte bandgroefbij *L. leucozonium,* de gewone franjegroefbij *L. sexstrigatum* en de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis.*

HOOFDSTUK 10 DATABESTAND NEDERLANDSE BIJEN

MENNO REEMER

Vele honderden mensen hebben in de loop van meer dan 200 jaar gegevens verzameld over de verspreiding van bijen in Nederland. Genoteerd in boekjes, opgeslagen in museumcollecties of doorgegeven via websites: uiteindelijk belandden 186.147 gegevens in het databestand van de Nederlandse bijen. Op dit databestand leunt dit hele boek. Zonder dit bestand geen verspreidingskaarten, vliegtijddiagrammen en trendanalyses. Dit hoofdstuk beschrijft het databestand en de weg die de gegevens hebben afgelegd voordat zij in dit boek werden opgenomen.

OUDERDOM VAN DE GEGEVENS

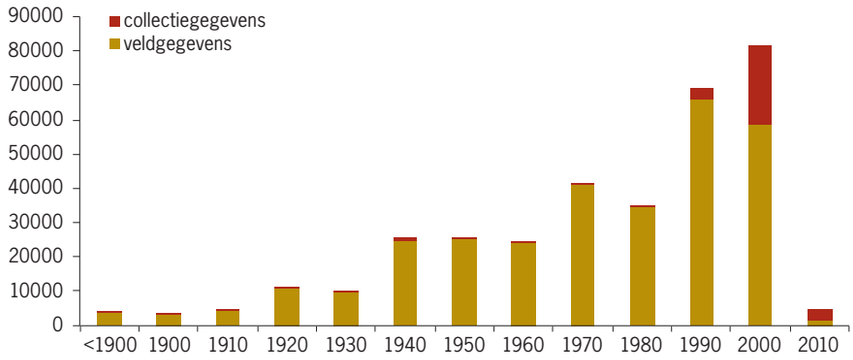
Het oudste gedateerde bijengegeven in het databestand stamt uit 1809. Het betreft een exemplaar van de schoffelbloedbij *Sphecodes pellucidus*, verzameld door een onbekende verzamelaar in Bergen op Zoom (NB). Uit de negentiende eeuw zijn in totaal 3649 bijengegevens uit Nederland bekend. In de eerste helft van de twintigste eeuw is het aantal gegevens per decennium nog vrij bescheiden, maar vanaf circa 1940 is een duidelijke toename te zien (fig. 1). Pieken in de aantallen per decennium vallen samen met de activiteiten van belangrijke bijenkenners in die periode (zie hoofdstuk 2). Tegen het einde van de twintigste eeuw gaan de aantallen sterk omhoog, en de jaren 2000-2010 vormen een voorlopig hoogtepunt. In deze periode is het aantal bijenwaarnemers het grootst. Bovendien wordt gedurende deze jaren doelgericht geïnventariseerd voor de huidige atlas van de Nederlandse bijen.
De toename in het aantal gegevens is duidelijk zichtbaar in kaartbeelden van de verspreiding van de gegevens over Nederland (fig. 2-5).

COLLECTIEGEGEVENS

Gegevens van lang geleden verzamelde bijen werden vroeger natuurlijk niet meteen in databestanden opgeslagen. Eerst belandden deze dieren in insectencollecties van privépersonen en vervolgens in collecties van natuurhistorische instituten, waar ze gedurende vele decennia bewaard werden voordat het databestand werd aangelegd. Zonder deze collecties zouden we nu geen enkele kennis hebben over hoe de Nederlandse bijenfauna er vroeger uitzag.
Met de opbouw van het databestand werd begonnen in de jaren 1970, toen Virgilius Lefeber de gegevens uit diverse collecties noteerde op formulieren, die later werden ingevoerd. Ook in de jaren 1980 en 1990 werden veel collectiegegevens op papier vastgelegd alvorens ze in een databestand werden ingevoerd. Dit papieren archief van formulieren wordt bewaard door EIS-Nederland (voor een voorbeeld zie p. 119 in PEETERS ET AL. 2004).
De gegevens in het databestand zijn grotendeels afkomstig uit collecties: 157.573 gegevens, wat neerkomt op 85%. In het meest recente decennium is dit percentage sterk gedaald naar 29%.

VELDWAARNEMINGEN

Van een veldwaarneming is sprake wanneer er geen bewijsexemplaar is opgenomen in een collectie. Het totale aandeel veldwaarnemingen in het bijenbestand is vrij laag: 15%. Dit heeft gedeeltelijk een historische oorzaak, omdat biologen eenmaal de gewoonte hebben om collecties aan te leggen. Het lage aandeel veldwaarnemingen is echter ook een gevolg van het feit dat veel bijensoorten alleen met microscopisch onderzoek op naam zijn te brengen. Veldwaarnemingen zijn voor veel soorten gewoonweg niet of zelden mogelijk.
In recente jaren is het aandeel veldwaarnemingen in het databestand sterk toegenomen: in de jaren 2000-2009 bedraagt dit 29%, in de jaren 2010-2011 maar liefst



Figuur 1
Verloop van het aantal gegevens in het bijenbestand per decennium, opgesplitst in collectie- en veldgegevens.

Instituut	Aantal basisgegevens
Naturalis Biodiversity Center, Leiden	46.443
Zoölogisch Museum Amsterdam*	23.025
Natuurhistorisch Museum Maastricht	5997
Natuurhistorisch Museum Rotterdam	2870
Fries Natuurmuseum, Leeuwarden	2859
Stichting Bargerveen, Nijmegen	2627
Museon, Den Haag	2306
Natuurhistorisch Museum Tilburg	808
Laboratorium Entomologie, LU Wageningen	775
Natuurmuseum Groningen	581

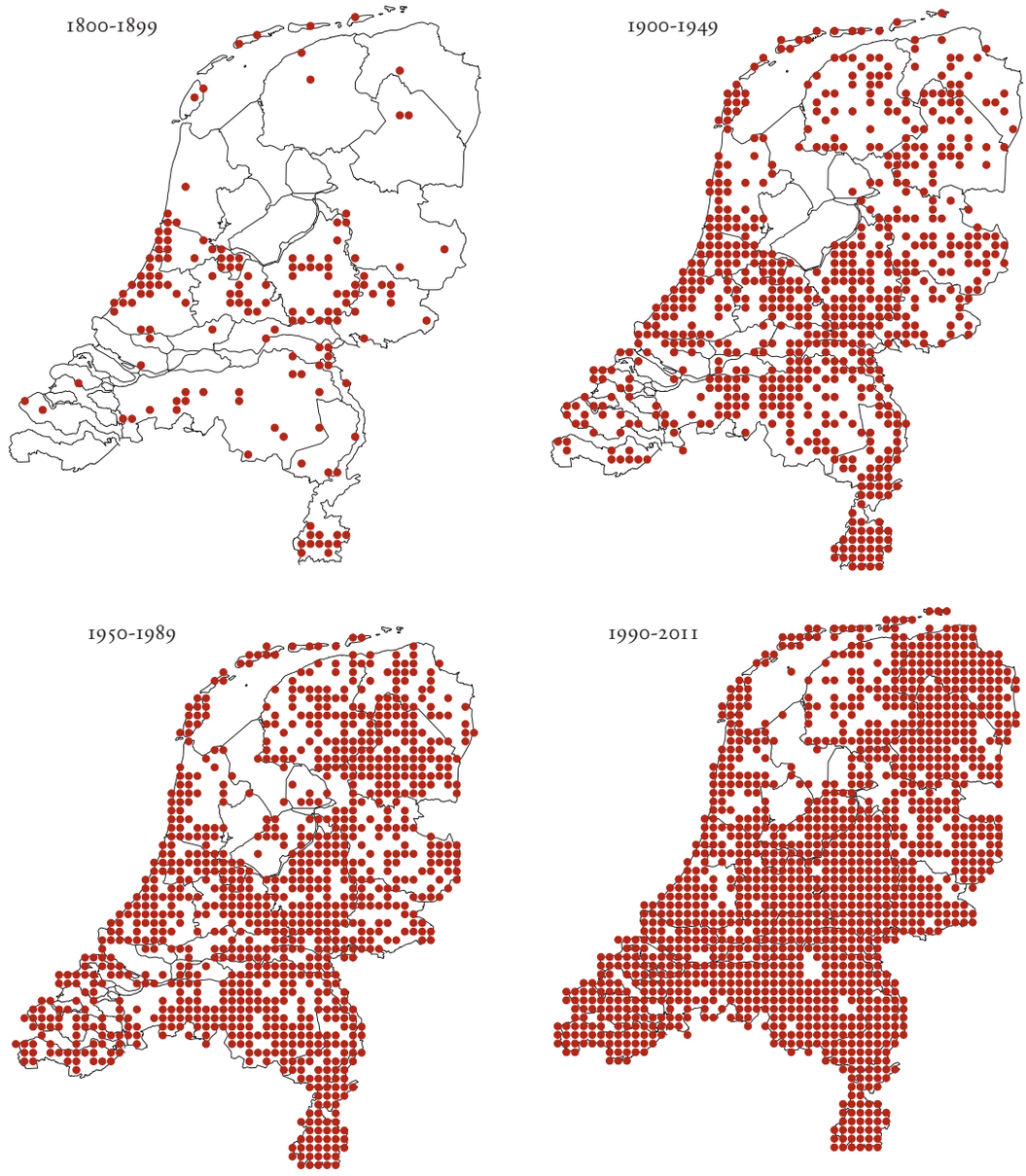
* De collectie van het recent opgeheven Zoölogisch Museum Amsterdam is nu opgenomen in die van het Naturalis Biodiversity Center te Leiden.

Tabel 1
Top tien van instituten met bijencollecties waaruit gegevens zijn opgenomen in het databestand.
Per instituut is het aantal basisgegevens vermeld.

Naam	Aantal basisgegevens
Jan Smit, Duiven	11.676
Theo M.J. Peeters, Tilburg*	9813
Jeroen de Rond, Lelystad	5667
Joop van de Nieuwegiessen, Hijken	4016
J. Harry N. Pijfers, Zelhem **	3184
Erik van der Spek, Den Burg	2846
Peter Megens, Gennep	2527
Hans Nieuwenhuijsen, Alkmaar	2071
Ivo Raemakers, Gronsveld	2022
Anne Jan Loonstra, Groningen	2009

* Inmiddels opgenomen in de collectie van het Naturalis Biodiversity Center te Leiden.
** Inmiddels opgenomen in de collectie van Natuurhistorisch Museum Rotterdam.

Tabel 2
De tien grootste privécollecties waaruit gegevens zijn opgenomen in het databestand Nederlandse bijen.



Figuur 2-5
Verspreiding van bijengegevens over Nederland in verschillende perioden (1800-1899, 1900-1949, 1950-1989, 1990-2011).

70%. Dit heeft onder andere te maken met de groeiende populariteit van het fotograferen van insecten. Diverse, maar zeker niet alle, soorten bijen kunnen aan de hand van een goede foto op naam worden gebracht (voor informatie over het fotograferen van bijen, zie hoofdstuk 14). Waarnemingen op websites (zoals www.waarneming.nl) kunnen hiermee gedocumenteerd worden, zodat het van makkelijk herkenbare soorten vaak niet meer nodig is om een exemplaar in een collectie op te nemen.

PERSONEN EN INSTITUTEN

Het in kaart brengen van de Nederlandse bijenfauna is grotendeels vrijetijdswerk. Personen die gegevens hebben bijgedragen aan dit boek zijn vermeld in bijlage 1. De top tien van personen die het grootste aantal gegevens hebben aangeleverd is te vinden in tabel 2. De openbare collecties waaruit gegevens zijn opgenomen in het databestand worden genoemd in tabel 1.

CONTROLES

De gegevens in het databestand zijn op verschillende manieren gecontroleerd. Het is ondoenlijk om alle gegevens één voor één na te lopen, dus concentreerden de controles zich op 'uitbijters' en zeldzame soorten. Uitbijters zijn gegevens die niet in het patroon lijken te passen van het algemene verspreidingsbeeld of het vliegtijddiagram. Een voorbeeld is een vondst in het zeekleigebied van een soort die verder alleen van de hogere zandgronden bekend is. Een ander voorbeeld is een vondst in augustus van een soort die normaalgesproken in april en mei vliegt. Bij zulke gegevens is waar mogelijk nagegaan of misschien sprake is van determinatie-, etiketterings- of invoerfouten, bijvoorbeeld door de oorspronkelijke waarnemer te benaderen of het exemplaar in een collectie op te zoeken. Gegevens van zeldzame soorten zijn extra kritisch bekeken. Twijfelgevallen zijn niet opgenomen in de kaarten en diagrammen.

HOOFDSTUK 11 VERANDERINGEN IN DE NEDERLANDSE BIJENFAUNA

MENNO REEMER
DAVID KLEIJN
IVO P. RAEMAKERS

De spreekwoordelijke vlijt van bijen komt ook tot uiting in hun voorkomen in Nederland. De Nederlandse bijen zitten namelijk nooit stil: soorten verdwijnen en andere verschijnen, zeldzame soorten worden algemeen, en omgekeerd. Dit hoofdstuk berekent met behulp van het databestand van de Nederlandse bijen wat er zoal is veranderd in de afgelopen 100 jaar. Gaat het goed of slecht met onze bijenfauna? De resultaten stemmen somber, want het aantal afgenomen en verdwenen soorten is veel groter dan het aantal toegenomen en verschenen soorten. Maar er zijn ook lichtpuntjes.

INLEIDING

Het voorlaatste overzicht van de voor- en achteruitgang van de Nederlandse bijen dateert uit 2003 (PEETERS & REEMER 2003). Zelfs in de afgelopen tien jaar is er alweer heel wat veranderd in de Nederlandse bijenfauna. Er zijn diverse soorten voor het eerst in Nederland gevonden, enkele verloren gewaande soorten zijn herontdekt, terwijl de populaties van andere juist lijken weg te kwijnen. Dit hoofdstuk probeert om op een objectieve manier te beschrijven hoe de bijenfauna is veranderd in de loop van circa 100 jaar. Dit gebeurt met behulp van de verspreidingsgegevens in het databestand van de Nederlandse bijen, dat is beschreven in hoofdstuk 10. Een overzicht van de resultaten per soort is te vinden in bijlage 3. Ook in de informatie bij de verspreidingskaartjes in de soortteksten zijn trendgegevens verwerkt. In het huidige hoofdstuk is vooral aandacht voor ontwikkelingen in de landelijke diversiteit aan bijensoorten.

TWEE TRENDBEPALINGEN

Per soort zijn twee trendbepalingen uitgevoerd, één op basis van een vergelijking tussen twee perioden en één op basis van een vergelijking tussen drie perioden. Voor de tweeperiodenanalyse zijn verspreidingsgegevens van vóór en vanaf 1990 met elkaar vergeleken. Voor de drieperiodenanalyse is de periode vóór 1970 vergeleken met de periode 1970-1989, en de periode 1970-1989 met de periode vanaf 1990. Uitleg over de gebruikte methoden is te vinden in het kader 'Methode trendbepaling'.

De resultaten van de tweeperiodenanalyse zijn gebaseerd op het grootste aantal gegevens en daarom het meest betrouwbaar. Aan de andere kant geven deze resultaten slechts een zeer grof beeld van de trend van soorten, omdat ze twee zeer lange perioden met elkaar vergelijken. Om het beeld dat uit de tweeperiodenanalyse komt enigszins te kunnen nuanceren, is ook de drieperiodenanalyse uitgevoerd. De resultaten hiervan bieden enig inzicht in het verloop van de trend door de jaren heen.

Het idee achter de gekozen jaargrenzen van 1970 en 1990 is dat de Nederlandse natuur in de periode 1970-1990 een dieptepunt bereikte. Overbemesting en verzurende neerslag, vooral veroorzaakt door stikstofverbindingen uit de landbouw, waren in deze periode op een hoogtepunt (KROS ET AL. 2008). Natuurgebieden raakten bovendien meer dan ooit versnipperd als gevolg van ruilverkaveling, intensivering en schaalvergroting in de landbouw maakten het agrarisch gebied ongeschikt voor de meeste bijen en ook verdroging eiste zijn tol (KALKMAN ET AL. 2010). Vanaf de jaren 1980 en 1990 is deze problematiek aangepakt middels een veel grootschaliger en offensiever natuur- en milieubeleid dan voorheen. De verzurende neerslag werd sindsdien flink teruggedrongen, lucht- en waterkwaliteit verbeterden en er werd begonnen met de aanleg van de Ecologische Hoofdstuctuur (KALKMAN ET AL. 2010, KROS ET AL. 2008).

Hoewel effecten op 'kleine fauna' doorgaans slechts fragmentarisch zijn gedocumenteerd, zorgden grootschalige natuurontwikkeling en herstelmaatregelen in bestaande natuurgebieden in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur op veel plekken voor herstel van gradiëntrijke landschappen met bloemrijke levensgemeenschappen (BEKKER & LAMMERTS 2000, VAN DUINEN ET AL. 2004). Wat bijen betreft spreken met name de resultaten van natuurontwikkeling in het rivierengebied tot de verbeelding (PETERS & KURSTJENS 1997). De bijenrijkdom in deze nieuwe uiterwaardnatuur is groot, zowel wat betreft soorten als aantallen, en omvat grote populaties van (voorheen) sterk achteruitgaande soorten (PEETERS 1997A, 1997B; zie ook hoofdstuk 12). Deze positieve ontwikkeling staat in schril contrast tot de situatie in de nog steeds agrarisch beheerde uiterwaardgebieden.

De drieperiodenanalyse kan mogelijk inzicht bieden of het progressieve natuurbeleid en -beheer dat vanaf 1990 plaatsvond, ook op landelijk niveau effect heeft gehad op wilde bijen in Nederland.

MEER AFNAMES DAN TOENAMES

De resultaten per soort zijn opgenomen in bijlage 3. Tabel 1 geeft een overzicht van de aantallen soorten per trendcategorie, zowel voor de twee- als de drieperiodenanalyse. Hieruit blijkt dat er meer soorten zijn afgenomen (122) dan toegenomen (71) (mogelijk verdwenen en verschenen soorten niet meegerekend). Van alle bijensoorten met een significante trend is dus 63% afgenomen. Er zijn 34 soorten verdwenen (bijna 10% van de ooit in Nederland vastgestelde soorten). Toch hebben zich sinds 1990 ook acht

Tabel 1
Aantal bijensoorten per trendcategorie. De aantallen in de eerste kolom zijn gebaseerd op de trendbepaling aan de hand van twee perioden (voor en vanaf 1990). De aantallen in de overige kolommen zijn gebaseerd op de trendbepaling aan de hand van drie perioden; de aanduiding vóór de schuine streep (/) duidt steeds op het verschil tussen de periode voor 1970 en 1970-1989, de aanduiding erna duidt op het verschil tussen 1970-1989 en de periode vanaf 1990. - = significante afname; + = significante toename; o = geen significante trend.
N.B.: In de trendberekening zijn geen gegevens van de honingbij gebruikt.

		drieperiodenanalyse								
	analyse voor en vanaf 1990	-/-	-/o	o/-	-/+	o/o	+/-	+/o	o/+	+/+
verdwenen	34	2	24	3		5				
mogelijk verdwenen	16			1		15				
sterk afgenomen	59	6	36	7	1	7	2			
afgenomen	29		7	2	3	11	6			
geen trend	133		9	3	11	88	13	8	1	
toegenomen	41					8	4	18	8	3
sterk toegenomen	22				2	1		3	12	4
mogelijk verschenen	15					15				
verschenen	8					5			3	
TOTAAL	357	8	76	16	17	155	25	29	24	7

METHODE TRENDBEPALING

Drie belangrijke uitgangspunten

Bij de gebruikte methode voor de trendbepaling gelden de volgende drie belangrijke uitgangspunten.

- De trendbepaling vindt plaats op basis van 5×5km-hokken. Het aantal gegevens per soort speelt in de analyses dus geen rol. Dit heeft als voordeel dat het verzamelgedrag van bijenvangers minder bepalend is voor de resultaten. In de analyses wordt niet de talrijkheid als maat genomen, maar de grootte van het Nederlandse areaal.
- In de vergelijkingen tussen de onderzoeksperioden is alleen gebruik gemaakt van gegevens uit 5×5km-hokken die in alle (twee of drie) perioden onderzocht zijn. De vergelijkingen tussen de perioden zijn dus steeds op precies dezelfde hokken gebaseerd.
- Voor de trendanalyse zijn uitsluitend collectiegegevens gebruikt. Vroeger was het gebruikelijk om alleen gegevens van in collecties bewaarde exemplaren op te nemen in het databestand, maar in recente jaren is het aandeel veldwaarnemingen gestegen (zie hoofdstuk 10). Aangezien veldwaarnemingen relatief vaak algemene en makkelijk herkenbare soorten betreffen, zouden deze soorten oververtegenwoordigd zijn in de recente dataset wanneer deze gegevens gebruikt worden in een trendbepaling. Door alleen collectiegegevens te gebruiken speelt dit probleem geen rol.

Gebruikte gegevens

Voor de analyse op basis van twee perioden zijn de volgende aantallen gegevens gebruikt:

5×5km-hokken in beide perioden onderzocht	Basisgegevens periode voor 1990	Basisgegevens periode vanaf 1990
858	77.920	68.491

Voor de analyse op basis van drie perioden zijn de volgende aantallen gegevens gebruikt:

5×5km-hokken in alle drie de perioden onderzocht	Basisgegevens periode voor 1970	Basisgegevens periode 1970-1989	Basisgegevens periode vanaf 1990
558	48.109	26.824	56.365

Statistische toets

Voor toetsing van de verschillen in aantallen hokken tussen de perioden is gebruik gemaakt van de 'Likelihood Ratio-test'. Deze test is gebaseerd op de verhouding tussen de gevonden vindkansen (aantal hokken met soort/totaal aantal hokken) in periode 1 en 2. Hoe groter het verschil tussen beide perioden, hoe groter of kleiner deze verhouding wordt. De verhouding volgt bij benadering een zogenaamde χ^2-kansverdeling, waarmee afgeleid kan worden welke verhoudingen (dat wil zeggen welke verschillen tussen periode 1 en 2) statistisch significant zijn (SOKAL & ROHLF 1995).

N.B.: Voorafgaand aan elke toetsing is het aantal hokken gecorrigeerd voor de onderzoeksintensiteit (geschat als het aantal basisgegevens (records) per periode). Dit is gedaan door per soort het aantal bezette hokken in de meest recente van de twee vergeleken perioden te vermenigvuldigen met het quotiënt van het aantal records in periode 1 resp. periode 2. Onder de aanname dat de onderzoeksintensiteit één op één gerelateerd is met de vindkans van een soort, zorgt deze correctie voor een eerlijke vergelijking van de verspreiding van soorten in de twee perioden. De gecorrigeerde aantallen zijn terug te vinden in bijlage 3.

Bepaling areaalverandering

Het percentage areaalverandering zoals per soort weergegeven in bijlage 3 is berekend op basis van het aantal uurhokken in de eerdere periode en het gecorrigeerde (zie voorgaande paragraaf) aantal uurhokken in de latere periode.

Voor afgenomen soorten geldt:

$$\%\ \text{areaalverandering} = \frac{(\text{aantal hokken periode 1}) - (\text{aantal hokken periode 2})}{(\text{aantal hokken periode 1})} \times -100\%$$

Voor toegenomen soorten geldt:

$$\%\ \text{areaalverandering} = \frac{(\text{aantal hokken periode 2}) - (\text{aantal hokken periode 1})}{(\text{aantal hokken periode 2})} \times 100\%$$

Het is niet gebruikelijk om de areaalverandering voor toegenomen soorten anders te berekenen dan voor afgenomen soorten. Toch is hiervoor gekozen omdat de percentages areaalverandering op deze manier beter te vergelijken zijn tussen toe- en afgenomen soorten. Wanneer voor beide typen soorten de eerste formule wordt gebruikt, is er geen maximum aan het percentage toename, terwijl afnames nooit meer dan 100% kunnen bedragen. Dit maakt het lastig om de trends (zoals in de volgende paragraaf wordt gedaan) in te delen in vergelijkbare categorieën. Met de huidige methode bedraagt de maximale afname -100% en de maximale toename 100%.

Trendcategorieën

De onderstaande trendcategorieën zijn gebruikt voor de resultaten van de tweeperiodenanalyse. Voor de drieperiodenanalyse zijn slechts drie categorieën onderscheiden: afgenomen, toegenomen en geen trend. In de eerste twee categorieën zijn de soorten met significante trends ondergebracht, in de derde categorie alle overige soorten (dus inclusief mogelijk verdwenen en verschenen soorten).

Categorie	Uitleg
verdwenen	geen vondsten vanaf 1990, afname significant
mogelijk verdwenen	geen vondsten vanaf 1990, afname niet significant
sterk afgenomen	areaalverandering >50%, afname significant
afgenomen	areaalverandering <50%, afname significant
geen trend	geen significante toe- of afname
toegenomen	areaalverandering <50%, toename significant
sterk toegenomen	areaalverandering >50%, toename significant
mogelijk verschenen	geen vondsten voor 1990, toename niet significant
verschenen	geen vondsten voor 1990, toename significant

soorten nieuw gevestigd en de groep van 15 'mogelijk verschenen' soorten, eveneens na 1990 voor het eerst in Nederland gesignaleerd, telt ongetwijfeld ook een aantal blijvers.

ECOLOGISCHE GROEPEN

Hoewel de vele verschillende bijensoorten veel met elkaar gemeen hebben, zoals hun afhankelijkheid van stuifmeel, verschillen ze onderling duidelijk in levenswijze. Mogelijk vertonen bijensoorten met een bepaalde levenswijze andere trends dan soorten met andere levenswijzen. Om dit te onderzoeken zijn in figuur 1 de trends vergeleken van een aantal verschillende ecologische groepen soorten. Hieruit komen onderstaande opvallende zaken naar voren.

Hommels hebben het zwaar

Figuur 1 laat zien dat er onder de hommels een dramatische achteruitgang heeft plaatsgevonden: 21 van de 29 Nederlandse hommelsoorten (72%) is afgenomen, slechts één hommel is toegenomen (de vierkleurige koekoekshommel *Bombus sylvestris*). Ook elders in Europa en in Noord-Amerika is deze alarmerende trend gevonden (CAMERON ET AL. 2011, GOULSON ET AL. 2008, KOSIOR ET AL. 2007).

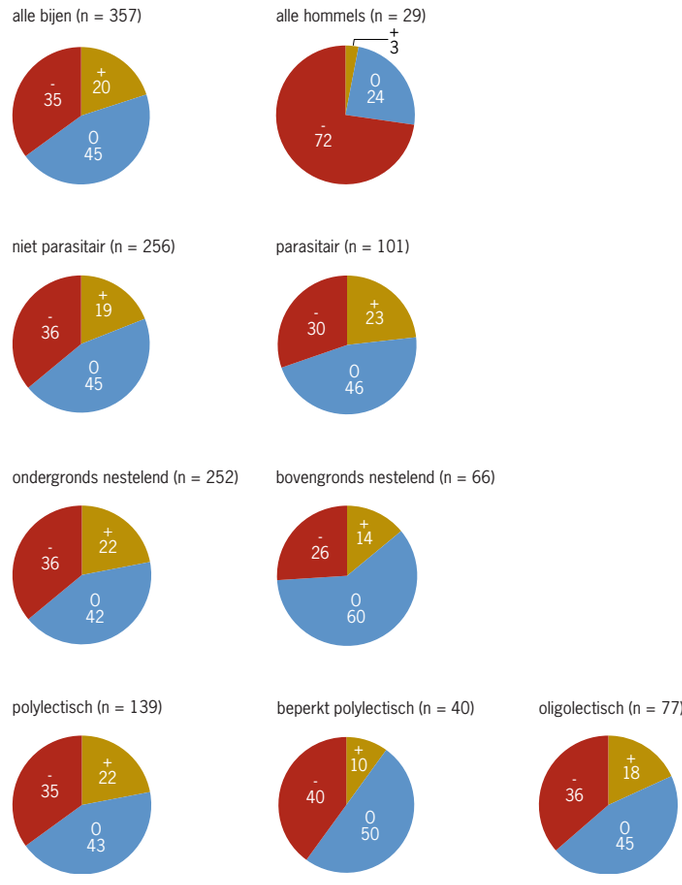
Kleijn & Raemakers (2008) speculeerden dat de sociale levenswijze van hommels ze kwetsbaar kan maken voor onderbrekingen in voedselbeschikbaarheid. Omdat hommels eerst een kolonie moeten opbouwen, hebben ze een langere periode met voedselplanten nodig dan solitaire bijen om nageslacht te produceren. Mogelijk zijn er voor hommels in het huidige dynamische en versnipperde Nederlandse landschap te veel onderbrekingen in voedselaanbod om de reproductie rond te kunnen krijgen.

Ondergronds nestelen ongunstiger dan bovengronds?

Van de bijensoorten die hun nest in de grond graven, vertoont circa een derde een afname en heeft 42% geen significante trend. Onder de bovengronds nestelende soorten gaat slechts een kwart achteruit, terwijl 60% geen trend heeft. Het lijkt er dus op dat bovengronds nestelende bijen in Nederland stabieler zijn in hun voorkomen dan ondergronds nestelende bijen. Hiervoor zijn verschillende mogelijke verklaringen te geven. Veel ondergronds nestelende soorten graven hun nest bij voorkeur op kale plekjes tussen spaarzame vegetatie, waar de zon gemakkelijk de bodem bereikt en zo het nest kan opwarmen. Dergelijke schrale vegetaties staan onder andere als gevolg van vermesting sterk onder druk in Nederland, waardoor voor veel bodemnestelende soorten minder geschikte nestelplaatsen aanwezig zijn dan vroeger. Bijen die bovengronds nestelen in bijvoorbeeld holle takjes hebben hier geen last van. Deze soorten hebben mogelijk bovendien geprofiteerd van de toegenomen oppervlakte bos in Nederland, veranderingen in het bosbeheer en misschien ook van verstedelijking (KALKMAN ET AL. 2010).

Kieskeurigheid in bloembezoek geen nadeel?

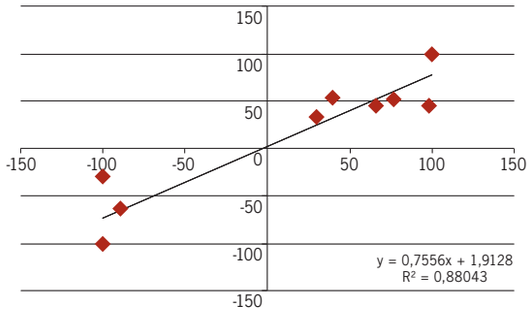
Oligolectische bijen beperken zich voor het verzamelen van stuifmeel tot slechts enkele plantensoorten (zie hoofdstuk 4). Polylectische bijen nemen het niet zo nauw en bezoeken voor dit doel een groot aantal uiteenlopende plantensoorten. Men zou kunnen verwachten dat een grotere mate van kieskeurigheid een bijensoort kwetsbaarder maakt voor veranderingen in het bloemenaanbod. Hoe kieskeuriger, hoe moeilijker het is om voor de stuifmeelvoorziening over te stappen op een andere plant. Oligolectische bijen zouden volgens deze verwachting sterker achteruit moeten gaan dan polylectische. Dit blijkt echter niet uit de trendresultaten: de trends van oligolectische soorten zijn ongeveer gelijk aan die van polylectische. Een verrassende uitkomst. Misschien zijn veel oligolectische soorten juist gespecialiseerd in plantensoorten die niet achteruit zijn gegaan. Mogelijk bieden verdere analyses inzicht, maar deze vallen buiten het bestek van dit boek.



Figuur 1
Trends van de Nederlandse bijen per ecologische groep. In de taartdiagrammen is het percentage van het aantal soorten per trendcategorie vermeld. + = toegenomen, 0 = geen significante trend; - = afgenomen. Door afronding is de som van de percentages niet altijd exact 100%.

Koekoeksbijen vertonen dezelfde trends als andere bijen

De trends van koekoeksbijen verschillen niet significant van de trends van de overige bijensoorten. Dit lijkt verklaarbaar door de sterke afhankelijkheid van deze broedparasieten van hun gastheren; als de gastheer afneemt dan zal de parasiet eveneens afnemen. Om deze verklaring te onderbouwen zijn in figuur 2 de areaalveranderingen van enkele soorten parasieten en hun gastheren tegen elkaar uitgezet. Inderdaad blijken deze zeer significant met elkaar samen te hangen ($p = 0{,}0005$). Uit deze figuur blijkt ook dat de areaalveranderingen van koekoeksbijen ongeveer een factor 1,3 groter zijn dan die van hun gastheren. Dit komt vermoedelijk doordat de gastheer een minimale populatiegrootte moet hebben voordat de parasiet zich kan handhaven.

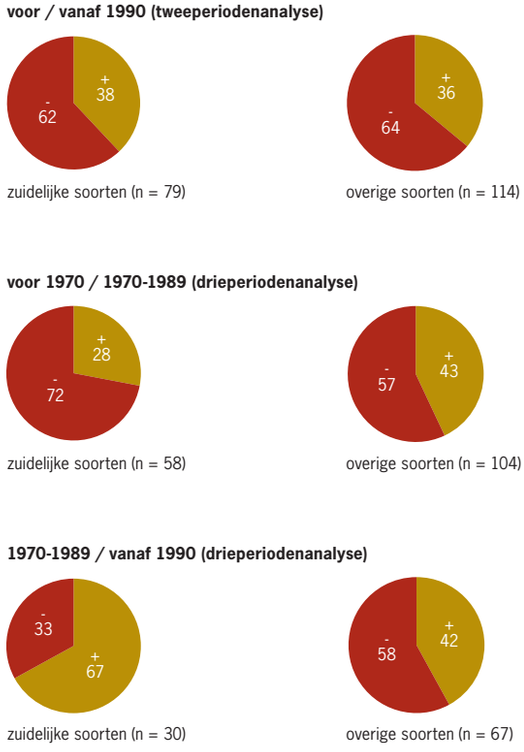


Figuur 2
Percentages relatieve areaalverandering van tien soorten parasitaire bijen (x-as) en hun gastheren (y-as). Alleen parasieten met in Nederland één gastheer zijn beschouwd (soms zijn soorten met een algemene en een zeer zeldzame gastheer hier ook toe gerekend). Hiervan zijn alleen de volgende soortenparen, waarvan zowel parasiet als gastheer een significante trend vertonen, opgenomen in de grafiek: *Ammobates punctatus / Anthophora bimaculata*; *Coelioxys conoidea / Megachile maritima*; *Nomada argentata / Andrena marginata*; *Nomada conjungens / Andrena proxima*; *Nomada fucata / Andrena flavipes*; *Nomada rhenana / Andrena ovatula*; *Nomada ruficornis / Andrena haemorrhoa*; *Nomada zonata / Andrena dorsata*; *Sphecodes albilabris / Colletes cuniculariusi*; *Sphecodes majalis / Lasioglossum pallens*.

NEDERLANDSE BIJEN EN HET KLIMAAT

Het Nederlandse klimaat is in de afgelopen 20 à 30 jaar veranderd: zomers werden warmer en droger, winters werden warmer en natter. Effecten van deze opwarming zijn al in diverse plant- en diergroepen opgemerkt. Er zijn vele voorbeelden van soorten met een zuidelijke verspreiding die hun verspreiding sinds 1980 sterk over Nederland hebben uitgebreid (KALKMAN ET AL. 2010). Dergelijke zuidelijke soorten blijken vaker toe te nemen dan soorten met een andere verspreiding. Is dit bij bijen ook zo? Deze vraag wordt hier beantwoord door de trends van zuidelijke bijensoorten te vergelijken met die van de overige bijensoorten. Zuidelijke bijen zijn hier gedefinieerd als soorten waarvan de noord(west)elijke areaalgrens door Nederland loopt. Welke bijen dit zijn, is terug te vinden in bijlage 3.

Uit de tweeperiodenanalyse (fig. 3), waarin de periode voor 1990 vergeleken wordt met de periode vanaf 1990, blijken geen duidelijke trendverschillen tussen 147 zuidelijke en 210 overige bijensoorten. In beide categorieën bedraagt de verhouding tussen (significant) toegenomen en afgenomen soorten circa 0,6/1.



Figuur 3
Percentages voor- en achteruitgaande soorten onder zuidelijke en niet-zuidelijke bijensoorten.

Uit de drieperiodenanalyse komt een ander beeld naar voren (fig. 3). Van de periode voor 1970 naar de periode 1970-1989 is een groot deel (72%) van de zuidelijke soorten met significante trend achteruitgegaan. Vervolgens is na 1990 weer 67% van de zuidelijke soorten met significante trend vóóruitgegaan. Het gaat hierbij om 20 zuidelijke soorten die een toename vertonen; dit is iets minder dan de helft van het totale aantal soorten dat toenam van de periode 1970-1989 naar de periode vanaf 1990 (tabel 2). In hoeverre komen de bijensoorten die sinds 1990 voor het eerst in Nederland zijn ontdekt uit het zuiden? Alle acht bijensoorten die sinds 1990 in Nederland verschenen zijn, zijn zuidelijke soorten. Van de 15 'mogelijk verschenen' soorten hebben er 12 een zuidelijke verspreiding.
Onder de 34 verdwenen soorten zijn er 22 met een zuidelijke verspreiding. Dit lijken er veel, maar proportioneel (64%) zijn dit er duidelijk minder dan onder de verschenen soorten (100%). Onder de 16 mogelijk verdwenen soorten zijn er 10 met een zuidelijke verspreiding.
Bovengenoemde cijfers lijken te wijzen op een effect van klimaatverandering op de Nederlandse bijenfauna. Zuidelijke soorten gaan gedurende de afgelopen 20 jaar iets vaker vooruit dan soorten met een andere verspreiding. Dit is vooral duidelijk merkbaar aan de bijensoorten die sinds 1990 voor het eerst in Nederland zijn gevonden. Wat moeilijker te verklaren is waarom zuidelijke soorten in de periode 1970-1989 juist meer dan gemiddeld áchteruit zijn gegaan. Dit komt misschien doordat soorten aan de rand van hun areaal gevoeliger zijn voor veranderingen in habitatkwaliteit dan in het centrum van hun areaal, zoals recent is aangetoond bij vlinders (OLIVER ET AL. 2009).

AFNAME GESTOPT?

De resultaten van de drieperiodenanalyse in tabel 2 laten zien dat er meer bijensoorten zijn afgenomen in overgang 1 (van de periode voor 1970 naar 1970-1989) dan in overgang 2 (van 1970-1989 naar de periode vanaf 1990). Onder de soorten met een significante trend is het percentage afgenomen soorten 62% in overgang 1, terwijl er in overgang 2 ongeveer evenveel soorten voor- als achteruit zijn gegaan. Het lijkt er dus op dat de achteruitgang van de Nederlandse bijendiversiteit, zoals gevonden in de tweeperiodenanalyse, voornamelijk heeft plaatsgevonden in de periode 1970-1989. Daama is het aantal soorten dat afneemt ongeveer in evenwicht met het aantal soorten dat toeneemt.
De resultaten suggereren dat de afname van de Nederlandse bijendiversiteit tot stilstand is gekomen. Mogelijk treedt dus herstel op na een magere periode. De komende jaren moeten uitwijzen of deze ontwikkeling zich voortzet. Het zal interessant zijn om te onderzoeken welke oorzaken er aan de veranderingen in diversiteit ten grondslag liggen. Factoren die hier mogelijk een rol in spelen zijn

Tabel 2
Aantal bijensoorten per trendcategorie volgens de resultaten van de drieperiodenanalyse: vergelijking van de periode voor 1970 met 1970-1989 en van 1970-1989 met de periode vanaf 1990.

	voor 1970/ 1970-1989	1970-1989/ vanaf 1990
afgenomen	101	49
geen trend	191	247
toegenomen	61	48

hierboven genoemd in de paragraaf 'Twee trendbepalingen', maar ook klimaatverandering kan een rol spelen.

TOT SLOT

De resultaten van de trendanalyse geven een ietwat somber beeld van de Nederlandse bijenfauna. Ongeveer 35% van de soorten is afgenomen en hiervan is 10% na 1990 uit Nederland verdwenen. Hier tegenover staat een percentage van 20% toegenomen soorten en 2% verschenen soorten. De balans is dus negatief. De afnames lijken vooral vóór 1990 plaatsgevonden te hebben. Hierna lijkt de afname in diversiteit gestopt te zijn. Deels is dit veroorzaakt door de toename van zuidelijke bijensoorten in de periode na 1990, wat mogelijk duidt op invloed van de opwarming van het klimaat. Het is moeilijk om deze invloed te scheiden van een eventuele positieve invloed van het veranderde natuurbeleid en -beheer. De belangrijke bijdrage van zuidelijke bijensoorten en de nieuwkomers hieronder aan de huidige landelijke bijendiversiteit camoufleert mogelijk een sterkere achteruitgang van de bijenfauna dan uit dit hoofdstuk blijkt. De bijenfauna is in Zuid-Europa nu eenmaal soortenrijker dan in noordelijke streken. Mogelijk gaat de landelijke diversiteit dus weliswaar vooruit, maar gaat de Europese diversiteit achteruit.

Het onderscheid tussen Europese, landelijke en lokale soortendiversiteit is belangrijk. Het schaalniveau waarop diversiteit bestudeerd wordt heeft grote invloed op de uitkomsten van de studie (KEIL ET AL. 2010). Dit blijkt bijvoorbeeld uit de resultaten van een eerdere studie naar veranderingen in de Nederlandse bijenfauna (BIESMEIJER ET AL. 2006). Uit die studie bleek dat de soortenrijkdom op niveau van 10×10km-hokken in de meeste delen van Nederland is afgenomen. Dus hoewel de landelijke bijendiversiteit niet of nauwelijks meer lijkt af te nemen, mogelijk als gevolg van de toename van zuidelijke soorten, neemt deze op lokaal niveau nog wel af.

HOOFDSTUK 12 BESCHERMING EN BEHEER

IVO P. RAEMAKERS
JAP SMITS

Uit het voorgaande hoofdstuk blijkt dat bijen het in Nederland niet makkelijk hebben. Dit hoofdstuk bespreekt hoe dat komt en hoe bijen een handje geholpen kunnen worden. Bijen blijken enkele 'lastige karaktertrekjes' te hebben, waardoor ze niet altijd meeprofiteren van gebruikelijke maatregelen in het natuurbeheer. Deze karaktertrekjes bieden echter ook aanknopingspunten voor een bijenvriendelijk beheer. Kleinschalige dynamiek en variatie zijn hierin sleutelbegrippen.

INLEIDING

Door de nivellering van milieu en landschap zijn veel bijensoorten de laatste decennia sterk in areaal en aantal achteruitgegaan. Bijen wijken daarmee niet af van de meeste andere soortgroepen in ons land. Vermesting, verzuring, verdroging en versnippering hebben geresulteerd in kwaliteitsverlies en soms zelfs het vrijwel volledig verdwijnen van voor bijen relevante biotopen. Naast beteugeling van deze zogenaamde 'ver-factoren', richten het huidige natuurbeheer en -beleid zich tevens op het ruimte bieden aan natuurlijke landschapsprocessen. Deze aanpak is zonder meer ook gunstig voor bijen. In sommige ecosystemen zijn de laatste jaren ook daadwerkelijk aansprekende successen behaald. Met name de natuurontwikkeling in het rivierengebied heeft op veel plekken geresulteerd in een bijzonder rijke bijenfauna waarbij populaties van bedreigde soorten zich sterk hebben hersteld (PEETERS 1997A, 1997B). Toch leveren veel gangbare beheer- en inrichtingsmaatregelen niet per definitie het gehoopte positieve bijenresultaat.

In het onderstaande volgt een analyse van wat het huidige natuur- en groenbeheer voor bijen betekent en waar er voor hen kansen en knelpunten liggen. Daartoe wordt nogmaals kort aandacht besteed aan de omgevingseisen en karakteristieke eigenschappen van bijen in het algemeen. Daarna wordt geschetst hoe deze eigenschappen zich verhouden tot het gangbare beheer in natuurgebieden maar ook in de rest van het Nederlandse landschap. Het primaire landgebruik volgend, wordt hierbij onderscheid gemaakt tussen natuurgebied, agrarisch gebied en stedelijk gebied. Vervolgens wordt kort aandacht besteed aan de problematiek van klimaatverandering, concurrentie met honingbijen en de invloed van bestrijdingsmiddelen en genetische modificatie. Ten slotte komen de internationale betekenis van onze bijenfauna en de positie van bijen in het natuurbeleid aan bod.

LASTIGE KARAKTERTREKJES

Natuurbeheer grijpt meestal aan op de vegetatie en milieuomstandigheden zoals bodemvruchtbaarheid en hydrologie. Ook het succes van natuurbeheer wordt van oudsher aan deze factoren afgemeten, aangevuld met gegevens over de avifauna en enkele grote zoogdieren. Pas vrij recent komt er steeds meer aandacht voor de fauna in bredere zin (VAN DEN BROEK & DE GROOT 2005, VAN DER REEST 1991). Inmiddels bestaan er zowaar enkele insectenreservaten, waarvan bijvoorbeeld de Zandkuil op Texel zelfs in belangrijke mate op bijen is gericht (BRUGGE 1989, CUPPEN & DROST 2005). Toch is faunavriendelijk beheer nog altijd in hoofdzaak op grote en meestal gewervelde dieren afgestemd. En al gaat het vaak goed, dergelijk faunavriendelijk beheer biedt geen garanties op behoud van kleine ongewervelden. Eén van de achterliggende oorzaken is de geringe grootte van ongewervelden. Hierdoor kunnen deze gebruik maken van de grote variatie aan hulpbronnen en condities die op zeer kleine ruimtelijke schaal beschikbaar zijn. Vaak gebeurt dit op hoog gespecialiseerde wijze (COMMISSIE VOOR INVENTARISATIE EN NATUURBESCHERMING 1992).

Beheer in praktijk richt zich juist op een veel grotere ruimtelijke schaal, vaak met de aanname dat het op kleine schaal wel goed zit wanneer op grote schaal alles klopt. Kleine organismen komen echter geregeld in de knel. Bij bijen valt dit meestal terug te voeren op één of enkele van de volgende, vaak met elkaar samenhangende eigenschappen:

Voedsel- en nestelspecialisatie

Veel bijen verzamelen voedsel op een beperkt aantal planten, hebben specifieke nestplekken of gebruiken bijzonder nestmateriaal. Zijn zulke vereisten afwezig of te schaars, dan ontbreken de bijen.

Gebruik van meerdere biotopen (deelhabitats)

Veel bijen vinden hun voedsel, nestplek en nestmateriaal niet in één en dezelfde biotoop. Zijn zijn afhankelijk van het dicht bij elkaar voorkomen van meerdere specifieke biotopen (fig. 1) (WESTRICH 1996).



Figuur 1
Voor bijen is het van belang dat voedsel en nestelgelegenheid binnen beperkte afstand van elkaar te vinden zijn. Hoe meer kleinschalige afwisseling er in een gebied is, hoe meer bijensoorten zich er thuis voelen. Een reliëfrijk mozaïek van bloemrijke en kale plekjes, zoals in dit duinlandschap, vormt dus een goede bijenhabitat.

Beperkte actieradius

Ook kleine bijen kunnen tot op meer dan een kilometer van hun nest worden aangetroffen, maar de activiteit van reproductief succesvolle individuen, zowel groot als klein, blijft grotendeels beperkt tot een straal van enkele tientallen tot honderden meters. (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002, WESTRICH 1989A, ZURBUCHEN ET AL. 2010).

Gering fenologisch aanpassingsvermogen

De volwassen bijen van de meeste soorten verschijnen elk jaar in min of meer dezelfde periode en leven doorgaans niet meer dan enkele weken. Ze zijn vrijwel niet in staat om bij slechte omgevingsomstandigheden te wachten op betere tijden. Het ontbreken van voedsel of geschikte nestplaatsen in de vliegperiode, bijvoorbeeld door een ongunstig maaitijdstip, leidt vrijwel direct tot het lokaal verdwijnen van de betreffende soort. Ook sociale soorten met een lange kolonieontwikkelingsduur, zoals hommels, zijn zeer gevoelig voor perioden van voedselschaarste. De voedselvoorraad om het broed te voeden is meestal uiterst beperkt.

BEHEER, KANSEN EN KNELPUNTEN

Onderstaande bespreking van beheer ten gunste van bijen en de kansen en knelpunten in dit verband is opgedeeld in drie typen gebieden: natuurgebied, agrarisch gebied en stedelijk gebied. Een globaal maatregelenoverzicht is te vinden in tabel 1.

Natuurgebieden: belangrijke refugia maar vaak met te weinig dynamiek en te weinig variatie

Algemeen

Veel bijensoorten danken hun voortbestaan in Nederland aan natuurgebieden. Tal van belangrijke biotopen zijn alleen daar behouden. Toch is binnen reservaten meestal maar een deel van de karakteristiek geachte fauna bewaard gebleven. De gespaarde biotooprestanten zijn vaak klein en liggen geïsoleerd. Bovendien is het beheer nogal intensief vanuit de noodzaak om omgevingsinvloeden, met name vermesting, tegen te gaan. Vaak is er op enig moment ook ingrijpend herstelbeheer uitgevoerd. Voor veel bijen vormen deze factoren nog steeds een actueel probleem.

Bovenop deze algemene problematiek komen echter ook een paar van de 'lastige karaktertrekjes' om de hoek kijken. Zo zijn van oudsher vooral de meest voedselarme en voor de landbouw minst rendabele delen van het landschap als natuurgebied bewaard. De overgangen naar het cultuurlandschap zijn meestal scherp doordat de landbouw is geïntensiveerd terwijl het beheer binnen natuurgebieden zich primair richt op de meest voedselarme biotopen. Veel voor bijen essentiële overgangsmilieus zijn daardoor nagenoeg uit het landschap verdwenen. Het belang van dergelijke overgangsmilieus wordt inmiddels breed onderkend maar herstel blijkt lastig, ook al zijn veel belangrijke natuurgebieden in recente jaren vergroot door de aankoop van aangrenzende gronden.

Verder is er ook binnen het natuurbeheer sprake van schaalvergroting en een zekere beheerintensivering. Dezelfde beheervorm wordt op steeds grotere, aaneengesloten arealen toegepast, ook wanneer het vroegere landschap veel meer variatie liet zien, en beheermaatregelen zoals maaien worden grootschaliger en in korter tijdbestek uitgevoerd met groter en zwaarder materieel. Hoewel schaalvergroting voor veel soorten bijdraagt aan de vorming van grote, stabiele populaties, zorgt ze ook voor een afname van het aantal (kleine) variaties in milieuomstandigheden waar andere soorten juist van afhankelijk zijn.

In natuurgebieden valt vooral door meer aandacht voor

Tabel 1
Aandachtspunten voor wilde bijen binnen reguliere beheer- en inrichtingsmaatregelen.

Nestplekken
• Behouden van zonnige zandpaden en zo mogelijk weer omvormen van verharde wegen tot onverharde paden.
• Behouden en creëren van zonnige steilwandjes en plekken met kale of weinig begroeide bodem.
• Behouden van oude struwelen en deels vrij staande dode bomen; bij regulier bosbeheer en het boomvrij maken van heide het sparen van een aantal hoog afgezaagde stobben (per ha ca. 20 stuks van ca. 1,5 m hoog).
• Sparen van speciale nestplekken zoals slakkenhuisjes (berijding!), vrij liggende stenen of dorre stengels (minstens drie jaar laten staan), zeker bij aanwezigheid van hiervan afhankelijke zeldzame bijensoorten.
• Gebruiken van onbewerkte weipalen.
• Aanbieden van kunstmatige nestgelegenheid in het stedelijk gebied.
Voedselaanbod
• Gefaseerd maaien van graslanden en bermen.
• Voedselrijke en matig voedselrijke graslanden op voormalige landbouwgrond niet alleen extensief begrazen maar kleine delen ook hooien. De vaak weinige bij dit milieu horende bloemplanten zoals distels ten minste deels sparen.
• Rekening houden met de fenologie van kleine populaties van bijzondere bloemplanten, zeker bij aanwezigheid van gespecialiseerde bijensoorten.
• Behouden of creëren van bloemrijkere storingsvegetaties in extreem voedselarme gebieden.
• Gebruiken van inheemse bloemplanten en struiken in tuinen en plantsoenen.
Landschap
• In zand- en lösslandschappen zo veel mogelijk kleinschalig en gedifferentieerd beheren en zorgen voor structuurvariatie door middel van heggen, struwelen en houtsingels.
• Bij grote natuurgebieden niet per definitie kiezen voor één landschapstype. Grootschalige natuurlandschappen zonder beheer of met extensieve begrazing liefst laten grenzen aan landschappen met een gedifferentieerd beheer, bijvoorbeeld aan de randen of door middel van enclaves.
• Aandacht niet beperken tot de meest voedselarme natuurgebiedsdelen maar actief grazige kruidenrijke vegetaties creëren op gradiënten van voedselarm naar voedselrijk.
• Benutten van de potenties van onbebouwde ruimtes in de stad en industrie- en bedrijventerreinen door het creëren van bloemrijke vegetaties en behouden en ontwikkelen van geschikte nestplaatsen.

overgangsmilieus en kleinschalige biotoopvariatie nog veel winst te boeken voor bijen.

Graslanden

Graslanden zijn bijenbiotopen bij uitstek. De in natuurgebieden behouden kalk-, duin- en stroomdalgraslanden zijn vaak echte bijenhotspots. Toch zijn veel graslandbijen verdwenen of zeer sterk achteruitgegaan doordat blauwgrasland, heischraal grasland en bloemrijkere typen van het dwerghaververbond ook in natuurgebieden nauwelijks zijn te handhaven.

Een groot gemis is ook de meer recente schaarste aan goed ontwikkelde, bloemrijke graslandtypen van matig voedselrijke bodems. Deze schaarste lijkt vooral een gevolg van het feit dat hooilandbeheer duur en lastig is en dat de betreffende graslanden vaak weinig doelsoorten van het natuurbeleid herbergen. Voor bijen zijn bloemrijke hooilanden echter belangrijke voedselleveranciers en met name glanshaverhooiland is rijk aan karakteristieke, bedreigde bijensoorten (WESTRICH 1989A). Door kleine delen van voedselrijkere graslanden te hooien zou de diversiteit aan bloembezoekende insecten in veel gebieden sterk kunnen worden verhoogd. Dit valt relatief gemakkelijk te realiseren doordat de laatste jaren veel natuurgebieden zijn uitgebreid met aangrenzende cultuurgraslanden ter realisatie van de Ecologische Hoofdstructuur. Momenteel worden deze nieuwe natuurgraslanden vrijwel zonder uitzondering extensief begraasd. Met name de bloei van voor de grazers en bijen voedzame en hoger opschietende planten wordt grotendeels onderdrukt. Belangrijke bijenplanten zoals wikkesoorten, ratelaars, groot streepzaad, beemdkroon en rapunzelklokje zijn bij extensieve begrazing niet of marginaal aanwezig en kunnen juist bij hooien hoge dichtheden bereiken. Andersom zijn er overigens ook planten en bijen die wel profiteren van extensieve begrazing. Goede voorbeelden zijn rode ogentroost en de ogentroostdikpoot *Melitta tricincta* die beide door extensieve begrazing van natte uiterwaardgraslanden sterk zijn toegenomen, en hetzelfde geldt op drogere plekken voor jakobskruiskruid en de kruiskruidzandbij *Andrena denticulata*.

Bij hooien en drukbegrazing draagt gefaseerd werken bij aan een hogere bijendiversiteit. Het biedt kansen aan laatbloeiende planten en de van hen afhankelijke bijen én het voorkomt plotseling optredende bloei- en dus voedselschaarste.

Heide en stuifzanden

Voor zover niet te grootschalig toegepast, zijn de gangbare beheermaatregelen in heidelandschappen ook gunstig voor bijen. Periodiek (kleinschalig!) plaggen en 'mulchen', waarbij de vegetatie wordt verpulverd en als organisch laagje op de bodem blijft liggen, zorgt voor de permanente aanwezigheid van gunstige nestplekken en weegt ruimschoots op tegen het onvermijdelijke verloren gaan van bestaande nestkolonies. De bijenfauna zou vooral gebaat zijn bij het creëren van meer overgangen naar wat voedselrijkere, open begroeiingen. Heides en stuifzanden bieden doorgaans een overvloed aan geschikte nestplaatsen voor bodemnestelaars, maar het voedselaanbod is meestal eenzijdig



Figuur 2
Heide- en stuifzandlandschappen zijn met name in het voorjaar vaak arm aan bloemen. Bomen en struiken, zoals kersen, kruipwilgen en meidoorns, trekken dan uit de wijde omtrek bijen aan. Zulke belangrijke voedselbronnen moeten bij het beheer gespaard worden.

(fig. 2). Betere aansluiting op 'nieuwe natuur' op voormalige landbouwgrond of het creëren van kleine ruderale storingsplekken, bijvoorbeeld door achterlating van kleine hoopjes maaisel of plagsel, maken voor veel bijen een wereld van verschil. Ook valt de waarde van zandpaden vanuit bijenoogpunt nauwelijks te overschatten. Ze vormen niet alleen een goede nestplaats, maar hun bloemrijkere randen zorgen ook voor belangrijk, vaak onmisbaar voedsel. Momenteel vindt er wat dit betreft een positieve omslag plaats in het heidebeheer. Het creëren van nutriëntrijke plekken zoals kleinschalige akkers en licht bemeste graslanden in heidevelden wordt gestimuleerd en algemeen aanbevolen (VOGELS & SMITS 2009).

Duinen en kwelders

Het reguliere duin- en kwelderbeheer richt zich veelal op het tegengaan van te sterke vergrassing, struweel- en bosvorming en is daardoor ook gunstig voor de meest karakteristieke bijensoorten die juist een open landschap prefereren. Vanuit dezelfde optiek zijn ook de recente pogingen om weer meer natuurlijke dynamiek toe te laten zeer positief. Voor een aantal markante duinsoorten is de afname van de met menselijk gebruik samenhangende dynamiek een groot gemis. Deze soorten hebben baat bij het verhoogde bloemaanbod, vaak met afwijkende planten, zoals dat te vinden is in het zeedorpenlandschap of de extra beschutte nestgelegenheid in bijvoorbeeld kleine zandwinningskuilen zoals die eerder overal in de duinen te vinden waren (bv. de befaamde Zandkuil op Texel). Net als bij de heide is het voor veel bijen interessant wanneer duinen directe overgangen hebben naar voedselrijkere natuurgraslanden in aangrenzende landschappen.

Zomen

Door scherpe grenzen tussen wel en niet beheerde terreindelen zijn goed ontwikkelde zomen (fig. 3) ook in natuurgebieden nog altijd schaars. Met name bij een zonnige expositie zijn ze van belang vanwege een zeer gunstig



Figuur 3
Geleidelijke overgangen tussen wel en niet beheerde terreinen zijn belangrijk voor bijen wegens een gunstig microklimaat, nestelmogelijkheden in stengels en het vaak grote voedselaanbod.

Figuur 4
In steile, zonbeschenen zand- en leemwandjes, zoals hier langs een beek, vinden veel bijensoorten een goede nestelplek.

microklimaat, de nestmogelijkheden voor in stengels en in hout nestelende soorten en het vaak grote voedselaanbod. De recente aandacht voor zomen vanwege hun belang voor onder andere vlinders en kleine zoogdieren biedt nieuwe perspectieven (VELING ET AL. 2004). Momenteel vindt zoomontwikkeling echter vooral plaats door bosranden extra ruimte te bieden waarbij zich een nieuwe zoom mag ontwikkelen op de aangrenzende grond. Ook bij begrazing is dat het geval. Voor bijen en andere organismen is het echter vaak beter om de zoom (deels) door kap *in* de oude bosrand te herstellen. In de oude bosrand is de bodem bijna altijd minder vermest en verstoord dan in de aangrenzende percelen (meestal voormalige landbouwgrond) en daardoor geschikter voor een soortenrijkere, gebiedseigen zoomvegetatie. Bovendien kan dan voor nestelen geschikt staand dood hout worden vrijgesteld, even-



als mogelijk aanwezige steile zand- of leemwandjes ('steilrandjes'). Met name in glooiende landschappen zijn dergelijke steilrandjes regelmatig aanwezig op de oorspronkelijke overgang met de vaak geëgaliseerde aangrenzende landbouwpercelen. Een probleem is echter dat de beheerkosten van actief te beheren zomen stelselmatig worden onderschat. De door overheid en natuurorganisaties gehanteerde normkosten dekken de werkelijke kosten bij lange na niet, waardoor beheer, ook van uiterst waardevolle zomen, vaak achterwege blijft.

Bossen

Het kleine aantal aan bos gebonden bijensoorten is gebaat bij een vrij open bosstructuur met een karakteristieke, niet door braam of brandnetel overwoekerde bosondergroei, en met voor nestelen geschikt dood hout of zonbeschenen bodemplekjes. Het streven naar ouder en natuurlijker bos is gunstig voor deze soorten. In jonge productiebossen hebben ze baat bij omvorming waarbij steeds kleine stukjes bos worden gekapt, zogenaamde 'groepenkap'. Bij de traditionele beheervormen van middenbos- en hakhoutbeheer kan de bijenfauna soortenrijk zijn en bijzondere soorten omvatten, vooral door het dan eveneens voorkomen van zoom- en ruigtesoorten.

Ruderale vegetaties

Ruderale vegetaties krijgen in het natuurbeheer doorgaans weinig positieve waardering. Met name in voedselarme milieus zij ze echter van grote betekenis voor bijen en andere ongewervelden. Voor bijen is vooral het extra voedselaanbod van belang. Het niet grootschalig bestrijden of pleksgewijs zelfs wat begunstigen van dergelijke vegetaties, kan de voedselsituatie voor de lokale bijenfauna aanzienlijk verbeteren. Het positieve effect hiervan is vaak goed te zien langs duinpaden die jaarlijks met stro of houtsnippers worden verstevigd.
Voor sommige bijen zijn ruderale vegetaties ook van betekenis als nestbiotoop. Zij nestelen specifiek in de stengels van bijvoorbeeld toorts of bijvoet. De stengels van deze planten moeten dan minstens drie jaar blijven staan, want de stengels dienen vaak pas na het eerste jaar als nestplaats en leveren dan pas in het derde jaar een nieuwe generatie bijen. Bij een gefaseerd beheer moeten delen van de vegetatie dus minstens twee jaar blijven overstaan, iets wat in de praktijk echter zelden gebeurt.

Aandacht voor nestplekken

Veel bijen gebruiken specifieke nestplekken en nestelen daar dan vaak in grote kolonies. Van groot belang zijn kale bodems en dan met name zonbeschenen en beschut liggende steilranden (fig. 4). In Nederland zijn de meest waardevolle steilranden vrijwel steeds van kunstmatige oorsprong, bijvoorbeeld groeven, slootkanten, achtergelaten grondhopen. Vaak is hun betekenis voor bijen maar van korte duur. Steilranden raken overgroeid en beschaduwd, grondhopen worden alsnog opgeruimd en grote steile wanden in groeven worden afgevlakt en netjes afgewerkt. Het vaker behouden of zelfs creëren van zonnige steilranden zou voor veel bijen en andere ongewervelden van grote betekenis zijn. Ook kale zandpaden vormen een

belangrijke nestbiotoop. Bij aanwezigheid van grote nestkolonies wordt vaak gepleit voor afsluiting om te voorkomen dat bijen worden vertrapt. Betreding zorgt er echter juist voor dat de geschikte nestbiotoop (meestal een kale en/of verdichte bodem) behouden blijft en weegt vrijwel altijd ruimschoots op tegen het verlies aan individuen door vertrapping; de betreffende kolonie bevindt zich daar immers niet voor niets. Wanneer het geen afbreuk doet aan de biotoop, bijvoorbeeld doordat dichtgroei geen acuut risico vormt, valt vanuit ethische overwegingen (het ogenschijnlijk zinloos doodtrappen van dieren stuit veel natuurliefhebbers tegen de borst) tijdelijke afsluiting in de vliegtijd van de belangrijkste soorten te overwegen.
Ook actief behoud van oude (braam)struwelen en dood staand hout in bijvoorbeeld bosranden en hoogstamboomgaarden kan veel bijen helpen.
Lokaal kan aandacht voor zeer uitzonderlijke nestplekken bijdragen aan een bijzondere bijenfauna. In kalkrijke graslanden kunnen in slakkenhuisjes nestelende bijen voorkomen. Intensieve berijding of betreding van zulke graslanden decimeert het aantal slakkenhuisjes en daarmee de overlevingskans van de gespecialiseerde bijen. In Zuid-Limburg zijn enkele bijen die hun nesten metselen op grotere zonbeschenen stenen, nagenoeg verdwenen. Ten behoeve van het beheer zijn dergelijke stenen steeds uit de graslanden verwijderd en steenhopen aan de rand van de percelen zijn overgroeid geraakt. Het laten liggen of zelfs terugbrengen van grotere stenen in de graslanden en het onbegroeid houden van steenhopen zou een bijdrage kunnen leveren aan de instandhouding van deze soorten.

Agrarisch gebied: dramatische achteruitgang door te veel dynamiek en te weinig variatie

Algemeen

Anders dan vroeger is de landbouw tegenwoordig zeer bijonvriendelijk (fig. 5). Percelen worden intensief bewerkt, meststoffen en bestrijdingsmiddelen worden overdadig toegediend en verschillende teelten wisselen elkaar snel af. Tegelijkertijd is het aantal randstructuren en kleine landschapselementen door schaalvergroting en verlies van hun functionaliteit sterk achteruitgegaan. Afgezien van incidenteel voedselaanbod hebben akkers en graslanden amper nog betekenis voor bijen. Alleen de resterende niet-agrarische landschapselementen bieden nog overlevingskansen, maar deze verslechteren over het geheel genomen nog steeds door randeffecten van de landbouw. Recent onderzoek laat dan ook zien dat in veel landbouwgebieden nauwelijks nog bijen voorkomen, ook niet bij toepassing van gesubsidieerd agrarisch natuurbeheer (KOHLER ET AL. 2007). Soortenrijkere bijenfauna's resteren alleen in gebieden met een redelijk netwerk aan kleine landschapselementen en alleen dan wanneer deze elementen niet stelselmatig met landbouwvoertuigen worden bereden en niet worden meebemest en meebespoten.

Gras- en bouwland

Agrarische percelen kunnen voor bijen iets aan betekenis terugwinnen door inheemse kruiden meer plek te gunnen. Bij graslanden zou in plaats van kunstmest weer meer gebruik kunnen worden gemaakt van stikstofbindende vlinderbloemigen zoals klavers. Voor veel bijen zijn vlinderbloemigen een zeer belangrijke voedselbron. Bij akkers kunnen randstroken met inheemse akkerflora of braaklegging een belangrijke bijdrage leveren aan de lokale bijenstand. In Engeland blijkt een combinatie van bovengenoemde maatregelen positief voor een aantal bedreigde hommelsoorten (GAMMANS 2011, HYMETTUS 2010). In Zuid-Limburg lijken ook solitaire bijen baat te hebben bij akkerrandstroken en hamsterreservaten (Anne Jan Loonstra & Ivo Raemakers eigen waarneming). Omschakeling naar biologische landbouw is eveneens gunstig voor zowel algemene als enkele bedreigde soorten (GULDEMOND ET AL. 2007). Het leidt echter niet tot herstel van de historische bijenfauna en bijzondere soorten blijven schaars.



Figuur 5
In veel Nederlandse agrarische landschappen komen nauwelijks bijen voor als gevolg van overbemesting, intenstief landgebruik, het gebruik van bestrijdingsmiddelen en ongunstig maaibeheer.

Overige landschapselementen

Ondanks de bijonvriendelijkheid van de gangbare landbouw, kunnen kleine landschapselementen in landbouwgebied toch nog een redelijke bijenfauna in stand houden. Veel bijen hebben namelijk een klein minimumareaal zodat het geringe oppervlak van kleine landschapselementen toch al snel volstaat. Een netwerk met een afwisseling van ruigten, zomen, struwelen, houtsingels en grasland biedt de beste perspectieven voor een gevarieerde bijenstand. Het is dan wel zaak de invloed van landbouwactiviteiten, zoals drift van mest en bestrijdingsmiddelen en berijding door voertuigen, zo veel mogelijk te voorkomen.

Stedelijk gebied: meer bijen dankzij meer groen

Het stedelijk gebied wint aan betekenis voor wilde bijen. Dit is niet alleen een gevolg van de achteruitgang van bijen in het buitengebied maar ook door positieve ontwikkelingen in de stad zelf. De hoeveelheid groen is sterk toegenomen dankzij vele, weliswaar kleine tuintjes en meer openbaar groen. Dit laatste wordt doorgaans natuurvriendelijker beheerd dan in het verleden en zowel in dit openbare groen als in particuliere tuinen worden steeds meer inheemse plantensoorten toegepast (KOSTER 2000). Veel

uitheemse planten worden overigens evenmin versmaad door onze bijen. Dit heeft er inmiddels toe geleid dat sommige gespecialiseerde soorten tegenwoordig meer in de stad dan in het buitengebied zijn aan te treffen. Goede voorbeelden zijn de klokjesdikpoot *Melitta haemorrhoidalis* die prima uit de voeten kan met Zuid- en Oost-Europese tuinklokjes en de lathyrusbij *Megachile ericetorum* die graag pronkerwt en brede lathyrus bezoekt (RAEMAKERS 2001). Mogelijk heeft ook het warmere stadsklimaat een positief effect op de wilde bijenstand. Een recent fenomeen in opmars is het aanbieden van kunstmatige nestgelegenheid. Welke effecten dit op de bijenstand gaat hebben is nog onzeker. Duidelijk is wel dat nestgelegenheid een belangrijke beperkende factor vormt. Kunstmatige nestgelegenheid wordt vrijwel steeds snel gekoloniseerd en dankzij deze nesthulp blijken verscheidene soorten binnen enkele jaren grote populaties te kunnen opbouwen. Overigens wordt de nestschaarste in de stad deels veroorzaakt door het gebruik van cement dat in tegenstelling tot de ouderwetse mortel niet voor bijen doorgraafbaar is en door het grotendeels verdwijnen van leem en hout als (uitwendig) bouwmateriaal.

Binnen het stedelijk gebied nemen emplacementen, industrie- en bedrijventerreinen een bijzondere positie in. Hier liggen vaak ruderale terreinen die voor bijen aantrekkelijk zijn (zie boven onder 'Natuurgebied').

Concurrentie met honingbijen

Sinds enkele decennia staat de concurrentie tussen honingbijen en wilde bijen in Europa in de belangstelling. In Nederland werd de discussie mede aangewakkerd doordat imkers ook kasten gingen plaatsen in tot dan toe ook weinig tot niet bezochte natuurgebieden om te compenseren voor wegvallende belangrijke nectarbronnen zoals koolzaadvelden en heide (vergrassing). Natuurbeschermers en liefhebbers van wilde bijen gaan er doorgaans van uit dat honingbijen wel degelijk een negatief effect kunnen hebben op wilde bijen (BRUGGE ET AL. 1998). Imkers verwachten juist een zeer beperkt effect. Zij beschouwen de honingbij als een inheemse soort en door nichedifferentiatie zou concurrentie nauwelijks optreden (BLACQUIÈRE 2010A, KOSTER 1998). In Europa is het tot dusver niet gelukt om onomstreden onderzoeksresultaten op dit gebied te produceren. Van buiten Europa zijn er wel voorbeelden van hoe de honingbij buiten haar oorspronkelijke areaal andere bijensoorten verdringt. Recent Israëlisch onderzoek (SHAVIT ET AL. 2009) laat zien dat wilde bijen ook binnen het oorspronkelijke areaal van de honingbij concurrentie kunnen ondervinden. Het negatieve effect is sterk afhankelijk van de bijensoort, de lokale situatie en klimatologische omstandigheden. Opvallend is de constatering dat nogal wat wilde bijen geen uitwijkgedrag vertonen wat betreft bloembezoek of dagelijks activiteitspatroon, maar simpelweg worden verjaagd door de honingbijen. Feitelijk ondersteunen deze waarnemingen het standpunt dat Nederlandse natuurbeschermers tot dusver innamen, namelijk dat concurrentie onder bepaalde omstandigheden kan optreden en dat terughoudendheid bij de plaatsing van honingbijvolken gepast is aangezien natuurgebieden bedoeld zijn voor de instandhouding van wilde planten en dieren. Op basis van eerder overleg tussen natuurbeheerders en imkers (SMEEKENS 1998) wordt geadviseerd om ten hoogste twee à drie volken per 100 hectare te plaatsen. In traditioneel door imkers bezochte landschappen met een groot voedselaanbod, zoals heide en wilgenstruwelen, is de terughoudendheid vooral vanuit cultuurhistorische overwegingen minder en wordt een maximum van vier volken per hectare (dus 400 per honderd hectare!) voorgesteld. Op basis van recente ervaringen van Van der Spek (2010) hanteert Staatsbosbeheer inmiddels echter een veel stringenter plaatsingsbeleid met bijvoorbeeld voor struikhei slechts 0,5, voor dopheide 0,25 en voor wilg 0,75 volk per hectare goed bloeiend gewas.

Klimaatverandering

Door een toename van broeikasgassen in de atmosfeer wordt verwacht dat de gemiddelde temperatuur in Nederland gaat stijgen. De meeste bijen zijn warmteminnende dieren zijn en bij opwarming zullen zich door verschuivende areaalgrenzen waarschijnlijk meer bijen in ons land vestigen dan dat er verdwijnen. Deze ontwikkeling lijkt inmiddels al ingezet. Vrijwel jaarlijks worden er nieuwe bijensoorten in ons land waargenomen. Mogelijk hebben enkele aan een koeler klimaat aangepaste soorten inmiddels last van de opwarming, maar bij hun achteruitgang of verdwijning valt zelden aan te geven wat de sleutelfactor is. Door hun mobiliteit kunnen bijen klimaatveranderingen in beginsel prima bijbenen. Voorbeelden van areaaluitbreidingen in Nederland waarbij klimaatverandering op zijn minst een rol lijkt te spelen zijn te vinden bij de tweekleurige zandbij *Andrena bicolor*, de grasbij *Andrena flavipes*, de gehoornde maskerbij *Hylaeus cornutus* en de waaiergroefbij *Lasioglossum pallens*. Dat het overigens nog veel sneller kan bewijzen de boomhommel *Bombus hypnorum*, die zich na de oversteek van het Kanaal binnen enkele jaren over een groot deel van Groot-Brittannië verspreidde (ROBERTS 2010) en vooral de klimopbij *Colletes hederae* die in luttele jaren vrijwel geheel West-Europa koloniseerde (FROMMER 2008, VEREECKEN ET AL. 2009). Ondanks hun dispersiecapaciteit zullen veel bijen toch in de problemen komen bij grote klimaatveranderingen. Veel bijen zijn immers gespecialiseerde bloembezoekers en veel planten hebben juist een



Figuur 6
Voor de stadse bijenfauna zijn bloemaanbod en het areaal groen sleutelfactoren, maar soms hebben zelfs nagenoeg volledig versteende milieus nog iets te bieden, zoals bij deze nestaggregatie van de pluimvoetbij tussen de klinkers van een emplacement.

zeer beperkte dispersiecapaciteit. Ook de binding aan open, schrale biotopen vormt een handicap. Zulke biotopen worden in heel Europa steeds schaarser door intensiverende dan wel extensiverende landbouw. Het bereiken van de resterende 'eilandjes' wordt daardoor steeds moeilijker. Om klimaatveranderingen het hoofd te bieden zijn deze soorten gebaat bij een goed opgebouwde ecologische hoofdstructuur, zowel binnen Nederland als op Europese schaal.

Bestrijdingsmiddelen en genetische modificatie

Over effecten van bestrijdingsmiddelen op wilde bijen is weinig bekend (BLACQUIÈRE 2010B). Met enige regelmaat worden directe schadelijke effecten op honingbijen geconstateerd en hoogst waarschijnlijk zijn zulke middelen ook nadelig voor wilde bijen. Daarbovenop zijn er sterke aanwijzingen dat de gevoeligheid van wilde bijen niet per definitie overeenkomt met die van honingbijen. Middelen die honingbijen ongemoeid laten zouden dus wel schadelijk kunnen zijn voor wilde bijen. Voor zover schadelijke effecten zijn aangetoond, betreft het vrijwel steeds directe vergiftigingseffecten. Mogelijke langetermijneffecten en uitstralingseffecten zijn lastig te detecteren en worden nauwelijks onderzocht. Juist deze lastig aantoonbare effecten blijken verantwoordelijk voor de recente ophef rond een reeks nieuwe insecticiden op basis van neonicotinoïden. Deze insecticiden kwamen op de markt nadat standaardtoetsing geen significante schadelijke neveneffecten aan het licht bracht. Al snel kwamen er echter meldingen van (massale) honingbijensterfte (PISTORIUS ET AL. 2009) en experimenteel onderzoek wees op door neonicotinoïden veroorzaakte navigatieproblemen bij honingbijen (YANG ET AL. 2008) en schadelijkheid voor veel andere ongewervelden (KREUTZWEISER ET AL. 2008, TIŠLER ET AL. 2009). Of zulke effecten ook daadwerkelijk resulteerden in populatiebedreigende sterfte werd lange tijd betwist. Pas in 2012 werd onomstreden aangetoond dat neonicotinoïden bij normale toepassing kunnen zorgen voor zoveel extra mortaliteit dat honingbijvolken sterven (HENRY ET AL. 2012) en dat hommelvolken minder snel groeien en uiteindelijk (85%!) minder nieuwe koninginnen produceren (WHITEHORN ET AL. 2012). Het laatste onderzoek toont daarmee tevens aan dat in elk geval een deel van de wilde bijen (hommels) vrijwel zeker significant nadeel ondervindt. Het achterliggende probleem schuilt in het feit dat de huidige toelatingstests ervan uitgaan dat de toxiciteit van bestrijdingsmiddelen verwaarloosbaar is bij zeer lage concentraties.

BIJEN IN HET NEDERLANDSE NATUURBELEID

Met de uitgave van de *Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen* (PEETERS ET AL. 1999) begon de belangstelling voor bijen te groeien in kringen van natuurbeheerders en -beleidsmakers. De Vereniging Natuurmonumenten maakte zich als eerste bezorgd over de achteruitgang van de Nederlandse bijen en liet de bijenfauna van haar terreinen onderzoeken (REEMER ET AL. 1999). In deze rapportage werd ook aangegeven voor welke soorten Nederland naar verwachting een internationale verantwoordelijkheid draagt, namelijk de schorzijdebij *Colletes halophilus*, de schorviltbij *Epeolus tarsalis*, de ijszijdebij *Colletes impunctatus*, de waddenviltbij *Epeolus alpinus*, de waddenmetselbij *Osmia maritima* en de moerasmaskerbij *Hylaeus pfankuchi*). Samen met Staatsbosbeheer financierde Natuurmonumenten vervolgens een folder over bijvriendelijk beheer van natuurgebieden (REEMER & PEETERS 2002). Diverse inventarisaties van natuurgebieden zouden volgen. De resulterende rapportages zijn doorgaans voorzien van beheeradviezen om de plaatselijke bijenfauna te stimuleren (bv. LOONSTRA ET AL. 2008, NIEUWENHUIJSEN ET AL. 2007, VLIEGENTHART ET AL. 2010).

In de praktijk blijken natuurbeheerders daadwerkelijk aan de slag te gaan met de in de rapporten gegeven adviezen: uit een enquête onder terreinbeheerders bleek dat in een derde van de beheereenheden specifiek rekening gehouden wordt met bijen. In nog eens een derde van de beheereenheden worden bovendien maatregelen genomen die niet speciaal op bijen gericht zijn, maar waarvan bijen meeprofiteren (VAN TOOREN ET AL. 2007).

In 2003 werd de officiële Rode Lijst van de Nederlandse bijen opgesteld in opdracht van het toenmalige Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij (PEETERS & REEMER 2003). Als gevolg hiervan zijn gegevens over bijen nu beschikbaar via het Natuurloket (www.natuurloket.nl) en kunnen overheden, projectontwikkelaars en natuurbeheerders beter rekening houden met bijen bij het maken van hun plannen. De Rode Lijst is daarnaast een instrument bij het bepalen van prioriteiten in landelijke en regionale natuurbescherming. De 'officiële' plaats van bijen op een dergelijk beleidsdocument maakt ze extra zichtbaar in kringen waarin deze insecten doorgaans niet direct op belangstelling mogen rekenen.

Het verschijnen van de Rode Lijst stimuleerde provinciale overheden om bijen in hun natuurbeleid te betrekken. Voorbeelden zijn het gebruik van bijengegevens door de Provincie Gelderland in het opstellen van plannen om heideterreinen op de Veluwe met elkaar te verbinden (ZOLLINGER 2008), een beheervisie voor lijnvormige infrastructuur in het heuvelland (WALLIS DE VRIES ET AL. 2008) en het door de Provincie Zuid-Holland gestimuleerde onderzoek naar de roodrandzandbij *Andrena rosae* in de Biesbosch (REEMER ET AL. 2005).

Sinds 2007 is het 'Leefgebiedenbeleid' van het (voormalige) Ministerie van LNV van start gegaan. Op de soortenlijsten die bij dit beleid horen staan enkele bijensoorten. Dit heeft het mogelijk gemaakt dat er vanuit provinciale overheden projecten kunnen worden uitgevoerd waarvan bedreigde bijen profiteren. Tot nu toe is dit gebeurd voor de knautiabij *Andrena hattorfiana* in het Zuid-Limburgse heuvelland (Reemer et al. 2008a) en voor de moshommel *Bombus muscorum* op de Zuid-Hollandse eilanden (ROOS & REEMER 2009). Recent heeft het ministerie een nieuw – nog lopend – onderzoek opgestart naar het wel en wee van de Nederlandse honingbij én de wilde bijen, met als doel om de bestuiving van landbouwgewassen en natuurlijke vegetaties veilig te stellen (zie kader 'Lopend onderzoek' in hoofdstuk 13).

Verscheidene typen bestrijdingsmiddelen (bv. neonicotinoïden en diverse kankerverwekkende stoffen) blijven echter ook bij extreem lage dosering giftig en hun effect is dan sterk afhankelijk van de blootstellingstijd (TENNEKES 2010, TENNEKES & SÁNCHEZ-BAYO 2012).

Zeer zorgelijk zijn ook de recente plannen om door genetische modificatie honingbijrassen te ontwikkelen die resistent zijn tegen bestrijdingsmiddelen (vgl. BENEDICT ET AL. 2010). Dergelijke middelen zouden desastreus kunnen zijn voor wilde bijen in landbouwgebieden.

Gezien het grote belang van bestuivers voor onze voedselvoorziening is het raadzaam om het toelatingsbeleid voor bestrijdingsmiddelen aan te passen. Naast een betere toetsing die ook wilde bestuivers en langetermijneffecten beschouwt, is het verstandig om een voorzorgsbeginsel te hanteren zodat het huidige 'ja, tenzij schadelijk' wordt vervangen door 'nee, tenzij niet of nauwelijks schadelijk'.

HOOFDSTUK 13 BIJEN EN DE MENS

THEO M.J. PEETERS
PIETER VAN BREUGEL

Bijen en mensen hebben een lange gezamenlijke historie. Enerzijds zorgen bijen door de bestuiving van natuurlijke vegetaties en cultuurgewassen voor een belangrijke bijdrage aan de natuur en onze voedselproductie. Anderzijds worden ze soms als lastig beschouwd. Twee groepen van bijen krijgen hier extra aandacht omdat de mens een speciale band met deze bijen heeft opgebouwd: honingbijen en hommels.

BIJEN ALS BESTUIVERS IN DE LANDBOUW

Ongeveer 10.000 jaar geleden ontdekte de mens hoe hij dieren en later ook planten kon domesticeren. Door deze domesticatie hoefde er niet langer gejaagd en verzameld te worden en verdween de noodzaak om in kleine groepen te leven en als nomaden op het ritme van de seizoenen rond te trekken. Sinds die tijd worden door de mens op vrij grote schaal bijen gehouden, met name de westelijke honingbij *Apis mellifera*, de oostelijke honingbij *Apis cerana* en angelloze bijen (Meliponini). In de afgelopen 60 jaar zijn aan dat lijstje steeds meer bijensoorten toegevoegd. Deze ontwikkeling zet versneld door nu zich recent problemen voordoen rond toegenomen sterfte van volken van de honingbij (zie hoofdstuk 6).

Historie

De honingbij is tot op heden duidelijk de belangrijkste bestuiver in de agrarische sector. Andere bijen werden tot voor kort slechts ingezet op plekken waar bestuiving van honingbijen bepaalde problemen opleverde of voor gewassen die niet of niet effectief worden bestoven door honingbijen, zoals luzerne, rode klaver en appels. De indianen van tropisch Amerika houden al eeuwenlang diverse soorten angelloze bijen (Meliponini) voor honing en bijenwas (BIESMEIJER 1997, CORTOPASSI-LAURINO ET AL. 2006). Over de commerciële potenties van angelloze bijen voor de bestuiving van cultuurgewassen is nog weinig bekend (MEEUWSEN 2000, ROUBIK 1995, SLAA ET AL. 2000), maar de kweek van andere bijensoorten voor dit doel kan inmiddels als een nieuwe entomologische industrie worden beschouwd. Deze ontwikkeling werd in Noord-Amerika al eerder geconstateerd (BOHART 1972).

De eerste poging om bestuiving van rode klaver te verbeteren betrof de introductie van vier hommelsoorten in Nieuw-Zeeland vanuit Engeland in de jaren 1880. Hierdoor nam de productie van rode klaver in Nieuw-Zeeland enorm toe. In de jaren 1940 en 1950 werden in Noord-Amerika de bestuivingscapaciteiten van de alkalibij *Nomia melanderi* (zie kader) en de luzernebehangersbij *Megachile rotundata* onderzocht. Deze soorten werden vervolgens grootschalig ingezet als bestuivers van luzerne, een gewas dat vooral gebruikt wordt als veevoer.

In de jaren 1960 werden meer pogingen ondernomen voor introducties van solitaire bijen in nieuwe gebieden. *Megachile rotundata* werd vanuit de Verenigde Staten geïntroduceerd in Argentinië en Chili en later werden ook pogingen gedaan om de soort uit te zetten in Australië, Brazilië, Denemarken, India, Italië, Jordanië, Libië, Marokko, Mexico, Nieuw-Zeeland, Noorwegen, Spanje en Zweden. In het noorden van Japan wordt sinds 1958 *Osmia cornifrons* met succes gekweekt voor de bestuiving van appels. Deze soort is in de jaren 1970 vanuit Japan ook in de VS geïntroduceerd, waar ze gebruikt wordt als bestuiver van vroegbloeiend fruit zoals appels, peren en bessen. *Osmia cornifrons* is hier superieur aan de honingbij omdat ze ook vliegt bij kouder en vochtiger weer, vooral pollen verzamelt en

DE ALKALIBIJ *NOMIA MELANDERI*

Van luzerne (alfalfa), een van 's werelds belangrijkste veevoedergewassen, dat door honingbijen slecht wordt bestoven, zijn alternatieve bestuivers intensief bestudeerd. In het westen van de Verenigde Staten worden twee soorten wilde bijen massaal 'gekweekt' voor de bestuiving van alfalfa: de alkalibij *Nomia melanderi* (vanaf de jaren 1950) en de luzernebehangersbij *Megachile rotundata* (zie soorttekst en PITTS-SINGER & CANE 2011). De alkalibij is tot op heden de enige in de grond nestelende bijensoort die door de agrarische sector gestimuleerd wordt wegens haar bestuivende waarde.

Eén van de grootste uitdagingen voor de toepassing van wilde bijen als bestuivers in de landbouw is om op bepaalde tijden voldoende grote aantallen te kunnen leveren voor de bestuiving van de enorme hoeveelheid bloemen in grootschalige, intensieve monoculturen. Om een idee te geven: het aantal bloemen per hectare van een amandelboomgaard ligt rond twee miljoen, voor bessen tussen zes en 50 miljoen en voor luzerne tussen 120 en 500 miljoen (CANE 2008).

De alkalibij is inheems in droge streken van westelijk Noord-Amerika. De bij is generalist wat betreft bloembezoek en nestelt in grote groepen in vochtige, lemige bodems met een zilte oppervlaktelaag (vandaar de naam alkalibij). De bij nestelt dicht aan de oppervlakte en produceert één generatie per jaar. Een van de voordelen van de alkalibij is het ontbreken van koekoeksbijen, al treedt lokaal sterke predatie van de larven op door oliekevers en wolzwevers.

In de Touchetvallei (in de staat Washington), een gebied van 240 km², werden in 2006 16,7 miljoen vrouwtjes van de alkalibij geteld. Dit is de grootste populatie van niet-sociale bijen die wereldwijd bekend is. In de hele vallei werd in totaal 20 ha (0,6% van de oppervlakte aan luzerne) ingericht als nestbedden voor deze bestuiver. De groei van de populatie in sommige nestbedden was zeer spectaculair. Zo werd één van de nestbedden in 1973 geïmplanteerd met nesten waarin ongeveer 550 vrouwtjes nestelden. Na 33 generaties werden 5,3 miljoen vrouwelijke afstammelingen geteld. De nestdichtheid bereikte een waarde van maar liefst 713 nesten per m². Voor meer informatie zie Cane (2008).

meer bloemen per dag bezoekt dan de honingbij. Tevens is de soort niet agressief en steekt zelden. Andere *Osmia*-soorten die tegenwoordig worden ingezet voor de bestuiving van appel, pruimen en amandel zijn *O. bicornis*, *O. cornuta*, *O. lignaria* en *O. ribifloris* (SAMPSON ET AL. 2004). In Nederland wordt op beperkte schaal alleen de rosse metselbij *Osmia bicornis* (= *rufa*) gebruikt voor de zaadteelt in kassen (VAN DER STEEN 1997, VAN DER STEEN & DE RUIJTER 1991).

Veel hommels zijn door hun langere tong in vergelijking met honingbijen betere bestuivers van rode klaver, waarin de nectar diep in de bloemen verstopt zit. Ook speelden hommels al een bescheiden rol in de bestuiving van appels in koudere streken zoals Scandinavië, waar de weersomstandigheden voor honingbijen ongunstig zijn (HOLM 1966). De echte doorbraak van hommels als commerciële bestuivers ontstond in Nederland en België. Zeer belangrijk was het onderzoek aan hommels door Röseler in Würzburg vanaf het midden van de jaren 1960. Hij bestudeerde hormonale aspecten van de ontwikkeling en voortplanting van de koningin en de werksters. Daaruit kwam in de jaren 1970 een methode voort om onafhankelijk van het natuurlijke seizoen koninginnen aan te zetten een kolonie op te starten (RÖSELER 1985). In Utrecht werd omstreeks die tijd, in nauwe samenwerking met Röseler, begonnen met onderzoek naar de sociale aspecten van de organisatie en ontwikkeling van een hommelkolonie (Velthuis, Van Honk, Duchateau, Van Doorn e.a.). Velthuis realiseerde zich de potentiële mogelijkheden voor het gebruik van hommels in de land- en tuinbouw, maar contacten daarover met vertegenwoordigers van het Ministerie van Landbouw leverden maar weinig suggesties op voor praktijkonderzoek. In 1982 werd een experiment gedaan in de zaadteelt van *Primula* (zie VELTHUIS & COBB 1991), dat werd afgebroken toen het deelnemende bedrijf het exclusieve gebruik van de nieuwe techniek claimde. In 1985 startte C. van Heemert met experimenten voor de bestuiving van kastomaten door honingbijen, die toentertijd met de hand werden bestoven. De experimenten slaagden, met name omdat de honingbijen in een verwarmde en gesloten kas in de winter geen alternatieven hadden. Dit succes creëerde een markt voor insectenbestuiving van tomaten. De echte doorbraak van hommels als commerciële bestuivers ontstond in 1985 in België. R. de Jonghe, veearts en verwoed kweker en onderzoeker van hommels, zag tijdens zijn vakantie dat hommels tomatenbloemen in trilling brachten. Dat leidde in 1986 tot een bestuivingsexperiment met hommels in een tomatenkas in Limburg, met sensationeel resultaat. De tomaten uit deze kas waren van topkwaliteit en brachten, op de overvoerde tomatenmarkt, recordbedragen op. Hommels bleken effectievere bestuivers van tomaat (RAVENSTIJN & NEDERPEL 1988). Honingbijen zijn, in tegenstelling tot hommels, namelijk niet in staat tot 'buzzing' (zie hoofdstuk 4) en daardoor minder effectieve bestuivers van nachtschadeachtigen als aubergine, courgette, paprika en tomaat, en evenmin van kiwi en dopheideachtigen als blauwe bes en cranberry. Het jaar erop bezocht een delegatie tomatentelers uit Limburg het laboratorium in Utrecht om 'even' te leren hoe je hommels moet kweken. De Jonghe had toen al zijn bedrijf Biobest gestart, spoedig gevolgd door de firma Koppert en diverse kleinere ondernemers. Praktijkonderzoek werd gestart door de Ambrosiushoeve (Van Heemert, De Ruijter, Van den Eijnde e.a.) terwijl het wetenschappelijk onderzoek in Utrecht bijdroeg aan meer fundamenteel inzicht dat leidde tot verbeteringen in de efficiëntie van het commercieel kweken. Zo werd het spoedig mogelijk af te zien van het zeer omstreden massaal vangen van koninginnen in de natuur. Vanaf 1989 werd de kweek van hommels in België en Nederland een groot economisch succes, met een wereldwijde export. Voor een overzicht van de voor- en nadelen van het gebruik van hommels in kassen, zie De Ruijter (2000) en Velthuis & Van Doorn (2006).

Naast het groeiende besef dat honingbijen op sommige terreinen minder goed functioneren dan andere bestuivers is het strategisch riskant om te veel van één bestuiver afhankelijk te zijn. Zo hebben honingbijvolken de afgelopen decennia zwaar te leiden onder de parasitaire varroamijten en diverse ziekteverwekkers. Dit heeft het zoeken naar alternatieve bestuivers verder aangewakkerd. Om het slepen met bijen, en daardoor de verhoogde risico's van import van ongewenste pathogenen plus de kans op genetische vervuiling te voorkomen, wordt ook steeds meer op regionale schaal gekweekt met bijen. Daarbij wordt ook steeds meer gebruik gemaakt van inheemse soorten. Voorbeelden van bijen waarmee inmiddels op regionale schaal wordt geëxperimenteerd zijn *Xylocopa pubescens* voor de bestuiving van meloen, passiebloemen en 's nachts bloeiende cactussen in Israël (KEASAR 2010, SADEH ET AL. 2007), *Amegilla chlorocyanea* (een verwant van onze sachembijen *Anthophora*) voor de bestuiving van tomaat in kassen in Australië (HOGENDOORN ET AL. 2007) en *Centris analis* (eveneens verwant aan *Anthophora*) voor acerola (Barbadoskers, West-Indische kers) in Brazilië (OLIVEIRA & SCHLINDWEIN 2009).

In Nederland worden voor de bestuiving van gewassen in kassen tot op heden vooral honingbijen en aardhommels *Bombus terrestris* gebruikt.

Wereldwijde achteruitgang van bestuivers

Bestuivers vervullen een belangrijke functie in de meeste terrestrische ecosystemen. Ze bieden een noodzakelijke 'ecosysteemdienst' voor de overleving van zowel natuurlijke vegetaties als cultuurgewassen. Fruit-, groente- en zaadteelt van 87 van de 115 voornaamste gewassen wereldwijd zijn afhankelijk van bestuiving door dieren, met bijen als belangrijkste bestuivers (KLEIN ET AL. 2007). De economische waarde van insectenbestuiving voor de agrarische productie wereldwijd wordt geschat op 153 miljard euro; dat is 9,5% van de totale waarde van de agrarische productie in 2005 (GALLAI ET AL. 2009). Welke rol wilde bijen precies spelen in de bestuiving en de uiteindelijke productie van landbouwgewassen is overigens nog verre van duidelijk en dit is momenteel een belangrijk onderzoeksthema (HOEHN ET AL. 2008, REEMER & KLEIJN 2010, 2012, WINFREE & KREMEN 2009; zie ook kader 'Lopend onderzoek: wilde bijen in de Nederlandse landbouw').

De oppervlakte die in cultuur wordt gebracht voor de teelt van bestuivingsafhankelijke gewassen nam in de afgelopen decennia enorm toe, wat erop duidt dat de behoefte aan bestuivers in de nabije toekomst eveneens enorm zal stijgen (AIZEN & HARDER 2009). Er is een recente afname van populaties

LOPEND ONDERZOEK: WILDE BIJEN IN DE NEDERLANDSE LANDBOUW

JEROEN SCHEPER
MENNO REEMER
DAVID KLEIJN

De economische waarde van bestuiving van voedselgewassen door insecten wordt in Nederland op circa 1,1 miljard euro geschat (BLACQUIÈRE 2009). Van de bloembezoekende insecten dragen bijen veruit het meest bij aan de bestuiving van landbouwgewassen (FREE 1993). De gedomesticeerde honingbij wordt over het algemeen als de belangrijkste bestuiver van insectbestoven landbouwgewassen beschouwd, maar ook wilde bijensoorten dragen daaraan bij (O'TOOLE 1993) en recente studies suggereren dat het belang van wilde bijen voor de bestuiving van gewassen tot op heden is onderschat (BREEZE ET AL. 2011, GARIBALDI ET AL. 2011). Hoewel de meer dan 350 soorten wilde bijen in Nederland een belangrijke rol spelen bij de bestuiving van de wilde flora, is er weinig bekend over de relevantie van de verschillende wilde bijensoorten voor bestuiving van landbouwgewassen. In het licht van recente berichten over achteruitgang van honingbijen, rijst dan ook de vraag in hoeverre wilde bijensoorten de rol van de honingbij als bestuiver van gewassen kunnen overnemen. In 2010 is op initiatief van het Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie een meerjarig onderzoek gestart naar de relevantie van wilde bijen voor de Nederlandse landbouw, uitgevoerd door Alterra (Wageningen) en EIS-Nederland (Leiden). Om inzicht te krijgen in het belang van wilde bijen voor bestuiving van landbouwgewassen zijn twee deelprojecten opgestart: 1 analyse van het bloembezoek en pollendieet van wilde bijen; en 2 veldonderzoek in appel- en perenboomgaarden. Hieronder een korte omschrijving van deze (nog niet afgeronde) projecten en een samenvatting van de voorlopige resultaten. Voor meer informatie zie Scheper et al. (2011) en Reemer & Kleijn (2012).

Analyse van bloembezoekgegevens en pollendieet

Om te onderzoeken welke wilde bijensoorten potentieel van belang zijn voor de Nederlandse landbouw is gebruik gemaakt van bloembezoekgegevens in het bijenbestand van EIS-Nederland (zie hoofdstuk 10). Bij de analyse van het bloembezoek van de bijen is gekeken naar de plantengenera waartoe land- en tuinbouwgewassen behoren die door insecten bestoven worden, in het vervolg aangeduid met 'gewasgenera'. Hierbij is de aanname gemaakt dat als een bepaalde bijensoort is waargenomen op een bepaalde plantensoort, de bijensoort ook bloemen bezoekt van de gewassoorten die tot dit genus behoren. Er wordt dus van uit gegaan dat een bijensoort die bijvoorbeeld is waargenomen op een niet-gewassoort als vogelkers *Prunus padus* in principe ook de bloemen bezoekt van de gewassoorten zoete kers *P. avium*, zure kers *P. cerasus,* pruim *P. domestica* en perzik *P. persica.* De relevantie van bestuiving door wilde bijen is onderzocht voor 155 verschillende gewasgenera (43 plantenfamilies). Daarnaast is in meer detail gekeken naar de qua areaal belangrijkste insectbestoven openteeltgewassen in Nederland.

Analyse van de gegevens in de bijendatabase laat zien dat er van de 358 Nederlandse soorten 262 (78%) op ten minste één gewasgenus zijn aangetroffen. Tabel 1 geeft de 20 bijensoorten weer die op het grootste aantal gewasgenera zijn waargenomen. Al deze bijensoorten komen algemeen voor en hebben geen of een positieve trend, op de afgenomen veldhommel na. In de bijendatabase zijn op 89 (57%) van de 155 geselecteerde genera van land- en tuinbouwgewassen wilde bijen aangetroffen (totaal 6165 waarnemingen). Veruit de meeste soorten wilde bijen zijn aangetroffen op het gewasgenus *Rubus* (braam): maar liefst 131 soorten bijen, oftewel meer dan een derde van het totale aantal Nederlandse wilde bijensoorten.

Tabel 2 laat de aantallen soorten bijen zien die aangetroffen zijn op de gewasgenera van de belangrijkste openteeltgewassen in Nederland. Op appel *Malus sylvestris*, het qua areaal belangrijkste openteeltgewas in Nederland, zijn volgens het EIS-databestand 16 bijensoorten waargenomen (maar zie de paragraaf hieronder over het veldonderzoek in appel- en perenboomgaarden). Het grootste aantal soorten bijen (60) is gevonden op *Brassica*, het genus waartoe koolzaad behoort.

Uit bovenstaande komt naar voren dat het merendeel van de Nederlandse wilde bijensoorten in principe een bijdrage kan leveren aan de bestuiving van landbouwgewassen. Wel moet worden benadrukt dat de gepresenteerde resultaten slechts een indicatie geven van het potentiële belang van de onderzochte bijensoorten voor bestuiving van landbouwgewassen. De aanname dat als een bij een bepaalde plantensoort van een genus bezoekt, het ook andere plantensoorten binnen datzelfde genus bezoekt, hoeft bijvoorbeeld niet altijd op te gaan. Zo kan binnen een genus de bloemmorfologie en fenologie van plantensoorten zodanig verschillen dat deze aanname onwaarschijnlijk lijkt. Bovendien staat

Lees verder op volgende pagina

Tabel 1
De 20 soorten bijen die op het grootste aantal gewasgenera zijn aangetroffen.

Bijensoort	Aantal gewas-genera	Status / trend
tuinbladsnijder *Megachile centuncularis*	32	algemeen / geen trend
rosse metselbij *Osmia bicornis*	28	zeer algemeen / toegenomen
gewone maskerbij *Hylaeus communis*	26	zeer algemeen / toegenomen
akkerhommel *Bombus pascuorum*	24	zeer algemeen / geen trend
gewone geurgroefbij *Lasioglossum calceatum*	23	zeer algemeen / toegenomen
steenhommel *Bombus lapidarius*	22	zeer algemeen / geen trend
aardhommel *Bombus terrestris*	21	zeer algemeen / geen trend
tuinmaskerbij *Hylaeus hyalinatus*	21	algemeen / geen trend
weidehommel *Bombus pratorum*	18	zeer algemeen / geen trend
roodpotige groefbij *Halictus rubicundus*	18	zeer algemeen / geen trend
grasbij *Andrena flavipes*	16	zeer algemeen / sterk toegenomen
tuinhommel *Bombus hortorum*	16	algemeen / geen trend
blauwe metselbij *Osmia caerulescens*	16	vrij algemeen / geen trend
roodgatje *Andrena haemorrhoa*	15	zeer algemeen / toegenomen
grote wolbij *Anthidium manicatum*	15	vrij algemeen / geen trend
parkbronsgroefbij *Halictus tumulorum*	15	zeer algemeen / toegenomen
grote bladsnijder *Megachile willughbiella*	15	algemeen / toegenomen
zwartbronzen zandbij *Andrena nigroaenea*	14	algemeen / geen trend
veldhommel *Bombus lucorum*	14	algemeen / afgenomen
heidebronsgroefbij *Halictus confusus*	14	algemeen / toegenomen



Figuur 1
Appelboomgaard bij Zaltbommel, met op de achtergrond de rivierdijk van de Waal, waar het met oranje vlaggetjes gemarkeerde onderzoekstransect loodrecht op ligt.

Tabel 2
Aantallen aangetroffen soorten wilde bijen op de gewasgenera van de qua areaal (>500 ha in 2009) belangrijkste openteeltgewassen in Nederland.

Gewassoort	Gewasgenus	Areaal (hectare)	Aantal bijensoorten
appel	*Malus*	9129	16
peer	*Pyrus*	7800	2
aardbei	*Fragaria*	3055	7
koolzaad	*Brassica*	2634	60
tuinboon, veldboon	*Vicia*	2189	28
blauwmaanzaad	*Papaver*	679	12
zwarte bes	*Ribes*	530	23
blauwe bes	*Vaccinium*	526	48

bloembezoek niet noodzakelijkerwijs gelijk aan bestuiving of zelfs aan transport van pollen. Het gelijkstellen van bloembezoek op een bepaald gewasgenus aan bestuiving van het betreffende gewas, kan dan ook leiden tot een overschatting van het belang van de waargenomen bloembezoekende bijensoorten voor de bestuiving van het gewas in kwestie.
In aanvulling op de analyse van de bloembezoekgegevens wordt daarom het pollendieet van een selectie van wilde bijensoorten onderzocht om het aandeel gewassen in de pollendiëten te bepalen. Inzicht in het pollendieet van wilde bijensoorten, dat aan de hand van aanwezig stuifmeel aan de verzamelapparaten van bijen kan worden verkregen, geeft informatie over de gewassen waarvan daadwerkelijk stuifmeel is verzameld en getransporteerd, en geeft een beter beeld van het potentiële belang van de bijensoorten voor bestuiving van de gewassen. Een probleem hierbij is echter dat veel wilde bijensoorten tegenwoordig zeldzaam zijn geworden in agrarische gebieden en slechts nog worden aangetroffen in natuurgebieden of stedelijke toevluchtsoorden. Hierdoor is het moeilijk om in te schatten welke drachtplanten de verschillende wilde bijensoorten bij voorkeur bezoeken en in hoeverre daar de in het landelijk gebied geteelde landbouwgewassen onder vallen. Dit probleem kan worden omzeild door te onderzoeken van welke planten bijen stuifmeel verzamelden vóórdat de bijen (en eventuele waardplanten) zeldzaam werden (KLEIJN & RAEMAKERS 2008). Stuifmeel van verschillende plantensoorten heeft een unieke vorm en blijft eeuwenlang herkenbaar. Aan de hand van de samenstelling van het stuifmeel dat de bijen in het verleden hebben verzameld, kan dus op een efficiënte manier worden vastgesteld welke plantensoorten (en landbouwgewassen) gebruikt werden door welke soorten bijen voordat ze zeldzaam werden (zie kader 'Het maken van een pollenpreparaat' in hoofdstuk 14).
Op basis van gegevens uit het EIS-databestand zijn 75 polylectische bijensoorten geselecteerd die tot en met 1950 algemeen of vrij algemeen voorkwamen in Nederland, en waarvan de vrouwtjes het verzamelde stuifmeel extern aan hun lichaam transporteren. In natuurhistorische musea zijn de entomologische collecties van deze soorten onderzocht op de aanwezigheid van vrouwtjesbijen die vóór 1950 gevangen zijn, en waarvan pollen aanwezig waren aan het verzamelapparaat (achterpoten of buikschuier). Tot nu toe zijn de entomologische collecties van het Naturalis Biodiversity Center, het (voormalige) Zoölogisch Museum Amsterdam, het Natuurmuseum Fryslân, het Natuurhistorisch Museum Rotterdam en het Natuurmuseum Brabant bezocht om stuifmeel te bemonsteren. In totaal is stuifmeel bemonsterd van circa 2500 individuen bijen. Eind 2012 zal de analyse van het pollendieet voltooid zijn.

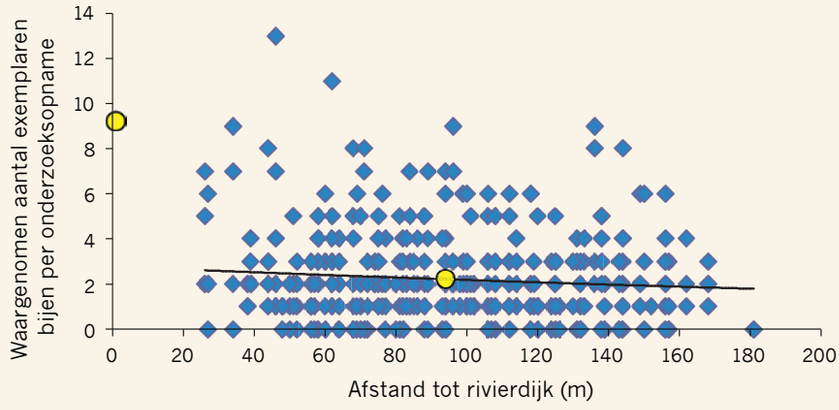
Veldonderzoek in appel- en perenboomgaarden

Appel en peer zijn in Nederland de belangrijkste door insecten bestoven openteeltgewassen (tabel 2). Om te achterhalen welke wilde bijensoorten mogelijk van belang zijn voor de bestuiving van deze fruitsoorten, zijn in 2010 en 2011 veldstudies uitgevoerd in zes appel- en zes perenboomgaarden langs de Waal (fig. 1). Om te kunnen onderzoeken op welke afstanden van hun nestelplekken de wilde bijen nog de appel- en perenbloesems bezoeken, zijn alleen boomgaarden geselecteerd die direct aan de rivierdijk grenzen en waarvan de bomenrijen loodrecht op de dijk staan. Rivierdijken zijn bij veel bijensoorten geliefd als nestelplek wegens hun schuine hellingen (warmte-instraling door de

van honingbijen in Europa en Noord-Amerika (POTTS ET AL. 2010A). Ook zijn er aanwijzingen dat, althans in West-Europa en Noord-Amerika, populaties van diverse wilde bijen sterk teruglopen (zie hoofdstuk 11; BIESMEIJER ET AL. 2006, WILLIAMS ET AL. 2009). Deze feiten en ontwikkelingen vergroten de onrust onder bijenhouders, kwekers van door bijen bestoven gewassen en beleidsmakers. Er wordt onder wetenschappers soms zelfs gesproken van een 'bestuivingscrisis'.

Als belangrijkste oorzaken voor deze achteruitgang worden verandering van landgebruik, met als gevolg biotoopvernietiging (habitatverlies), habitatfragmentatie en achteruitgang van de kwaliteit van habitats (habitatdegradatie), pesticiden en vervuiling, exoten, ziekteverwekkers en klimaatverandering genoemd. Bij honingbijen zijn er aanwijzingen dat deze oorzaken elkaar ook nog eens kunnen versterken (POTTS ET AL. 2010B).

zon) en hun vaak schrale, bloemrijke vegetatie. Op de geselecteerde onderzoekslocaties konden transecten uitgezet worden die vanaf de rivierdijken de boomgaard in liepen, waar veel minder geschikte nestelplaatsen aanwezig zijn.
Zeven wilde bijensoorten bleken samen 77% van alle bloembezoeken op appel en peer voor hun rekening te nemen: grasbij *Andrena flavipes*, meidoornzandbij *A. carantonica*, roodgatje *A. haemorrhoa*, goudpootzandbij *A. chrysosceles*, aard-/veldhommel *Bombus terrestris/lucorum*, steenhommel *B. lapidarius* en akkerhommel *B. pascuorum*. Deze soorten kunnen als potentieel belangrijke bestuivers van appel en peer worden beschouwd. Appel en peer bleken sterk overeen te komen in de wilde bijensoorten die hun bloesems bezochten, met als opvallend verschil dat honingbijen en hommels een sterke voorkeur voor appelbloesems vertoonden. Perenbloesems werden nauwelijks door honingbijen bezocht; zelfs wanneer een bijenkast in de perenboomgaard stond, vlogen de honingbijen liever naar een nabijgelegen appelboomgaard.
De aantallen bijensoorten en -exemplaren op de bloesems namen significant af met toenemende afstand tot de dijk (fig. 2). Deze afname verloopt echter zeer geleidelijk, zodat verondersteld kan worden dat de afstand van de rivierdijk tot het einde van de boomgaard (maximaal 180 m) voor de aanwezige wilde bijen nog redelijk goed te overbruggen is.
Dat er in de rivierdijk daadwerkelijk veel bijen nestelen, wordt duidelijk uit tabel 3: op de rivierdijken zijn veel meer mannelijke en parasitaire bijen waargenomen dan in de boomgaarden. Dit suggereert dat er in de boomgaarden nauwelijks bijen nestelen. Immers, mannetjes patrouilleren vaak bij nestplaatsen op zoek naar vrouwtjes, en parasitaire bijen zoeken naar bijennesten om hierin hun eieren te leggen.
Hoe belangrijk de bijdrage van wilde bestuivers in de praktijk is bij de bestuiving van appel- en perenbloesems hangt sterk af van de inzet van honingbijen. Hoewel het plaatsen van honingbijkasten de absolute bijdrage van wilde bestuivers niet noodzakelijkerwijs sterk beïnvloedt, zal de relatieve bijdrage van wilde bestuivers hierdoor afnemen. Echter, het feit dat er in perenboomgaarden nauwelijks honingbijen werden waargenomen, ondanks dat er in de naburige appelboomgaarden volop honingbijen aanwezig waren, suggereert dat de rol van de honingbij in de perenteelt weinig prominent is.



Figuur 2
Aantal waargenomen exemplaren wilde bijen op appel- en perenbloesems per observatie, uitgezet tegen de afstand tot de rivierdijk.
De zwarte lijn duidt op een significante (p=0,019), negatieve lineaire correlatie.
De gele stippen duiden de gemiddelde aantallen exemplaren per opname aan op de dijk (links, op de y-as) en in de boomgaarden (rechts, midden in de grafiek).

Mogelijk wordt het belang van wilde bijen overschat in deze studie doordat de bemonsterde boomgaarden alle grensden aan kwalitatief hoogwaardig bijenhabitat (bloemrijke dijken). Over het algemeen neemt de talrijkheid van wilde bijen en de bestuivende diensten die ze verrichten af met toenemende afstand tot halfnatuurlijke habitats, terwijl honingbijen onafhankelijk van dit soort habitats voorkomen (RICKETTS ET AL. 2008). De bijdrage die wilde bijen aan de bestuiving van landbouwgewassen kunnen leveren is dan ook afhankelijk van de beschikbaarheid van geschikt bijenhabitat in het landschap. In boomgaarden die gesitueerd zijn in agrarische landschappen waarin weinig halfnatuurlijke habitats aanwezig zijn zal de rol van wilde bijen een stuk kleiner zijn, omdat bijen deze locaties niet kunnen bereiken vanuit hun nestplaatsen. Een belangrijk doel van deze studie was echter te verkennen welke soorten wilde bestuivers in potentie van belang zijn voor de landbouw. Dit kon het best onderzocht worden op locaties waar veel soorten wilde bestuivers toegang hebben tot landbouwgewassen.

Conclusie
In beide bovengenoemde onderzoeken is alleen naar bloembezoek gekeken en niet specifiek naar bestuiving en vruchtzetting. Desondanks kan op basis van de (voorlopige) resultaten geconcludeerd worden dat wilde bijensoorten in potentie een belangrijke rol kunnen spelen in de bestuiving van landbouwgewassen in Nederland.

Tabel 3
Percentages mannetjes en parasitaire bijen op totale aantallen exemplaren wilde bijen, in boomgaarden en op aangrenzende rivierdijken.

	Dijken	Boomgaarden
percentage mannetjes (exemplaren)	54% (456 van 848 exemplaren)	17% (155 van 903 exemplaren)
percentage parasitaire bijen (exemplaren)	32% (273 van 850 exemplaren)	0,7% (7 van 907 exemplaren)

HONINGBIJEN

Van de bloembezoekers is de honingbij de soort die de meeste plantensoorten bezoekt. Over de specifieke betekenis van de honingbij voor de wilde flora is minder bekend. Dijkstra & Kwak (2007) geven aan de hand van bloembezoekdata van honingbijen een analyse van het belang van de honingbij voor 498 wilde plantensoorten. Geen van deze planten heeft de honingbij als enige bestuiver en voor slechts tien zeldzame (stinsen-)planten kunnen problemen ontstaan bij het ontbreken van honingbijen. De betekenis van de honingbij voor de wilde flora in Nederland is volgens deze analyse nihil. In Vlaanderen komt men tot eenzelfde conclusie (ADRIAENS & LAGET 2008).
Voor cultuurgewassen ligt dit anders. Zonder honingbijen in de Nederlandse landbouw geen augurken, meloenen, aardbeien, frambozen en koolzaad. De honingbij mag dan

HAYO VELTHUIS

IMKERS EN HUN HONINGBIJEN

Alle soorten honingbijen worden door de mens bejaagd. Hun nesten in de natuur worden gezocht en beroofd van hun honing en het broed, vaak door op dit type jacht gespecialiseerde mensen. Met name in tropische landen is het eiwitrijke broed belangrijker dan de honing en wordt als grote lekkernij beschouwd. Twee van deze bijensoorten worden daarnaast ook in kasten gehouden, met het doel de honing te winnen en tegelijkertijd het bijenvolk in stand te houden. Het betreft de Aziatische honingbij *Apis cerana* (en haar nauw verwante zustersoorten) uit Azië en de westelijke honingbij *A. mellifera*, oorspronkelijk voorkomend in Afrika en Europa, en vandaar meegenomen naar alle continenten. Van *A. mellifera* kennen we meerdere rassen, die nogal verschillen in hun eigenschappen en daarmee in hun geschiktheid voor een op honingproductie gerichte domesticatie. De Europese rassen hebben zich in hun evolutie aangepast aan het winterklimaat, terwijl sommige van de Afrikaanse rassen juist bestand zijn tegen perioden van langdurige droogte of hogere omgevingstemperaturen. Voor het overleven van een lange en koude winter staken de Europese bijenrassen hun broedproductie, zodat ze de temperatuur in het nest kunnen verlagen, en leggen voor de winter een grote hoeveelheid brandstof in de vorm van honing aan. Afrikaanse rassen zijn veel minder aan een vaste nestplaats gebonden; bij ongunstige omstandigheden (klimaat, verstoring) verlaten ze het nest en vliegen als zwerm, over grote afstanden, naar een nieuwe omgeving. Het imkeren met zulke uiteenlopende bijenrassen is dan ook een heel verschillende bezigheid, al naar de geaardheid van de lokaal voorkomende bijen.



Figuur 3
In de oude korfimkerij werd een bijenvolk gesplitst door het langdurig trommelen op een bewoonde korf. De bijen verlaten dan hun raten en lopen in de lege korf die tegen de bewoonde wordt gehouden. Leraar Rob Plomp (Openluchtmuseum, Arnhem) demonstreert hier deze techniek aan zijn jeugdige cursisten. Imker Wouter Bronswijk laat het resultaat zien: veel bijen zijn in de nieuwe korf getrokken. Dan is de vraag: zit de koningin er ook bij? De 7-jarige Vera denkt haar te hebben gevonden.

In Nederland zijn ongeveer 7000 imkers. Samen hebben zij ongeveer 60.000 bijenvolken. De grote meerderheid van deze imkers heeft maar een of enkele bijenkasten in hun tuin, vooral om van deze sociale dieren te genieten en daarnaast een potje honing aan vrienden en familie te kunnen geven. Slechts ongeveer 500 imkers hebben 20 of meer volken, sommigen hebben zelfs enige honderden. De laatsten zijn beroepsimkers, de anderen vinden in de imkerij een vaak kleine bijverdienste. Deze inkomens halen ze vooral uit het verhuren van volken voor de bestuiving van de diverse fruitgewassen en van gewassen in kassen en tunnels. De honingopbrengst per volk is in Nederland te laag om de kosten van het houden van bijen te dekken.

De oudste aanwijzingen dat in onze streken bijen werden gehouden zijn gevonden in een afgegraven terp in de omgeving van Bremerhaven (Duitsland): restanten van een uit wilgentenen gevlochten korf, gedateerd rond 150 jaar na Christus. Vanaf het begin van de middeleeuwen is het bijenhouden goed gedocumenteerd dankzij beschrijvingen en afbeeldingen. Ook dan gaat het om korven, gevlochten van wilgentenen of van stro, vaak aan de buitenzijde afgedekt met mest of klei. Het huisvesten van bijenvolken in kasten kwam pas vanaf het begin van de twintigste eeuw in zwang, maar korfimkers kan men nog steeds in ons land aantreffen. In een korf zitten de raten tegen de wand vastgebouwd, terwijl in een kast de raten in uitneembare houten ramen worden gebouwd. Dit is mogelijk omdat de imker lamellen van was, waarin het patroon van de cellen van de raat is voorgedrukt, in deze ramen monteert. Het grote voordeel van ramen is dat ze uit de kast kunnen worden gehaald en dus allerlei aspecten van de ontwikkeling van het bijenvolk kunnen worden bestudeerd. Een korfimker neemt dat op een indirecte manier waar, onder andere via het gewicht van de korf en het vlieggedrag van de in- en uitvliegende bijen.

Om honing te winnen moet de imker zorgen dat zijn volken groot zijn: de honingopbrengst neemt haast kwadratisch toe met de grootte van het volk. Maar grote volken brengen ook het risico mee dat het volk zich wil gaan splitsen: het zwermen (zie hoofdstuk 6). Dat is, biologisch gezien, het doel van de kolonie: de vermenigvuldiging van het aantal kolonies. Hier maken we kennis met een interessant element in de biologie van sociale insecten (bijen, wespen, mieren, termieten). Een heel groot deel van de eieren die worden gelegd leveren nakomelingen op die zich niet voortplanten; het zijn de werksters die de kolonie in stand houden, doen groeien en verdedigen. Pas wanneer de kolonie van de honingbij omvangrijk is en de omstandigheden gunstig, kan de kolonie zich splitsen. Een deel verlaat de kast en vestigt zich elders.

Ter voorbereiding daarvan worden aparte cellen gebouwd waarin een vrouwelijke larf zich tot koningin ontwikkelt. De imker kijkt daarom regelmatig zijn volken na op zoek naar zulke cellen. Vindt hij ze, dan kan hij verschillende dingen doen. Ten eerste, om te voorkomen dat er een zwerm ontstaat die wellicht wegvliegt, kan hij op tijd zelf het volk in twee delen splitsen. Ten tweede kan hij het zwermen tijdelijk tegengaan door die koninginnencellen (waarvan de

ontwikkelingsduur 13 dagen is) steeds weg te nemen. En ten derde kan hij proberen het volk bijeen te houden door meer ruimte te bieden, zoals meer raatruimte beschikbaar stellen. Maar altijd zal het volk blijven streven naar het produceren van een zwerm. Sommige imkers zijn dan ook wekelijks met hun bijen bezig, maar de echte vakman kan, net als de korfimker, aan het gedrag van de bijen al veel aflezen.
Wanneer de imker honing oogst, ontneemt hij het volk de voorraden die de overleving gedurende de winter mogelijk zou moeten maken. Daarom worden bijenvolken in augustus en september gevoerd met een suikeroplossing, ongeveer 15 kg per volk. Ook in het voorjaar en de zomer wordt soms suikerwater gevoerd, wanneer klimaat en afwezigheid van voldoende bloesem tot stagnatie van de ontwikkeling van het volk zou leiden. Dan betreft het natuurlijk veel kleinere hoeveelheden suiker. De imker moet voorkomen dat bij het oogsten van honing vermenging met deze suiker optreedt. Zo'n vermenging wordt als fraude bestempeld. Honing van de imker verschilt van de gebruikelijke honing van de supermarkt door de wijze van oogsten. De honing wordt niet gefilterd, doorgaans alleen gezeefd, waardoor kleine bestanddelen zoals stuifmeelkorrels en minuscule wasdeeltjes nog aanwezig zijn. Onverhit bevat deze honing nog de oorspronkelijke aromastoffen, die bij industriële bewerking grotendeels verloren gaan. De imker kan doorgaans de specifieke botanische herkomst van de honing opgeven, omdat hij zulke drachtgebieden opzoekt: wilgenhoning, fruithoning, koolzaadhoning, lindenhoning en heidehoning zijn de meest voorkomende Nederlandse honingsoorten. Andere, zoals acacia- en klaverhoning, worden meestal geïmporteerd uit andere, meestal Europese landen.
Naast de van oorsprong Nederlandse honingbij werden bijen uit andere Europese landen geïmporteerd. Zo treffen we hybriden aan van de Italiaanse bijen, ingevoerd in de eerste helft van de twintigste eeuw. Tegenwoordig gaat de belangstelling van veel imkers uit naar het uit Oostenrijk en de Balkan geïmporteerde *carnica*-ras en naar de in Engeland geselecteerde Buckfastbijen. Deze rassen zijn veel zachtaardiger dan de Nederlandse bijen en lenen zich daarom voor gebruik binnen de bebouwde kom. Omdat de vegetatie van de agrarische gebieden haar bloemenrijkdom heeft verloren, zijn imkers meer en meer aangewezen op tuinen en plantsoenen voor een continue voedselvoorziening van hun bijenvolken.
Voor het in stand houden van de zachtaardigheid van de ingevoerde rassen moet veel werk worden verzet. Koninginnen paren hoog in de lucht met de darren uit andere volken, vaak op grote afstand van de kast van herkomst. Bovendien paren ze met zo'n 10-20 verschillende darren. Hybridisatie is dus schering en inslag. Daarom zijn er op de Waddeneilanden reservaten gesticht, waar hetzij de carnica's, hetzij de Buckfastbijen, als enige aanwezig zijn. Imkers kunnen hun nog onbevruchte koninginnen daarheen zenden. Ook worden daar koninginnen gekweekt, die een imker dan bevrucht en al kan kopen. Daarnaast vindt op kleine schaal ook kunstmatige bevruchting plaats.
Een belangrijk aspect van het bijenhouden is het bewaken van de gezondheid van het volk. De laatste decennia zijn veel bijenvolken te gronde gegaan aan nieuwe ziekten, zoals de varroamijt, die de poppen in de cellen parasiteert en die naast de eigen schade ook verantwoordelijk is voor een snelle verspreiding van enkele virusziekten. Imkers hebben een hart voor natuurlijke processen. Er is dan ook een begrijpelijke weerstand tegen het gebruik van acariciden (bestrijdingsmiddelen gericht tegen mijten). Gelukkig zijn er intussen methoden ontwikkeld op basis van mierenzuur en oxaalzuur, en op tijmolie, die een goede aanpak van de parasitaire mijt mogelijk maken. Naast deze mijten en daarmee samenhangende virussen lijken er ook andere factoren te zijn die een negatief effect hebben op de bijengezondheid. In dat kader staan verschillende landbouwbestrijdingsmiddelen in de belangstelling. Omdat honingbijen, naast het verschaffen van plezier in deze hobby, ook voor land- en tuinbouw van grote betekenis zijn, wordt er aandacht gegeven aan deze problematiek. Er is een onderzoekscentrum in Wageningen, daarnaast zijn er verschillende stichtingen door imkers opgericht met het doel de ziekteproblematiek in kaart te brengen en aan te pakken.
Imkers zijn verenigd in lokale organisaties, ieder onderdeel van een landelijke vereniging. De grootste is de Nederlandse Bijenhouders Vereniging (www.bijenhouders.nl, secretariaat@bijenhouders.nl, tel. 0317-422422). Binnen de lokale organisaties steunt men elkaar en worden er cursussen georganiseerd. Zulke steun is nodig, want imkeren is een heus vak, dat men niet in enkele seizoenen onder de knie krijgt.

ook nog steeds als belangrijkste bestuiver van veel cultuurgewassen worden genoemd. Dit succes hebben honingbijen vooral te danken aan het feit dat ze grote volken vormen, zeer veel planten bezoeken en er veel bekend is over het beheer van honingbijvolken. Honingbijen zijn gemakkelijk te vervoeren en inmiddels over de gehele wereld verspreid. Bovendien leveren ze honing.
Ook de cultuurhistorische en educatieve waarde van honingbijen is overduidelijk. De relatie tussen de mens en honingbijen is al zeer oud. Mensen eten vermoedelijk al sinds hun ontstaan fruit en zijn aangepast aan zoete voeding. Honing is één van de zoetste natuurlijk producten en het is zeer waarschijnlijk dat ook de eerste mensachtigen, naast vlees en plantaardig voedsel, zochten naar honingbijen en hun honing en ook het broed van honingbijen met veel eiwit erin op het menu hadden staan. Dit geldt wereldwijd voor honingbijen maar ook voor de verwante angelloze bijen (Meliponini) waarvan sommige soorten in grote groepen kunnen leven. Ook etnografische verslagen, oude rotstekeningen van honingverzamelaars in Spanje, India, Australië en Zuid-Afrika en het honingverzamelen van aan de mens verwante aapachtigen, geven sterke aanwijzigen dat ook de eerste hominiden bijenvolken actief opzochten en roofden (CRITTENDEN 2011). Van honingroof,

die ook in onze tijd nog in diverse delen van Afrika, Zuid-Amerika en Azië plaatsvindt, is het een relatief kleine stap naar het zelf houden van bijen. In tropische regio's met in de openlucht nestelende honingbijsoorten waarvan de nesten relatief makkelijk te verzamelen zijn, is de bijenhouderij minder ontwikkeld dan in de gematigde streken waar alleen de holbewonende soorten worden gevonden. Tevens zijn holbewonende honingbijen gemakkelijker te domesticeren dan de in de openlucht nestelende soorten. Voor meer informatie over de historie van de bijenhouderij, zie Crane (1999) en Oldroyd & Wongsiri (2006).
In Nederland worden honingbijen voor een deel gehouden voor de bestuiving van cultuurgewassen, maar het merendeel van de imkers houdt zijn bijen voor de honing. De manier waarop dat tegenwoordig in ons land gebeurt wordt beschreven in het kader 'Imkers en hun honingbijen'.

HOMMELS

Hommels zijn, nog meer dan honingbijen, zeer 'aaibare' bijen. Het wollige en kleurige uiterlijk, hun gezellige bromtoon en hun ijver geven hommels een opvallende en vriendelijke uitstraling. Hommels worden dan ook door de meeste leken als zodanig herkend. In 1994 en nogmaals in 2003 werd door de KNNV een landelijke publieksactie georganiseerd rond hommels, waarbij aan de hand van een zoekkaart de zes meest algemene hommels konden worden geregistreerd. Uit de grote hoeveelheid inzendingen en media-aandacht rond deze projecten blijkt de speciale band die veel mensen met hommels hebben.
Minder bekend is dat wereldwijd vijf hommelsoorten (*Bombus ignitus*, *B. impatiens*, *B. lucorum*, *B. occidentalis*, *B. terrestris*), op commerciële basis gekweekt worden voor de bestuiving van circa 20 gewassen. In Nederland is één van de grootste hommelkwekers ter wereld gevestigd (zie kader 'Hommels kweken in Nederland'). Vooral voor de tomatenteelt worden veel hommels ingezet. In de hommelteelt gaat jaarlijks meer dan 50 miljoen euro om en de gewassen bestoven door deze hommels hebben een geschatte waarde van ten minste 12 miljard euro (VELTHUIS & VAN DOORN 2006).
Het op grote schaal kweken en vervoeren van hommels voor de tuinbouw brengt ten minste twee belangrijke risico's met zich mee: genetische vervuiling en het overbrengen van ziekten door het ontsnappen van dieren uit de glastuinbouw. Het merendeel van de hommelkweek in Eurazië vindt plaats met de aardhommel *Bombus terrestris*, een soort waarvan negen ondersoorten worden onderscheiden (RASMONT ET AL. 2008). De ondersoort *B. terrestris dalmatinus* wordt in de commerciële kweek het meest gebruikt, ook buiten haar natuurlijke verspreidingsgebied. Mogelijk zal vroeg of laat verdringing of hybridisatie optreden in gebieden waar

HOMMELS KWEKEN IN NEDERLAND

ADRIAAN VAN DOORN

Nadat in 1987 een eerste aanzet daartoe gegeven was in België (Biobest, opgericht door Dr. R. De Jonghe), werd in 1988 het kweken van hommels in Nederland ter hand genomen. De belangrijkste pioniers, en ook nu nog bestaande bedrijven, waren Koppert B.V., Bunting Brinkman Bees (nu Syngenta Bioline Bees geheten) en BioPol. Van deze bedrijven kweekt anno 2011 alleen SBB nog in Nederland (in Weert); Koppert kweekt sinds 2005 in Slowakije, BioPol is enkele jaren geleden gestopt met zelf kweken.



Figuur 4
Gekweekte volkjes van de aardhommel *Bombus terrestris* in kartonnen dozen worden ingezet als bestuivers van trostomaten in de glastuinbouw bij Oostvoorne.

De introductie van hommels voor bestuiving is stormachtig verlopen. Het belangrijkste gewas was en is nog steeds de tomaat in de bedekte teelt (d.w.z. onder glas of plastic). In Nederland werd het gehele tomatenareaal (grofweg ca. 1000 ha) al in 1992 (dus binnen vier jaar) door hommels bestoven. Een aantal factoren speelden daarbij een rol:

- De omstandigheden in de kassen werden snel hommelvriendelijker als gevolg van een toenemend gebruik van biologische i.p.v. chemische bestrijdingsmiddelen.
- De tot dan toe toegepaste bestuivingmethode (het handmatig 'trillen' van de tomatenplanten/-bloemen met een elektrische vibrator, om het stuifmeel vanuit de meeldraadbuis op de stempel te laten belanden) was een duur en vervelend karwei.
- De inzet van hommelvolken leverde een kostenbesparing op en leidde ook nog tot een opbrengst- en kwaliteitsverbetering; dit laatste is gerelateerd aan het feit dat hommels (i.t.t. mensen) niet aan werkschema's gebonden zijn en daardoor de bloemen altijd op het meest gunstige moment kunnen bezoeken.
- De hommels laten een markering op de bloemen achter, zodat hun werk goed gecontroleerd kan worden door de teler (deze zogenaamde bijtmerken ontstaan doordat een hommel zich bij een bezoek aan een tomatenbloem vastbijt aan de meeldraadbuis, om vervolgens de bloem te 'trillen' door haar vleugelspieren te laten vibreren).
- Het voor de hand liggende alternatief, de inzet van honingbijen, was minder betrouwbaar gebleken: zij houden niet zo van de nectarloze tomatenbloem en hebben de neiging om de kas te verlaten zodra de gelegenheid zich voordoet; bovendien vliegen honingbijen slecht

van nature andere ondersoorten voorkomen (INGS ET AL. 2006, VELTHUIS & VAN DOORN 2006). Een tweede risico is de verspreiding van allerlei ziekten, zoals veroorzaakt door de protozoën *Crithidia bombi* en *Nosema bombi* of de mijt *Locustacarus buchneri*, die meer voorkomen bij gekweekte dan in het wild levende hommels (COLLA ET AL. 2006, GOKA ET AL. 2001). De achteruitgang sinds 1995 van enkele verwante hommelsoorten in Noord-Amerika (*B. affinis*, *B. occidentalis*, *B. terricola*) is mogelijk veroorzaakt door pathogenen die zijn overgedragen door geïmporteerde Europese hommels (WINTER ET AL. 2006). Ook moeten we rekening houden met nieuwe bedreigingen zoals parasieten en ziekten die beperkt waren tot honingbijen, zoals de kleine bijenkastkever *Aethina tumida* (zie ook hoofdstuk 8) en het 'verkreukelde-vleugelvirus' (DWV = 'deformed wing virus'), die inmiddels ook bij hommels zijn gevonden (GENERSCH ET AL. 2006, SPIEWOK & NEUMANN 2006). In ons land is nooit systematisch onderzoek gedaan naar pathogenen bij in het wild levende hommels.

OVERLAST VAN BIJEN?

Bijen zorgen soms ook voor overlast voor de mens. Meestal hangt de bezorgdheid sterk samen met onwetendheid. Door voorlichting en kennisoverdracht wordt de overlast vaak teruggebracht naar werkelijke proporties en kunnen de mensen meestal worden gerustgesteld. Slechts in speciale gevallen blijkt ingrijpen echt nodig. De onderstaande paragraaf is grotendeels ontleend aan een voorlichtingscursus die werd gegeven aan dierplaagbestrijders (VAN BREUGEL & PEETERS 2005).

Ondergrondse nesten

Solitaire bijen die ondergronds nestelen kunnen op geschikte plaatsen in flinke aantallen (enkele honderden) voorkomen. Dergelijke nestplaatsen liggen altijd een flink deel van de dag in de zon. Te denken valt aan parkeerterreinen, stille klinkerweggetjes, zandpaden, een stoep of zonnig terras, schoolpleinen, grasvelden of zandhopen. Altijd zal de ondergrond van zand of zavel (lemig zand) zijn, want daarin graven de grondbewoners het liefst. Hierbij kunnen twee verschijnselen zo in het oog springen dat er overlastmeldingen van worden gedaan: zandhoopjes en grote aantallen patrouillerende mannetjes.
Als eerste vallen vaak de vele lichtgekleurde zandhoopjes op (fig. 5). Soms zien mensen daarbij dan af en toe een insect vliegen. Dan kan al verontrusting ontstaan, zeker als het op een plek is waar kinderen vaak spelen. Bovendien storen veel mensen zich er aan dat het er 'niet netjes' uitziet, want er komen steeds zandhoopjes.
Een tweede verschijnsel waardoor mensen aan de bel trekken is als de mannetjes van de bijen (of wespen) net

bij bewolkt weer en laten ze geen bijtmerken achter, waardoor het verloop van de bestuiving moeilijker te monitoren is voor de teler.

In de loop der jaren zijn hommels ook steeds vaker ingezet voor de bestuiving van andere gewassen, zoals in bedekte teelten van paprika, peper, aubergine, meloen, courgette, aardbei, rode bes en blauwe bes, alsook in de open teelten van aardbei en allerlei bessen (met name blauwe bes en veenbes/cranberry), en de laatste jaren ook steeds meer in de fruitteelt (o.a. appel, peer, kers en amandel). In deze gewassen worden ook honingbijen voor de bestuiving ingezet, maar vaak wordt de voorkeur gegeven aan hommels, omdat die bij lagere temperaturen en geringere lichtintensiteit hun werk blijven doen, terwijl honingbijen het dan af laten weten. Daarnaast speelt de afname van het beschikbare aantal honingbijvolken een rol.
Het gebruik van hommels voor de bestuiving heeft zich sinds 1987 als een olievlek over de wereld verspreid en heeft geleid tot een flink aantal lokale initiatieven om hommels te gaan kweken. Economische processen hebben er echter toe geleid dat de markt wereldwijd momenteel beheerst wordt door een beperkt aantal bedrijven, waarbij de twee grootste, Koppert en het Belgische Biobest, ook kweekvestigingen bezitten in Noord- en Midden-Amerika en ook daar de markt beheersen. In Zuid-Europa speelt het Spaanse Agrobio een belangrijke rol. Het wereldwijd jaarlijks verkochte aantal hommelvolken beliep in 2005 al zo'n één miljoen kolonies en zal naar schatting inmiddels gestegen zijn naar 1,2 à 1,3 miljoen, waarvan de Nederlandse bedrijven (met hun buitenlandse vestigingen) ongeveer de helft voor hun rekening nemen. Maar van al die kolonies wordt tegenwoordig dus nog maar een zeer beperkt deel daadwerkelijk in Nederland gekweekt.
De veruit meest gekweekte hommelsoort is de Europese aardhommel *Bombus terrestris* (in totaal wel 95% van de wereldwijde productie), met *B. t. canariensis* als apart gekweekte ondersoort voor de Canarische Eilanden. Andere belangrijke soorten zijn: *B. ignitus* (Azië) en *B. impatiens* (Amerika). Daarnaast wordt in enkele landen getracht een kweek op te zetten met een lokale soort (o.a. *B. ephippiatus* in Mexico en *B. lucorum* in China).
De moderne hommelkweek volgt in grote lijnen de natuurlijke ontwikkeling, d.w.z. gaat uit van een overwinterde koningin, die een kolonie vormt. Zodra de kolonie de gewenste grootte heeft bereikt, doorgaans met zo'n 50-60 werksters, wordt de kolonie ingepakt en op transport gesteld. Een klein, geselecteerd deel van de kolonies wordt in de kweek gehouden om weer nieuwe koninginnen, en ook darren, te produceren. Na de paring gaan de koninginnen in overwintering en wordt de cyclus gesloten. De verschillende stappen in het kweekproces spelen zich af in afzonderlijke, klimaatgecontroleerde ruimtes. Het kweekproces wordt gestuurd op basis van een planning, die uitgaat van verkoopprognoses en van bijzonderheden die horen bij de diverse productiestappen en afhankelijk zijn van de omstandigheden, de soort/ondersoort, enz.
De optimale overwinteringstijd is drie tot vier maanden; dat levert een goede balans op tussen enerzijds het overlevingspercentage van de koninginnen en anderzijds hun bereidheid om tot kolonievorming over te gaan. De overwintering brengen de koninginnen doorgaans door

Lees verder op volgende pagina

in bakken/lades, gevuld met enkele honderden individuen, en opgesteld in een koelcel bij een temperatuur van 3-5°C. Wekelijks wordt het benodigde aantal koninginnen uit de koelcel gehaald. Na enkele dagen van gemeenschappelijke acclimatisatie en voedselopname (suikerwater en stuifmeel) in een kooi of bak worden de koninginnen individueel in kleine nestkastjes geplaatst ('opstartkastjes'). Hierbij wordt een verdoving met CO_2 toegepast, enerzijds omdat de koninginnen dan gemakkelijker hanteerbaar zijn, anderzijds ook om het verdere verloop van het kweekproces te synchroniseren. De CO_2-behandeling heeft namelijk tot gevolg dat bij die koninginnen die nog niet volledig wakker geworden zijn, de diapauze doorbroken wordt (er wordt inwendig 'een knop omgezet'). Dit effect van de CO_2-behandeling is met name van belang wanneer de koninginnen om een of andere reden slechts korte tijd, of zelfs helemaal niet, in overwintering zijn geweest. De kolonies worden regelmatig van voedsel voorzien (suikerwater en stuifmeel).

Om het proces van kolonievorming zoveel mogelijk te bespoedigen worden ook nog andere stimulerende maatregelen genomen. Zo is in de praktijk gebleken dat het stimulerend werkt om de koninginnen in de opstartkastjes te laten vergezellen door hetzij enkele pasgeboren honingbijen, dan wel een hommelwerkster. Door de interacties die zij met de hommelkoningin hebben wordt de fysiologische ontwikkeling van de koningin, met name de ontwikkeling van haar eierstokken, versneld, waardoor zij eerder eieren gaat leggen en dus een kolonie gaat stichten. Een bijkomend voordeel van hommelwerksters ten opzichte van honingbijwerksters is dat zij de koningin ook helpen bij het voeren van de larven (hetgeen honingbijen niet doen). Aanvullend bevindt zich op de bodem van het opstartkastje vaak ook nog een op een hommelpop gelijkende structuur (van plastic of schuimplastic), die als basis dient voor de eerste eibekers.

Zodra de kolonies de verkoopbare grootte bereikt hebben, worden de opstartkastjes overgezet in een grotere nestkast, zodat de kolonie de ruimte heeft om verder te groeien in de kas of in het veld. In de kas leeft de kolonie twee tot maximaal drie maanden. Aangezien tomaten en enkele andere gewassen in de kas een lange bloeiperiode kennen en daarnaast ook de bestuivingcapaciteit van een hommelvolk begrensd is, wordt per kas gewerkt met een inzetschema dat aangeeft met hoeveel volken gestart moet worden (bv. vier per hectare) en het aantal volken dat met regelmatige intervallen bijgeplaatst moet worden om de bestuiving in de kas optimaal te houden. Het totale 'verbruik' per hectare kan dan gedurende de gehele bloeiperiode oplopen tot zo'n 30 volken. In gewassen met nectarloze bloemen, zoals tomaat en aubergine, worden de kolonies afgeleverd met een paar liter suikerwater, hetgeen toereikend is tot hun levenseinde. In andere gewassen wordt slechts een beperkte hoeveelheid suikerwater meegeleverd, voldoende voor de transportduur en de eerste dag(en) in de kas. Daarnaast worden alle kolonies voorzien van een beperkte hoeveelheid stuifmeel, ook weer toereikend voor de transportduur en de eerste dag(en) in de kas.

De voor de koninginnenkweek achtergehouden hommelvolken worden in extra ruime nestkasten geplaatst en regelmatig voorzien van voedsel. Hygiëne en een goede kwaliteit stuifmeel zijn in die fase uitermate belangrijk. Gewoonlijk worden één tot twee maanden na de inzet in de koninginnenkweek de nieuwe koninginnen geboren. In die periode produceren de kolonies zelf ook mannetjes (darren), maar voor de paring worden uiteraard mannetjes uit andere kolonies genomen, om inteelt te voorkomen. Vanwege het veelal gelijktijdig voorkomen van koninginnen en darren in een kolonie, moeten de jonge koninginnen uit de kolonies verwijderd worden voordat ze paringsbereid zijn. Gemiddeld zijn ze dat na een week, maar de ervaring leert dat sommige koninginnen al dagen eerder zover zijn. Eenzelfde variatie in het tijdstip van eerste paringsbereidheid komt bij de darren voor. De paring vindt doorgaans onder toezicht plaats, waarbij de parende koppels uit de groep verwijderd worden. Daardoor wordt zeker gesteld dat alleen bevruchte koninginnen doorgaan in het kweekproces. Na de paring worden de koninginnen geprepareerd op hun winterslaap (verblijf in de koelcel).

Van nature kennen de hommels enkele pathogenen en parasieten die in de hommelkweek desastreuze gevolgen kunnen hebben. Deze werden onbedoeld en onopgemerkt met in de vrije natuur gevangen koninginnen binnengesleept. De meest schadelijke is de protozo *Nosema bombi*, gevolgd door de tracheemijt *Locustacarus buchneri* en, als minst schadelijke, de trypanosome (flagellate) protozo *Crithidia bombi*. Aangezien de grote hommelkwekers niet meer in de vrije natuur vangen en bovendien hun kweek opgeschoond hebben, zijn de tegenwoordig verkochte volken volledig vrij van deze pathogenen en parasieten. Enkele hommelparasieten, zoals de wasmot *Aphomia sociella*, infiltreren incidenteel hommelvolken in de kas, of (vaker voorkomend) in het open veld. Voor de hommelkwekers kan wel de commensaal levende Indische rijstmot *Plodia interpunctella* problemen opleveren. Diens larven leven in eerste instantie van stuifmeel, maar ze eten of beschadigen ook hommelbroed of maken door hun uitwerpselen het broednest onaantrekkelijk voor de koningin en werksters. Bestrijding van de mot gebeurt met feromonen (vangplaten); in het uiterste geval kan een *Bacillus thuringiensis*-preparaat (een bacterie) gebruikt worden, gemengd door het stuifmeel.

Hommelkwekers hebben in de beginjaren veel onderzoek gedaan, deels in samenwerking met universiteiten en onderzoeksinstituten; dat betrof voornamelijk 'toegepast' onderzoek, dat zich richtte op optimalisering van het kweekproces. Anno 2011 is dat, ten gevolge van bezuinigingen, veel minder het geval. Belangrijke aandachtsgebieden voor nader onderzoek zijn nog steeds de ontwikkeling van kunstmatig voedsel (stuifmeelvervanger) en de toepassing van feromonen om het kweekproces (bij) te sturen of te versnellen.



◀◀
Figuur 5
Vele zandhoopjes markeren de nestingangen van de witbaardzandbij *Andrena barbilabris* tussen de straatstenen.

tevoorschijn zijn gekomen. Die patrouilleren dan op enkele centimeters boven de grond steeds heen en weer over de nestplaats. Tientallen tot honderden van die laagvliegende dieren worden dan gezien totdat ook de vrouwtjes er zijn, meestal enkele dagen later, en er gepaard kan worden. Vervolgens kunnen nog enkele dagen de zoekende en gravende vrouwtjes worden waargenomen. Daarna is het meestal over met het drukke vliegverkeer.
Op plekken die vele jaren achter elkaar als nestplaats dienst doen komt het voor dat er gedurende de nesttijd voortdurend kleine geel- of roodzwarte bijen rondvliegen, die af en toe landen en een gangetje inspecteren. Ze zien er uit als wespjes. Dit zijn koekoeksbijen die de hele dag in de buurt van de nesten van hun gastheer rondhangen, terwijl die druk bezig is met voedsel verzamelen.
In al deze gevallen is er geen enkele reden tot ongerustheid. De dieren die er vliegen zijn nooit agressief, de mannetjes kunnen niet steken en de vrouwtjes doen dat alleen als ze klem komen te zitten en dan nog is de steek niet meer dan een waarschuwend prikje, dat geen naweeën geeft (onvergelijkbaar met de steek van honingbijen of limonadewespen).

Bovengrondse nesten

Sleutelgaten, boorgaten en riet

Sommige bijensoorten zijn zo flexibel in de keuze van hun nestplaats, dat ze elke holte met een geschikte diameter gebruiken. Dat kunnen sleutelgaten zijn, boorgaten in muren of in het hout van tuinmeubels, rietmatten of rieten daken, bamboestokken of uiteinden van afgeknipte takjes waar merg in zit. Bij sleutelgaten valt het op dat ze met zand worden dichtgemaakt. Dit is het werk van metselbijen, die zand met speeksel vermengen en gebruiken om nestwandjes van te maken en er de nesten mee af te sluiten. Bij rieten kappen of rietmatten kan druk verkeer van kleine langwerpige zwarte bijtjes (of wespjes) opvallen. Meestal denken mensen dat het vliegjes zijn maar als duidelijk is dat de dieren in holle rietstengels kruipen dan is het zeker dat het om solitaire bijen of wespen gaat die in de rietstengels nestelen. De wespjes brengen meestal luizen of spinnen naar binnen. De bijtjes vallen al snel op door het gele stuifmeel dat meestal aan de onderkant van hun achterlijf zit. De dieren tasten het riet niet aan. Wel kunnen 's winters mezen riet van rietmatten openhakken om er het broed van de bijen of wespen uit te stelen en op te eten.

Gevels en muren

Vooral bij nieuwbouw is gebleken dat er soms overlast ontstaat als er zogenaamde 'strengpersstenen' zijn gebruikt. Dit zijn bakstenen die een aantal gaten hebben. Als bij het opmetselen de bovenste laag niet is afgesmeerd met cement, zijn dat geschikte nestplaatsen voor rosse metselbijen *Osmia bicornis* (= *rufa*). Vooral als kopgevels slechts tot aan de goot worden opgetrokken uit deze stenen en de rest van hout wordt gemaakt kan zo'n bovenlaag van stenen veel nestplaatsen opleveren. De overlast ontstaat dan gewoonlijk pas enkele jaren na oplevering en duurt slechts één jaar. Dit komt omdat de bijenpopulatie er enkele jaren over doet om zich op te bouwen en als vervolgens alle gangen als nest gebruikt zijn gaat de nieuwe generatie er nauwelijks nog in verder. De overlast, voor zover deze als zodanig wordt ervaren, bestaat gewoonlijk uit het (in april) voor de gevel zwermen van soms honderden mannetjes, die wachten op de komst van de vrouwtjes. Na de paringen is de overlast gewoonlijk over.
Ook in zachte mortel of mergel worden soms door bijen gangen geknaagd. De wormkruidbij *Colletes daviesanus* en de gewone sachembij *Anthophora plumipes* nestelen af en toe in grote groepen in muren en kunnen zo voor overlast zorgen. In Nederland wordt dit verschijnsel overigens weinig waargenomen.

Turfmolm en knaagwerk

Behangersbijen die hun nestgangen bekleden met stukjes blad kiezen af en toe vreemde plaatsen om hun nesten te maken. Dat kan zijn in oude muren, in vermolmd hout, in steenstapels, onder huislook op een dak of in plantenbakken met potgrond of turfmolm. Gewoonlijk wordt het niet



◀
Figuur 6
De rosse metselbij *Osmia bicornis* is creatief in het vinden van nestelplaatsen, zoals blijkt uit deze nestcellen langs de rand van een dakraam.



◀
Figuur 7
Detail van de nestcellen van *Osmia bicornis* langs het dakraam: de cellen bevatten elk een stuifmeelvoorraad en in veel cellen is een bijenlarve zichtbaar.



Figuur 8
Een vrouwtje van de grote bladsnijder *Megachile willughbiella* bij het uitsnijden van een stuk blad, dat ze gebruikt voor de bekleding van haar nest.

opgemerkt maar als de plantenbakken 's winters binnen worden gezet kan het gebeuren dat er midden in de winter een aantal bijen rondzoemt op de plek waar de bakken werden bewaard; zeker als dat in een verwarmd vertrek is. Voor deze dieren is geen redding mogelijk, want er zijn buiten geen bloeiende planten. Gewoonlijk leggen ze na een dag of wat het loodje voor het raam waardoor ze naar buiten hadden gewild.
Diezelfde behangersbijen kunnen ook duidelijke sporen achterlaten aan planten in de tuin (fig. 8). Ze knagen namelijk langwerpige bladstukjes uit om de broedcellen en zijkanten van de nestgang mee te bekleden en rondjes om dekseltjes te hebben als tussenwanden. Met hun scherpe kaken snijden ze deze stukjes uit zachte verse bladeren. Tuinliefhebbers zijn daar misschien niet blij mee maar de aanwezigheid van deze bijen is een teken van een mooie, gezonde tuin.

Sociale soorten: hommels en honingbijen

Spouwmuren en nestkastjes

Soms nestelen hommels in spouwmuren. Dit is een tijdelijk verschijnsel. Zelfs als een nest dicht bij een deur of andere doorgang zit, is er meestal geen reden om in te grijpen, want de dieren zullen niet steken. Er is één uitzondering: de boomhommel *Bombus hypnorum*, die graag in vogelnestkastjes nestelt. Dit gebeurt alleen als het oude vogelnest is blijven zitten, want hommels verzamelen zelf nooit nestmateriaal. Boomhommels vliegen af en aan en maken vaak het vlieggat van het nestkastje met was dicht, op een kleine opening na die goed wordt bewaakt. De waaksters kunnen agressief worden en steken als men zo'n actief nest tot op minder dan een meter nadert aan de kant van de vliegopening.
Om de hommels te helpen is het aan te bevelen om vogelnestkastjes niet schoon te maken. Er zijn zelfs hommelnestkastjes in de handel, maar die worden doorgaans alleen door aardhommels betrokken.

Een zwerm honingbijen

Soms kan het voorkomen dat een zwerm honingbijen zich in een tuin vestigt. Het zeer massale en duidelijk hoorbare vliegen van duizenden honingbijen, die zich van hun moedervolk afscheiden, is dan niet of te laat opgemerkt door de lokale imker. De enige veilige manier om deze overlast op te lossen is een imker of een bestrijdingsdienst te bellen die de zwerm komt 'scheppen'. Zodra de koningin samen met de begeleidende zwerm geschept is, is het probleem snel opgelost.

Maatregelen

Het zal duidelijk zijn dat de hierboven beschreven overlast van zeer betrekkelijke betekenis is. Klachten over solitaire bijen (en wespen) kunnen gewoonlijk door goede voorlichting worden afgehandeld zonder dat er direct maatregelen nodig zijn, en zeker geen bestrijding. Alle verschijnselen die tot een afkeerreactie leiden of die verontruste vragen oproepen zijn van tijdelijke (zij het soms jaarlijks terugkerende) aard.
De meest voorkomende vragen betreffen zandhoopjes op plekken waar mensen met enige regelmaat vertoeven of waar mensen vaak moeten passeren. Noch om esthetische redenen, noch om redenen van veiligheid is het nodig hier in te grijpen. Dergelijke nestplaatsen kunnen overigens heel veel jaren achter elkaar worden gebruikt. Omdat de dieren, in tegenstelling tot bijvoorbeeld mieren, diep nestelen treedt zelden verzakking op. Het wegvegen van de zandhoopjes bevredigt even de behoefte aan een schoon stoepje, maar meestal zijn er de volgende dag weer nieuwe hoopjes. Het wegvegen van de zandhoopjes of het plattrappen ervan brengt wel de dieren in de war, omdat ze dan hun nest niet meer herkennen aan de plek en de geur. In dat geval gaan ze juist steeds meer rondvliegen boven de nestplaats op zoek naar hun weggevaagde nestgang. Na een regenbui verdwijnt het probleem van de zandhoopjes vanzelf. De zandhoopjes zijn overigens afkomstig van het graafwerk aan de bovenste broedcellen, het zand dat vrijkomt bij het graafwerk aan de latere broedcellen wordt meestal in de hoofd- of bijgangen weggestopt.

Bescherming en voorlichting

De aanwezigheid van solitaire bijen (en wespen) duidt op een gezonde woonomgeving. Tevens zijn de dieren die mogelijk enige overlast veroorzaken of vragen oproepen maar zeer tijdelijk aanwezig en vervullen een belangrijke ecologische functie. Bovendien gaat het helemaal niet goed met veel van deze soorten. Hun aanwezigheid is daarom bijzonder en zeker iets om trots op te zijn. Het zou zelfs goed zijn als we deze dieren meer gelegenheid zouden bieden om zich voort te planten. Dat brengt meer evenwicht in onze woonomgeving. Het aanzetten tot goed kijken, zeker door kinderen, het uitleggen wat er aan de hand is en het oproepen van verwondering zijn gewoonlijk voldoende maatregelen. Gevaar is er niet bij!

HOOFDSTUK 14 BIJEN ONDERZOEKEN

THEO M.J. PEETERS

Nog elk jaar worden er ontdekkingen gedaan op het gebied van de biologie, ecologie en verspreiding van de Nederlandse bijen. Ook nieuwkomers in de bijenstudie kunnen hieraan bijdragen. Dit hoofdstuk geeft praktische tips en ideeën om beginners op weg te helpen en gevorderden op nieuwe ideeën te brengen. Diverse observatie- en onderzoeksmethoden passeren de revue, zoals het fotograferen van bijen, het bouwen van bijenhotels en het maken van pollenpreparaten. Ook wordt een overzicht gepresenteerd van vang- en inventarisatiemethoden.

BIJEN OBSERVEREN

Van veel soorten bijen is nog weinig bekend over hun levenswijze. We weten op welke bloemen ze zijn waargenomen en waar ze ongeveer nestelen, maar daarmee houdt onze kennis vaak op. Iedereen die nieuwsgierig is en geïnteresseerd raakt in bijen kan zelf op allerlei manieren bijdragen aan de kennis van deze interessante dieren. Eerst volgen enkele praktische tips voor het observeren van bijen. Een apart kader geeft tips voor het fotograferen van bijen.

Bijen beetpakken

Alle vrouwelijke bijen in ons land hebben, opgeborgen in het achterlijf, een angel waarmee ze zich bij gevaar verdedigen. Bij de mannetjes ontbreekt deze angel en deze kunnen dan ook zonder problemen worden vastgepakt. Ook de meeste vrouwelijke bijen kun je zonder gevaar in de hand nemen. Dit geldt bijvoorbeeld voor zandbijen *Andrena* en wespbijen *Nomada*. Hun angel is namelijk niet sterk genoeg om de dikke menselijke huid te doorboren. Pak het dier bij het borststuk of de vleugels vast en klem enkele poten of de vleugels tussen de vingers. Op die manier kun je de bij gemakkelijk bekijken of een loep gebruiken om details te zien (fig. 1). Vrouwtjes van groefbijen *Halictus* en behangersbijen *Megachile* kunnen de huid doorboren, maar men trekt eerder de handen terug van de schrik dan van de pijn. Een steek van de meeste bijensoorten voelt als een speldenprik en heeft geen zwelling tot gevolg. Alleen honingbijen en hommels kunnen echt gemeen steken. Mensen die allergisch zijn voor insectensteken dienen natuurlijk altijd voorzichtig te zijn met bijen.

Waar en wanneer?

De meeste bijen zijn warmteminnend en alleen bij zonnig weer en hoge temperaturen actief. Bij regen en harde wind is de trefkans klein. Alleen hommels, honingbijen en voorjaarsbijen vliegen ook onder minder gunstige omstandigheden. De trefkans voor het observeren van bijen is het grootst op zonnige dagen in het voorjaar en de zomer tussen 10.00 en 17.00 uur. Wie bijen wil onderzoeken kan dat dus het beste doen in warme, beschut gelegen gebieden. Dat kunnen gebieden zijn waar bijen foerageren (bloemrijke gebieden) of plekken waar bijen nestelen (zandpaden, groeven, taluds, trottoirs, schrale graslanden, bosranden). Ook dicht bij huis, in tuinen, is vaak gemakkelijk een groot aantal dagelijkse gedragingen van bijen te observeren, zoals bloembezoek en nestbouw.

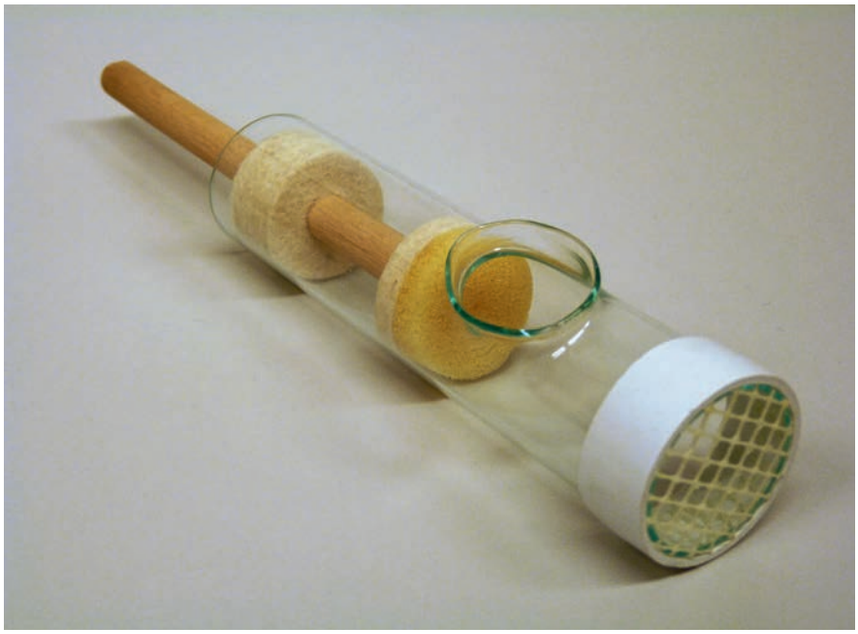
Bijzondere gedragingen daarentegen, zoals het sluiten van het nest door een maskerbij *Hylaeus*, het uitsnijden van een stuk blad door een behangersbij *Megachile*, het afbijten van plantenharen door een wolbij *Anthidium* of paringen van hommels *Bombus*, duren slechts kort en worden niet vaak waargenomen. Mocht zo'n bijzonder moment zich voordoen, probeer het dan nauwkeurig te observeren of vast te leggen. Een zoektocht naar nestbouwmateriaal of larvenvoedsel (pollen) door een bij kan lang duren. De tijd tussen twee vluchten van een bij van en naar haar nest bedraagt zelden minder dan 15 minuten en wachttijden tot een uur zijn geen uitzondering. Kortom, om bepaalde gedragingen te kunnen zien is dus enige speurzin, veel geduld en een flinke portie geluk nodig.
Om bijen niet te verstoren of om bijen op slecht bereikbare plekken te kunnen waarnemen kan een verrekijker gebruikt worden. Kies hiertoe een verrekijker die op korte afstand (2 m of minder) scherp te stellen is.



Figuur 1
Bijen kun je het beste vastpakken door enkele poten tussen de vingers te klemmen. Hier wordt een vrouwtje van de knautiabij *Andrena hattorfiana* vastgehouden.
De oranje larve aan de zijkant van het borststuk is een triunguline van de oliekever *Meloe proscarabaeus*.

Bijen merken

Om bijen in het veld individueel te kunnen volgen, kunnen ze gemerkt worden met sneldrogende verf, watervaste viltstift, tipp-ex of 'nummerplaatjes' die op borststuk of achterlijf worden aangebracht (BREMER 1980, HAGLER & JACKSON 2001, PIPER 2003, SIMON THOMAS 1970). Gebruik bij voorkeur heldere kleuren als wit, roze, geel, oranje, rood, lichtgroen en blauw. Verf kan als nadeel hebben dat het niet snel genoeg droogt en de ogen, poten, vleugels of antennen worden besmeurd, waardoor de dieren sterk in hun gedrag gestoord raken. Tevens kunnen verfmerken invloed hebben op het sociale gedrag van bijen (PACKER 2005).
Houd bij het merken de bij tussen duim en vinger en gebruik een kwastje of de punt van een cocktailprikker om de verf aan te brengen. Voor 'steekgevaarlijke' soorten als



Figuur 2
Een koninginnenvangbuis is een handig hulpmiddel bij het merken van bijensoorten die pijnlijk kunnen steken.

hommels en honingbijen is een koninginnenvangbuis (fig. 2), te koop bij winkels voor imkers, een handig hulpmiddel. Het is sterk aan te raden om voorafgaand aan een merkonderzoek eerst even te experimenteren met merken.
Linsley et al. (1952) merkten bijen door een stukje van één of beide voorvleugels te knippen.

Gedrag van mannetjes

Mannetjes van bijen houden zich tijdens hun korte vliegtijd vooral met de voortplanting bezig. Onderzoek naar hun gedrag wordt vrij weinig uitgevoerd. Toch zijn veel mannetjes, bijvoorbeeld van hommels en zandbijen, in het veld opvallend aanwezig en kunnen hun activiteiten gemakkelijk waargenomen worden. Bij het traceren van hun vliegbanen is tevens de kans op het waarnemen van paringen aanwezig. Hier liggen nog veel mogelijkheden om de kennis over de soorten te vergroten. Voorbeelden van onderzoek aan het gedrag van mannelijke bijen zijn te vinden in onder andere Haas (1949), Müller et al. (1997) en O'Toole & Raw (1991).

Onderscheid tussen koninginnen en werksters

Bij veel sociale bijensoorten zijn de koninginnen meestal groter dan de werksters. Bij honingbijen en hommels is dit onderscheid meestal duidelijk en kunnen we door het opmeten van de breedte van het borststuk, de kop en de vleugellengte de verschillen tussen de kasten blootleggen (CANE 1987, ROULSTON & CANE 2000). Bij vrouwtjes van bijvoorbeeld *Halictus*- of *Lasioglossum*-soorten die een nest delen is echter niet altijd duidelijk welk vrouwtje de eieren legt. Om hier achter te komen is het noodzakelijk om onder een microscoop de achterlijven open te prepareren en de ovaria te vergelijken. Van belang om te noteren zijn: **1** de grootte van de ovaria; **2** het aantal grote ovariolen; **3** het aantal en de grootte van de grote oöcyten; **4** de aan- of afwezigheid van zaadcellen in de spermatheca; **5** de hoeveelheid en positie van pollen in de darm; **6** de lengte van de vleugels; **7** de slijtage van de vleugels; en **8** de slijtage van de kaken. Het is belangrijk dit onderzoek gedurende het seizoen om de paar weken te herhalen aan bijen die verzameld zijn uit of bij hun nesten.
De bijen worden het makkelijkst opengesneden nadat ze een aantal dagen gefixeerd zijn in een Kahles (Dietrichs) oplossing. Zie voor verdere toelichting Michener et al. (1955). In Nederland is dergelijk specialistisch onderzoek nog nooit uitgevoerd. We raden aan dit type onderzoek alleen te doen aan bijensoorten waarvan het sociaal gedrag onbekend is.

Bepaling van de ouderdom van bijen

Voor ecologisch of ethologisch onderzoek is het soms belangrijk de (relatieve) ouderdom van bijen te kennen. Hiervoor zijn een aantal indicatoren, zoals de slijtage die optreedt aan haar(kleur), kaken en vleugels.
De meest gebruikte veldmethode betreft de slijtage van de vleugels. Bij de meeste bijensoorten slijten met de toename van de ouderdom de vleugelranden steeds sterker af, zodat men aan de hand hiervan verschillende ouderdomsklassen kan definiëren. Voor voorbeelden, zie Michener (1953b) (*Megachile brevis*) en Müller & Wolf-Müller (1993) (*Anthidium manicatum*). Laatstgenoemde auteurs benadrukken dat deze methode vooral werkt bij grotere soorten en dat soortspecifieke of zelfs populatiespecifieke kalibratie (ijking) van de leeftijdsschaal gewenst is. Kalibratie is tevens gewenst bij verschillende vliegtijden (seizoensverschillen) en voor verschillende kasten van bijen (werksters, koninginnen).
Ook bij slijtage van de kaken als ouderdomsmaat worden de individuele bijen in ouderdomsklassen onderverdeeld. Deze klassen moeten voor elke soort apart worden gedefinieerd na onderzoek van een voldoende aantal individuen; zie bijvoorbeeld het onderzoek van Michener & Wille (1961) aan *Lasioglossum inconspicuum*. Deze methode is minder geschikt voor bijensoorten die slechts kleine nesten maken, omdat daarbij de kaken weinig aan slijtage onderhevig zijn.
Ook Michener et al. (1955) en Ordway (1965) gebruiken de slijtage van de vleugels en kaken als indicatoren van de relatieve leeftijd van bijen. Michener (1953b) en Severinghaus et al. (1981) gebruiken haarkleur als een maat voor ouderdom.

ONDERZOEK AAN FOERAGEERGEDRAG

Observaties tijdens bloembezoek zijn gemakkelijk uit te voeren en al naar gelang de onderzoeksvragen meer of minder tijdrovend. Voorbeelden van interessante onderzoekjes om zelf te doen zijn bijvoorbeeld te vinden in Kwak & Tieleman (2000).

Stuifmeelonderzoek

Stuifmeel of pollen is afkomstig uit de meeldraden in de bloemen van planten. Het ziet eruit als fijn stof of meel en bestaat uit kleine korrels. De tak van wetenschap die zich bezig houdt met de bestudering van pollen heet palynologie. Een Nederlandstalig handboekje over stuifmeelonderzoek is samengesteld door Van der Ham et al. (1999).
Interessant is het onderzoek naar de pollen die bijen zelf

meedragen of onderzoek van de pollenvoorraad in hun nesten. Het onderzoek van pollenladingen is ook nog mogelijk bij opgeprikte collectie-exemplaren die pollen aan hun poten of onder hun achterlijf dragen. Voorbeelden van dergelijk onderzoek zijn Dingemans-Bakels (1972) en Kleijn & Raemakers (2008, 2012) die respectievelijk de pollenladingen van enkele zandbijen *Andrena* en hommels *Bombus* onderzochten. Voor meer informatie over methoden en gebruik van pollenanalyse bij bijen, zie Westrich & Schmidt (1986) en het kader 'Het maken van een pollenpreparaat'.

ONDERZOEK AAN NESTEN EN ONVOLWASSEN STADIA

Nestonderzoek

Voor het observeren van de nestbouw moet als eerste de nestplaats worden gevonden. Aanwijzingen voor nestplekken kunnen zijn de vliegrichting waarin vrouwtjes met stuifmeel vanuit planten vertrekken dan wel de richting waaruit ze komen aanvliegen. De vlucht van mannetjes kan ook op een nestplek van vrouwtjes wijzen, zelfs wanneer er nog geen nesten te zien zijn en de vrouwtjes nog moeten verschijnen. Ook koekoeksbijen kunnen ons naar

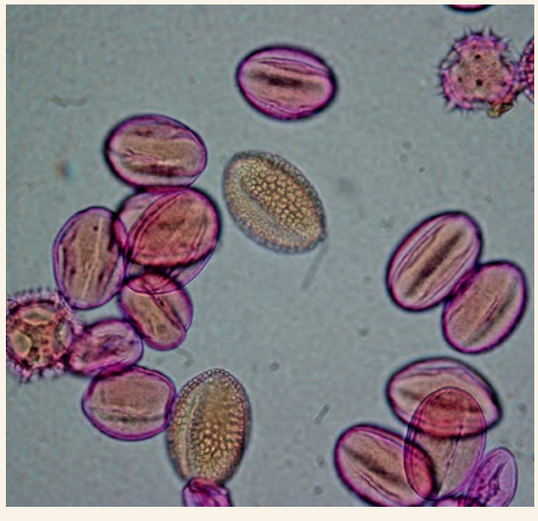
HET MAKEN VAN EEN POLLENPREPARAAT

DAVID KLEIJN

Stuifmeel heeft de prettige eigenschap dat, zelfs honderden jaren nadat het door bijen is verzameld, goed herkenbaar blijft van welke plantensoort het afkomstig is. Stuifmeelonderzoek is niet ingewikkeld en vergt, zoals het determineren van soorten in het algemeen, uitsluitend veel geduld en oefening en een goede referentiecollectie. Stuifmeelonderzoek begint bij het verzamelen van stuifmeel van bijen. Na de vangst van een bij kan het best wat stuifmeel genomen worden van het verzamelapparaat (afhankelijk van de soort uit de korfjes, de buikschuier of de achterpootharen) omdat hiervan, in tegenstelling tot stuifmeel op kop of borststuk, duidelijk is dat het bewust is verzameld om te worden meegenomen naar het nest. Het is hierbij belangrijk dat vastgelegd wordt van welke bijensoort het stuifmeel afkomstig is, op welke plantensoort de bij zat en op welke dag en locatie het verzameld is. Als in het veld verzameld wordt, is het voor het latere determineren van het stuifmeel handig als genoteerd wordt welke plantensoorten op de vanglocatie in bloei stonden. Met behulp van bijvoorbeeld een prepareernaald of pincet kan voorzichtig wat stuifmeel van poot of onderlijf van de bij verwijderd worden. Het stuifmeel van elke bij moet afzonderlijk bewaard worden (bijvoorbeeld in een kleine plastic container) zodat het niet vervuild wordt met stuifmeel van andere bijen. Om deze reden moet prepareernaald of pincet ook na iedere verzamelactie zorgvuldig schoongemaakt worden.

De benodigdheden om pollen te identificeren zijn glycerinegelatine, di-ethylether, basische fuchsine (kleurmiddel), objectglaasjes en dekglaasjes en een lichtmicroscoop die tot 400 × kan vergroten. Glycerinegelatine is vast bij kamertemperatuur en kan vloeibaar gemaakt worden door het op te warmen tot 40°C. Om de stuifmeelkorrels te kleuren worden aan 10 ml glycerinegelatine 2-4 druppels basische fuchsine toegevoegd. Het stuifmeel wordt op een objectglaasje gelegd. Met behulp van een druppeltje di-ethylether kan eventueel pollenkit worden verwijderd. Pollenkit is een plakkerig goedje op het oppervlak van stuifmeelkorrels en kan identificatie van stuifmeel bemoeilijken. Op het stuifmeel wordt een beetje verwarmde en dus vloeibare gekleurde glycerinegelatine gedruppeld. Voordat de glycerinegelatine hard is wordt een dekglaasje opgebracht. Zodra de glycerinegelatine onder het dekglaasje gestold is kan begonnen worden met de determinatie.

Het best kan stuifmeel gedetermineerd worden bij een vergroting van 400 × (fig. 3). Stuifmeel wordt gedetermineerd op basis van de grootte en vorm van de stuifmeelkorrels, de structuur van het oppervlak en het aantal en vorm van de gaten (poriën) en spleten (colpi) in het oppervlak. Een bruikbare determinatiegids is Van der Ham et al. (1999). Zulke gidsen zijn een goede start, maar hun beperking is dat ze niets vertellen over hoe de stuifmeelkorrels er driedimensionaal onder de microscoop uitzien. Het meest effectief is om zelf stuifmeel te verzamelen en te prepareren van planten waarvan men vermoedt dat ze gebruikt worden door de bijen waarin men is geïnteresseerd. Met behulp van deze referentiecollectie is het meestal eenvoudig vast te stellen van welke plantensoorten het stuifmeel afkomstig is. Het stuifmeel van veel plantensoorten is niet of zeer moeilijk tot op de soort te determineren en vaak kom je niet verder dan bijvoorbeeld 'een dovenetel' of 'een kruisbloem'. Soorten uit andere families zoals de vlinderbloemen en ruwbladigen zijn daarentegen weer relatief goed van elkaar te onderscheiden. Het stuifmeel dat verzameld is door individuele bijen bestaat vaak uit meerdere plantentaxa. Omdat stuifmeel van verschillende soorten zelden goed gemengd is, moet bij het bepalen van de relatieve bijdrage van de verschillende plantentaxa, het hele preparaat bekeken worden. Op basis hiervan kan een schatting gemaakt worden welk percentage van de stuifmeelkorrels behoort tot welk plantentaxon.



Figuur 3
Een voorbeeld van stuifmeelkorrels onder een lichtmicroscoop bij 400 × vergroting.

verborgen nestplekken van (gastheer)bijen leiden.
Goede plekken om nestelende bijen te vinden zijn lemige of zandige paden, steile wandjes, oude muren, oude boomstammen of niet-geïmpregneerde weipalen. Kleine zandhoopjes tussen straatstenen of op een open plek zijn dikwijls nesten van bijen, maar kunnen ook van zandloopkevers, wespen of mieren zijn. Nestingangen van bijen hebben een cirkelvormige opening, zijn uniform in diameter, zijn soms voorzien van een opstaande 'slurf' en de nestgangen zijn vaak glad afgesmeerd (voorzien van een laagje klieruitscheiding). Nestaggregaties bieden een goede mogelijkheid om het gedrag van bijen te bestuderen.
Veel nesten van solitair nestelende bijen liggen tussen de begroeiing, tussen stenen of achter boomschors en zijn daardoor moeilijk te vinden. Indien nesten van solitair nestelende soorten zoals de kleine harsbij *Anthidium strigatum* of de bosmetselbij *Osmia uncinata* gevonden worden, is het zinvol deze nauwkeurig te beschrijven. Vaak zal het lange tijd duren voordat zich weer zo'n kans voordoet. Let bij het maken van een nestbeschrijving ook op de omgeving. Nestplaatsen worden vaak meerdere jaren achter elkaar gebruikt en het loont de moeite terug te keren naar dezelfde plekken.
Door de nestopeningen te merken met bijvoorbeeld spijkers met kleurcodes kunnen meerdere nesten tegelijk worden geobserveerd. Het kan echter lastig zijn om de activiteit in één nest te volgen wanneer andere nesten hier dichtbij liggen. Je kunt dan kiezen om een minder centraal gelegen nest te bestuderen of bijvoorbeeld glazen of plastic buisjes over de nestopeningen te zetten om het uit- en aanvliegen van de bijen beter te kunnen volgen. De vlucht van de bijen wordt door deze methode nauwelijks gestoord.
Met behulp van netten met een kleine maaswijdte die over de nestplaatsen worden gezet kunnen ook diverse aspecten van de nestbiologie worden bestudeerd. Calle & Dobbelaar (2004) gebruikten tijdens hun onderzoek aan de zwart-rosse zandbij *Andrena clarkella* een zelfgemaakt uitsluipnet (fig. 14). Het op deze wijze controleren van het 'uitsluipen' kan handig zijn om bijvoorbeeld een idee te krijgen van de uitsluiptijd van bijen, de aantallen en de soorten (ook broedparasieten) in een nest, of als je het bestaan van een mogelijke tweede generatie op de nestplaatsen van de eerste generatie wilt onderzoeken.
Om ook de eigenlijke nestbouw, het binnendragen van het stuifmeel en bijvoorbeeld de eileg en het gedrag van parasieten te bestuderen moet men het (donkere) inwendige van de nesten kunnen observeren. Dit type nestobservaties werd bij bijen pas mogelijk met de inzet van observatiekasten voor grondnestelende bijen (zie paragraaf 'Ondergrondse nesten').

Kweken

Een goede manier om iets over bijen en hun nestplaatsen te weten te komen is het uitkweken van nesten van bovengronds levende soorten. Oud hout en holle stengels van riet, braam en vlier bevatten vaak nestplaatsen van maskerbijen *Hylaeus*, ertsbijen *Ceratina*, klokjesbijen *Chelostoma*, behangersbijen *Megachile* of metselbijen *Osmia*. Ook hun koekoeksbijen (*Stelis*, *Coelioxys*) zijn op die manier te vinden. In Nederland hebben vooral Benno (1957, 1958a) en Lefeber (1974b) dit veel gedaan. Het zoekwerk naar nesten kan in de winter plaatsvinden, bijvoorbeeld in februari of maart na een vorstperiode als de vegetatie nog open is, ook rietstengels via het ijs goed bereikbaar zijn en de bijenlarven in rust verkeren. Let daarbij op holle stengels of takken die afgebroken zijn en in de zon staan. In gebieden waar slakkenhuisbewonende soorten voorkomen kan gezocht worden naar bewoonde slakkenhuizen. Zet de uit te kweken nesten niet te warm weg en pas op voor te veel vocht.
Het is verboden om houten palen, boomtakken en stengels uit natuurterreinen weg te halen. En uit natuurbeschermingsoogpunt is het aan te raden ook buiten natuurterreinen niet al te rigoureus (dus niet met zaag of bijl, maar alleen met een snoeischaartje) te werk te gaan, tenzij de betreffende biotopen op korte termijn toch vernietigd worden door bijvoorbeeld bouwactiviteiten, afgravingen, etc. Bedenk steeds dat geschikte nestplaatsen schaars zijn en dat ook volgende bijengeneraties er graag gebruik van maken.

Nestblokken

Wie dicht bij huis zelf waarnemingen aan bijen wil doen kan zelfgemaakte nestblokken of bundels met holle stengels van bijvoorbeeld bamboe aanbieden. Bij gebruik van gaten met verschillende diameters worden hiermee allerlei kleine en grote bijensoorten gelokt. Overigens maken ook diverse wespen en parasieten gebruik van deze nestblokken. Deze methode is meestal zeer succesvol en wordt vooral in stedelijke gebieden al veel toegepast. Sommigen gaan een stapje verder en bouwen speciale observatienestkasten met glasbuisjes. En ten slotte wordt tegenwoordig ook steeds vaker gebruik gemaakt van videobewaking van nesten (VICENS & BOSCH 2000A). Nestblokken die zich lenen voor observaties worden beschreven door De Groot (1971), Hol (1996), Schwarz & Overholt (1993), Strohm et al. (2002) en Van Breugel (2012). Gathmann & Tscharntke (1999) geven een determinatietabel tot genera en soorten die nestelen in aangeboden nesthulp. De genera kunnen vaak aan het type nestsluiting onderscheiden worden. De soorten meestal pas na het openen van de nesten. Voor meer informatie, zie Krombein (1967) en het kader 'Nesthulp voor bijen (en wespen)'.

Ondergrondse nesten

Onderzoek aan ondergrondse nesten is moeilijker dan aan nesten in hout of holle stengels. Vooral in zandige bodem en bij nesten die tussen de vegetatie liggen is het volgen van een nestgang een zware opgave. In lemige grond of klei kan het nog wel eens lukken om een nest bloot te leggen. Bij kleine soorten gaat het overzicht snel verloren omdat de gangen smal zijn, op verschillende hoogten aftakken en ook weer dichtgestopt worden met grond wanneer de broedcellen bevoorraad zijn.
Een gangbare werkwijze is het graven van een gat náást de nestplaats, dat dieper is dan de (veronderstelde) lengte van de nestgangen. De gangen kunnen dan blootgelegd worden door vanaf de zijkant voorzichtig, laagje voor laagje, naar ze toe te graven. Een grassprietje in de nestgang kan

NESTHULP VOOR BIJEN (EN WESPEN)

PIETER VAN BREUGEL

Om bovengronds nestelende bijen een handje te helpen, of om ze te kunnen bestuderen, is het zinvol om kunstmatige nestgelegenheid aan te bieden. Het gaat dan om bijen die in natuurlijke omstandigheden in bestaande holtes nestelen, zoals holle stengels en door kevers geknaagde gangen in hout. Ook veel soorten solitaire wespen zullen zulke kunstmatige nestholten benutten. Deze voorzieningen moeten aan de volgende eisen voldoen.

- De gangen moeten glad zijn, zodat de vleugels bij het achteruitlopen niet scheuren.
- De lengte van de gangen moet ten minste 3 cm en maximaal 20 cm bedragen.
- De gangen moeten aan het uiteinde afgesloten zijn.
- De diameter van de gangen is 1-12 mm, met het accent op 3-8 mm.
- De gangen mogen geen scheuren hebben.
- Een deel van de dag moet de plaats waar de nesthulp is aangebracht zonbeschenen zijn.
- Het materiaal waarin of waarvan de gangen zijn gemaakt is van weinig belang, maar de kans op succes is groter wanneer het materiaal kan 'ademen', zodat zich geen vocht in de gang ophoopt.

Op basis van deze eisen is een groot aantal varianten te bedenken, van een eenvoudige bundel stengels tot een compleet 'bijenhotel' (zie ook VAN BREUGEL 2012). Hieronder volgen enkele tips en aandachtspunten.

Stengels en buisjes

In aanmerking hiervoor komen holle stengels, zoals van bamboe, Japanse duizendknoop, riet of berenklauw (fig. 4-6). Sommige holle stengels zijn maar kort geschikt omdat ze snel rotten of scheuren. Droog opgehangen kartonnen buisjes (fig. 7) zijn zeer geschikt, vooral ook omdat ze niet scheuren. Stengels die niet echt hol zijn of waarvan de voorkanten bij het doorsnijden zijn dichtgedrukt worden slecht bewoond. Buisjes van glas of kunststof (fig. 8) hebben als nadeel dat ze een slechte vochthuishouding hebben. De bijen die er in het voorjaar gebruik van maken hebben er weinig last van, maar voor zomerbijen is het broedresultaat in deze buisjes vaak teleurstellend.
Verscheidene soorten solitaire bijen en vooral wespen nestelen liever in merghoudende stengels van bijvoorbeeld vlier, braam en framboos. Deze kunnen in bundels van holle stengels worden opgenomen.

Gangen in hout

Gangen in hout (fig. 9, 10) hoeven niet per se in doorsnee rond te zijn. Vierkante gangen gemaakt van latjes en plankjes werken ook, maar de meeste dieren geven de voorkeur aan ronde gangen met een diameter die hun lichaamsdiameter nauwelijks overschrijdt. Hoe groter de variatie in diameters, hoe rijker het aantal soorten dat gebruik maakt van de gangen. Heel kleine diameters (2 mm en minder) worden graag gebruikt door kleine graafwespsoorten. Grote gangen (10 mm of meer) worden alleen bij gebrek aan andere mogelijkheden wel eens gebruikt. Soms maken grote wolbijen *Anthidium manicatum* er hun nest van plantenharen in. Gangen waarin houtvezels omhoog staan worden nauwelijks gebruikt (fig. 11). Daarom is het zeker bij zacht hout aan te bevelen om met een scherpe boor te werken en het hout vanaf de kopse kant te boren (met de draad van het hout mee). Gangen geboord in steenachtig materiaal worden vaak pas benut als andere mogelijkheden zijn uitgeput.
Vooral graafwespen maar ook sommige bijen knagen graag zelf gangen uit in min of meer vermolmd hout. Daarom zijn houtstobben, dikke dode takken en (staande) dode bomen voor deze dieren goede nestplaatsen, mits ze een deel van de dag in de zon staan.

Locatie

Het meest succesvol is de nesthulp als gedurende een flink deel van de dag de zon erop schijnt. Hoe hoog aan een muur of op een balkon maakt daarbij weinig uit. Zelfs op een flat op 15 m hoogte hebben bijen het nog naar hun zin. Het voedselaanbod is daarbij dan doorslaggevend voor het succes. De nesthulp mag niet in de wind meeschommelen. Tijdens het seizoen dat bijen erin bezig zijn mag de nesthulp niet worden verhangen. Bijen (en solitaire wespen) vinden hun woonplek dan niet meer terug.

Onderhoud en schaalgrootte

In principe vragen nestgangen geen onderhoud. Veel bijen maken oude nestgangen schoon en gebruiken ze vaker. Maar door veroudering scheuren veel materialen en dan wordt de bewoning snel minder. Ook maakt een deel van een bijenpopulatie liever gebruik van nieuwe, nog nooit gebruikte gangen. Om te waarborgen dat voor de dieren

lees verder op volgende pagina







Figuur 4
Een eenvoudig bijenhotel: een blik gevuld met bamboestokjes.

Figuur 5
Een grote bundel holle stengels met verschillende diameters. Aan de vele dichtgemetselde openingen is te zien dat bijen het hier naar hun zin hebben.

Figuur 6
Nestkastjes voor bijen: gebundelde stengels en houtblokken met geboorde gaten onder een afdakje.



Figuur 7
Kartonnen kokertjes zijn heel geschikt voor bijennesten vanwege hun gunstige vochthuishouding.



Figuur 8
Buisjes van glas of kunststof zijn leuk om te gebruiken omdat je kunt zien wat er zich binnen afspeelt. Ze hebben als nadeel dat ze slecht 'ademen', iets waar vooral bijen die in de zomer nestelen last van hebben. In dit buisje heeft een rosse metselbij *Osmia bicornis* een nest aangelegd.



Figuur 9
In deze boomschijven zijn 'met de draad van het hout mee' gaten van verschillende afmetingen geboord, waardoor ze dienst kunnen doen als bijenhotel.

steeds aan hun behoefte wordt voldaan, is het aan te bevelen om met kleine nesthulpeenheden te werken. Kleine bijenblokken en bundels van stengels zijn gemakkelijk te vervangen door nieuwe, maar complete bijenhotels, waarin alles aan elkaar vast zit, moeten vaak helemaal opnieuw worden gemaakt. Meestal komt het daar dan niet van, verdwijnen de bewoners en loopt het met enthousiasme gemaakte bijenhotel op een teleurstelling uit. Als een nestblok niet meer geschikt is, kan het worden vervangen. Aan te bevelen is om het oude dan ten minste één seizoen op een wat minder gunstige plek te bewaren, zodat de eventueel nog aanwezige bewoners de gangen kunnen verlaten.

Handel in nesthulp

Er zijn mogelijkheden om kant-en-klare nestvoorzieningen te kopen. Daarbij is het van groot belang erop te letten of aan bovengenoemde eisen is voldaan. Vaak is dat niet het geval en dan blijkt het dure nestkastje een teleurstellende aankoop.

Grondnesten

De meeste in de bodem nestelende bijen en wespen maken nestgangen in humusarme grond, vaak op vegetatiearme zonbeschenen plaatsen. Nogal wat soorten hebben daarbij een voorkeur voor leemachtige aarde. Deze dieren zijn de richting aangeven waarnaar gegraven moet worden en kan de bij in haar nest houden. Malyshev (1933), Loonstra (2010) en Merisuo (1967) geven meer tips over het opgraven en de architectuur van grondnesten.

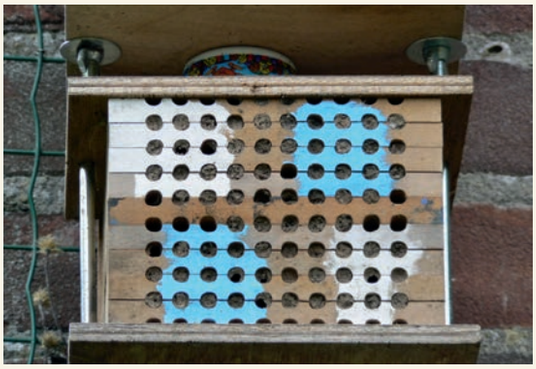
Een vloeibaar gipsmengsel of latex kan in sommige gevallen een oplossing bieden om een deel van de nestgangen te traceren en zodoende een idee te krijgen van de nestarchitectuur van de betreffende bij. De afgietsels zijn na 20 minuten hard maar zeer fragiel en moeilijk uit de grond te krijgen. Gipsafgietsels werken slecht bij gecompliceerde nesten en bij nesten van kleine bijtjes. Nieuwenhuijsen (2009a) gebruikte gips om de vorm en afmetingen van een ondergrondse kleigroeve van diverse vrouwtjes van de rosse metselbij *Osmia bicornis* te beschrijven.

In de jaren 1960 werd voor het eerst een observatiekast ontworpen waarmee het ondergrondse gedrag en de nestbouw van bijen bestudeerd kon worden (BATRA 1964). Michener & Brothers (1971) beschrijven zo'n observatiekast voor grondnestelende bijen. Door Bell et al. (1974) en Kamm (1974) werden de oorspronkelijke kweektechnieken verder verfijnd en in het begin van de jaren 1980 slaagde het onderzoeksteam van Michener in de volledige jaarrondkweek van de primitief-eusociale groefbij *Lasioglossum zephyrum* (GREENBERG 1982). Een soortgelijke observatiekast werd ook in Nederland gebouwd voor onderzoek aan graafwespen (SIMON THOMAS & VEENENDAAL 1974).

Maar ook zonder dergelijke onderzoeksmiddelen kan eenieder een belangrijke bijdrage leveren aan het ontrafelen van de nestbouw en levenswijze van bijensoorten. Zo zijn bijvoorbeeld de nesten van de andoornbij *Anthophora furcata* en de klavermetselbij *Hoplitis ravouxi* in ons land nog nooit gemeld. En van de moerasmaskerbij *Hylaeus pfankuchi* is zelfs nog nooit een nest beschreven. Voor meer informatie over de nestbouw van bijen, zie hoofdstuk 3.

Larven- en poppenonderzoek

Onze kennis van de morfologie en ontwikkeling van bijenlarven en -poppen is nog fragmentarisch. Voor overzichten met determinatietabellen tot larven en poppen van bijen, zie Banaszak & Romasenko (1998), Michener (1953a) en Rozen (2000, 2001b). Een inleiding tot deze studie is de catalogus van de systematische literatuur over larven en





te helpen met een vrijwel kale leembodem of een steilwand van leem (löss) met ten minste 20 cm diepte (fig. 12). Daarop zijn veel variaties te bedenken, bijvoorbeeld een diepe bloembak vol met leem die op zijn kant is gezet. Enkele gaten erin gestoken met een schroevendraaier trekken sneller dieren aan. Ook een kale zonbeschenen zandhoop (buiten het nestelseizoen ontdoen van vegetatie) is al een hele aanwinst. Veel dieren gebruiken de zandvoegen in bestrating als nestplaats. Strak tegen elkaar gelegde stenen of met split gevulde voegen zijn niet geschikt om tussen te nestelen.

Opmerkingen tot slot

Nesthulp voor bijen en wespen betekent dat ook veel parasitaire dieren worden aangelokt. Ze maken deel uit van de leefgemeenschap van bijen en wespen en moeten daarom op de koop toe genomen worden.
Vogels zijn slim genoeg om te snappen dat er in blokken of stengels wat te halen valt. Zacht hout kan een hakaanval van een specht uitlokken. Korte stengels, bijvoorbeeld van riet, zijn gewild bij mezen, die ermee wegvliegen om er flink op in te gaan hakken om er het broed uit te stelen. Vooral strak bundelen wil wel helpen. Ook vogelgaas aangebracht op een paar centimeter afstand voor de stengels werkt preventief.



◀◀
Figuur 10
In plankjes van MDF zijn aan beide zijden halfronde gangen gefreesd van 4 mm diep, waarna ze, op elkaar geschroefd, nestgangen vormen van 8 mm doorsnede. Hierdoor is het mogelijk om er de cocons van metselbijen uit te halen voor onderzoeksdoeleinden.

◀◀
Figuur 11
Zo moet het niet: de gaten zijn 'tegen de draad van het hout in' geboord en zitten vol met opstaande stukjes hout. Geen bij voelt zich hierin thuis.

◀
Figuur 12
Deze 'insectenflat' herbergt een grote verscheidenheid aan behuizing: holle stengels, stukken hout en steen met gaten erin, alles opgevuld met leem waarin bodemnestelende soorten zich kunnen vestigen.

poppen (MCGINLEY 1989). Nederlandse auteurs worden in deze catalogus niet genoemd. Toch zijn er ook in ons land waarnemingen gedaan aan de ontwikkeling van bijenlarven (THIJSSE 1899, 1903, VAN LITH 1937A, 1947, 1957A, VAN DER ZANDEN 1955). Mooie en recente voorbeelden van onderzoek aan de ontwikkeling van bijen zijn de studies aan *Anthophora*, *Dasypoda, Melecta* en *Panurgus* van Loonstra (2009, 2010b, 2012).

BIJEN INVENTARISEREN

Mensen die bijen willen gaan inventariseren raden we aan eerst met bijen vertrouwd te raken door ze te observeren, te fotograferen en met een insectennet of vangpot te vangen. Vervolgens kunnen bijen meestal zonder gevaar in de hand genomen worden om ze met een loep nader te onderzoeken (zie de paragraaf 'Bijen beetpakken' aan het begin van dit hoofdstuk).
Om een goed beeld te krijgen van de bijenfauna van een gebied is het aan te bevelen niet alleen op zicht waar te nemen maar ook andere onderzoeksmethoden te gebruiken. Tevens is het raadzaam om dit verspreid over ten minste één volledig bijenjaar (maart t/m oktober), maar liefst twee of meer opeenvolgende jaren te doen, om verschillen tussen jaren enigszins op te vangen.
Hieronder volgt een overzicht van veel gebruikte vangmethoden voor het inventariseren van bijen en wordt ingegaan op het tellen en 'monitoren' van bijen.

Insectennet

De meest gangbare en efficiënte manier om bijen te vangen is met een insectennet of vangbuis. Hiermee kunnen bijen op bloemen, stuikgewas en bij hun nestplaatsen gevangen worden.
Voor het verzamelen van kleine bijen kan een 'exhaustor' of zuigbuis een handig hulpmiddel zijn om de dieren uit het insectennet of de nesten te zuigen. Stop een stukje katoen of tissue in de glazen of plastic buis om de bijen rustig en ongedeerd te houden.
Een insectennet met een doorsnede van 15-20 cm is al voldoende voor het verzamelen van bijen, maar met een grotere diameter (30-40 cm) is het makkelijker. Let erop dat het gaas niet te grofmazig is (0,5 mm) en de zak van het net



Figuur 13
Kleurvallen (ook bordvallen, watervallen, 'pantraps' of 'yellowpans' genoemd) kunnen voor leuke aanvullingen op een gebiedsinventarisatie zorgen. Zo kunnen kleine bijensoorten gevangen worden die anders misschien onopgemerkt blijven.

Figuur 14
Een uitsluipnet (emergentieval) van eigen fabrikaat (zie CALLE & DOBBELAAR 2004). Vers uitkomende bijen uit grondnesten vliegen omhoog en komen in een fuik terecht.

lang genoeg is (40-60 cm, afhankelijk van de diameter). Het net kan dan direct na de slag dubbelgeklapt worden, zodat het dier niet kan ontsnappen. Een lange steel kan soms handig zijn bij het verzamelen op hoogte in struiken en bomen.

Slepen

Slepen is het min of meer lukraak door de vegetatie slaan en/of slepen met een insectennet. Dit is vooral een goede manier om kleine, onopvallende insecten te vangen die zich tussen de vegetatie verschuilen. Deze methode heeft diverse voordelen in vergelijking met het vangen op zicht. Als het slepen op uniforme wijze wordt uitgevoerd (aantal en lengte van de slagen, grootte van het net) wordt de variatie tussen de vangsten door verschillende personen geminimaliseerd. Zo zijn gegevens van verschillende personen beter met elkaar te vergelijken. Bovendien is de kans groter dat ook bijen worden waargenomen die zeer snel zijn in hun bewegingen of makkelijk verstoord worden.



Kleurval

De werking van kleurvallen (fig. 13) is gebaseerd op het nabootsen van de kleuren van bloemen die bijen aantrekken. Ze worden ook wel 'yellow pans' of 'watervallen' genoemd en bestaan uit borden met water of met een verdunde oplossing (4%) van formaldehyde, waaraan enkele druppels zeepsop zijn toegevoegd om de oppervlaktespanning te verlagen. De dieren die erin komen verdrinken. De kleuren die het meest gebruikt worden zijn wit, geel en blauw (TOLER ET AL. 2005, WESTPHAL ET AL. 2008). Deze borden kunnen op de grond of op bloemhoogte in de vegetatie worden geplaatst of aan boomstammen worden vastgemaakt. Regelmatige (dagelijkse) controle is gewenst omdat verstoring door vogels of andere dieren bij deze opvallende vangmethode snel optreedt. Tijdens een dagexcursie kunnen aan het begin van de dag kleurvallen ingezet worden om aan het eind van de excursie geleegd te worden. Deze methode geeft vaak extra informatie over de bijenfauna in bepaalde (bloemarme) biotopen en het is naast netvangsten de meest toegepaste inventarisatiemethode. Er worden over het algemeen meer mannetjes dan vrouwtjes en meer bodembewoners dan stengel- of houtbewoners gevangen. Met deze methode is ook een indruk van de kwantiteit aan bijen (en wespen) in een terreindeel te verkrijgen (SMIT 1997C, WILSON ET AL. 2008; Theo Peeters eigen waarnemingen).

Stengels, gallen of nestblokken uitkweken

Voor inventarisatiedoeleinden kunnen (na eventuele toestemming van de eigenaar of beheerder) op beperkte schaal nestblokken in een terrein worden aangebracht. Vooral voor kleine, moeilijk te vangen bijen en hun koekoeksoorten en voor bijen met lage dichtheden is dit een goede aanvullende inventarisatiemethode. Voor meer informatie, zie de paragraaf 'Kweken' en het kader 'Nesthulp voor bijen (en wespen)'.

Kegelval, pyramideval

Een kegel- of pyramideval (ook wel emergentieval) (fig. 14) bestaat uit een kegel- of pyramidevormig ijzeren frame bedekt met zwart doek met bovenin een verzamelpot. Bijen die zich ondergronds ontwikkelen en ontpoppen, lopen of vliegen in de richting van het licht, waarna ze worden geconserveerd in de vangpot. Voor bijen levert deze vangmethode meestal weinig gegevens. Wel is met een dergelijke vangmethode een idee te krijgen van de dichtheid waarin bepaalde soorten nestelen in een gebied.

Malaiseval

Een malaiseval (fig. 16) is een vangtent om vliegende insecten te onderscheppen. De val is genoemd naar de Zweedse entomoloog René Malaise die de eerste modellen introduceerde (MALAISE 1937). Pas vanaf de jaren 1960 en 1970 raakten deze vallen meer in gebruik, toen gebruiksvriendelijke modellen werden ontworpen (ACHTERBERG 2009, TOWNES 1972). Met een malaiseval worden vaak enorme aantallen insecten gevangen, zoals vliegen en muggen, wespen en vlinders (VAN ZUIJLEN ET AL. 1996). Het uitzoeken en ver-

werken van het materiaal kost dan ook veel tijd. Voor bijen levert deze vangmethode, naast handvangsten, vaak minder nieuwe soorten op dan voor angeldragende wespen.

Bijen tellen en monitoren

Tellingen moeten onder gunstige omstandigheden voor bijen worden uitgevoerd, dus tijdens zonnige dagen, zonder veel wind en tussen 10.00 en 17.00 uur. Sommige onderzoekers gebruiken een vaste oppervlakte, bijvoorbeeld hokken van 15×15 m, en een vaste tijdsduur, bijvoorbeeld 30 min, om bijen te tellen. Of ze tellen lopend langs een vast traject van bijvoorbeeld 100 m gedurende een bepaalde tijd, bijvoorbeeld 15 min. Afhankelijk van de grootte en de heterogeniteit van het terrein is het raad-

BIJEN FOTOGRAFEREN

TIM FAASEN

Veel natuurliefhebbers maken foto's van de dieren en planten die zij vinden. Foto's bevorderen de communicatie over een waarneming. Met foto's kun je interessant gedrag vastleggen, een waarneming nadrukkelijker onder de aandacht brengen en soms zelfs bewijzen dat je een soort correct hebt gedetermineerd (of juist niet). In het geval van bijen kan dit laatste helaas alleen bij een selecte groep van onmiskenbare soorten. Voor de meerderheid van de soorten is het voor een eenduidige determinatie nodig om de gefotografeerde bij toch ook nog te verzamelen. Is verzamelen echt geen optie, dan is het zaak de bij van zo veel mogelijk kanten te fotograferen.
Mensen die bijen fotograferen krijgen te maken met een aantal moeilijkheden die moeten worden overwonnen of omzeild: bijen zijn klein, beweeglijk en zitten vaak op onpraktische plaatsen.

Kleine onderwerpen

Het feit dat bijen klein zijn, leidt ertoe dat je een spiegelreflexcamera nodig hebt met een macrolens óf een compactcamera met een behoorlijke macrostand. Met andere woorden: je camera moet hele kleine onderwerpen scherp kunnen stellen en wel van zo dichtbij dat zij een wezenlijk deel van de foto in beslag nemen. Daarbij dient de automatische scherpstelling (autofocus, AF) te snappen dat niet de achtergrond, maar de bij moet worden scherpgesteld. Meestal zit dit in de macrostand van de camera ingebouwd. Zo niet, dan is het beter om handmatig scherp te stellen (manual focus, MF).

Beweging

Wie met een camera het veld in gaat, zal merken dat bijen vaak niet goed meewerken. Ze laten zich niet zomaar benaderen, zitten niet stil of zitten voortdurend met hun kop in een bloem. Geduld en langzaam bewegen zijn de sleutelwoorden om uiteindelijk toch dichtbij je onderwerp te komen. Verder helpt het soms om niet het warmste moment van de dag op te zoeken, want bijen zijn beweeglijker naarmate de temperatuur hoger is.
Dat bijen niet stilzitten is een eigenschap waar je in het veld weinig aan kunt veranderen. Wat je wel kunt doen (als je camera dit toelaat), is handmatig een belichtingstijd instellen die zo kort is, dat alle beweging op je foto 'bevroren' wordt. Belichtingstijden van 1/250 seconde en korter voldoen meestal.
Heb je dan te weinig licht? Dan kun je overwegen om een flitser te gebruiken. Let op: het vergt vaak enige creativiteit om de flitser goed ingesteld te krijgen voor een onderwerp dat zich zo dichtbij de camera bevindt. Er kan wat improvisatie nodig zijn met tape en matglaasjes (diffusors) om voldoende flitslicht op de juiste plaats te krijgen. Dit is een kwestie van vooraf uitproberen aan de keukentafel. Heb je eenmaal een werkbare instelling, dan kun je die in allerlei situaties vrijwel onveranderd toepassen, dus het is wel de moeite om hier wat tijd voor uit te trekken.

Onpraktische zitplaatsen

De bloemen waarop bijen zitten zijn veelal zeer gevoelig voor wind. Wanneer een bloem te veel heen en weer gaat, kun je scherpe opnamen vergeten. Zoek dus zo mogelijk een windstille dag uit en windluwe hoekjes. Is dit niet mogelijk? Kijk dan of je bijen kunt vinden die op een stabiele ondergrond zitten om te zonnen of om te werken aan hun nestgang. In dit laatste geval heb je ook nog als voordeel dat de bijen zich minder snel weg laten jagen en zelfs terugkomen naar dezelfde plek. Overigens kunnen plaatsen waar bijen zitten ook kwetsbaar zijn voor verstoring of vertrapping. Het is raadzaam hier rekening mee te houden.
In sommige gevallen is het te overwegen om een bij te vangen en enige tijd in een koelkast te zetten. Aangezien bijen koudbloedig zijn, vertraagt dit hun stofwisseling zonder verder schade aan te richten. Je kunt de bij vervolgens weer op een bloem zetten en dan snel een foto maken voor hij weer is opgewarmd. Vooral bij kleinere soorten zoals maskerbijen gaat dit opwarmen overigens razendsnel, dus zorg dat je je camera in de aanslag hebt.



Figuur 15
Met foto's kun je interessant gedrag vastleggen, zo bewijst ook deze foto. Bijenfotografen manoeuvreren zich vaak in merkwaardige posities, want hun onderwerpen zijn klein, beweeglijk en zitten vaak op onpraktische plaatsen.



Figuur 16
Een malaiseval.

zaam niet alleen randen maar ook meer centraal gelegen delen te onderzoeken (BANASZAK 1980).

Het monitoren van nestblokken kan informatie geven van bijvoorbeeld dichtheden van bepaalde bijensoorten gedurende een bepaalde tijd en op een bepaalde plek. Een goed voorbeeld is de studie van Strickler et al. (1996), die tussen 1985 en 1992 op vier verschillende plekken de biologie van twee soorten behangersbijen *Megachile* vergeleken. Ook Frankie et al. (2002) bespreken een groot aantal voorbeeldstudies van bijenmonitoring met behulp van nestblokken. Voor de oorzaken en effecten van de veranderende dichtheden zullen aanvullende ecologische studies verricht moeten worden.

Grondnesten kunnen in kaart gebracht worden met behulp van video-opnames, foto's en door het tellen van nestopeningen binnen een bepaald oppervlak (ULRICH ET AL. 2010). In Nederland kennen we nauwelijks voorbeelden van meerjarig systematisch onderzoek aan bijen. Voorbeelden zijn het langdurig volgen van nestaggregaties van zwartrosse zandbijen *Andrena clarkella* en grasbijen *A. flavipes* in Zeeland (CALLE & DOBBELAAR 2004, 2007). Wel zijn er talrijke voorbeelden van meerjarige inventarisaties van bijen in bepaalde terreinen in ons land (GULDENMOND ET AL. 2007, LEFEBER 1998A, PEETERS 2002, PIJFERS 2007, SMIT 2001, 2008; zie ook tabel 2 in PEETERS ET AL. 1999).

HOOFDSTUK 15 BOUW EN FUNCTIE VAN HET BIJENLICHAAM

HANS NIEUWENHUIJSEN

Zelfs dikke bijen hebben een wespentaille. Andere kenmerkende eigenschappen van het bijenlichaam zijn de speciale vorm en beharing van de achterpoten, aangepast aan het verzamelen van stuifmeel. Bij nadere beschouwing blijkt het hele bijenlichaam vol te zitten met speciale organen, structuren en klieren, met elk een eigen functie. Dit hoofdstuk presenteert een overzicht van de onderdelen van het bijenlichaam, voorzien van een toelichting op de functie ervan. De gebruiker van de determinatietabel in hoofdstuk 16 kan op dit hoofdstuk terugvallen voor de gebruikte terminologie.

DRIE HOOFDONDERDELEN

Het insectenlichaam bestaat uit drie delen: kop (caput), borststuk (thorax) en achterlijf (abdomen). Ook het bijenlichaam kent deze driedeling (fig. 1), zij het met enkele eigenaardigheden die bij de meeste andere insecten niet voorkomen. Bijen behoren binnen de orde van de Hymenoptera (vliesvleugeligen) samen met een aantal wespenfamilies tot de suborde Apocrita, die gekenmerkt wordt door de zogenaamde 'wespentaille'. Dit is in feite een sterke versmalling tussen het eerste en het tweede achterlijfssegment, maar op het eerste gezicht lijkt het net een versmalling tussen het borststuk en het achterlijf. Dat komt doordat het eerste achterlijfssegment vergroeid is met het borststuk. Dit eerste achterlijfssegment wordt middensegment of propodeum genoemd. Waarschijnlijk is de wespentaille van oorsprong een aanpassing aan de parasitoïde levenswijze van de wespen waaruit de bijen ontstaan zijn. Het vrouwtje van een parasitaire wesp moet een wendbaar achterlijf hebben om haar legboor in of op haar gastheer te krijgen. De wespentaille draagt bij aan die wendbaarheid. Michener (1944) heeft voorgesteld het borststuk en het achterlijf bij Apocrita anders te noemen. Hij duidt de thorax samen met het propodeum aan als mesosoma (letterlijk 'middenlichaam') en het abdomen minus het eerste segment als metasoma (letterlijk 'na-lichaam'). Dit voorstel heeft geen algemene navolging gekregen. In veel literatuur en veel determinatiewerken is nog steeds sprake van borststuk (thorax) en achterlijf (abdomen). Ook in dit hoofdstuk wordt, om verwarring te voorkomen, deze populaire indeling gevolgd, met dien verstande dat onder borststuk (thorax) wordt verstaan de drie borststuksegmenten inclusief het eerste achterlijfssegment (middensegment of propodeum) en onder achterlijf (abdomen) de achterlijfssegmenten minus het eerste.

Per hoofdonderdeel komen ook enkele inwendige organen ter sprake die voor het bijenleven van belang zijn. Algemene informatie over orgaanstelsels zoals ademhalings-, spijsverterings- en transportstelsel passen niet binnen het specifieke kader van dit hoofdstuk.

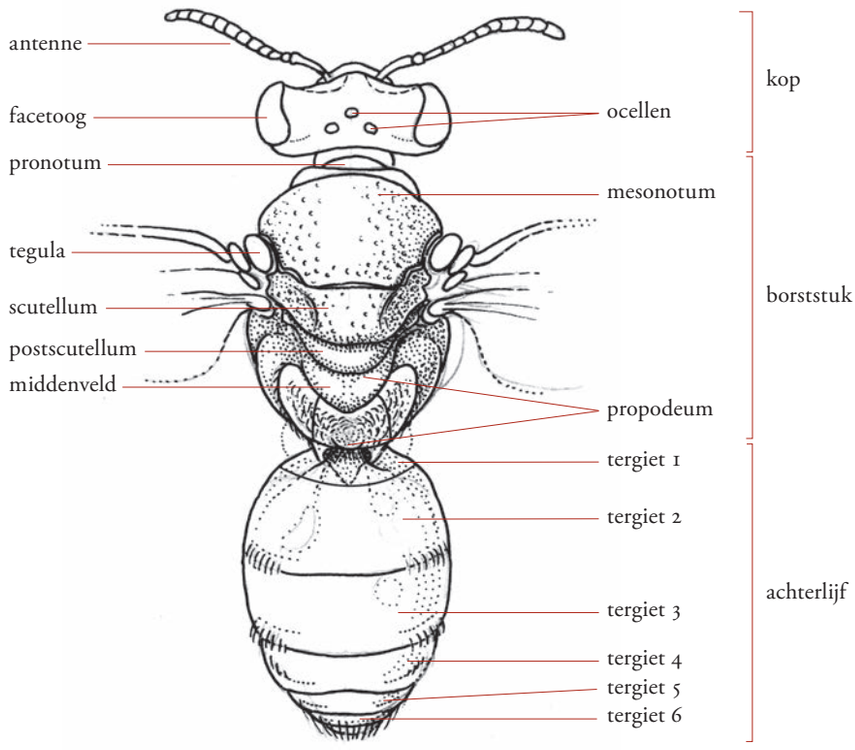
HUID EN HAAR

Insecten hebben een uitwendig skelet (exoskelet), dat gevormd wordt door de cuticula. Het oppervlak van deze cuticula heeft, tenzij ze kaal en glad is, vaak een bepaalde structuur of sculptuur. Harris (1979) en Pesenko et al. (2000) onderscheiden een groot aantal typen in de oppervlaktestructuur van de cuticula. Enkele daarvan komen hier ter sprake. Vaak treden combinaties op zoals bestippeling en leerachtige structuur.

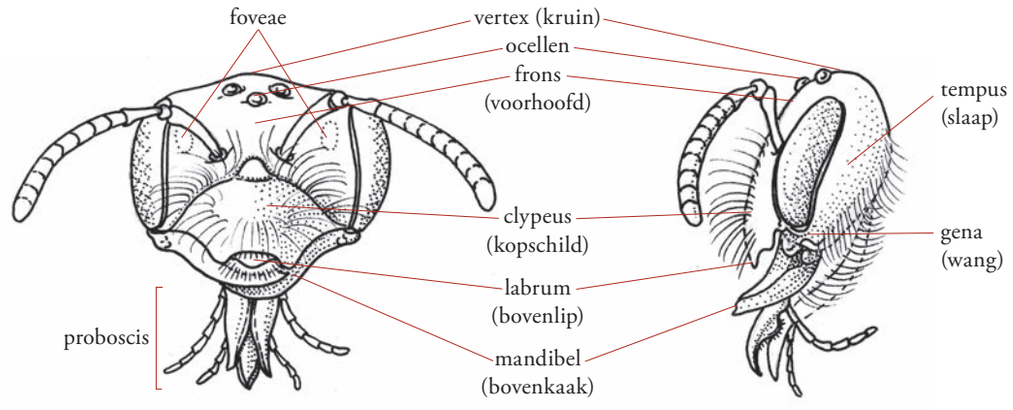
- Gestippeld (gepuncteerd): bedekt met kleine ronde putjes, punten of stippels genaamd, alsof iemand speldenprikken heeft uitgedeeld. Deze kunnen groot of klein zijn, oppervlakkig of diep, dicht bij elkaar staan of juist ver uiteen.
- Leerachtig (gechagrineerd): ruw, als ware het oppervlak van leer.
- Korrelig (gegranuleerd): het oppervlak lijkt bedekt met kleine korreltjes.
- Gereticuleerd: bedekt met oppervlakkige netachtige structuren.
- Rugoos/ruguloos: met onregelmatig gerangschikte richels (vooral op het propodeum). Zijn die sterk ontwikkeld, dan noemt men het rugoos, zijn ze zwak ontwikkeld dan spreekt men van ruguloos.

In de beharing zijn globaal drie typen te onderscheiden.

- Onvertakte haren, zoals in de buikschuier (scopa) bij vrouwtjes van behangersbijen *Megachile*.
- Vertakte haren, die vaak in groepen bij elkaar staan, zoals in de haren op de dijringvlok (floccus) bij vrouwtjes van zandbijen *Andrena*.
- Vilt- of donsharen: korte, tegen de cuticula aan liggende haren, die een vacht, vlekken of banden kunnen vormen.



Figuur 1
Overzicht van de bouw van het bijenlichaam (naar SCHEUCHL 1996).



Figuur 2
Bouw van een bijenkop (*Andrena* spec.) in voor- en zijaanzicht (naar SCHEUCHL 1996).

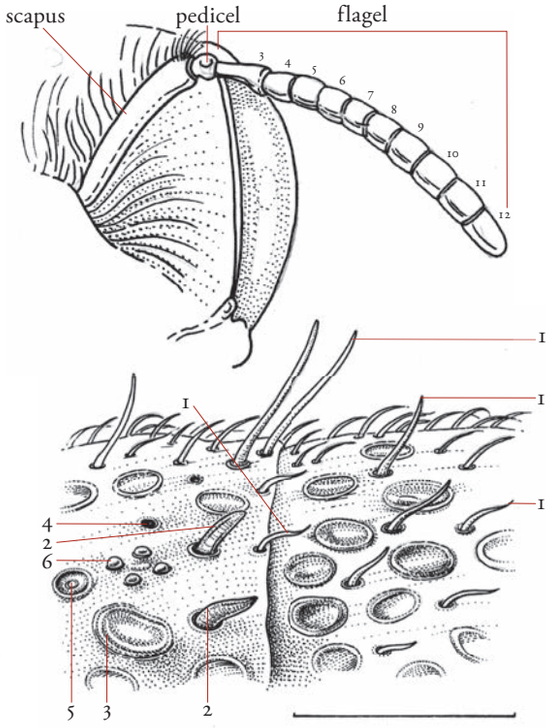
KOP (CAPUT)

De onderdelen van de kop zijn aangeduid in figuur 2. In onderstaande paragrafen komen afzonderlijk de antennen, de monddelen, de ogen, de voorhoofdsgroeven (foveae) en de kopklieren aan bod.

Antennen

De antennen van bijen bestaan uit 12 (vrouwtje) of 13 (mannetje) leden (fig. 3). Het eerste lid wordt scapus genoemd en het tweede pedicellus. De antennen zitten propvol zintuigen. Sommige hiervan meten vooral levenloze omgevingsfactoren als temperatuur, vochtigheid en CO_2-concentratie. Andere zintuigen dienen om soortgenoten, vijanden en bloemen te ruiken. Weer andere registreren drukverschillen in het eigen lichaam en fysiek contact met omgeving en soortgenoten.

Goodman (2003) onderscheidt naar de vorm zeven soorten zintuigen (fig. 4). De coeloconische zintuigen en de ampullaceae worden hier samen genomen onder de naam coeloconische zintuigen.



Figuur 3
Bouw van een bijenantenne (*Andrena* spec. vrouwtje). Lid 1 = scapus; lid 2 = pedicel; lid 3 t/m 12 = flagel.

Figuur 4
Detail van twee antenneleden (flagellen) met aanduiding van zes typen zintuigen: 1 trichoïde zintuig; 2 basiconisch zintuig; 3 placoïde zintuig; 4 coeloconisch zintuig; 5 coelocapitulair zintuig; 6 campaniform zintuig. Naar Goodman (2003).

Van een aantal van deze zintuigen is nog niet duidelijk op welke prikkels ze reageren.

Grofweg kunnen de zintuigen van insecten in vijf categorieën worden verdeeld, te weten: mechano-, chemo-, hygro-, thermo- en fotoreceptoren (EVANS 1984). Op de fotoreceptoren na, die alleen in de ogen voorkomen (zie betreffende paragraaf), komen de overige vier typen zintuigen over het hele bijenlichaam voor. De dichtheden zijn echter het hoogst in de antennen, vandaar dat ze hieronder behandeld worden. Meer specifieke informatie over bouw en werking van zintuigen van de honingbij geeft Goodman (2003) in haar schitterend geïllustreerde boek *Form and function in the honey bee*. In tabel 1 is één en ander samengevat. Hieronder volgen enkele aanvullende opmerkingen bij de tabel.

De tastgroep van de trichoïde zintuigen

Deze zintuigen spelen een rol wanneer een bij de bloembladen onderzoekt. Bijen kunnen namelijk de oppervlaktestructuur van bloembladen herkennen. Op sommige plaatsen van de antennen treft men haarplaten aan, concentraties van deze haarvormige zintuigen. Op die plekken worden de bewegingen van de antennen zelf en van de antennen ten opzichte van het lichaam geregistreerd. Bewegingen van de antennen kunnen ook door de wind worden veroorzaakt, vandaar dat deze zintuigen de vliegende bij belangrijke informatie geven over zijn vliegsnelheid.

Een bijzonder zintuig van deze groep tastzintuigen, het orgaan van Johnston, zetelt in de pedicel nabij de basis van de flagel en bestaat uit een groep gevoelszenuwen. Bij de honingbij is vastgesteld dat de bij hiermee kan horen, onder andere de geluiden die een werkster tijdens het dansen produceert. De geluiden – veroorzaakt door luchtdrukverschillen – brengen de flagellen van de antennen in trilling en het orgaan van Johnston registreert deze trillingen.

De smaakgroep van de trichoïde zintuigen

Een aantal feromonen is niet vluchtig en deze bevinden zich op de cuticula. Bijen kunnen deze stoffen 'proeven' door elkaar met de antennen te betasten, waarbij deze zintuigen op de feromonen van de betaste bij reageren.

Placoïde zintuigen

De placoïde zintuigen zijn geurreceptoren. Bij de darren en werksters van de honingbij nemen ze de feromonen van

de koningin waar en bij de werksters ook de geuren van planten en bloemen.

Het zal niet verbazen dat de antennen, met hun rijkdom aan zintuigen, een rol kunnen spelen bij de paring. Schindler (2005) beschrijft bij twee *Nomada*-soorten het paringsgedrag en daarbij ziet hij dat het mannetje zijn antennen langs die van het vrouwtje schuurt of ze om die van het vrouwtje slingert. Microscopisch onderzoek van de antennen wees uit dat er, in elk geval bij de kortsprietwespbij *Nomada fucata*, in de antennen klierweefsel te vinden is en dat het product daarvan door poriën naar buiten komt. Schindler (2005) vermoedt dat het secreet een feromoon bevat.

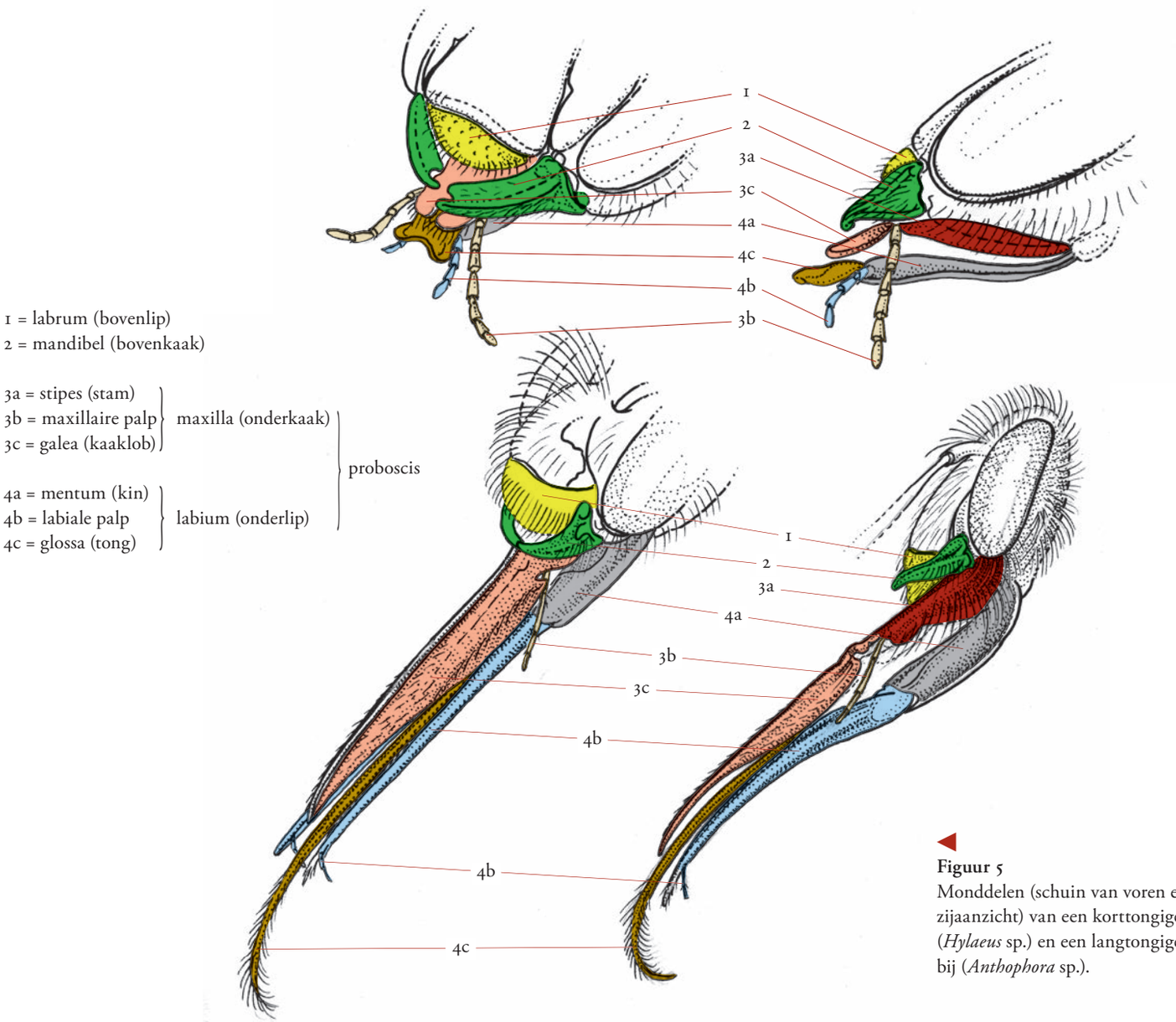
Wittmann & Blochtein (1995) tonen aan dat er bij het mannetje van de grote bladsnijder *Megachile willughbiella* aan de binnenzijde van de voorpoten klieren uitmonden, die geurstoffen produceren. Tijdens de paring 'dwingt' het mannetje de antenne van het vrouwtje tegen de binnenkant van de voorpoot (zie illustraties bij genustekst van *Megachile* in hoofdstuk 18).

Naam zintuigen	Prikkel	Categorie receptor
trichoïde		
– tastgroep	mechanisch	mechano-
– smaakgroep	opgeloste stoffen	chemo-
– geurgroep (?)	vluchtige stoffen	chemo-
basiconische	vluchtige en/of opgeloste stoffen	chemo-
placoïde	vluchtige stoffen	chemo-
coeloconische	koolstofdioxide concentratie	chemo-
coelocapitulaire	temperatuur en vochtigheidsgraad	thermo- en hygro-
campaniforme	rek en druk in de cuticula	mechano-

Tabel 1
Zintuig, prikkel en zintuigcategorie.

Monddelen

De monddelen van de bij bestaan van boven naar beneden uit de volgende onderdelen: het labrum (bovenlip), aan de bovenzijde bevestigd aan de clypeus; twee mandibels (bovenkaken); de proboscis of het labio-maxillaire complex, bestaand uit de twee maxillae (onderkaken) en het labium (onderlip). Zowel de maxillae als het labium bestaan weer

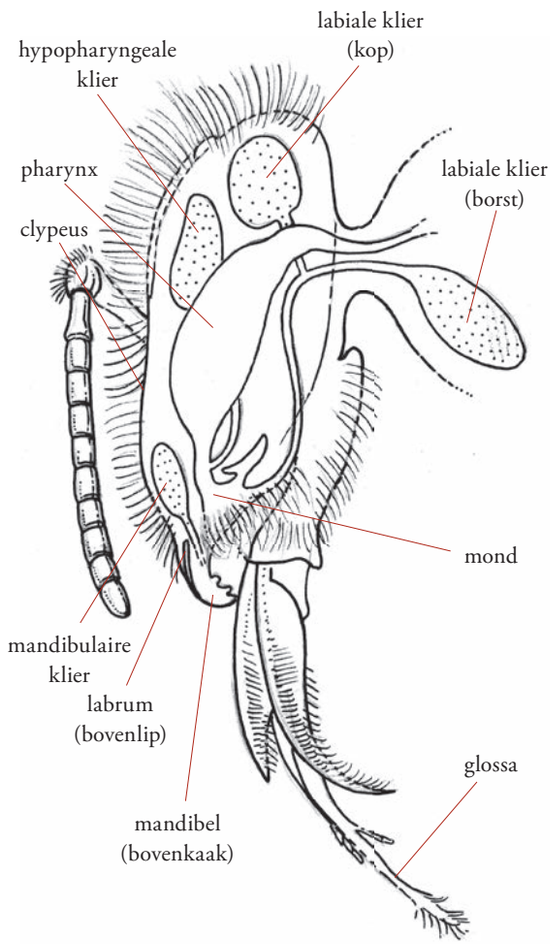


Figuur 5
Monddelen (schuin van voren en zijaanzicht) van een korttongige (*Hylaeus* sp.) en een langtongige bij (*Anthophora* sp.).

uit een aantal onderdelen. De mandibels hebben een bijtende en manipulerende functie, de proboscis heeft een opzuigende functie.
De bijen met een korte proboscis noemt men korttongig (fig. 5). Een langtongige bij vouwt zijn proboscis in rust op onder de kop; bij gebruik wordt deze uitgeklapt. De tong (glossa) ligt in een buis, die gevormd wordt door de galaea en de labiale palpen. Als een langtongige bij nectar gaat zuigen, pompt hij eerst lichaamsvloeistof in de tong, die daardoor naar buiten stulpt. De haren op de tong trekken door de capillaire werking de nectar aan. Door spieren wordt de tong opgetrokken in de buis en door een zuigende werking van de pharynx (slokdarm) komt de nectar in de mond (fig. 6).

Ogen

Een bij gebruikt zijn ogen voor vele zaken: zoeken naar voedsel, zoeken naar een voortplantingspartner, oriëntatie op de ligging van het nest, etc. Over de werking van de ogen is het meeste onderzoek gedaan bij de honingbij.
Bij (honing)bijen komen twee typen fotoreceptoren voor: de grote, opvallende samengestelde ogen of facetogen en de drie enkelvoudige ogen (ocellen) boven op de kruin (vertex). Facetogen zorgen voor een redelijke ruimtelijke resolutie; dat wil zeggen dat contrasten redelijk worden waargenomen, de bloemen tegen hun achtergrond bijvoorbeeld. Soms, zoals bij darren die een koningin moeten benaderen om te paren, is een deel van het facetoog aangepast om de ruimtelijke resolutie te verhogen. Facetogen van snel vliegende insecten zoals bijen hebben een hoge tijdresolutie. Dat wil zeggen dat als beelden in een hoge snelheid passeren ze nog als aparte beelden worden waargenomen. Als wij mensen met dezelfde snelheid door onze omgeving zouden vliegen, dan vloeien de afzonderlijke beelden samen. Vergelijk het met het maken van een foto met een lage sluitertijd: bewegende voorwerpen worden vegen op de foto.
Voor een bij is het van groot belang om kleuren waar te nemen en het zal dan ook niet verbazen dat de facetogen hiertoe in staat zijn. Een belangrijk verschil met onze kleurwaarneming is dat de kleurwaarneming bij bijen in vergelijking met ons oog verschoven is naar kortere golflengten. Terwijl de mens een kleurenspectrum waarneemt van blauw (korte golflengte) tot en met rood (lange golflengte), ziet de bij een spectrum van ultraviolet (zeer korte golflengte) tot geeloranje. Bepaalde patronen op bloemen die veroorzaakt worden door weerkaatsing van ultraviolet licht kunnen bijen wel zien, maar de mens niet. Lange golflengten neemt het bijenoog niet waar: een rode klaproos ziet een bij als zwart.
Het bijenoog is ook in staat om gepolariseerd licht waar te nemen. Hierdoor is een honingbij zelfs op een bewolkte dag in staat om zich op de zon te oriënteren.
Ocellen nemen waarschijnlijk geen beelden waar, maar wel veranderingen in lichtintensiteit. Ze zijn sterk ontwikkeld bij snelvliegende insecten, zoals bijen. Ze blijken onmisbaar te zijn voor een stabiele vlucht.



Figuur 6
Kop (zijaanzicht) van een honingbijwerkster met aanduiding van de ligging van de kopklieren (naar WILSON 1971).

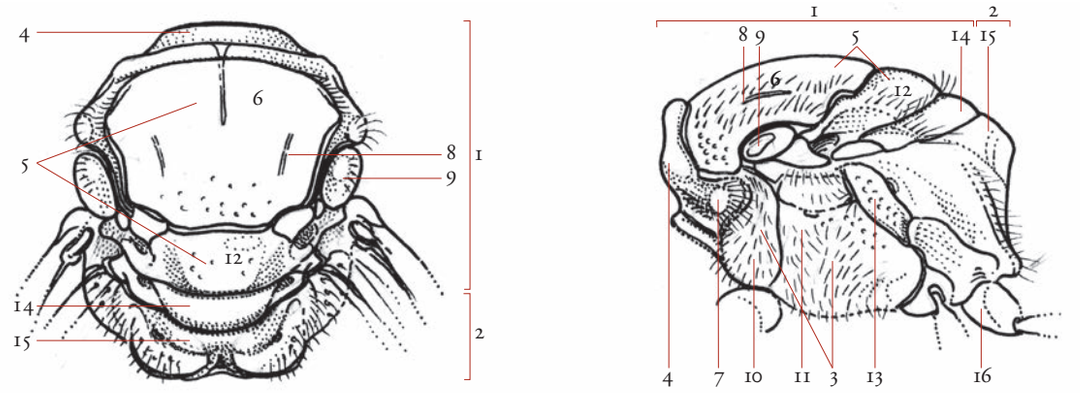
De voorhoofdsgroeven (foveae facialis)

De foveae facialis, te zien als kuiltjes in het voorhoofd, zijn vaak zwart en contrasteren vaak met de kleur van de rest van het voorhoofd. Ze zijn bij het vrouwtje sterker ontwikkeld dan bij het mannetje en kunnen vele vormen aannemen. Ze zijn bijvoorbeeld goed ontwikkeld bij *Andrena*-soorten en daar bedekt met een 'viltachtig' laagje. Bij veel genera is waargenomen dat onder de cuticula van deze kuiltjes kliercellen aanwezig zijn. De functie blijft echter onduidelijk (MICHENER 2007).

De kopklieren en hun producten

Er monden drie typen klieren uit in de monddelen, elk met een eigen functie. Twee van deze klieren liggen geheel in de kop, één ervan ligt gedeeltelijk in het borststuk (fig. 6).

- Labiale klier. Deze klier bestaat uit een kop- en een borstdeel. Bij de werkster van de honingbij produceert deze klier speeksel dat wordt gebruikt voor vertering en voor reinigingstaken (WILSON 1971). Bij vrouwtjes van maskerbijen *Hylaeus* is het borstdeel van deze klier sterk ontwikkeld en dit produceert waarschijnlijk de cellofaanachtige bekleding van de broedcel (WESTRICH 1989A). Vrouwtjes van *Osmia*-soorten gebruiken dit speeksel voor het kauwen van plantenmateriaal ten behoeve van de nestbouw.
- Hypopharyngeale klier. Deze klier is sterk ontwikkeld bij de sociale Apidae: de werksters van de honingbij produceren daarmee hun koninginnengelei. Bij andere bijensoorten is het een speekselklier.



Figuur 7
Bouw van het borststuk (mesosoma) in boven- en zijaanzicht (naar KOSTER 1986). 1 thorax (borststuk); 2 propodeum (middensegment); 3 mesopleuron; 4 pronotum; 5 mesonotum; 6 scutum; 7 achterlob pronotum (callus); 8 parapsidale lijn; 9 tegula; 10 preepisternum; 11 episternum; 12 scutellum; 13 metapleuron; 14 metanotum (postscutellum); 15 middenveld; 16 coxa (heup).

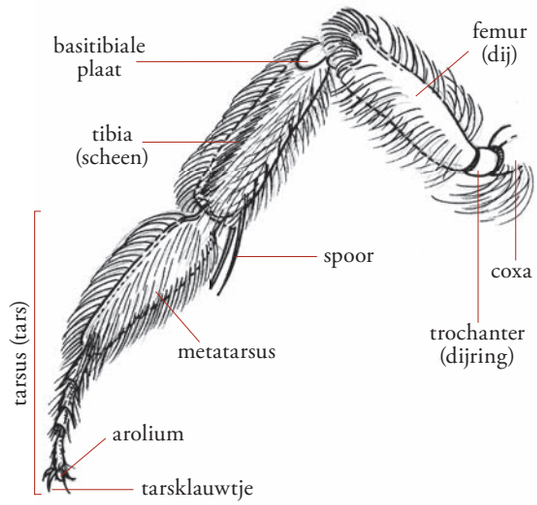
- Mandibulaire klier (kaakklier). De koningin van de honingbij maakt hiermee een niet-vluchtig feromoon met een beperkt bereik, dat uit 24 componenten bestaat. Zij verspreidt het over haar lichaam en vervolgens zorgt haar hofhouding voor verdere verspreiding in het nest. Het remt de ontwikkeling van nieuwe koninginnen. Ook zorgt het ervoor dat bij zwermvorming de werksters in haar buurt blijven (GOODMAN 2003). De werksters maken in deze klier een zwak alarmferomoon. De werksters van (tropische) angelloze bijen laten voordat ze terugkeren naar het nest een geurspoor achter op rijk bloeiende planten; ook dit geurspoor is afkomstig uit de mandibulaire klier (WILSON 1971).
  Hommelmannetjes maken in deze klier een feromoon dat ze tijdens hun patrouillevluchten op bepaalde plaatsen afzetten (ALFORD 1975). Ook mannetjes van zandbijen *Andrena* markeren hun territorium met een feromoon uit deze klier. Het mannetje van de Amerikaanse soort *Centris adanti* doet dat ook, maar brengt dit feromoon bovendien na de paring aan op het vrouwtje, waar het als antiafrodisiacum werkt (THORNHILL & ALCOCK 1983).
  Vrouwtjes van zijdebijen *Colletes* maken in deze klier een schimmeldodende stof, die ze op de wand van de broedcel aanbrengen. Vrouwtjes van ertsbijen *Ceratina* gebruiken het secreet van deze klier voor eigen verdediging, omdat het waarschijnlijk vijanden afschrikt (O'TOOLE & RAW 1991).

BORSTSTUK (THORAX)

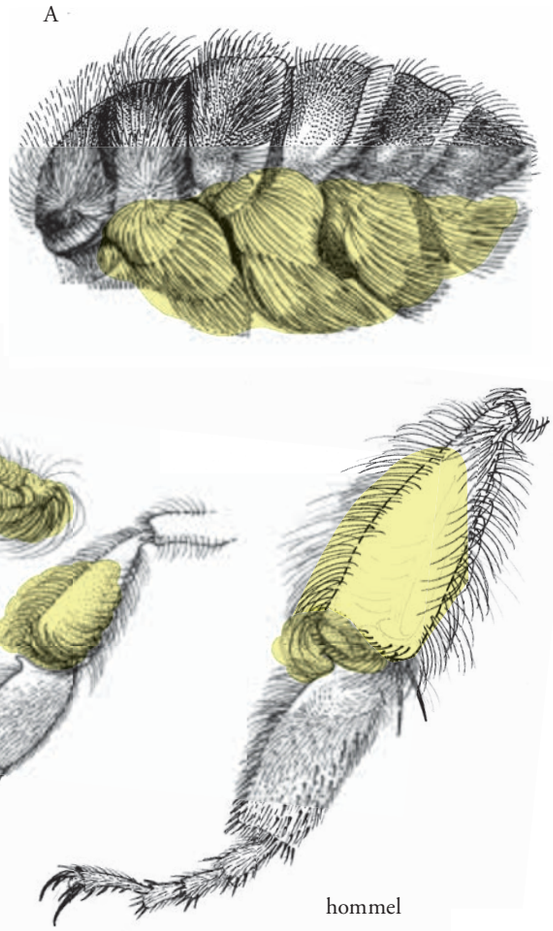
Het borststuk bij bijen bestaat uit de drie borststuksegmenten én het middensegment (propodeum, het eerste achterlijfssegment dat vergroeid is met het borststuk). De drie borststuksegmenten zijn: de prothorax, die het eerste paar poten draagt; de mesothorax met het tweede paar poten en de voorvleugels; en de metathorax met het derde paar poten en de achtervleugels.
Elk van de drie thoraxsegmenten bestaat uit vier chitineplaten: tergum of notum (rugplaat), de twee pleurae (enkelvoud pleuron, de zijplaten) en het sternum (buikplaat). De verschillende onderdelen van de thorax zijn in een ingewikkeld mozaïekpatroon aan elkaar vergroeid, waarin moeilijk te herleiden is welk puzzelstukje bij welk deel van de thorax hoort (fig. 7).
De prothorax bestaat uit het pronotum, twee propleurae en het prosternum. Het pronotum kan van opzij een naar achteren gerichte lob dragen, de pronotale lob of callus. De mesothorax bestaat uit mesonotum, mesopleurae en mesosternum. Het mesonotum bestaat uit twee delen namelijk het (meso)scutum (schild) en het scutellum (schildje). Het scutum draagt de tegula, die de vleugelbasis bedekt, en soms parapsidale lijnen (fig. 7, een determinatiekenmerk). De metathorax bestaat aan de bovenkant uit het metanotum of postscutellum.

Poten

De poot bestaat beginnend vanaf het lichaam uit de volgende delen (fig. 8): coxa (heup), trochanter (dijring), femur (dij), tibia (scheen) en de vijfledige tarsus (tars). Het eerste tarslid heet basistarsus, dat van de achterpoot soms metatarsus. Het laatste tarslid draagt twee tarsklauwtjes, waartussen zich soms het arolium (een soort kussentje) bevindt.
De poten van een bij hebben behalve lopen nog meer functies. Bij de vrouwtjes van veel soorten dienen bepaalde structuren voor het verzamelen van stuifmeel, bijvoorbeeld de floccus (dijringvlok, soms flocculus genoemd) op de trochanter of de scopa op de tibia (fig. 9).
Bij sociale soorten als honingbij en hommels heeft zich aan de buitenzijde van de tibia van de achterpoot een speciale structuur ontwikkeld: de corbicula (korfje). Deze is te herkennen als een gladde uitholling in de scheen, met alleen haren langs de randen. De corbicula dient voor de



Figuur 8
Bouw van de achterpoot (naar MICHENER 2007).



Figuur 9
Pollenverzamelapparaat:
A op het achterlijf van een behangersbij *Megachile* (buikschuier of scopa); **B** op de poten van een zandbij *Andrena*, de honingbij *Apis mellifera* en een hommel *Bombus*. Het verzamelde stuifmeel is in geel aangegeven.

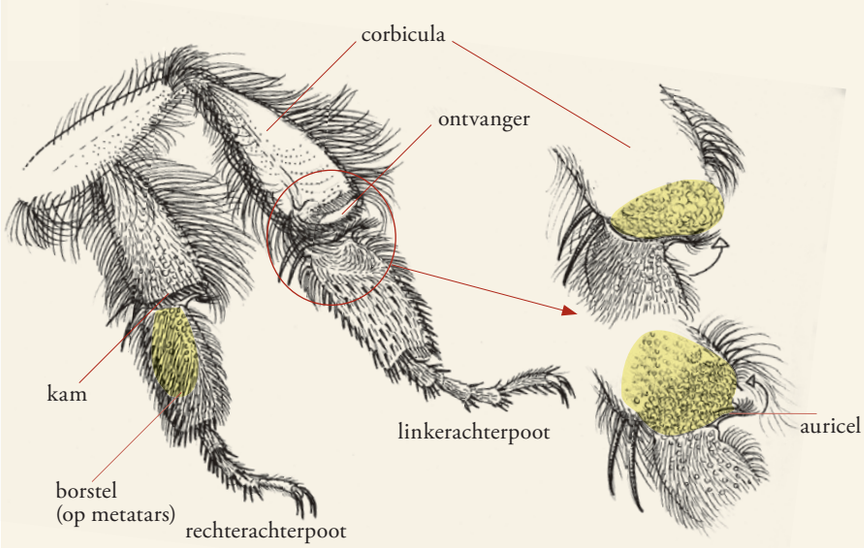
opslag van stuifmeel (zie kader 'Hoe een hommelvrouwtje stuifmeel opslaat').
In de scheen net onder de 'knie' tussen dij en scheen bevindt zich het subgenale orgaan, een mechanoreceptor, dat trillingen van de ondergrond waarneemt (WILSON 1971).
De poten spelen ook een belangrijke rol bij de nestbouw. Bij de vrouwtjes van soorten die nesten met gangen bewonen bevindt zich aan het uiteinde van de achtertibia de 'basitibiale plaat' (fig. 8), waarmee ze zich schrap kunnen zetten in de gangen.
De poten van bijen kunnen ook een rol spelen bij de communicatie tussen soortgenoten. Een bekend voorbeeld is de tarsale klier van de honingbij, die zich bevindt in elk vijfde tarsomeer (disti- of telotarsus) van elke poot van dar, koningin en werkster. Deze klieren produceren een 'chemische voetafdruk' of spoorferomoon, dat op allerlei oppervlakken (raat, bloembladen) wordt achtergelaten. Het werkt samen met het feromoon uit de Nasonovklier (zie paragraaf 'Achterlijf').
Een ander voorbeeld van communicatie door klieren in de poten zijn de klieren in de voorpoten van mannetjes van behangersbijen *Megachile*, die een rol spelen bij de paring. De mannetjes van sommige soorten, zoals de gewone sachembij *Anthophora plumipes*, hebben middenpoten met een bijzondere beharing, die waarschijnlijk een rol spelen bij de balts (fig. 11).

Vleugels

Bijen hebben twee voorvleugels en twee achtervleugels. De voorvleugels zijn groter dan de achtervleugels. Deze vleugelparen hechten aan elkaar door middel van de 'hamuli': een rijtje kleine haakjes aan de voorrand van de

HOE EEN HOMMELVROUWTJE STUIFMEEL OPSLAAT

Als een hommelvrouwtje (werkster of koningin) stuifmeel verzamelt op een bloem, maakt zij daarbij diverse bewegingen met de poten. In figuur 12 is omschreven welke bewegingen in welke volgorde voorkomen, en wat hiervan de functie is (gebaseerd op SLADEN 1912).



Figuur 10
Bouw en werking van het pollenverzamelapparaat van een koningin van de aardhommel *Bombus terrestris*. Links: linker- en rechterachterpoot (in zijaanzicht van links). Rechts: uitvergrote details van het gewricht tussen linkerscheen en -metatars. Bij bloembezoek komt stuifmeel door pootbewegingen van de hommel terecht in de borstel van de rechterachterpoot (binnenkant van metatars). De hommel beweegt de borstel met stuifmeel vervolgens langs de kam op het uiteinde van de scheen van de linkerachterpoot, waardoor het stuifmeel uit de borstel gekamd wordt en aan het uiteinde van de linkerscheen ophoopt. Dan strekt zij haar linkerachterpoot, waardoor de auricel van de metatars het stuifmeel van onderen in de ontvanger van de linkerscheen perst (aangeduid met pijlen in figuren rechts). Zo wordt het stuifmeel verder de corbicula ingedrukt, aan de buitenkant van de linkerscheen. Tot slot stampt de hommel het stuifmeel in de corbicula nog wat aan met haar linkermiddenpoot. Deze opeenvolging van bewegingen heeft dus tot gevolg dat stuifmeel uit de borstel van de ene achterpoot uiteindelijk opgeslagen wordt in de corbicula van de andere achterpoot. Vanzelfsprekend kan dit zowel van links naar rechts als van rechts naar links gaan.

achtervleugel. De adering in beide vleugelparen verschaft de vleugels stevigheid. Het aderpatroon en de daardoor gevormde cellen verschillen sterk tussen voor- en achtervleugel en zijn ook van belang bij het determineren van bijen (fig. 12).

ACHTERLIJF (ABDOMEN)

Zoals eerder in dit hoofdstuk vermeld is bij de Apocrita het eerste achterlijfssegment opgenomen in het borststuk. Michener (1944, 2007) noemt dit deel van het lichaam dan ook liever metasoma. Omdat in veel literatuur en determinatiewerken gesproken wordt van achterlijf of abdomen kan dat tot verwarring leiden. Om dit te voorkomen wordt in dit boek gekozen voor de term achterlijf.
Elk achterlijfssegment bestaat uit twee platen: dorsaal een tergum of tergiet, ventraal een sternum of sterniet (fig. 13). Bij de 'buikverzamelaars' (bijen die stuifmeel op de onderzijde van het lichaam verzamelen) dragen de sternieten een 'buikschuier', die bestaat uit stijve onvertakte haren (fig. 9). Hierin wordt stuifmeel verzameld. Veel vrouwtjes van soorten die zelf een nest graven, hebben op tergiet 6 een 'pygidium' (of pygidiale plaat): dit afgeplatte, vaak duidelijk begrensde deel van het tergiet helpt bij het aanstampen van grond.

Klieren

In het achterlijf van vrouwelijke honingbijen komen vier typen klieren voor (fig. 14):

- De Nasonovklier, die voor zover bekend alleen bij de werksters van de honingbij voorkomt, produceert een feromoon, dat verschillende functies heeft. Het wordt bijvoorbeeld afgegeven om de zwerm naar een geschikte nestplaats te lokken en daar te houden, of wanneer een werkster een bijna geurloze suikerbron ontdekt of een niet-geurende plek waar water te halen is (GOODMAN 2003).
- De Dufourklier of alkalische klier komt bij de vrouwtjes van alle bijen voor. Hij kan zeer sterk of juist nauwelijks ontwikkeld zijn. Bij solitaire bijen worden de afscheidingen uit de klier gebruikt bij het bekleden van nestgangen en vooral in de wand van broedcellen (WESTRICH 1989A). Met afgescheiden feromoonsecreties kunnen de bijen (delen van) het eigen nest specifiek merken. Bij sommige soorten, zoals de zwartbronzen zandbij *Andrena nigroaenea*, werkt het secreet na de paring als een antiafrodisiacum (zie betreffende soorttekst).
- De wasklieren. Bij de honingbij werkster bevinden deze zich in het derde tot en met het zesde achterlijfssegment. Ze zijn vooral actief als de werkster 10-20 dagen oud is. Ook bij het *Ceratina*-vrouwtje komen wasklieren voor maar hier in het tweede en derde segment. Zij smeert broedcelwanden in met een wasachtige substantie (O'TOOLE & RAW 1991).
- De gifklier komt ook alleen bij vrouwtjes voor en wordt hieronder besproken in de paragraaf 'Angel en gifklier'.

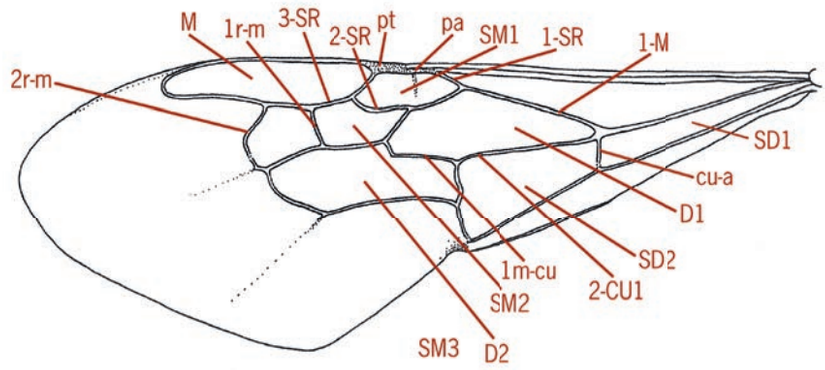
Ook mannelijke bijen hebben klieren in het achterlijf, zoals de gewone sachembij *Anthophora plumipes* (SCHINDLER 2005) en sommige *Osmia*-soorten (Daniël Rolke pers. med.). Het product van deze klieren wordt na de paring op het vrouwtje gebracht en werkt als een antiafrodisiacum.



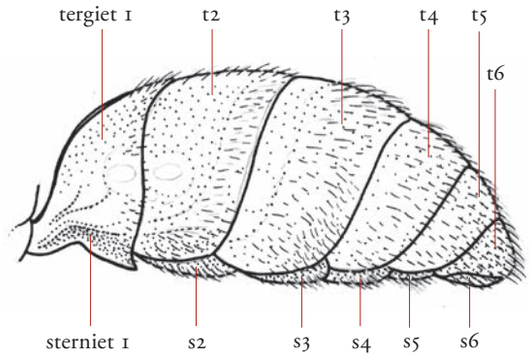
Figuur 11
Mannetje van de gewone sachembij *Anthophora plumipes*. De middenpoten hebben een bijzondere, lange behaaring, die vermoedelijk een rol speelt bij de balts.

De vrouwelijke geslachtsorganen

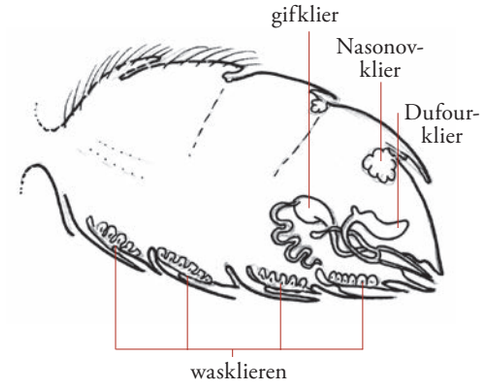
In het achterlijf van de vrouwelijke bij bevinden zich de geslachtsorganen. Het zijn de ovaria (eierstokken), de oviducten (eileiders), de spermatheca (zaadblaas) en de vagina (schede). Omdat de angel bij bijen geen voortplantingsfunctie meer heeft wordt deze, samen met de gifklier, in de volgende paragraaf apart behandeld.
De eieren worden geproduceert in de ovaria. De meeste solitaire bijen hebben per ovarium drie ovariolen, waarin de eicellen gevormd worden. Solitaire soorten dragen meestal niet meer dan twee legrijpe eieren bij zich, zodat er per dag niet meer dan twee broedcellen van een ei kunnen worden voorzien. Na iedere ovipositie (eileg) vindt er eirijping plaats. Solitaire bijen produceren, ook onder gunstige omstandigheden, meestal niet meer dan 30 nakomelingen in het leven. Parasitaire bijen, die weinig of geen energie steken in broedzorg, hebben vaak meer ovariolen met meer eieren en kunnen aanzienlijk meer eieren leggen dan hun gastheren. De eieren zijn dikwijls aanzienlijk kleiner en hebben een kortere incubatietijd dan die van niet-parasieten.
Eusociale bijen hebben een veelvoud aan ovariolen. Bij eusociale soorten legt het dominante vrouwtje of de koningin (bijna) alle eieren. Zij produceert honderd tot enige tienduizenden eieren meer dan solitaire bijen.



Figuur 12
Adering en cellen in de voorvleugel: pa = parastigmale ader; pt = pterostigma. De volgende cellen zijn aangegeven: M = marginale cel; SM1, SM2, SM3 = eerste, tweede en derde submarginale cel; D1, D2 = eerste en tweede discale cel; SD1, SD2 = eerste en tweede subdiscale cel.



Figuur 13
Achterlijf (zijaanzicht) van het vrouwtje van de maskerbij *Hylaeus* (naar KOSTER 1986).



Figuur 14
De klieren in het achterlijf van de honingbijwerkster.

De eieren verlaten het lichaam via de eileider, passeren de spermatheca of het oviduct via de ventraal gelegen vagina, aan de basis van de angel. Dit is tevens de opening waar tijdens de paring het mannetje zijn penis inbrengt. Aan de basis van het oviduct bevindt zich de spermatheca waarin het sperma wordt opgeslagen. Telkens als een ei de spermatheca passeert neemt het vrouwtje de beslissing of zij een paar spermatozoïden loslaat op het ei of niet. Bij Hymenoptera ontwikkelt zich een dochter uit een bevrucht ei en een zoon uit een onbevrucht ei (zie hoofdstuk 3).

Angel en gifklier

De angel en bijbehorende spieren zijn oorspronkelijk ontstaan uit de legboor van de voorouders van bijen, zoals deze nog steeds voorkomt bij blad- en sluipwespen. Dient ze bij die wespen nog voor het leggen van de eieren en, soms, voor het tijdelijk verlammen van de prooi, bij bijen en angeldragende wespen dient de angel alleen nog voor de prooivangst en voor de verdediging. Bij bijen heeft de angel alleen nog een verdedigingsfunctie. Dat komt wel heel dramatisch tot uiting bij de werksters van de honingbij. Als die hun vijand steken wordt de angel, die weerhaken heeft, samen met de gifblaas uit haar lichaam gescheurd. De gifblaas blijft los van het lichaam zijn gif in de vijand pompen. De bij sterft aan de gevolgen hiervan.
Figuur 15 laat de gecompliceerde bouw van de angel zien. De eigenlijke angel bestaat uit de lancet en de stylus, die samen een buis vormen waarin zich een klep bevindt. In rust bevindt de angel zich in de gonostylus of angelschede. De bijenangel is van het 'klep-pomptype'. Als de angel tevoorschijn komt wordt er lucht uit een blaasje aan de angelbasis naar buiten geperst, de angel wordt teruggetrokken en het blaasje vult zich daarbij met gif, dat vervolgens, als de angel weer uitgestulpt wordt en in de vijand geprikt wordt, in het lichaam daarvan terechtkomt (VAN MARLE & PIEK 1986).

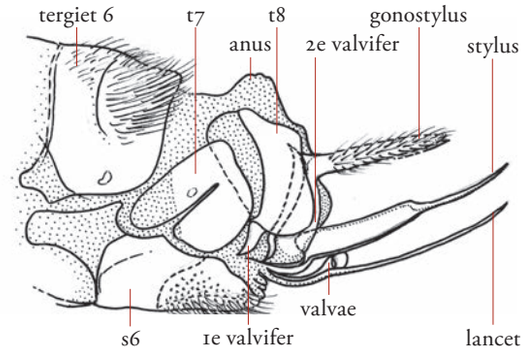
De mannelijke geslachtsorganen

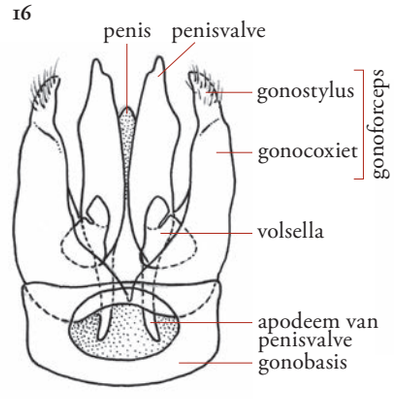
In het achterlijf liggen de gepaarde testes, die via de zaadleiders uitmonden in de penis. Bij veel bijensoorten bevat de penis een endophallus, die tijdens de copulatie kan worden uitgestulpt. Dat gebeurt wel heel dramatisch bij de honingbij, waarbij het uitstulpen van de endophallus een plofje veroorzaakt, dat binnen een paar meter afstand te horen is. Bij de paring blijft het hele geslachtsorgaan achter in de koningin en de dar sterft.

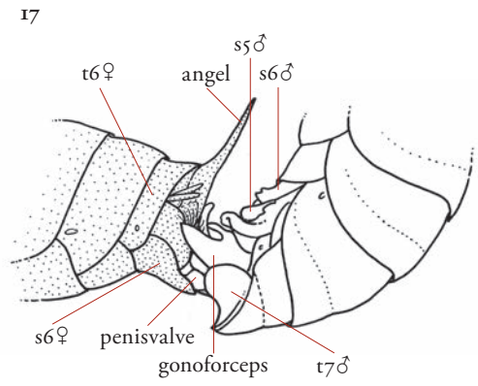
De bouw van de uitwendige mannelijke geslachtsorganen is te zien in figuur 16. Hier wordt erop gewezen dat er tussen verschillende bijensoorten een grote variatie is in de bouw van dit orgaan en dat er bovendien vele namen in omloop zijn voor hetzelfde onderdeel (NIEUWENHUIJSEN 1999). Roig-Alsina (1993) heeft de paring bij verschillende bijen onderzocht, met name het uitstulpen van de endophallus daarbij. Figuur 17 is hier opgenomen om de functies van de verschillende onderdelen van de endophallus tijdens de copulatie te tonen.
Om succesvol te paren moet het vrouwtje haar angel uitsteken, immers aan de basis daarvan ligt haar vagina. Het mannetje moet proberen tijdens de paring de angel te mijden. Dit gebeurt doordat de toppen van de penisvalven tegen de basis van de angel drukken. De gonoforceps, ontstaan door vergroeiing van gonocoxiet en gonostylus, fixeert het achterlijf van het vrouwtje, dat ook geklemd zit in het achterpotenpaar van het mannetje. Nu stulpt het mannetje zijn endophallus uit in de vagina en ejaculeert.

Geslachtsbepaling

Voor de seksuele of geslachtelijke voortplanting zijn twee seksen nodig. Bij de mens zijn de lichaamscellen diploïd (2n). Dit wil zeggen dat elk van de 23 soorten chromosomen in de celkern (n=23) twee keer voorkomt: 2n=46. In de cellen van de mensenman is er één paar dat afwijkt: een lang X- en een kort Y-chromosoom, in de cellen van de mensenvrouw ontbreekt dat Y-chromosoom, zij heeft twee X-chromosomen. Om die reden heeft men X en Y de geslachtschromosomen genoemd. Gebleken is dat zich in beide chromosomen een gen bevindt dat de ontwikkeling in een mannelijke of vrouwelijke richting stuurt. Het gen in het Y-chromosoom is dominant (A) over dat in het X-chromosoom (a). Als de vrouw eicellen vormt door middel van een reductie- of halveringsdeling ontstaan er haploïde cellen (n); n=23 of, gelet op het geslachtschromosoom, n=22+X. De man maakt twee soorten zaadcellen: 22+X en 22+Y.
Het kenmerk van de geslachtelijke voortplanting is de bevruchting van een eicel door een zaadcel. Tijdens deze bevruchting vindt de geslachtsbepaling van de nakomeling plaats: 44 XX(aa) wordt bij mensen een vrouw, 44 XY(aA) een man (fig. 18).
Ook bij bijen zijn er twee seksen. Bij bijen zijn de lichaamscellen van het mannetje echter haploïd en die van het







Figuur 15-17
15. Bouw van de angel (naar MICHENER 2007).
16. Mannelijke voortplantingsorganen, ventraal (naar MICHENER 2007).
17. Copulatie bij *Nomia triangulifera* (niet in Nederland) (naar ROIG-ALSINA 1993).

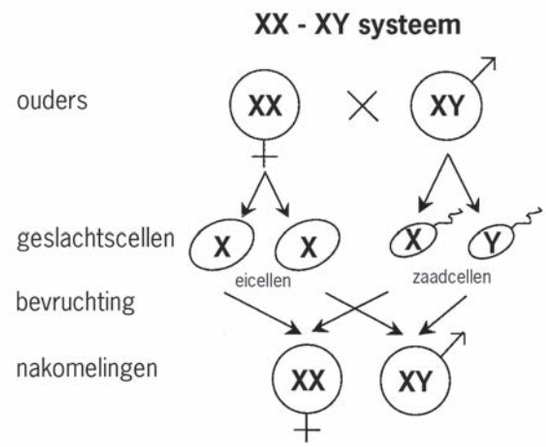
vrouwtje diploïd, terwijl X- en Y-chromosomen ontbreken. Dit verschijnsel staat bekend als haplodiploïdie. Het vrouwtje maakt door middel van reductiedelingen haploïde eicellen en het mannetje door gewone delingen – er valt hier niets te reduceren (halveren) – zaadcellen.
Bij bijen (en alle andere Hymenoptera) treedt een afwijkende vorm van geslachtelijke voortplanting op, arrhenotokie (BEUKEBOOM & ZWAAN 2005). Het is eigenlijk een geslachtelijke (bevruchting) en een ongeslachtelijke (geen bevruchting) voortplanting samen binnen dezelfde diersoort. Bij bevruchting van de eicel door de zaadcel ontstaat een diploïd individu (2n), dat een vrouwtje wordt. Treedt er geen bevruchting van de eicel op dan kan deze zich toch ontwikkelen en ontstaat een haploïd mannetje (n). Hier vindt de geslachtsbepaling dus niet plaats door middel van geslachtschromosomen maar speelt het aantal chromosomen in de al of niet bevruchte eicel een rol (fig. 19).
Bijen blijken wel degelijk geslachtschromosomen te hebben, alleen zien deze er niet uit als een X en een Y, zoals bij mensen. Het zijn de chromosomen die het CSD-gen ('complementary sex determiner') dragen. Dit gen heeft twee vormen, A1 en A2, en alleen als die samen in een bevruchte eicel voorkomen ontwikkelt die zich tot een vrouwtje. Gewone haploïde mannetjes zijn óf A1 óf A2; soms ontstaan er diploïde mannetjes, maar die zijn dan A1A1 of A2A2. In tabel:

gen	A1	A2	A1A1 of A2A2	A1A2
sekse	man	man	man	vrouw

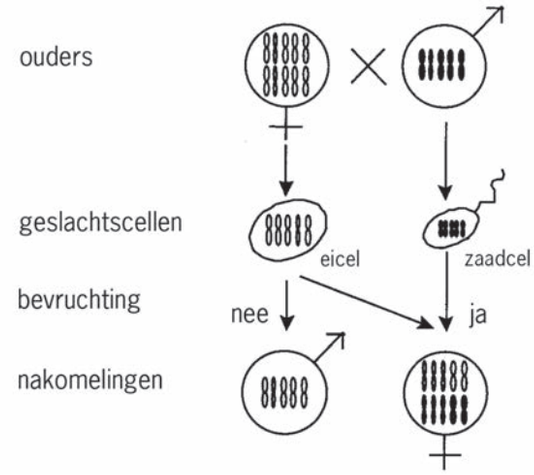
Haplodiploïdie is onmisbaar voor het verklaren van het ontstaan van de eusocialiteit bij de bijen door middel van kin selectie (zie Velthuis (2004) in zijn hoofdstuk 'Van solitair naar sociaal' in het boek *De wespen en mieren van Nederland*).

Gynandromorfen: man en vrouw
De geslachtsbepaling door middel van haplodiploïdie en de wijze waarop de volledige metamorfose verloopt heeft als consequentie dat er soms individuen gevonden worden die zowel mannelijke als vrouwelijke kenmerken hebben, de gynandromorfen. Enkele Nederlandse gynandromorfen werden beschreven door Barendrecht (1943), Benno (1948b) en Nieuwenhuijsen (1995, 2000).

Michez et al. (2009c) onderscheiden een drietal typen gynandromorfen (zie fig.22). Zij bespreken een viertal hypothesen die kunnen verklaren dat in de eerste ontwikkelingsstadia van een mannelijk haploïd embryo vrouwelijke, diploïde cellen kunnen ontstaan en omgekeerd.
Voordat de hypothesen ter sprake komen is het van belang iets te weten over de ontwikkeling van het ei. De kern van een ei (cel), al of niet bevrucht, dat net gelegd is gaat zich delen. De kernen gaan tegen de eiwand aanliggen, rond de kernen vormen zich celmembranen en zo ontstaat een blaas (blastoderm) met tegen de wand een aantal cellen. Een aantal cellen wordt nu voorbestemd straks de organen

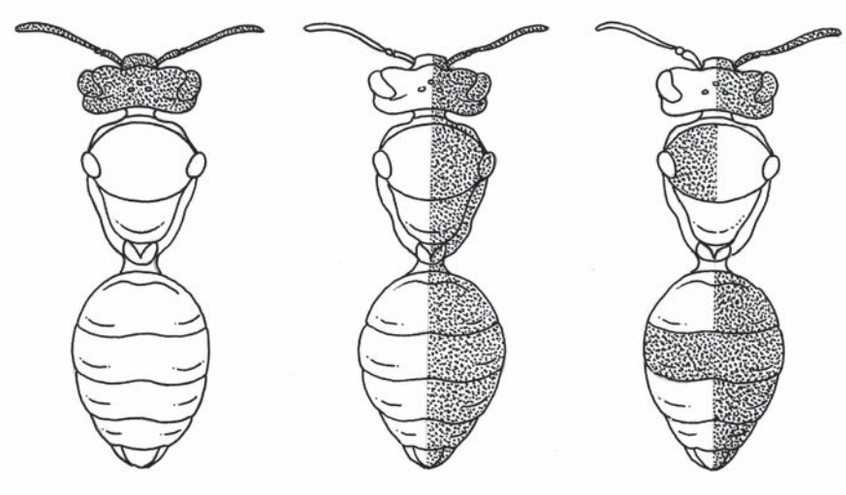


Figuur 18
Geslachtsbepaling volgens het XX-XY systeem (naar BEUKEBOOM & ZWAAN 2005). Vrouwtjes hebben twee X-chromosomen en mannetjes één X- en één Y-chromosoom. Op het Y-chromosoom ligt meestal een dominant gen dat voor de ontwikkeling van mannelijke kenmerken zorgt.



Figuur 19
Geslachtsbepaling bij bijen volgens het haplodiploïde systeem (naar BEUKEBOOM & ZWAAN 2005). Mannetjes zijn haploïd en ontstaan uit onbevruchte eieren, vrouwtjes zijn diploïd en ontstaan uit bevruchte eieren. Genetisch gezien hebben mannetjes dus alleen een moeder terwijl dochters zowel een moeder als een vader hebben.

van het volwassen insect te vormen. Afhankelijk van de plaats aan de eiwand ontwikkelen zich uit deze cellen de kop met de antennen, het borststuk en zijn organen en het achterlijf. De andere cellen in de blastoderm gaan zich verder delen en vormen de larve. In het popstadium sterven de larvale cellen en gaan de 'voorbestemde' cellen zich delen om het volwassen insect te vormen (OUWENEEL 1975).
De hypothesen die hier volgen hebben betrekking op deze 'voorbestemde' cellen. Gaat er iets mis in de cellen die de kop gaan vormen, dan kan bijvoorbeeld een mannelijke kop op een vrouwelijk lichaam ontstaan (zie fig. 20).
Terug naar de vier hypothesen voor het ontstaan van gynandromorfen. De eerste noemt men 'embryo bevruchting'. Bij een zich ontwikkelend haploïd embryo kan het gebeuren dat er alsnog een zaadcel de blastoderm binnendringt en een cel bevrucht. Het volwassen dier wordt een mannetje, maar krijgt, als de bevruchte cel de kop gaat vormen, een vrouwelijke kop.
De andere drie hypothesen speculeren over wat er mis kan gaan als de eicel bevrucht wordt en er dus een vrouwtje gaat ontstaan. De dispremiehypothese veronderstelt dat er niet één maar twee zaadcellen de eicel binnendringen. De ene zaadcel versmelt met de eikern en deze diploïde kern gaat de vrouwelijke weefsels vormen, de kern van de andere zaadcel gaat zich ook delen en vormt het haploïde mannelijke weefsel. Tot slot zijn er twee zogenaamde eliminatiehypothesen. Als in het embryo een 'voorbestemde' diploïde cel het chromosoom waarin het CSD-gen zit verliest, gaat deze cel in een vrouwelijk embryo mannelijke weefsels vormen. Het is ook mogelijk dat niet het hele chromosoom verdwijnt maar dat het CSD-gen onklaar raakt. Dat heeft hetzelfde gevolg.
Deze hypothesen verklaren alleen op celniveau hoe in een individu mannelijke en vrouwelijke weefsels kunnen ontstaan. Ze verklaren niet de drie typen gynandromorfen want daarvoor is kennis nodig omtrent de ruimtelijke verdeling van deze weefsels over een embryo.

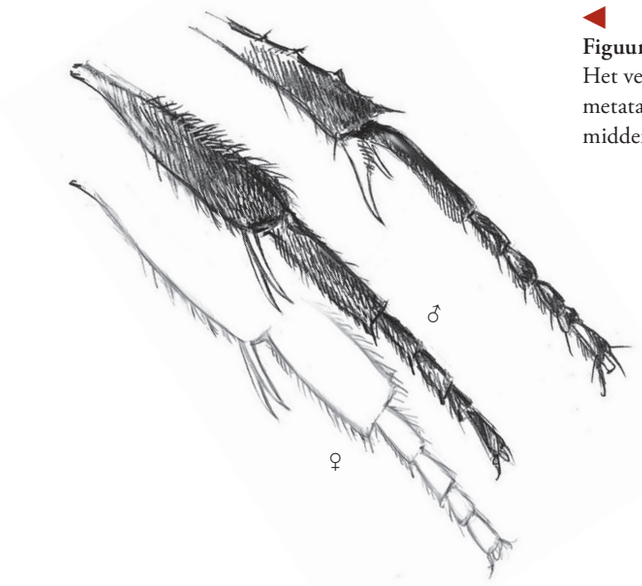


Figuur 20
Drie categorieën gynandromorfen: transversaal, bilateraal en mozaïek (naar MICHEZ ET AL. 2009C).

HOOFDSTUK 16 BIJEN DETERMINEREN

KEES VAN ACHTERBERG
THEO M.J. PEETERS

Bijen behoren tot de angeldragers (Hymenoptera Aculeata), tezamen met mieren en angeldragende wespen. Bijen zijn gemakkelijk van mieren te onderscheiden, maar het verschil tussen bijen en angeldragende wespen is moeilijker. We beginnen dit hoofdstuk met enkele verschillen tussen bijen en wespen, en verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes van bijen. Daarna geven we diverse tips voor het doden, prepareren, etiketteren, conserveren en determineren van bijen. Voor het determineren van bijen tot op soort worden de belangrijkste determinatietabellen op een rij gezet. Het grootste deel van dit hoofdstuk wordt ingenomen door een nieuwe determinatietabel tot de 36 bijengenera in Nederland.



Figuur 1
Het verschil in breedte van de metatars van bijen (links en midden) en wespen (rechts).

BIJ OF WESP?

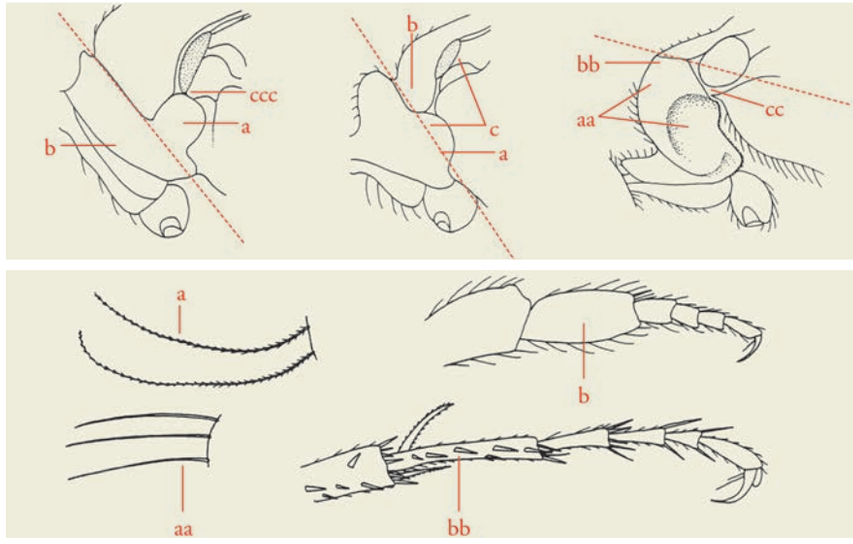
Het stereotiepe beeld dat mensen van bijen hebben is dat van sterk behaarde insecten, in tegenstelling tot wespen, die altijd kaal en geel-zwart gekleurd zouden zijn. Er zijn echter diverse bijen en wespen die roet in het eten gooien en niet aan deze beelden voldoen. Voor het verschil tussen beide groepen kan men naar een aantal uiterlijke kenmerken (kleur en beharing, bouw achterpoten) en naar het gedrag kijken. Met een combinatie van deze kenmerken is na enige oefening het onderscheid vaak goed te zien en in de onderstaande sleutel worden de morfologische verschillen samengevat:

1. Pronotum met ronde lob achter bovenaan (a) en de bovenrand wijst in richting van voorcoxa (b); pronotum bereikt meestal de tegulae niet (c), maar soms wel (ccc); APOIDEA 2
- Pronotum zonder lob achter bovenaan (aa), soms wel enigszins uitpuilend beneden het niveau van bovenrand van pronotum, en de bovenrand wijst naar tegulae (bb); pronotum reikt (vrijwel) tot aan de tegulae (cc) ..... andere wespachtigen (zie PEETERS ET AL. 2004)
2. Setae (= 'haren') van het propodeum (= bovenkant van het achterste deel van het mesosoma) fijn vertakt (plumose; a); achterbasitarsus vaak verbreed en afgeplat (b); mesosoma meestal dicht behaard (behalve bij veel parasitaire soorten) ..... **Apidae s.l.** (bijen)
- Setae van het propodeum eenvoudig, zonder vertakkingen (aa); achterbasitarsus normaal (bb); mesosoma meestal matig behaard .... '**Spheciformes**' (graafwespen) (zie PEETERS ET AL. 2004)

Kleur en beharing

Over het algemeen zijn bijen sterker behaard dan wespen, maar er bestaan ook bijen met weinig beharing, zoals maskerbijen *Hylaeus* en wespbijen *Nomada*. Daarentegen komen er in Nederland geen sterk behaarde wespen voor. De lichaamskleur biedt minder houvast: geel-zwart gekleurde ('wespachtige') bijen zijn in ons land geen uitzondering. De wespbijen danken zelfs hun naam aan hun gelijkenis met wespen. Soms zijn bijen ook zwart met rood (bloedbijen *Sphecodes*), geheel metaalkleurig groen (sommige groefbijen *Halictus*) of blauw (ertsbijen *Ceratina*).

Een goed onderscheid tussen bijen en wespen is de vorm van de haren. Met een goede loep is te zien dat de haren van bijen vertakt zijn terwijl dit bij wespen vrijwel nooit het geval is (alleen bij mierwespen). Bij vrouwelijke bijen zijn deze vertakte haren vaak gegroepeerd tot verzamelapparaten (scopa) aan de achterpoten (corbicula), aan de onderkant van het achterlijf (buikschuier) of aan de zijkant van het propodeum.



Een handig kenmerk in het veld om kleine, wespachtige bijen te herkennen is het ontbreken van het goud- of zilverkleurige 'snorretje', dat bij diverse kleine, zwarte graafwespen te zien is als men ze in het gezicht kijkt.

Bouw achterpoten

Een ander onderscheid tussen bijen en wespen is de bouw van de achterpoten. Bij wespen is het eerste tarsuslid (de metatars of basitars) van de achterpoten rolrond en langwerpig

van vorm. Bij bijen is de metatars van de achterpoten afgeplat en breder dan de andere tarsusleden (fig. 1). Bij mannelijke dieren is dit onderscheid moeilijker te zien.

Bijen- en wespengedrag

Het belangrijkste verschil in gedrag tussen bijen en wespen is te zien tijdens het voedselzoeken.

De larven van bijen eten pollen en nectar, terwijl larven van wespen vooral dierlijk voedsel krijgen. Een stuifmeelverzamelend dier zal dus doorgaans een bij zijn en geen wesp. Weliswaar bestaan er ook pollenwespen (Vespidae: Masarinae) die stuifmeel verzamelen voor hun larven, maar deze komen niet in Nederland voor. Toch blijft het oppassen, want ook wespen zitten op bloemen, zij het alleen om nectar op te likken.

Bij veel bijen is de uiterlijke verschijning (habitus) en het foerageergedrag op bloemen zo karakteristiek, dat de verschillen met wespen meteen in het oog springen. Roetbijen die zich geheel in de pollen wentelen, behangersbijen die hun achterlijf omhoog richten tijdens het bloembezoek, tronkenbijen die al lopend met hun achterlijf over de bloemen trommelen, hommels die een bromgeluid ('buzzing') maken tijdens het foerageren op de bloemen. Allemaal aspecten van de habitus en gedragingen gericht op het verzamelen van stuifmeel voor de larven, die bij wespen niet voorkomen.

Uiteraard zijn ook hier weer uitzonderingen, want niet alle bijen verzamelen stuifmeel. Mannetjes en alle koekoeksbijen verzamelen geen stuifmeel.

Over het algemeen geldt dat bijen minder lopen dan wespen. Wespen zoals graafwespen en spinnendoders hebben dikwijls relatief lange poten. Bijen hebben korte poten en lopen dan ook weinig; wel vliegen ze kleine stukjes om even verder weer enkele stappen te zetten.

Vrouwtjes van koekoeksbijen zijn te herkennen aan de manier van vliegen tijdens het zoeken naar nesten van hun gastheer. Zo vliegen wespbijen *Nomada* over het algemeen langzaam en laag in een soort helikoptervlucht boven de grond. Ook andere koekoeksbijen (bv. viltbijen *Epeolus*, bloedbijen *Sphecodes*) tref je in het veld vaak aan tijdens het inspecteren van andermans nesten. Ze vliegen kleine stukjes van nest naar nest, steken hun kop soms even in het hol of kruipen naar binnen om even later weer naar buiten te komen en een stukje verderop te vliegen, permanent op zoek naar mogelijke gastheren. Behalve bij enkele koekoekswespen, zoals graafwespen van het genus *Nysson*, goudwespen en knotswespen, komt dergelijk vlieg- en zoekgedrag bij wespen weinig voor.

HET ONDERSCHEID TUSSEN MANNETJES EN VROUWTJES

Over het algemeen is het verschil tussen vrouwelijke en mannelijke bijen goed zichtbaar. Het achterlijf van het vrouwtje bestaat uit zes segmenten, ze heeft 12 antenneleden en is in het bezit van een in het achterlijf opgeborgen angel. Tevens hebben de meeste vrouwtjes aanpassingen in hun lichaamsbouw om stuifmeel te verzamelen, zoals vertakte haren en borstels op borststuk, poten of achterlijf. Mannetjes hebben zeven achterlijfssegmenten, 13 antenneleden en een slankere lichaamsbouw, missen een angel en dragen geen stuifmeel met zich mee. In Nederland hebben alleen de mannetjes van pantserbijen *Biastes* evenveel antenneleden als de vrouwtjes (12). Ook gedragen mannetjes en vrouwtjes zich verschillend. Een individu dat stuifmeel vervoert of bezig is met het graven van een nest of het bouwen van een nest in dood hout of holle stengels, is een vrouwtje. Mannetjes patrouilleren vaak langs vaste routes, verdedigen een territorium of loeren op uit het nest komende maagden.

BIJEN DODEN, PREPAREREN, ETIKETTEREN EN CONSERVEREN

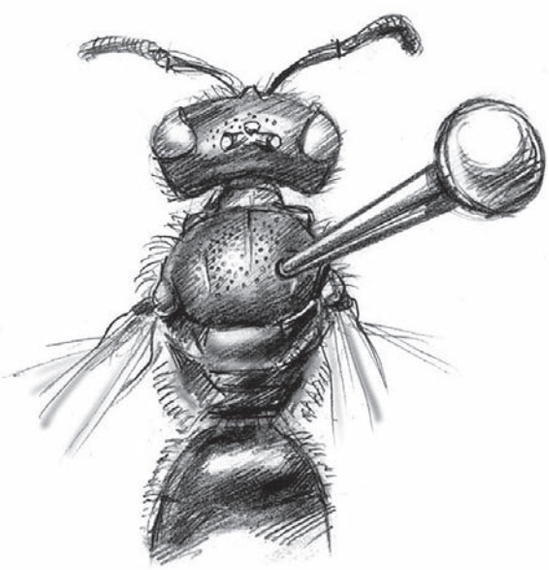
Diverse bijen zijn in het veld niet met zekerheid op naam te brengen. Ook iemand die al jaren ingewerkt is in de bijenfauna van een gebied en goed bekend is met de habitus en het gedrag van de soorten, zal voor een complete inventarisatie van een terrein toch exemplaren moeten verzamelen. Het gaat hierbij vooral om kleine bijen en soorten met moeilijk herkenbare 'dubbelgangers'. Voorbeelden zijn de kleinere groefbijen *Lasioglossum* en bloedbijen *Sphecodes*, sommige maskerbijen *Hylaeus*, moeilijke soortgroepen binnen de zandbijen *Andrena* en enkele metselbijen (*Hoplitis* en *Osmia*) en behangersbijen *Megachile*. Hiervoor is nauwkeurige studie van de kleine morfologische verschillen met behulp van een binoculaire microscoop en determinatietabellen noodzakelijk. Het verzamelen en conserveren van bijen is dan ook onontbeerlijk voor serieus onderzoek aan deze insecten. Materialen voor het vangen, prepareren en opbergen van insecten zijn verkrijgbaar bij entomologische speciaalzaken.

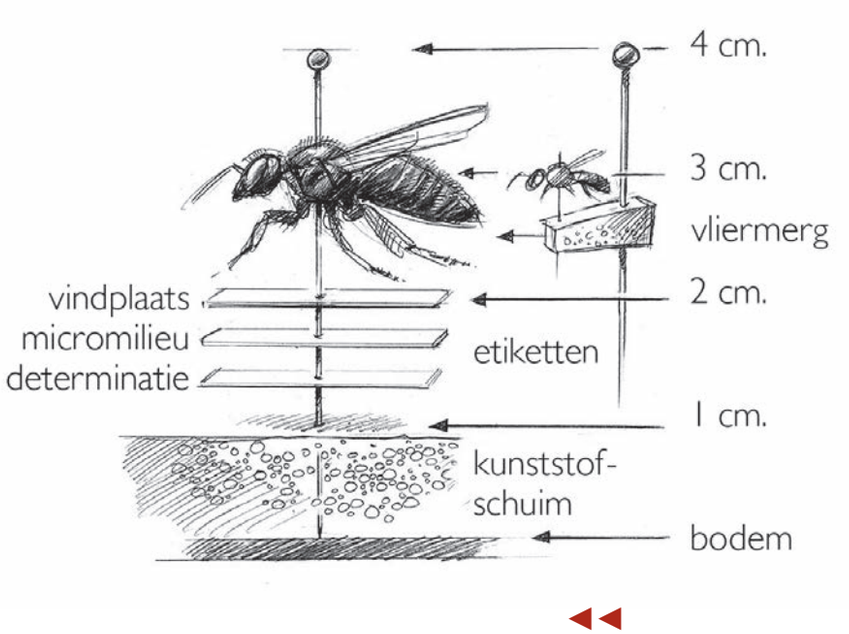
Omdat veel bijen bedreigd worden, is terughoudendheid bij het verzamelen geboden. Overigens mag men in Nederland niet zomaar in alle terreinen insecten verzamelen. Toestemming of een vergunning van de betreffende eigenaar is noodzakelijk.

Doden en drooghouden

De gevangen dieren worden gedood in een stikpot of in de diepvries. Als stikpot kan bijvoorbeeld dienen een glazen of plastic pot (geen perspex) met stukken toiletpapier of tissue besprenkeld met ethylacetaat (azijnether). Gebruik geen watten, want daarin raken de dieren verstrikt en het is een heel karwei ze later weer te scheiden van de wattenvezels. Als dodingsvloeistof kan ook nagellakremover (zonder aceton) worden gebruikt, want hierin zit ook ethylacetaat. Bij gebruik van aceton drogen de dieren sterk uit en worden sneller stijf en breekbaar. Zorg ervoor dat de stikpot niet te vochtig is, dus gebruik voldoende vochtopzuigend materiaal zoals toiletpapier en stop niet te veel dieren bij elkaar in een stikpot. Als bijen te vochtig worden dan gaan haren aan elkaar plakken en wordt het moeilijker om belangrijke kenmerken als kleuren en bestippeling te zien. Hommels worden vaak apart van andere bijen verzameld omdat ze vaak nectar uitbraken voordat ze sterven. Hierdoor wordt het een kleverig geheel in de stikpot. Bij grote bijen zoals hommels duurt het vaak lang voordat ze dood zijn. Laat ze daarom minimaal enkele uren in de stikpot zitten. Als ze daarna nog leven is de hoeveelheid ethylacetaat in de stikpot te laag.

Ook kunnen de gevangen dieren in de diepvries worden





◀◀ **Figuur 2**
Plaatsing van de speld in het borststuk.

▲ **Figuur 3**
Het opprikken van een bij: plaatsing van bij en etiketten op de speld.

gelegd om ze te doden en te conserveren. Doden met ethylacetaat en daarna in de diepvries ter conservering is ook een goede combinatie.

Opprikken

Om bijen te conserveren en gemakkelijk te hanteren is het van belang ze aan een insectenspeld te prikken en te laten drogen. Steek de insectenspeld rechtsboven door het borststuk tot op 1 cm van de speldenknop. Hierdoor blijft er genoeg ruimte voor etiketten onder het dier en kan tevens de speld vastgepakt worden zonder het dier aan te raken (fig. 2, 3).

Bij het opprikken komt er nogal eens lichaamsvocht vrij bij het doorsteken, waardoor de haren van het borststuk nat worden en aan elkaar kleven. Dep met de zijrand van een toiletpapiertje of tissue zo veel mogelijk vocht weg.

Bij kleine exemplaren kan het beste een minutiespeld worden gebruikt. Deze moet van onderen naar boven door borststuk heen worden gestoken. Hierdoor wordt het borststuk het minst beschadigd en blijven belangrijke kenmerken zoals de bestippeling van het borststuk zichtbaar. Deze dunne speldjes worden vervolgens in en blokje vliermerg of polyporus gestoken, dat aan een grote speld geprikt is.

Tips bij het prepareren

Het is van belang om bijen zodanig te prepareren dat belangrijke determinatiekenmerken goed zichtbaar zijn. Prik de dieren in een 3-4 cm dikke piepschuimplaat en zet poten en vleugels met een knopspeld opzij zodat de kleur, beharing en bestippeling van het achterlijf en de zijkant van het borststuk goed zichtbaar zijn. Laat ze daarna enkele dagen tot een week drogen op een droge en donkere plek. Plaats ze daarbij tevens in een afgesloten ruimte om vraat door museumkevers en andere insecten te voorkomen.

Hieronder volgt een aantal extra tips voor het prepareren van bijen. De namen van de lichaamsonderdelen zijn te vinden in hoofdstuk 15.

Kop

Bij het prepareren van de kop moeten de kaken gespreid worden. De clypeusrand, de bovenlip en de antennen moeten goed zichtbaar zijn.

Overige kenmerken aan de kop die van belang zijn voor de determinatie: de tanden van de bovenkaken, de rand en de kleur van de clypeus, de kleur van het voorhoofd, de bestippeling van de cuticula, de vorm en de kleur van de voorhoofdsgroeven (foveae facialis), de lengte van de wang en de vorm van de antenneleden en de relatie tussen hun lengte en breedte.

Borststuk

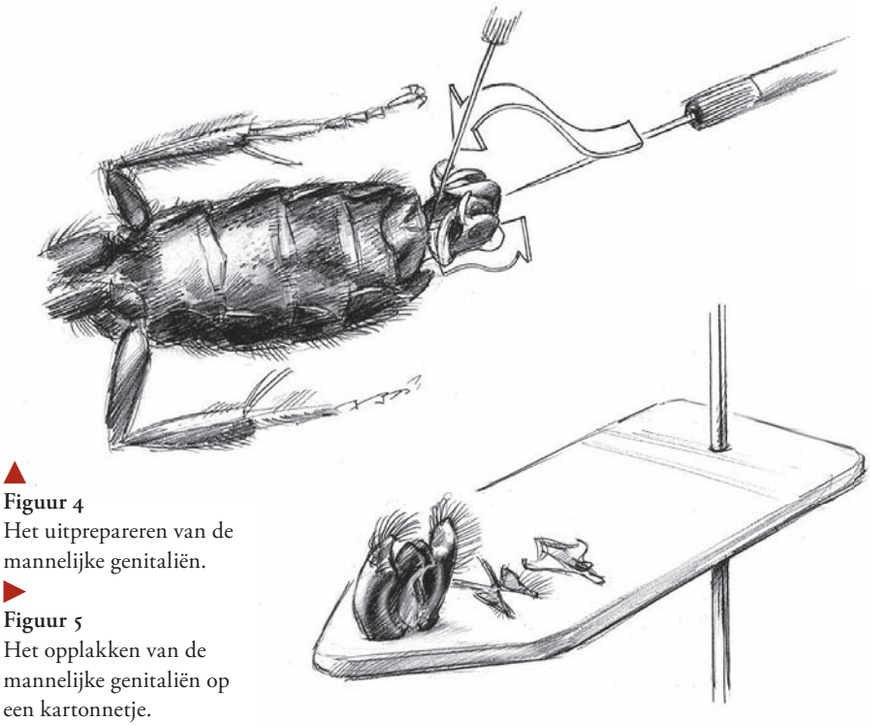
Spreid de vleugels door met een pincet de zijden van het borststuk wat in te drukken en spreid de poten goed.

Kenmerken die van belang zijn voor de determinatie: de parapsidale lijnen van het scutum, de bestippeling van de cuticula, de kleur en de cellen van de vleugels, de beharing van en de structuren aan de poten (bv. de tibiale sporen, wel of geen arolium), structuren op het scutellum en op het propodeum; bij het vrouwtje de aan- of afwezigheid van het korfje aan de achterpoot; bij vrouwelijke zandbijen de scopa tibialis en floccus (aan dijring).

Achterlijf

Bij het vrouwtje moet het laatste achterlijfssegment wat uitgetrokken worden, zodat de bovenzijde goed zichtbaar wordt. Bij het mannetje wordt met een prepareernaald met haakvormige punt het geslachtsapparaat tevoorschijn gehaald (zie hierna).

Belangrijke overige determinatiekenmerken: het oppervlak van het pygidium, wel of geen haarbanden op de randen van de tergieten en sternieten, haarbanden wel of niet onderbroken, haarvlekken op de basis van de tergieten, structuren en bestippeling van de tergieten; bij het mannetje de bouw van de genitaliën en de bouw van S7 en S8; bij vrouwelijke zandbijen de beharing op de laatste achterlijfssegmenten (fimbria analis).



Figuur 4
Het uitprepareren van de mannelijke genitaliën.

Figuur 5
Het opplakken van de mannelijke genitaliën op een kartonnetje.

Genitaalapparaat

De bouw van het genitaalapparaat is een zeer belangrijk kenmerk voor het op naam brengen van mannelijke bijen. Weliswaar kunnen diverse mannetjes ook zonder genitaalonderzoek op naam worden gebracht, maar voor soorten uit de meeste genera (*Andrena*, *Colletes*, *Hylaeus*, *Lasioglossum*, *Sphecodes*) is genitaalonderzoek niet alleen veel makkelijker maar vaak zelfs onontbeerlijk. Het is beter bij het prepareren van de verse en nog goed te manipuleren mannetjes het genitaal gelijk zichtbaar maken, in plaats van achteraf de dieren te moeten opweken om alsnog het genitaal uit te kunnen prepareren. Het opweken van droge bijen gaat het beste in de dampen van kokend water of in een goed sluitende glazen of plastic pot met kokend water op de bodem en een vlotje waarop de bijen 10-20 min (zonder etiketten) te weken worden gelegd. Voorkom dat de dieren met de condenserende waterdruppels in aanmerking komen, bijvoorbeeld met een tissue aan de binnenkant van de pot (zie PLANT & DUBITZKY 2010).

Het uitprepareren van het genitaal gebeurt door het aan de speld geprikte dier op zijn rug tussen de vingers te nemen en met een zeer dunne speld of prepareernaald tussen de laatste achterlijfssegmenten te pulken om deze van elkaar te drukken. Steek daarna de speld onder of boven het genitaal naar binnen en trek het voorzichtig naar buiten (fig. 4). Wanneer het genitaal voorzichtig en niet te ver naar buiten wordt getrokken blijft het aan het achterlijf hangen en hoeft het niet op een apart kartonnetje geplakt te worden. Bij kleine soorten zoals maskerbijen *Hylaeus* is het beter het genitaal samen met het 7e en 8e sterniet (buikplaat) op een kartonnetje te plakken (fig. 5). Voeg genitaal en dier steeds bij elkaar aan dezelfde speld, zodat geen verwisseling kan optreden. Oefen eerst bij grotere soorten alvorens aan kleine en kwetsbare bijen te beginnen. Vaak is voor het uitprepareren van het genitaal een binoculaire microscoop onmisbaar.

Etiketteren

Een goede etikettering is van groot belang bij het verzamelen van insecten. Informatie op een etiket bestaat ten minste uit vindplaats, vangstdatum en verzamelaar. Het wordt sterk aanbevolen de vindplaats zo nauwkeurig mogelijk vast te leggen met Amersfoort(RD)-coördinaten dan wel UTM-coördinaten of GPS-coördinaten, liefst tot op 1 km en bij zeldzame soorten ten minste tot op 100 m nauwkeurig. Op een tweede etiket kunnen eventuele bijzonderheden worden vermeld zoals vangmethode, bloembezoek, nestplaats, habitat en andere gegevens. Deze (ecologische) gegevens kunnen achteraf tevens een goede steun zijn bij het op naam brengen van de soort. Schrijf het etiket zelf (met watervaste Oost-Indische inkt, rotringpen of andere lichtvaste fineliner) of print het uit (bij voorkeur met laserprinter). Gebruik wit papier en maak de etiketten niet te groot (20 × 10 mm). Zorg steeds voor goed papier van ten minste 120 grams dikte zodat de etiketten niet zo snel gaan tollen aan de speld.

Bewaren

Dode insecten zijn een geliefde voedselbron voor stofluizen en de larven van enkele keversoorten (museumkevers). Om opgeprikte bijen tegen vraat te beschermen moeten ze opgeborgen worden in een goed sluitende doos. De doos opbergen in een (zip)afsluitbare plastic zak is een simpele en goedkope manier om besmetting te voorkomen. Bewaar de gedroogde dieren in het donker en in een niet te vochtige ruimte, zodat geen verkleuring optreedt en schimmels geen kans krijgen. Controleer de opbergdozen regelmatig op vraat en leg ze jaarlijks een week in de diepvries of gebruik eventueel paradichloorbenzeen of roxasect om vraat te bestrijden.

BIJEN DETERMINEREN

Om bijen met zekerheid op naam te brengen is het nodig om de juiste determinatieliteratuur en een loep of liefst een binoculair te gebruiken. Tevens is het raadzaam om referentiemateriaal beschikbaar te hebben. Bij sommige genera is dat laatste zelfs onmisbaar.

Loep en/of binoculair

Een loep en een binoculair met goede verlichting zijn bij het determineren vaak onontbeerlijk. Diverse soorten zijn na enige oefening in het veld direct herkenbaar en/of met een goede loep (10 ×) te determineren. Toch is een vergroting van 40 × of meer nodig om soorten van lastige genera goed te kunnen determineren.

Een goede referentiecollectie

Wie serieus de bijenfauna wil bestuderen doet er goed aan een eigen referentiecollectie aan te leggen. Een andere mogelijkheid is om gebruik te maken van de collecties van natuurhistorische musea, zoals NCB Naturalis in Leiden of streekmusea in diverse andere steden. Het zelf opzetten van een collectie is zeer leerzaam en men raakt daardoor snel vertrouwd met de soorten. Tevens is het raadzaam om contact te zoeken met ervaren mensen die zich hebben georganiseerd, bijvoorbeeld in de Nederlandse Entomologische Vereniging of de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.

Foto's en tekeningen

Een aantal bijensoorten is in het veld goed te herkennen, omdat ze niet snel verward kunnen worden met andere soorten, bijvoorbeeld het vosje *Andrena fulva*, de grijze zandbij *A. vaga*, de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* en de boomhommel *Bombus hypnorum*. Foto's en tekeningen zoals in Amiet & Krebs (2012), Bellmann (1998, 2003, 2010), Chinery (2004), Edwards & Jenner (2005), von

▼ Tabel 1
Aanbevolen literatuur voor het determineren van bijen tot op soort.

Genus	Determinatieliteratuur Nederland						Determinatieliteratuur Noordwest- en Midden-Europa																		
	Nieuwenhuijsen et al. 2012	Van Achterberg 2012 (in deze uitgave): generatabel	Van der Blom 1996 [1] Peeters et al. 2005 [2]	Koster 1986 [1]	van der Vecht 1928b [1]	van der Zanden 1982 [1]	Amiet 1996 [3]	Amiet et al. 1999 [4]	Amiet et al. 2001	Amiet et al. 2004	Amiet et al. 2007 [5]	Amiet et al 2010	Banaszak & Romasenko 1998	Dathe 1980	Dathe et al. 1996 [6]	Ebmer 1969, 1970, 1971, 1974, 1987	Ebmer 1984	Gokcezade et al. 2010	Pesenko et al. 2000	Rasmont & Terzo 2010	Scheuchl 2000	Scheuchl 2006	Schmid-Egger & Scheuchl 1997	Schwenninger 2009 [7]	Warncke 1992a
Ammobates	•	•									•										•				
Andrena					•							•											•	•	
Anthidiellum	•	•				•				•			•									•			
Anthidium	•					•				•			•									•			
Anthophora	•										•										•				
Apis	•	•	•				•														•				
Biastes	•	•									•										•				
Bombus			•				•											•		•					
Ceratina	•	•									•										•				
Chalicodoma	•	•				•				•			•									•			
Chelostoma	•					•				•			•									•			
Coelioxys	•					•				•			•									•			
Colletes	•							•																	
Dasypoda	•	•									•											•			
Dufourea	•							•									•		•						
Epeoloides	•	•									•										•				
Epeolus	•										•										•				
Eucera	•										•										•				
Halictus									•							•			•						
Heriades	•	•				•				•			•									•			
Hoplitis						•				•			•									•			
Hylaeus	•			•				•						•	•										
Lasioglossum									•							•			•						
Macropis	•										•											•			
Megachile	•					•				•			•									•			
Melecta	•										•										•				
Melitta	•										•											•			
Nomada	•										•										•				
Osmia						•				•			•									•			
Panurgus	•											•											•		
Rophites	•	•						•											•						
Sphecodes	•							•																	•
Stelis	•					•				•			•									•			
Tetralonia	•	•									•										•				
Thyreus	•	•									•										•				
Trachusa	•	•				•				•			•									•			
Xylocopa	•	•									•										•				

Na de afronding van het manuscript van dit boek verschenen twee nieuwe determinatietabellen die ook van belang zijn voor de studie van de Nederlandse bijenfauna:

1. Een revisie van de *Hylaeus gibbus*-groep (STRAKA & BOGUSCH 2011).
2. Een nieuwe tabel tot de *Sphecodes*-soorten in Midden-Europa (BOGUSCH & STRAKA 2012).

[1] Nog bruikbaar, maar niet meer compleet
[2] Foutje in van der Blom 1996
[3] *Bombus cullumanus* ontbreekt
[4] *Colletes halophilus* ontbreekt
[5] *Epeolus tarsalis* ontbreekt
[6] *Hylaeus lepidulus* = *paulus*
[7] Vrouwtjes *Andrena anthrisci*

Hagen & Aichhorn (2003) en Westrich (1989a, 1989b) kunnen een goed hulpmiddel zijn om snel de verschillende habitustypen van de genera te leren kennen. Besef echter dat in deze boeken niet alle soorten zijn opgenomen en dat het determineren met behulp van foto's een riskante zaak is.
Ook op internet zijn heel veel afbeeldingen te vinden van allerlei soorten bijen, maar ook daar blijft vaak de onzekerheid over de juistheid van de soortnaam die erbij vermeld wordt. Op veel foto's zijn de subtiele onderscheidende kenmerken van verwante soorten niet te zien. Nederlandse websites met veel bijenfoto's zijn te vinden op www.wildphoto.nl, www.wildebijen.nl en www.waarneming.nl. Zie ook de Duitse website www.hymis.info en de Belgische website van de universiteit in Mons en Gembloux (http://zoologie.umh.ac.be/hymenoptera).

Online bijen determineren

Behalve dat op diverse websites door specialisten foto's op naam worden gebracht, verschijnen daar ook steeds meer determinatietabellen waarvan sommige zelfs (nog) niet op papier gepubliceerd zijn. Op de Nederlandse website www.wildebijen.nl worden van diverse bijengenera nieuwe determinatietabellen gepresenteerd en een goede hommeltabel van Rasmont & Terzo is te vinden op http://zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/biblio/Rasmont_&_Terzo_2010_Bombus_Belgique_et_N_France_NOV_full.pdf).
Maar met dit digitale medium zijn er natuurlijk veel meer mogelijkheden ontstaan waarvan we hieronder enkele voorbeelden geven.
De meest eenvoudige vorm van een digitale tabel doorloopt bijvoorbeeld via foto's de kenmerken van een dier. Voorbeelden zijn de tabellen tot mannetjes of vrouwtjes en de families van de bijen van Packer & Ratti (www.yorku.ca/bugsrus/BFoW/Images/Introduction/Introduction.html) of de generatabellen van de Japanse apidologen (http://konchudb.agr.agr.kyushu-u.ac.jp/hanabachi). Op de Engelse hommelwebsite van Paul Williams kan men hommels determineren met behulp van kleurencombinaties van lichaamsdelen van hommels (www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/bumblebeeid.html).
De ontwikkelingen op dit gebied staan nog in de kinderschoenen en we kunnen verwachten dat het determineren met behulp van digitale media zich snel verder zal uitbreiden.

TERMINOLOGIE VOOR ORIËNTATIE VAN LICHAAMSONDERDELEN VAN EEN BIJ

Algemeen

ventraal: buikzijde; lateraal: zijkant; dorsaal: rugzijde; mediaal: middenlijn waarlangs het dier in twee symmetrische helften wordt verdeeld.

Kaken, clypeus, lobben, e.d.

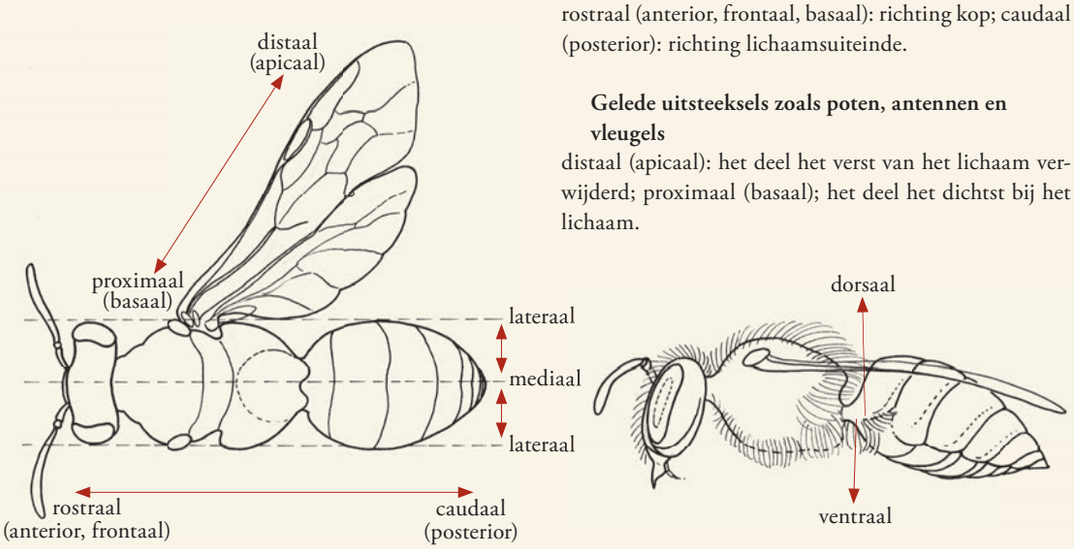
apicaal: bij de top of apex; basaal: bij de basis.

Lichaamsplaten

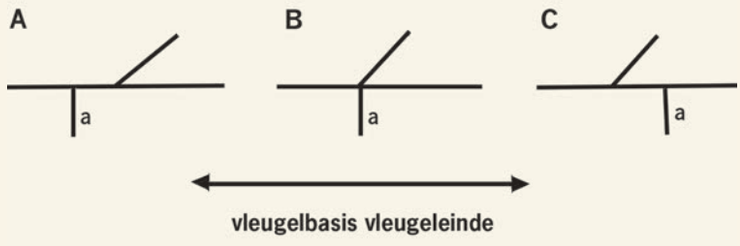
rostraal (anterior, frontaal, basaal): richting kop; caudaal (posterior): richting lichaamsuiteinde.

Gelede uitsteeksels zoals poten, antennen en vleugels

distaal (apicaal): het deel het verst van het lichaam verwijderd; proximaal (basaal); het deel het dichtst bij het lichaam.



Figuur 6
Terminologie voor oriëntatie van lichaamsonderdelen van een bij.



Figuur 7
Terminologie voor oriëntatie in de vleugeladering.
- antefurkaal (A): een ader takt af voor een splitsing van een ader.
- interstitieel (B): een ader takt af op het punt van de splitsing.
- postfurkaal (C): een ader takt af na de splitsing van een ader.

a = aftakkende ader.

Determinatietabellen voor bijen

Nederlandse bijen kunnen tot op genus worden gedetermineerd met de tabel in dit hoofdstuk. Met het boek *Bees of the world* (MICHENER 2007) kunnen alle bijen van de wereld tot op genus op naam worden gebracht. Men kan ook de Nederlandstalige generatabel van Laget (2005) raadplegen, waarmee tevens diverse soorten die in houtblokken nestelen gedetermineerd kunnen worden. Ook de generatabellen in Scheuchl (1995), Amiet (1996) en Müller et al. (1997) zijn prima te gebruiken.

Aan een compleet Nederlandstalig determinatieboek voor alle bijensoorten in ons land wordt gewerkt. Eind 2012 zal het eerste deel verschijnen waarmee alle genera en meer dan 180 bijensoorten op naam kunnen worden gebracht (NIEUWENHUIJSEN ET AL. 2012).

De aanbevolen literatuur om bijen tot op soort te determineren is samengevat in tabel 1. Voor een historisch overzicht van alle Nederlandse determinatietabellen, zie Peeters (2003) en hoofdstuk 2.

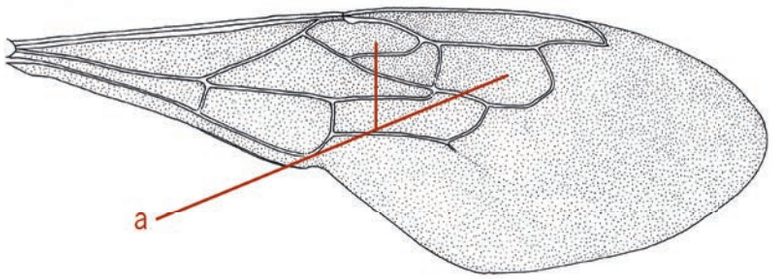
Beginners kunnen het beste starten met de beschikbare Nederlandstalige determinatietabellen. Daarnaast willen we twee buitenlandse boekenseries om bijen te determineren nadrukkelijk aanraden. In Duitsland verschenen drie uitstekend geïllustreerde tabellen van een viertal bijenfamilies (SCHEUCHL 2000, 2006, SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997). In Zwitserland verscheen tussen 1996 en 2010 een complete boekenserie voor het determineren van bijen in de reeks Fauna Helvetica (AMIET 1996, AMIET ET AL. 1999, 2001, 2004, 2007, 2010). Met deze laatste Duits- en Franstalige determinatietabellen is de Nederlandse bijenfauna vrijwel geheel te determineren. Alleen de waddenhommel *Bombus cullumanus*, de schorviltbij *Epeolus tarsalis* en de schorzijdebij *Colletes halophilus* ontbreken.

Vaak is het nuttig om voor lastige genera als *Andrena*, *Hylaeus*, *Lasioglossum* en *Sphecodes* verschillende tabellen naast elkaar te gebruiken omdat de kenmerken, illustraties en taxonomische inzichten en accenten per tabel verschillen.

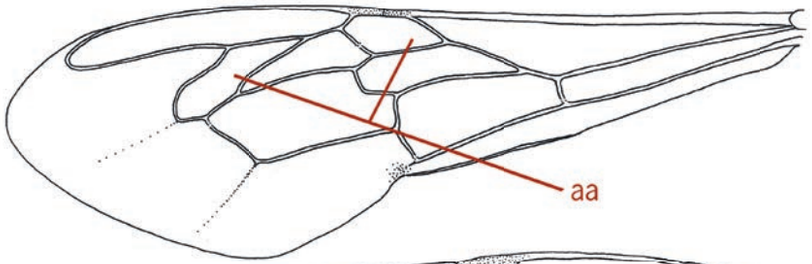
Voor de larven en poppen van bijen zijn tot op heden slechts enkele determinatietabellen beschikbaar (BANASZAK & ROMASENKO 1998, ROZEN 2000, 2001B).

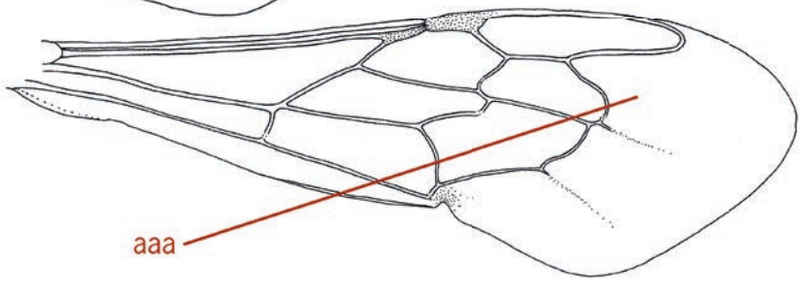
DETERMINATIETABEL TOT DE NEDERLANDSE GENERA VAN DE FAMILIE APIDAE S.L.

De families Andrenidae (alléén *Andrena* en *Panurgus*), Apidae, Colletidae (alléén *Hylaeus* en *Colletes*), Halictidae, Megachilidae en Melittidae (*Macropis* en *Melitta*) worden niet gebruikt in de tabel omdat de onderscheidende kenmerken vaak moeilijk te zien zijn en voor een deel ook variabel zijn. In Nederland komen 36 genera voor, waarvan 14 genera met één soort in Nederland: *Ammobates, Anthidiellum, Apis, Biastes, Ceratina, Chalicodoma, Dasypoda, Epeoloides, Heriades, Rophites, Tetralonia, Thyreus, Trachusa* en *Xylocopa*. Vrouwtjes hebben een angel, 12 antennesegmenten en maar zes zichtbare achterlijfstergieten. Mannetjes zijn te herkennen (behalve aan de genitalia) aan de 13 antennesegmenten (behalve *Biastes*), waarbij soms de pedicellus (= tweede segment) grotendeels ingesloten kan zijn door de scapus (= eerste antennesegment), en zeven zichtbare achterlijfstergieten. Als de terminologie in Michener (2007) afwijkt, wordt deze tussen vierkante haakjes vermeld na de gebruikte term.

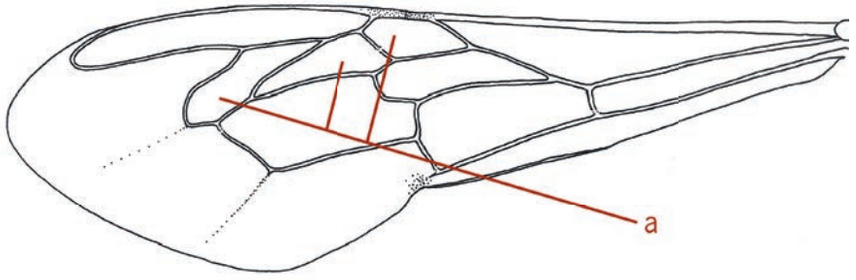


1. Vleugels blauwzwart en achterste deel duidelijk gerimpeld; derde submarginale cel van voorvleugel duidelijk groter dan eerste submarginale cel (a); grote bijen [20-23 mm; de enige soort in Nederland: *X. violacea*] ..... ***Xylocopa*** (houtbijen)

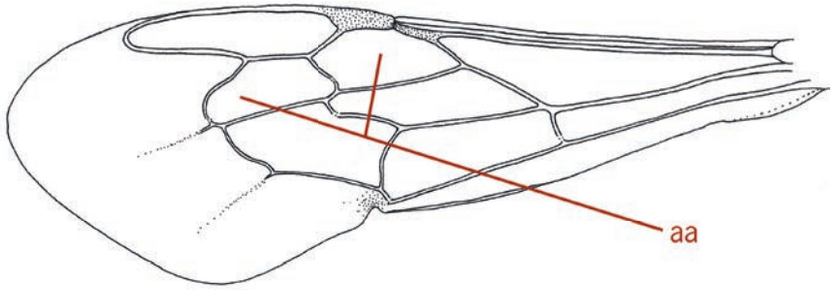




- Vleugels doorzichtig tot zwak verdonkerd en weinig of niet gerimpeld; derde submarginale cel van voorvleugel even groot als eerste submarginale cel of kleiner (aa) of afwezig (aaa); grootte variabel, meestal minder dan 20 mm 2

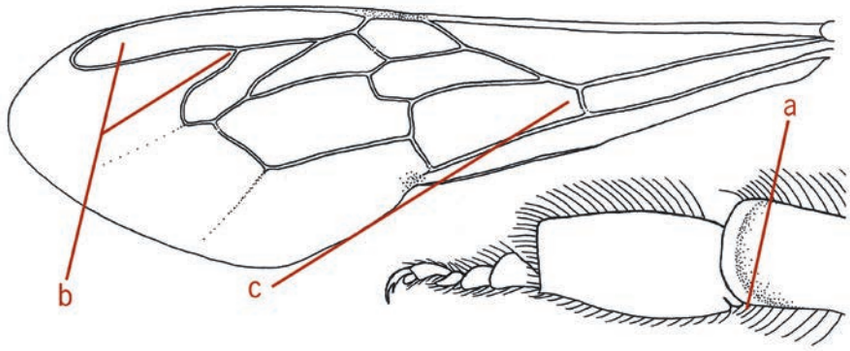


2. Voorvleugel met drie gesloten submarginale cellen (a) 3

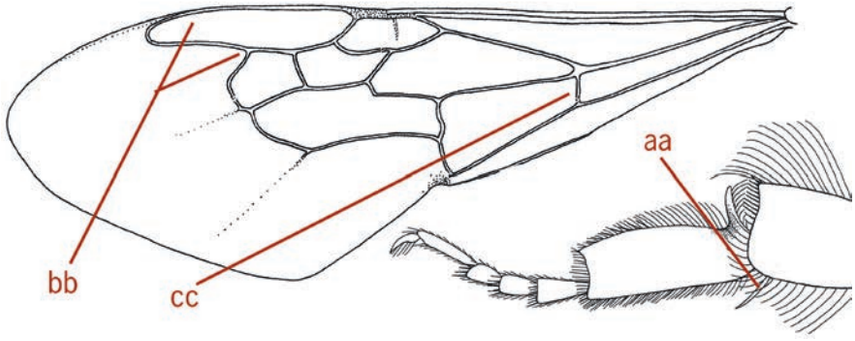


- Voorvleugel met twee gesloten submarginale cellen (aa) 18

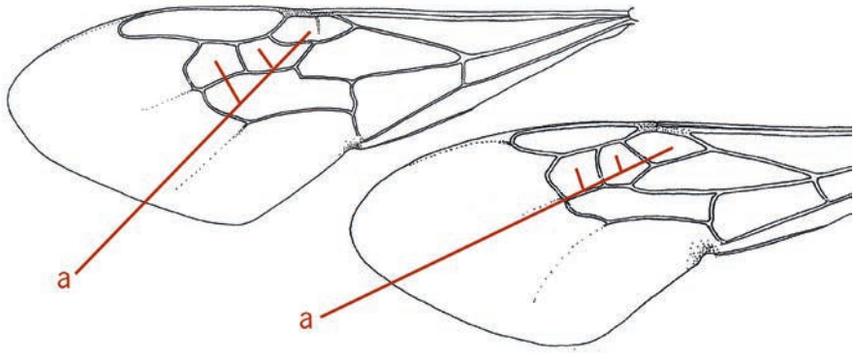
3. Achtertibia zonder sporen (a); marginale cel van voorvleugel ongeveer zesmaal langer dan breed, parallel en reikt ver voorbij de voorkant van de derde submarginale cel (b); ader cu-a [cu-v] van de voorvleugel ver antefurkaal (c); [tweede submarginale cel sterk versmald bovenaan; in Nederland komt alleen de honingbij *A. mellifera* voor] ..... ***Apis*** (honingbijen)



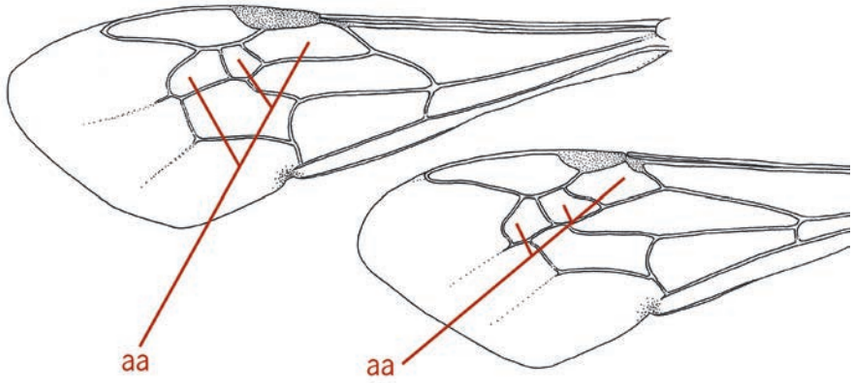
- Achtertibia met minstens één duidelijke spoor (aa); marginale cel van voorvleugel hoogstens vier maal langer dan breed, vaak versmald aan het eind en reikt minder ver voorbij de voorkant van de derde submarginale cel (bb); ader cu-a [cu-v] van de voorvleugel interstitieel of postfurkaal (cc), soms enigszins antefurkaal 4

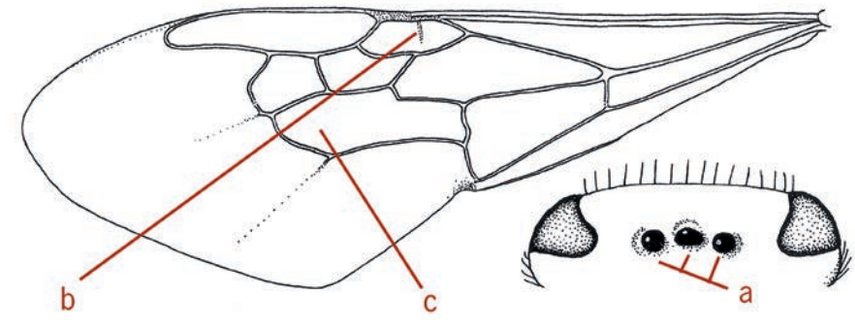


4. Submarginale cellen van voorvleugel ongeveer even groot (a); middelgrote tot grote bijen (8-34 mm) 5

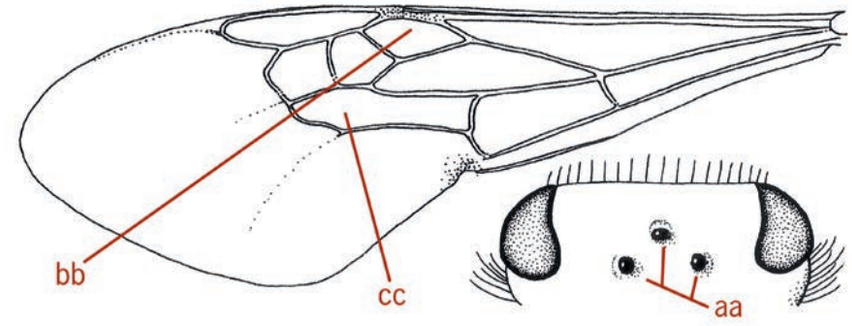


- Submarginale cellen van voorvleugel van verschillende grootte (aa); kleine tot middelgrote bijen (4-16 mm) 6

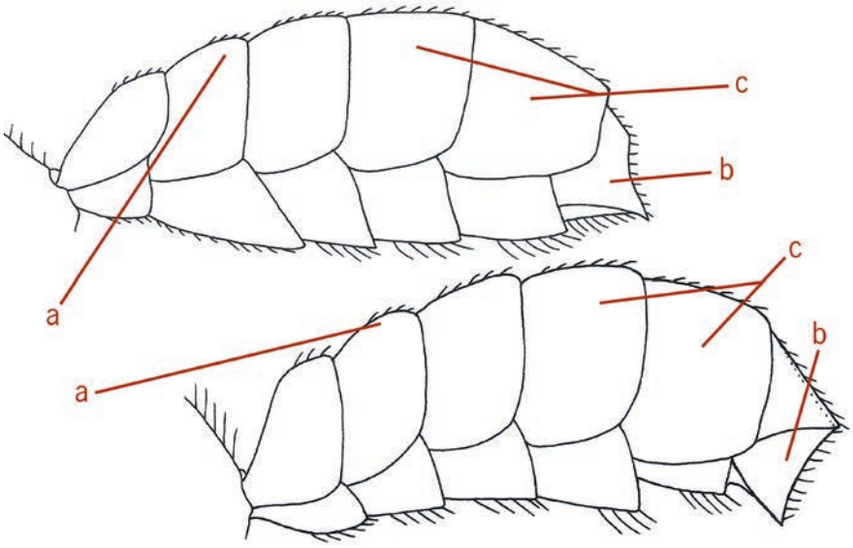




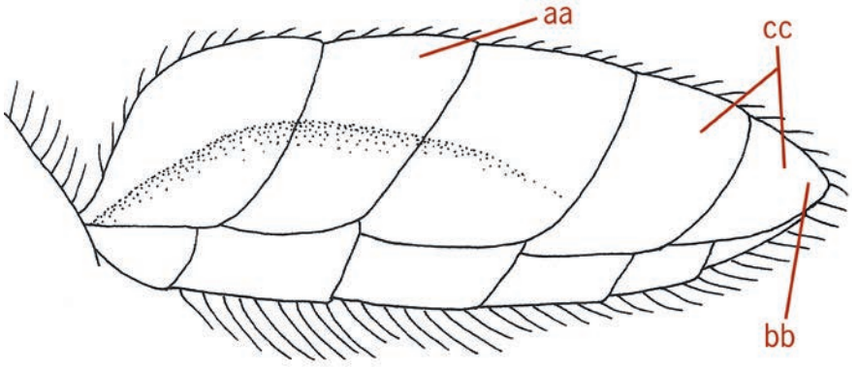
5. Ocelli min of meer op één lijn (a); eerste submarginale cel van voorvleugel met een zwakke dwarsader (b); tweede discale cel [mediale cel] van voorvleugel breed vooraan (c); clypeus van mannetje zwart .... ***Bombus*** (hommels)
N.B. Bij soorten van het parasitaire subgenus *Psithyrus* Lepeletier (koekoekshommels) zijn de achtertibia van het vrouwtje convex, gepuncteerd en zonder korfje (en van het mannetje minder dan 1,2 maal zo lang als breed), de genitalia van het mannetje licht gesclerotiseerd en het hypopygium van het vrouwtje met convergerende lijsten.



- Ocelli vormen een driehoek (aa); eerste submarginale cel van voorvleugel zonder zwakke dwarsader (bb); tweede discale cel [mediale cel] van voorvleugel smal vooraan (cc); clypeus van mannetje vaak geel of wit ..... ***Anthophora*** (sachembijen)
N.B. Als er tussen de tarsklauwtjes geen arolium (hechtlapje) aanwezig is en het achterlijf duidelijk afgegrensde haarbandjes heeft, cf. het genus *Amegilla* Friese.

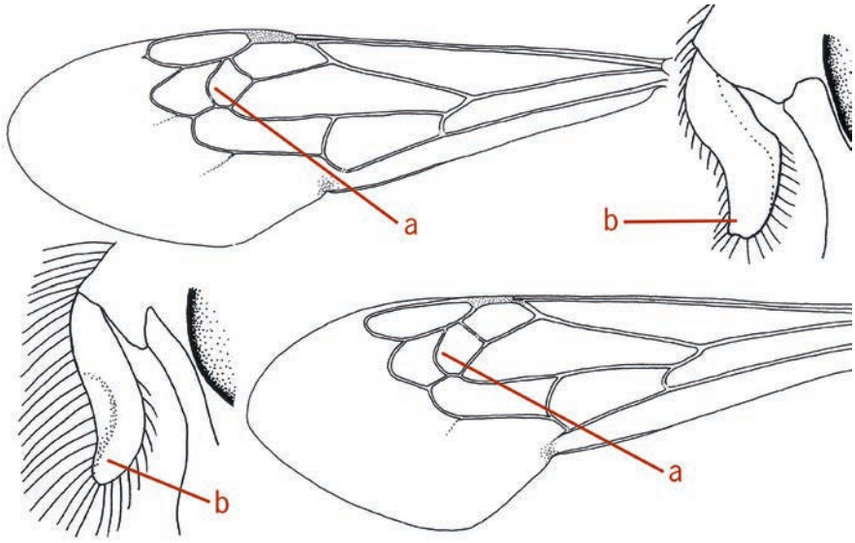


6. Tweede achterlijfstergiet bovenaan duidelijk convex (a); achterlijf achteraan afgeknot door een bijna vertikaal zesde (vrouw) of zevende (man) tergiet (b); vijfde tergiet groter dan het vierde tergiet (c); lichaam met groen- of blauwzwarte metaalglans of zwart; [in Nederland komt alleen de soort *C. cyanea* voor] ..... ***Ceratina*** (ertsbijen)

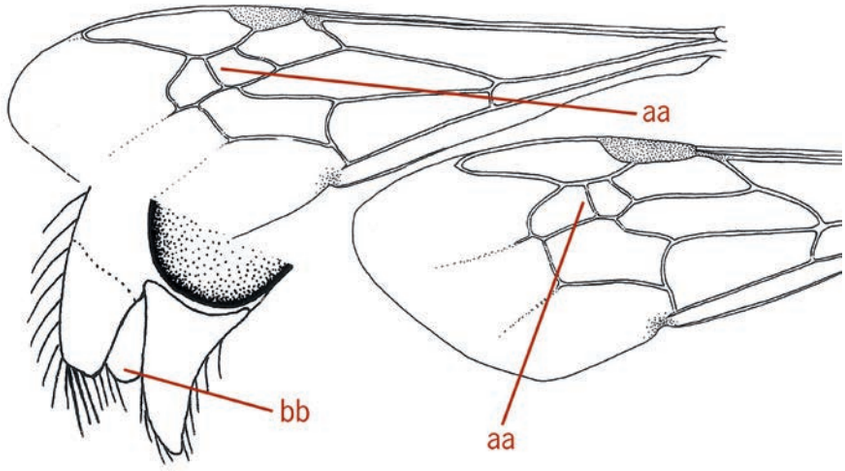


- Tweede achterlijfstergiet bovenaan vrijwel vlak (aa); achterlijf achteraan gepunt (bb); vijfde tergiet ongeveer gelijk aan het vierde tergiet of korter (cc); lichaam bijna altijd zonder groen- of blauwzwarte metaalglans, kleur variabel 7

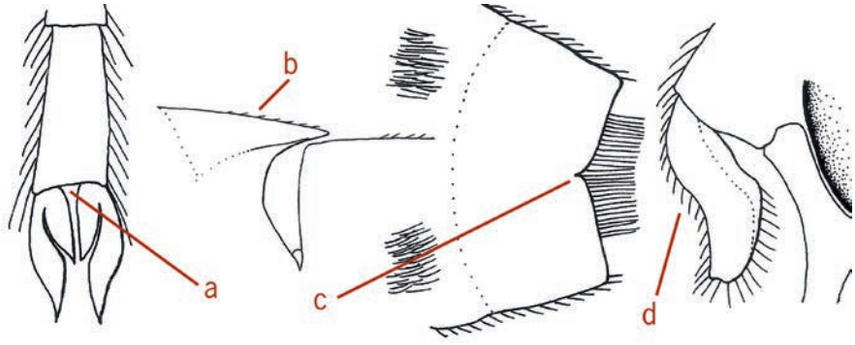
7. Tweede submarginale cel van de voorvleugel onbehaard en buitenste ader [1r-m] sterk gebogen (a); labrum aan het eind enigszins omhoog gebogen (b) 8



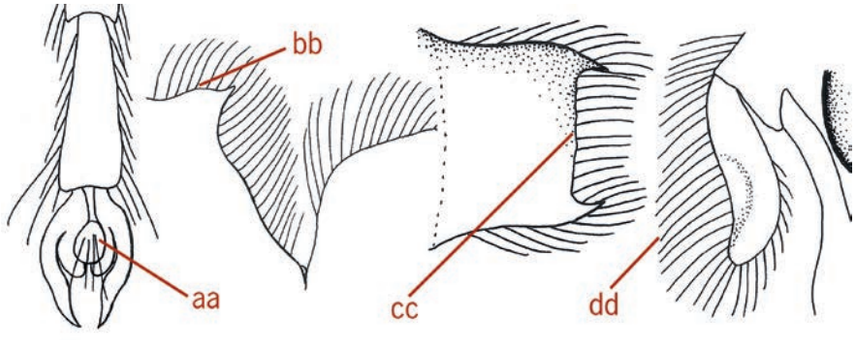
- Tweede submarginale cel van de voorvleugel fijn dicht behaard en buitenste ader [1r-m] vrijwel recht (aa); labrum aan het eind vlak (bb), hoogstens met een opstaande tand in het midden 9

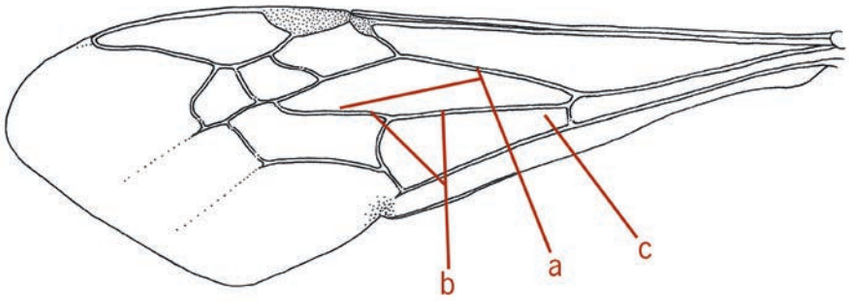


8. Arolium (hechtlapje) tussen tarsklauwtjes afwezig (a); scutellum vlak (b) en achterrand ingekeept [en met een bosje witte haren] (c); labrum met korte beharing (d); [in Nederland komt alleen de soort *T. orbatus* voor] ..... ***Thyreus*** (vlekkenbijen)

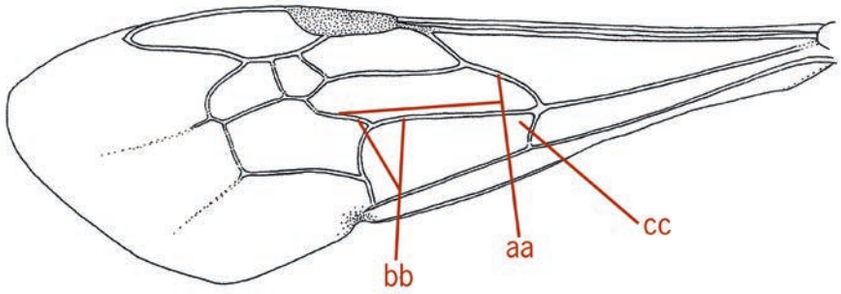


- Arolium (hechtlapje) tussen tarsklauwtjes aanwezig (aa); scutellum min of meer convex (bb) en achter aan de zijkant met twee tandjes of doorns (cc); labrum met lange beharing (dd)..... ***Melecta*** (rouwbijen)

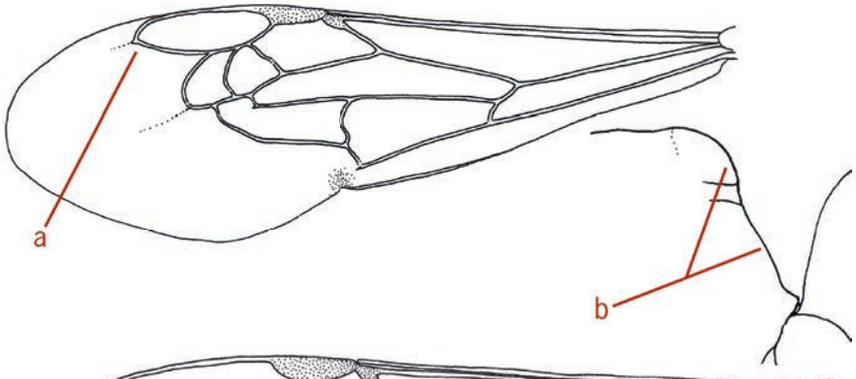




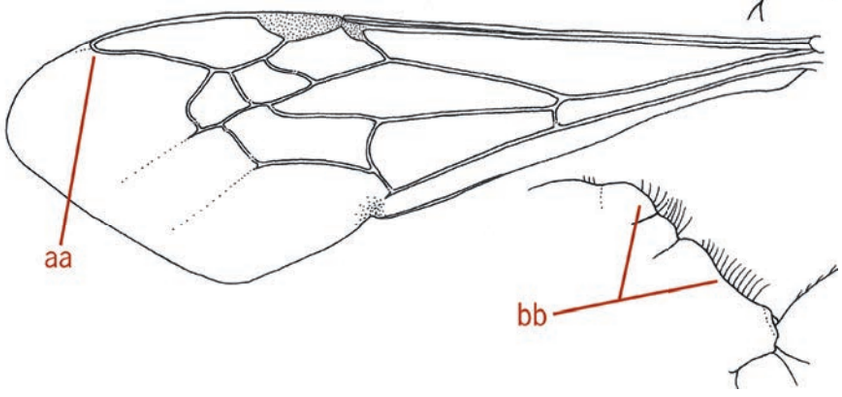
9. Ader 1-M [M] van de voorvleugel veel langer dan ader 1m-cu (a); ader 1m-cu in het verlengde van ader 2-CU1 [cu] (b); eerste subdiscale cel [tweede cubitale cel] sterk versmald aan de basis (c) 10



- Ader 1-M [M] van de voorvleugel ongeveer even lang als ader 1m-cu (aa); ader 1m-cu niet in het verlengde van ader 2-CU1 [cu] (bb); eerste subdiscale cel [tweede cubitale cel] relatief breed aan de basis (cc) 11

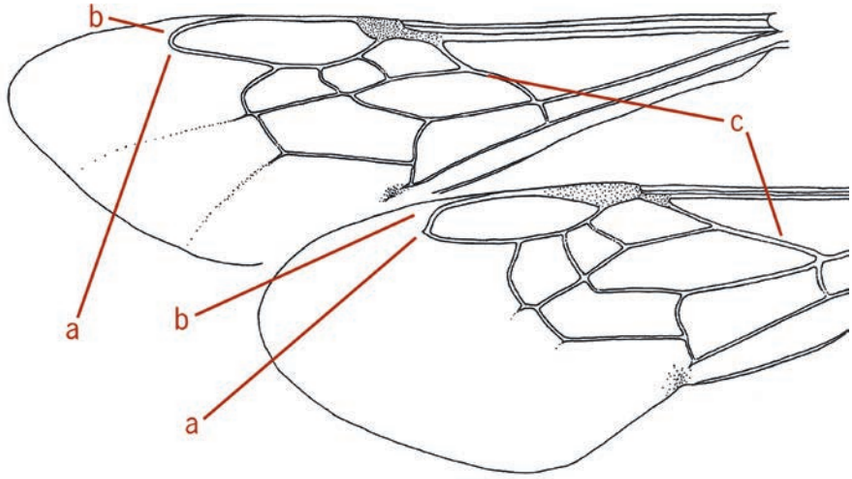


10. Marginale cel van de voorvleugel aan het eind afgerond en duidelijk verwijderd van de voorrand van de vleugel (a); propodeum vertikaal (b); achterlijf met witte vlekken (maar soms bij mannetje afwezig) en mat ..... ***Epeolus*** (viltbijen)

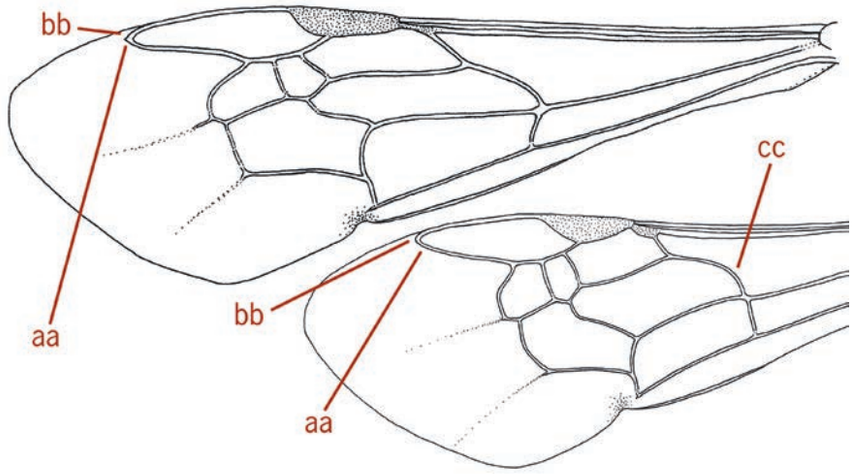


- Marginale cel van de voorvleugel aan het eind spits en dicht bij de voorrand van de vleugel (aa); propodeum schuin (bb); achterlijf met gele, rode of witte banden en glanzend ..... ***Nomada*** (wespbijen)

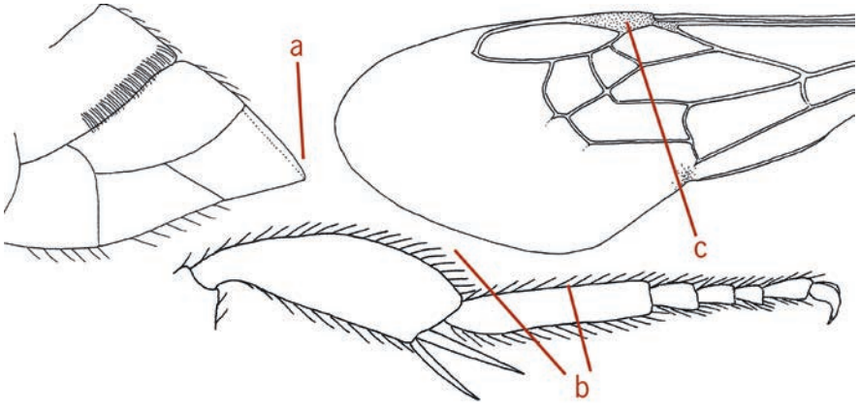
11. Marginale cel van de voorvleugel aan het eind afgerond (a) en verwijderd van de voorrand van de vleugel (b); ader 1-M [M] van de voorvleugel in het midden recht (c) 12



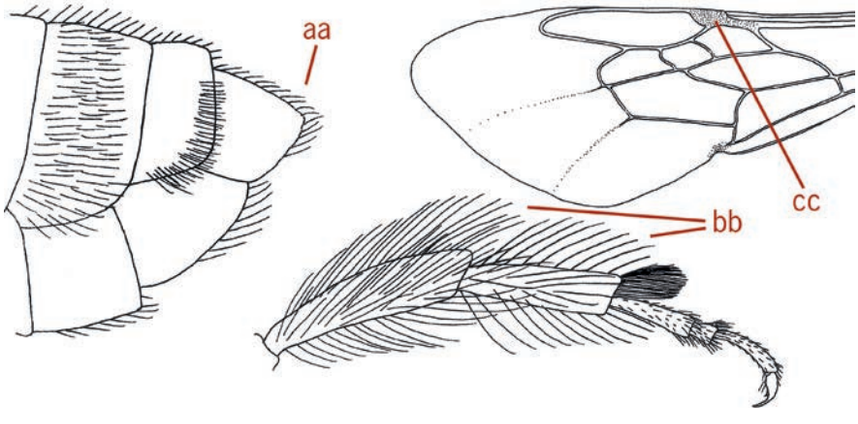
- Marginale cel van de voorvleugel aan het eind spits (aa) en dicht bij de voorrand van de vleugel (bb); ader 1-M [M] in het midden soms duidelijk gebogen (cc) 13

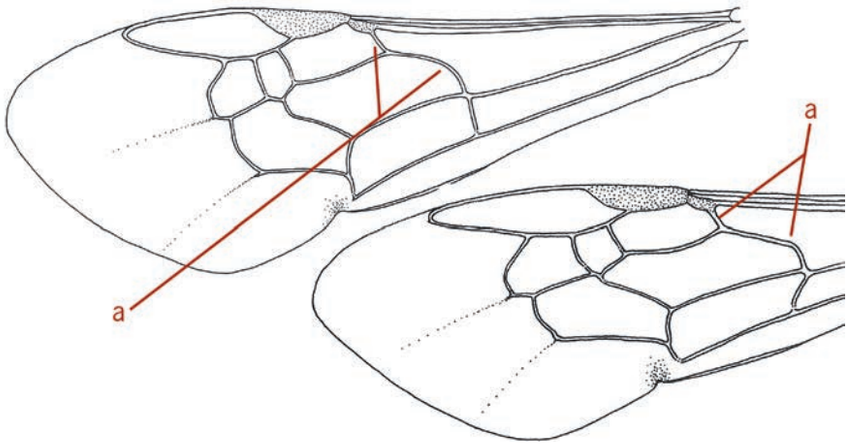


12. Achterlijf aan het eind spits (a); achterlijf met hoogstens één haarband; antenne van het mannetje half zo lang als de voorvleugel; clypeus en labrum zwart; achtertibia en -tarsus van het vrouwtje kort behaard (b); pterostigma normaal (c); [in Nederland komt alleen de soort *E. coecutiens* voor] ..... ***Epeoloides*** (bonte viltbijen)

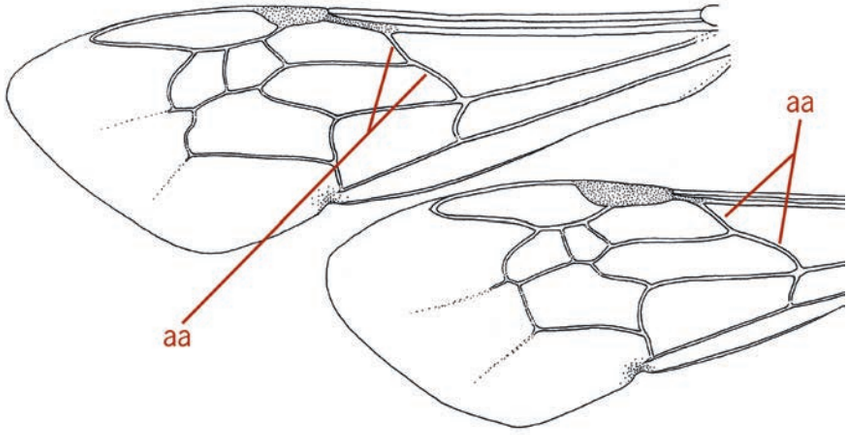


- Achterlijf aan het eind afgeknot (aa); achterlijf met 3-4 haarbanden; antenne van het mannetje 0,9 maal zo lang als de voorvleugel; clypeus en labrum van mannetje geelwit; achtertibia en -tarsus van het vrouwtje lang en dun behaard (bb); pterostigma kort (cc); [maxillaire palp met 3-4 segmenten; in Nederland komt alleen de soort *T. malvae* voor] ..... ***Tetralonia*** (langhoornbijen)

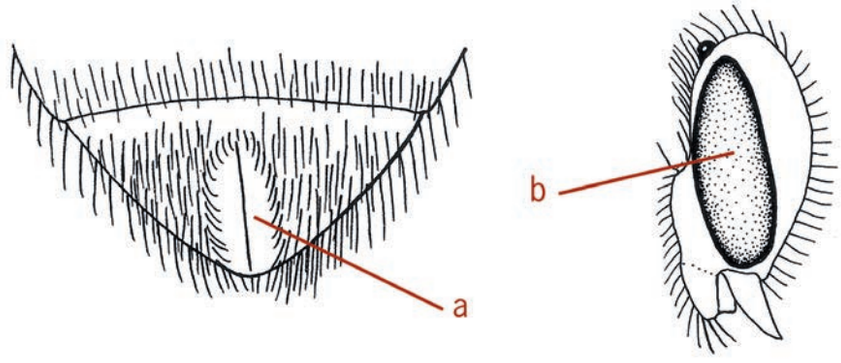




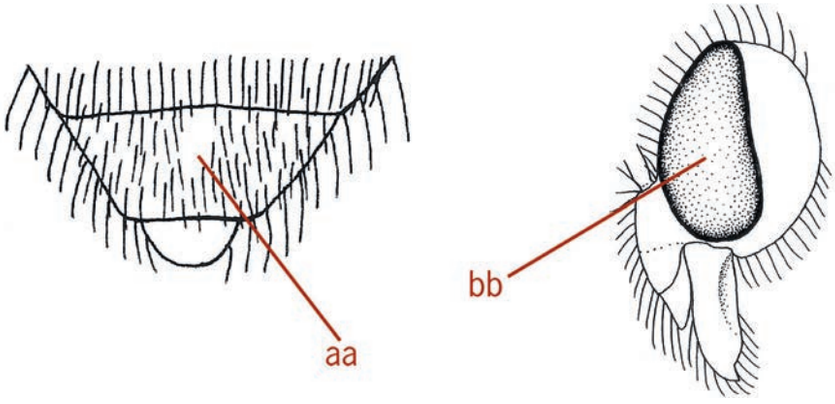
13. Ader 1-M [M] van voorvleugel duidelijk gebogen en maakt een stompe hoek met ader CU1 beneden en ader 1-SR [RS] boven (a) 14



- Ader 1-M [M] van voorvleugel licht gebogen of recht, maakt een scherpe hoek met ader CU1 beneden en min of meer in verlengde van ader 1-SR [RS] (aa); [als de marginale cel afgeknot is aan het eind, cf. *Astata* spp. (een graafwesp; wantsendoders)] 16

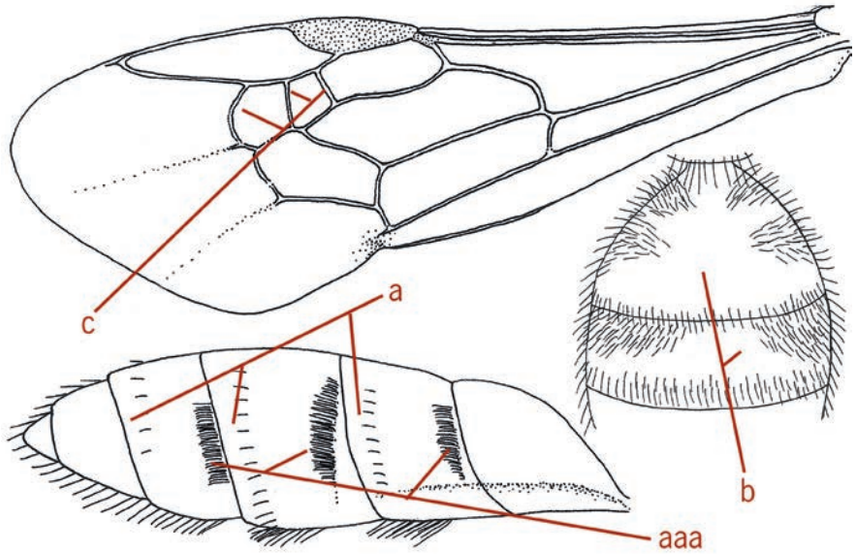


14. Voorlaatste achterlijfstergiet van vrouwtje met vlak en relatief groot onbehaard gebied (a); clypeus van mannetje vaak min of meer geelwit; ogen in zijaanzicht relatief smal (b); achterlijf meestal geheel of gedeeltelijk zwart of donkerbruin, indien gedeeltelijk rood, dan achterlijf langgerekt 15

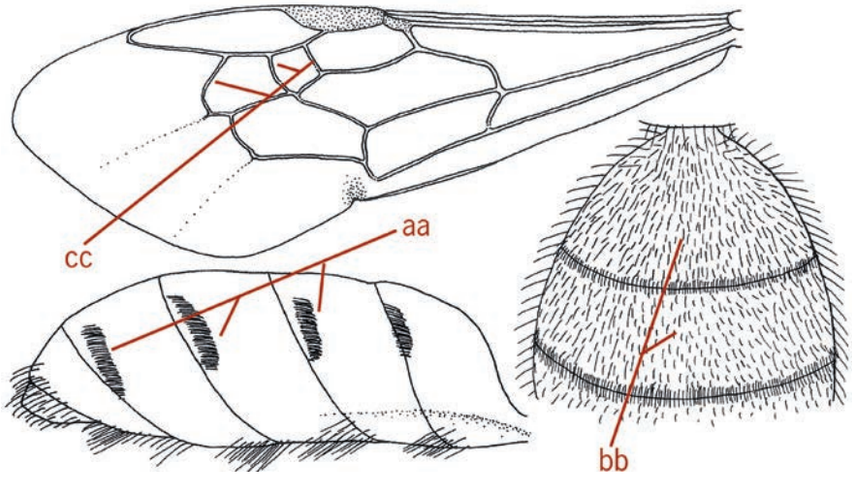


- Voorlaatste achterlijfstergiet van vrouwtje grotendeels behaard, hoogstens met een klein kaal gebiedje (aa); clypeus van mannetje zwart; ogen in zijaanzicht relatief breed (bb); achterlijf meestal geheel of grotendeels rood en eivormig ..... ***Sphecodes*** (bloedbijen)

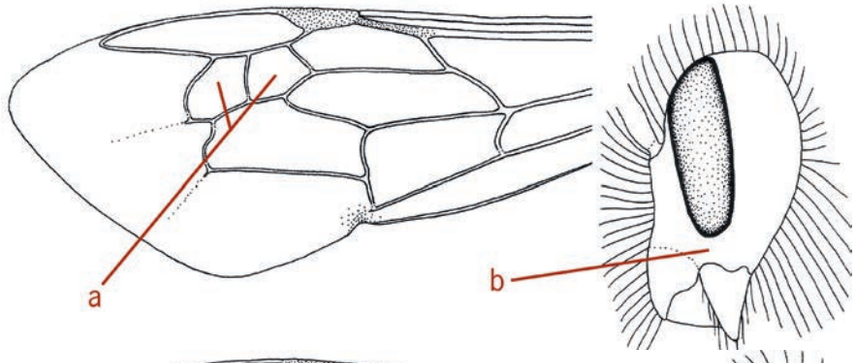
15. Achterlijfssegmenten in zijaanzicht zonder lichte haarbandjes aan het eind (a), hoogstens aan de basis aanwezig (aaa); eerste en tweede achterlijfstergieten van vrouwtje midden bovenop grotendeels glad en kaal (b); aderen 1r-m en 2r-m (of alleen ader 2r-m) minder ontwikkeld dan ader 2-SR [2de RS] (c) (maar minder duidelijk bij mannetjes) ..... ***Lasioglossum*** (groefbijen)



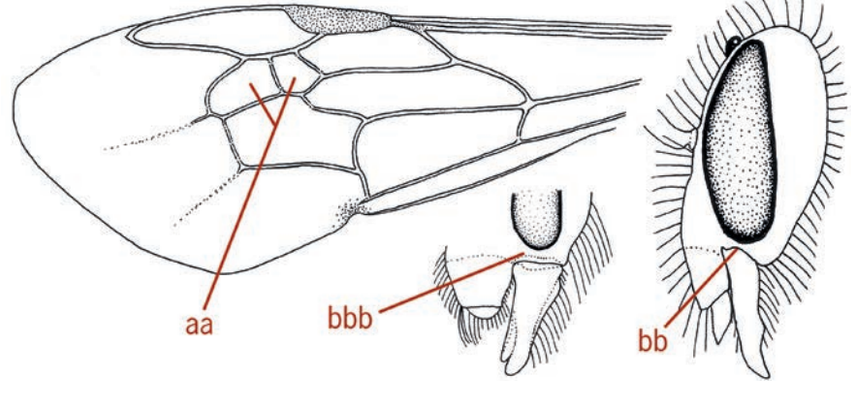
- Achterlijfssegmenten in zijaanzicht met lichte haarbandjes aan het eind (aa); eerste en tweede achterlijfstergieten van vrouwtje midden bovenop grotendeels gepuncteerd en behaard (bb); aderen 1r-m en 2r-m even duidelijk ontwikkeld als ader 2-SR [2de RS] (cc) ..... ***Halictus*** (groefbijen)

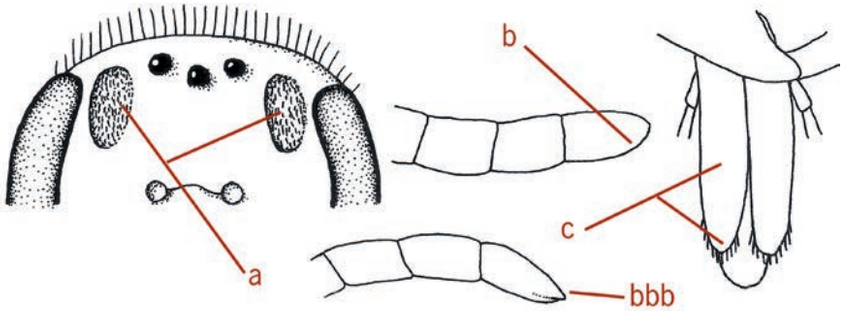


16. Tweede submarginale cel van de voorvleugel ongeveer even groot als de derde submarginale cel (a); wangen vaak ontwikkeld en ogen duidelijk gescheiden van de mandibelbasis (b) ..... ***Colletes*** (zijdebijen)

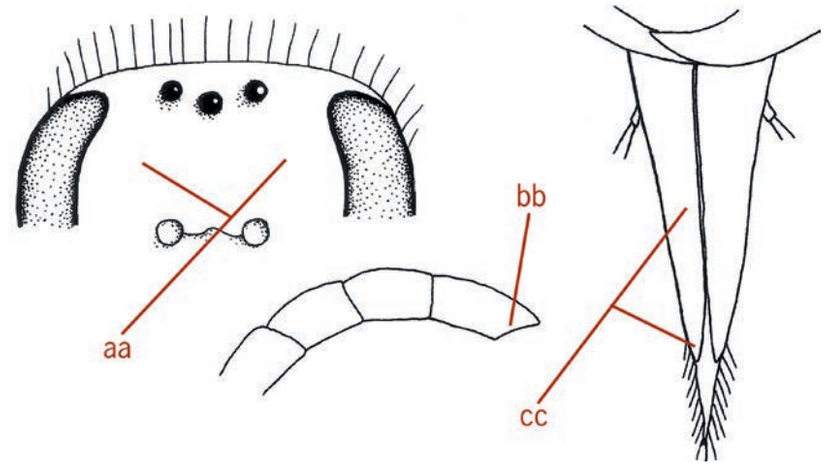


- Tweede submarginale cel van de voorvleugel duidelijk kleiner dan de derde submarginale cel (aa); wangen vaak vrijwel afwezig en ogen raken bijna de mandibelbasis (bb), maar méér ontwikkeld bij sommige *Andrena* soorten (bbb) 17

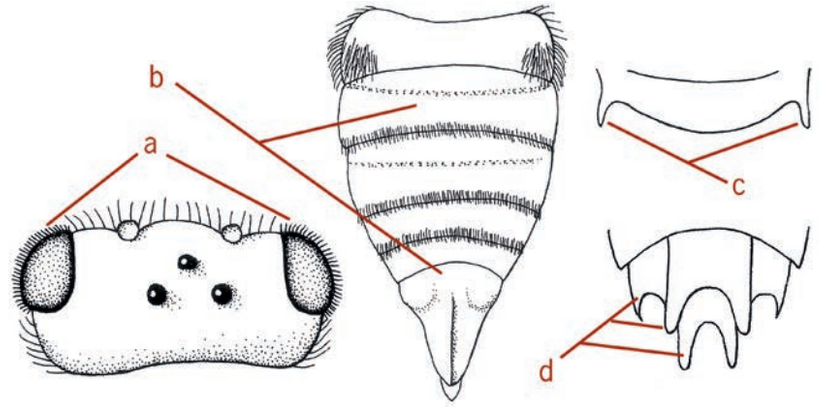




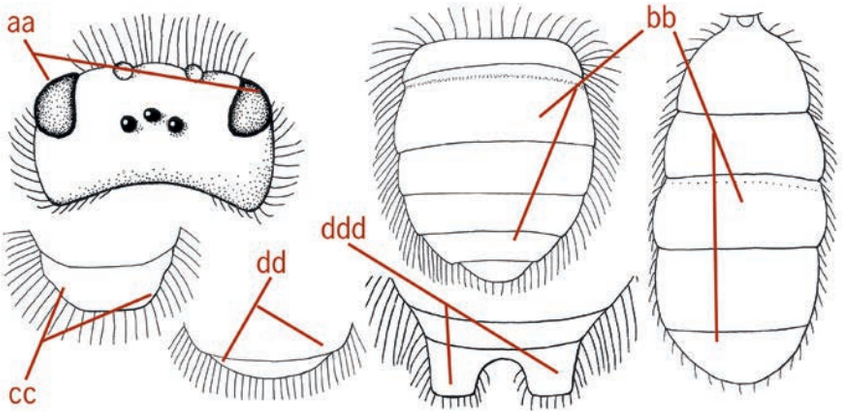
17. Frons van het vrouwtje met ondiepe viltige voorhoofdsgroeven (a; bij mannetjes meestal zwak ontwikkeld); laatste antennesegment van mannetje onderaan afgerond (b), maar soms spits aan het eind (bbb); tong relatief kort en aan het einde min of meer afgerond (c) ..... ***Andrena*** (zandbijen)



- Frons van het vrouwtje zonder voorhoofdsgroeven (aa); laatste antennesegment van mannetje afgeknot onderaan (bb); tong lang en aan het eind spits (cc) ... . ***Melitta*** (dikpootbijen)

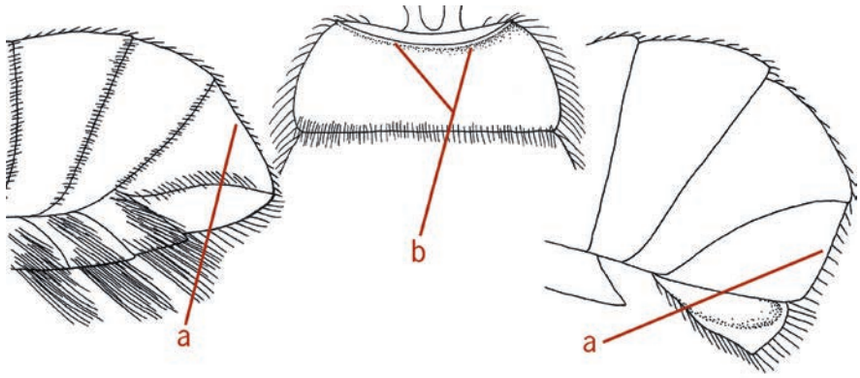


18. Ogen dicht behaard (a); achterlijf kegelvormig (b); scutellum met een duidelijke doorn aan de zijkant (c); achterlijf van mannetje achteraan met 6-8 doorns (d) ..... ***Coelioxys*** (kegelbijen)

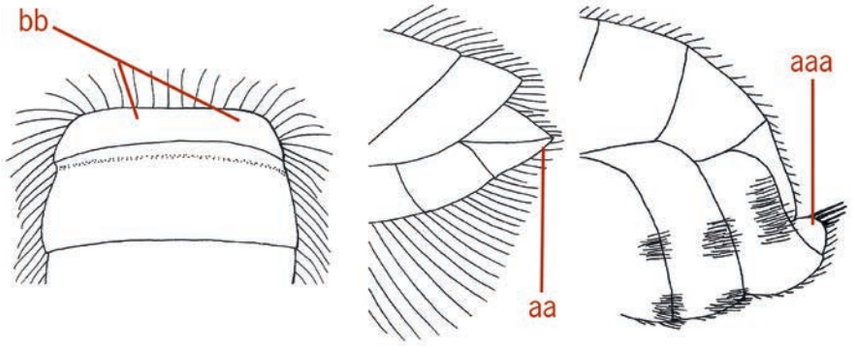


- Ogen kaal (aa); achterlijf elliptisch, ovaal of cilindrisch (bb); scutellum zonder duidelijke doorn aan de zijkant (cc), hoogstens met een klein tandje; achterlijf van mannetje achteraan zonder doorns (dd), soms met lobben (ddd) 19

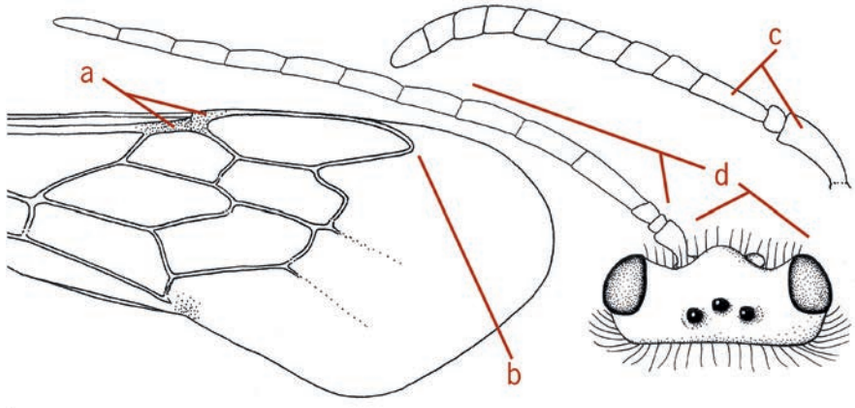
19. Achterlijf breed afgeknot of afgerond achteraan (a); eerste achterlijfstergiet met duidelijke dwarslijst (of carina; b); [in Nederland komt alleen de soort *H. truncorum* voor] ..... ***Heriades*** (tronkenbijen)



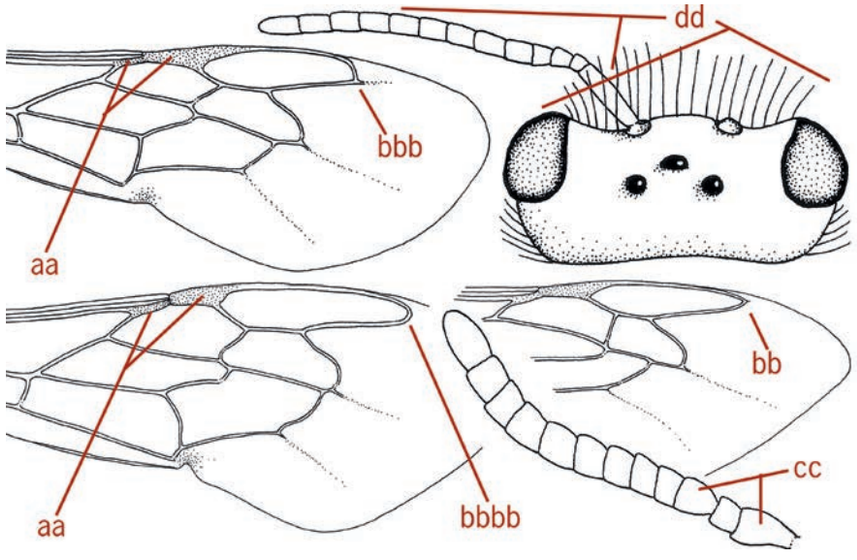
- Achterlijf gepunt (aa) of smal afgeknot (aaa) achteraan; eerste achterlijfstergiet zonder dwarslijst (bb), maar soms zwak ontwikkeld bij *Megachile* soorten 20

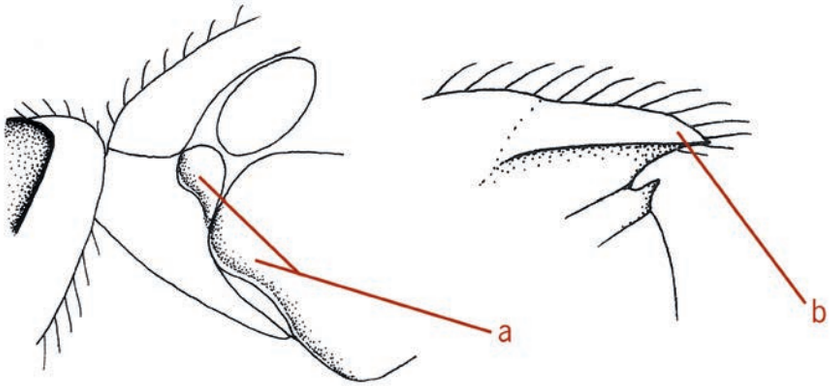


20. Parastigmale ader [prestigma] langer dan pterostigma (a) en marginale cel afgerond (b); derde antennesegment van vrouwtje bijna zo lang als scapus en veel langer dan breed (c), bij mannetje vierde antennesegment langer dan scapus; antenne van mannetje sterk verlengd, ongeveer 2,5 maal zo lang als breedte van kop (d); [clypeus van mannetje meestal geelwit] .... ***Eucera*** (langhoornbijen)

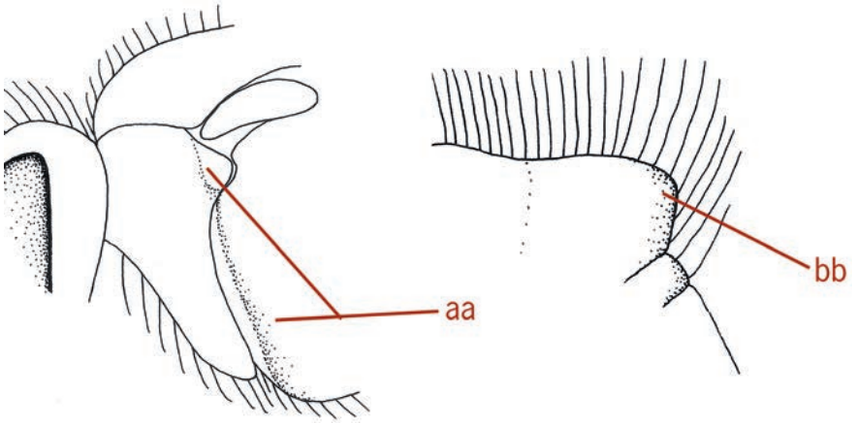


- Parastigmale ader [prestigma] ongeveer zo lang als pterostigma (aa) of korter en marginale cel spits (bb), afgeknot (bbb) of afgerond (bbbb); derde antennesegment van vrouwtje korter dan scapus (cc); antenne van mannetje normaal, korter dan 1,5 maal breedte van kop (dd) 21

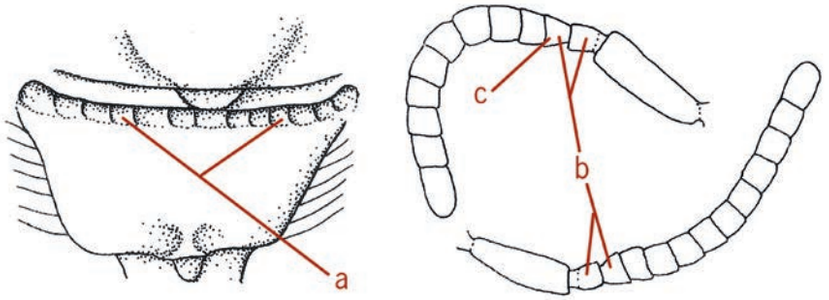




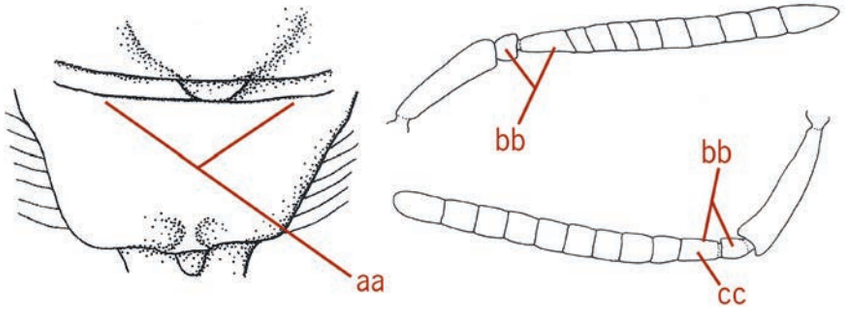
21. Mesopleuron en pronotale lob met een lijst (of carina) vooraan (a), maar bij sterk behaarde soorten niet goed te zien; scutellum plaatvormig uitstekend boven propodeum (b); [in Nederland komt alleen de soort *A. strigatum* voor] ..... ***Anthidiellum*** (kleine harsbijen)



- Mesopleuron en pronotale lob min of meer afgerond, zonder een lijst vooraan (aa); scutellum convex en nauwelijks of niet uitstekend boven propodeum (bb) 22

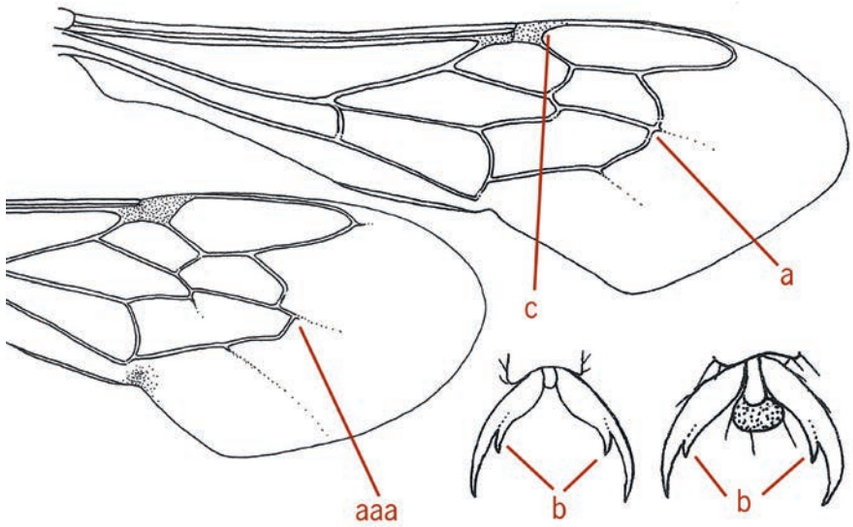


22. Basis van propodeum met gecrenuleerde groef (a); derde antennesegment ongeveer zo lang als tweede segment of korter (b); derde antennesegment van vrouwtje ongeveer zo lang als breed (c) ..... ***Stelis*** (tubebijen)

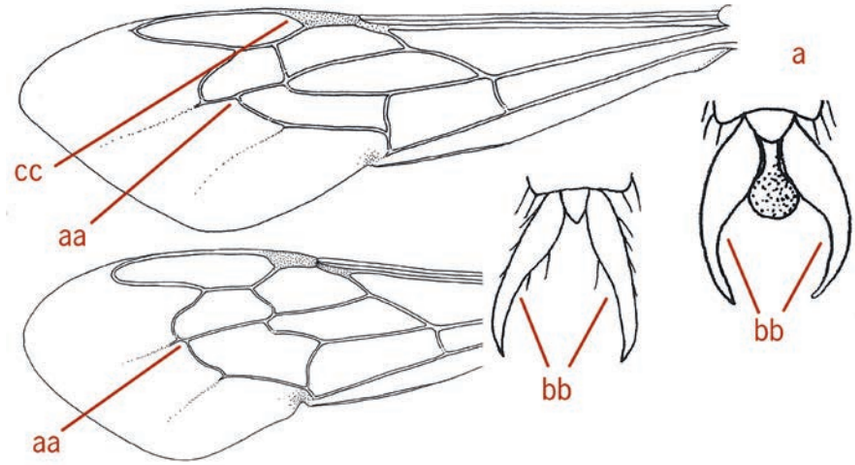


- Basis van propodeum zonder groef, min of meer glad of rugose (aa); derde antennesegment langer dan tweede segment (bb); derde antennesegment van vrouwtje langer dan breed (cc) 23

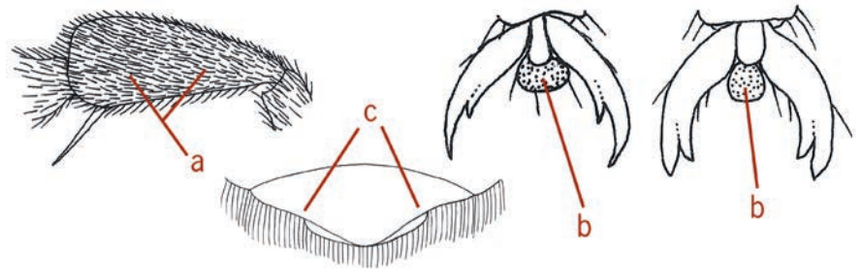
23. Ader 2m-cu min of meer interstitiëel (a) of postfurkaal (aaa); tarsklauwtjes van vrouwtje met kleine tand (b) **én** pterostigma afgeknot aan het eind (c); achterlijf vaak met patroon van gele vlekken of banden, behalve in *T. byssinum* 24



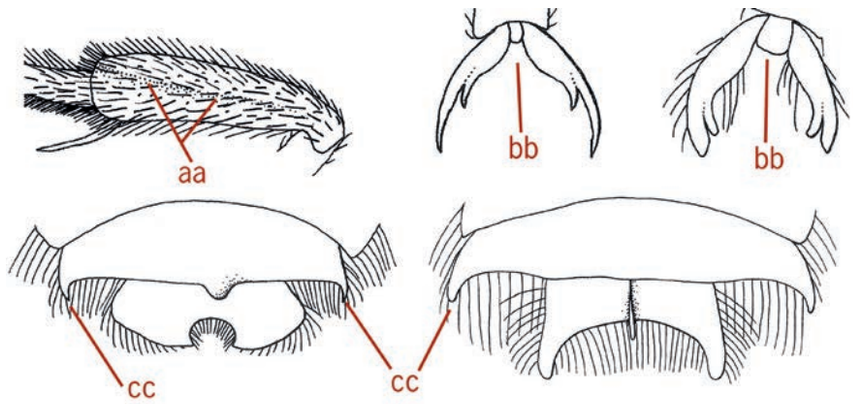
- Ader 2m-cu antefurkaal (aa); tarsklauwtjes van vrouwtje zonder kleine tand (bb) **óf** pterostigma spits aan het eind (cc); achterlijf met lichte haarvlekken of banden, zonder geel patroon 25

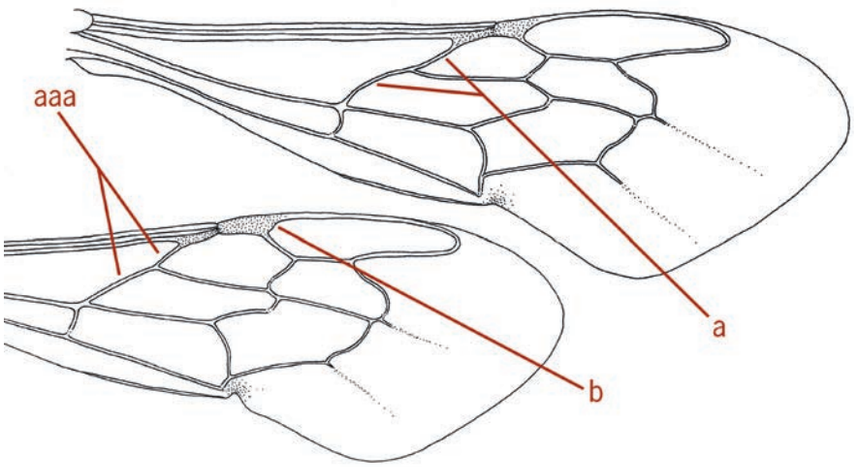


24. Buitenzijde van achtertibia dicht en kort behaard (a); klein arolium (hechtlapje) aanwezig tussen tarsklauwtjes (b); zesde achterlijfstergiet van mannetje zonder doorns of lobben aan zijkant (c); [clypeus met kleine tandjes aan het eind; snijdt bladstukken af als behangersbijen; in Nederland komt alleen de soort *T. byssina* voor] ..... ***Trachusa*** (grote harsbijen)

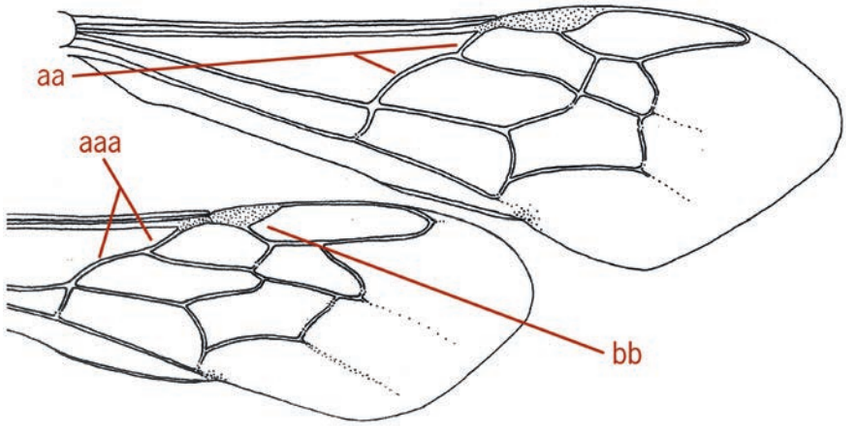


- Buitenkant van achtertibia spaars en relatief lang behaard (aa); arolium (hechtlapje) afwezig tussen tarsklauwtjes (bb); zesde achterlijfstergiet van mannetje met doorns of lobben aan zijkant (cc) ..... ***Anthidium*** (wolbijen)

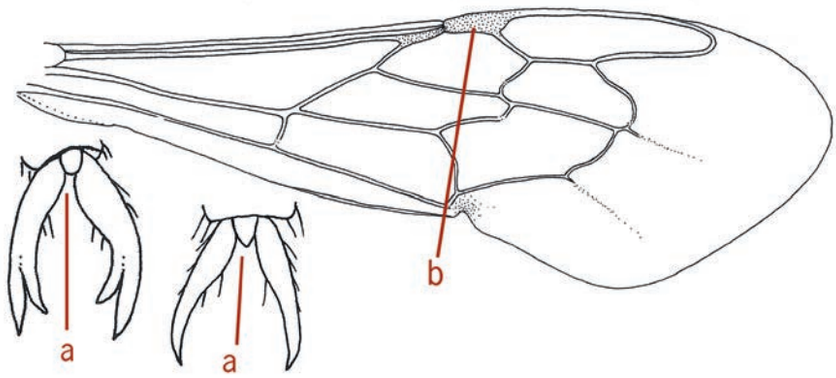




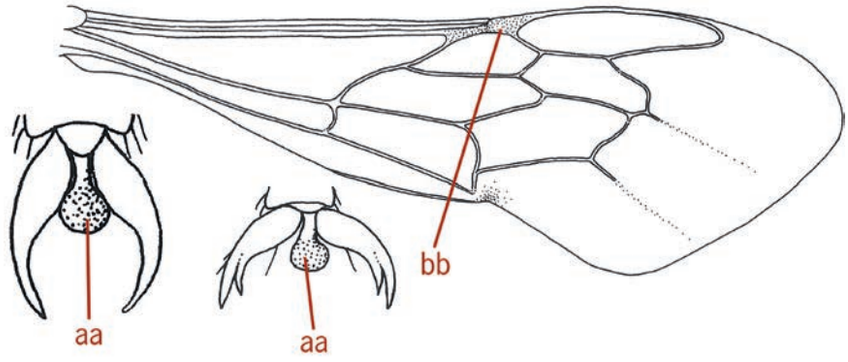
25. Ader 1-SR [RS] 0,5-0,7 maal zo lang als ader 1-M [M] (a); indien 0,4 maal zo lang (aaa) dan pterostigma afgeknot (b) 26



- Ader 1-SR [RS] 0,2-0,3 maal zo lang als ader 1-M [M] (aa); indien 0,4 maal zo lang (aaa) dan pterostigma spits (bb) 29

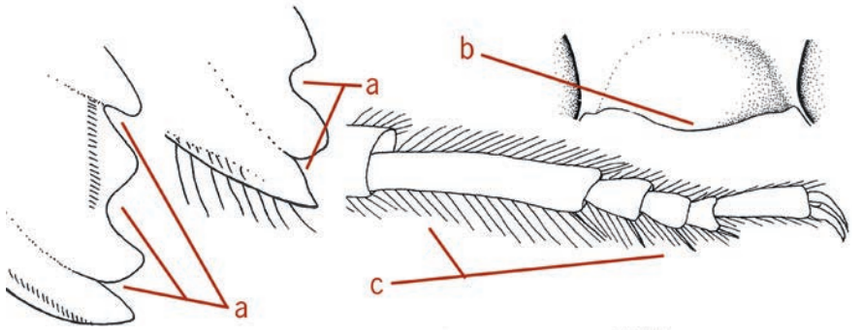


26. Arolium (hechtlapje) tussen tarsklauwtjes afwezig (a); pterostigma duidelijk langer dan breed (b) 27

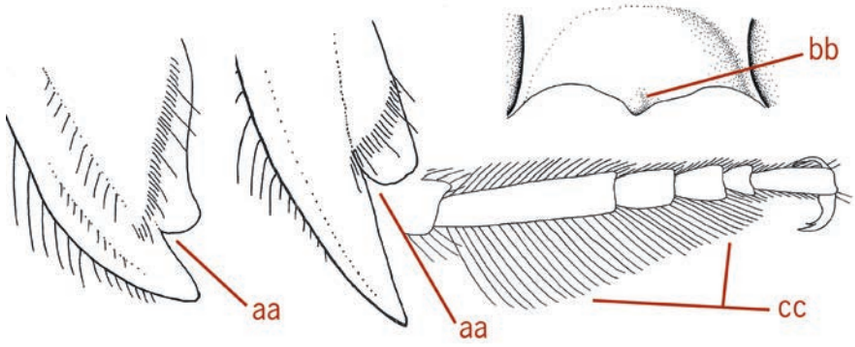


- Arolium (hechtlapje) tussen tarsklauwtjes aanwezig (aa); pterostigma ongeveer zo lang als breed (bb) ... 28

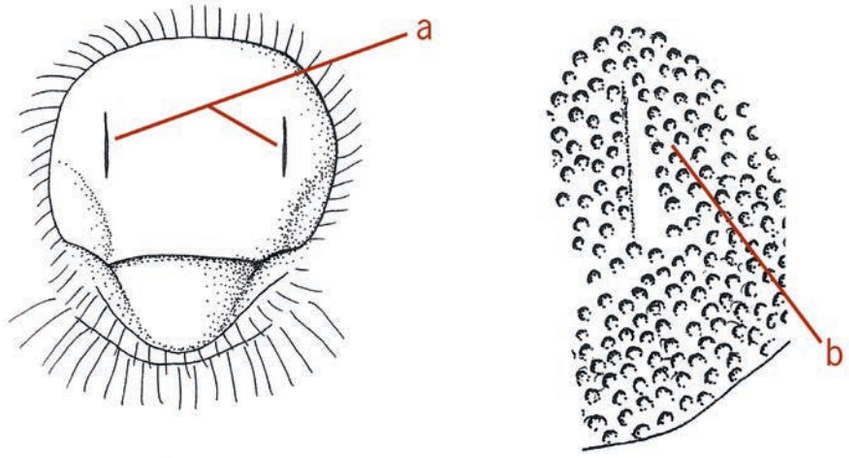
27. Mandibel met twee tot drie duidelijke inkepingen (a); clypeus afgeknot aan het eind en zonder knobbeltje (b); voortarsus relatief kort behaard (c) ..... ***Megachile*** (behangersbijen)



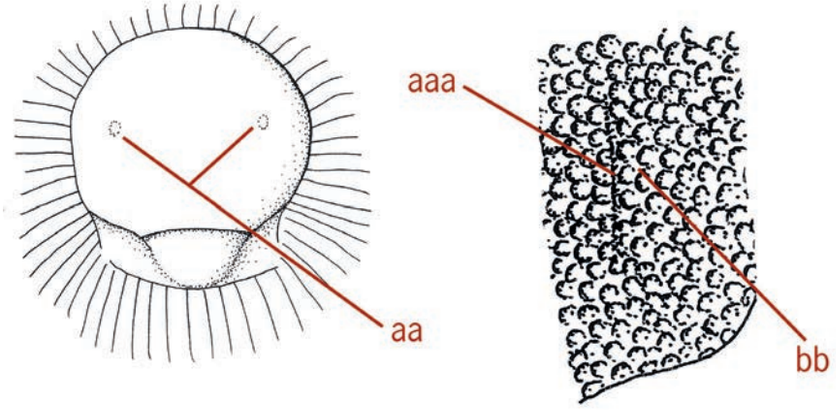
- Mandibel met één duidelijke inkeping (aa); clypeus min of meer driehoekig aan het eind en met knobbeltje (bb); voortarsus zeer lang behaard (cc); [in Nederland komt alleen de soort *C. ericetorum* voor]..... ***Chalicodoma*** (mortelbijen)

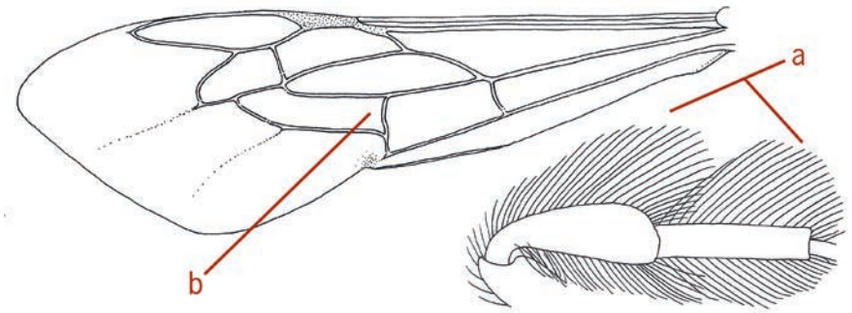


28. Parapsidale lijn duidelijk ingedrukt (a); punten bij de parapsidale lijn duidelijk gescheiden van elkaar (b); buikschuier wit (rood bij *H. villosa*, maar deze soort is na 1936 niet meer aangetroffen in Nederland) ..... ***Hoplitis*** (metselbijen)

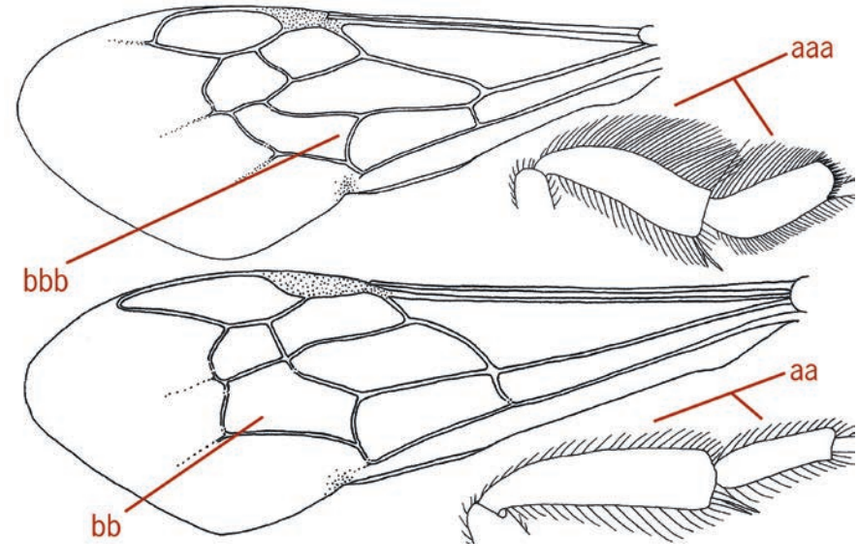


- Parapsidale lijn afwezig (aa), indien zwak ontwikkeld (aaa) dan punten zonder duidelijke tussenruimte (bb); buikschuier zwart, rood of zwart en rood ..... ***Osmia*** (metselbijen)

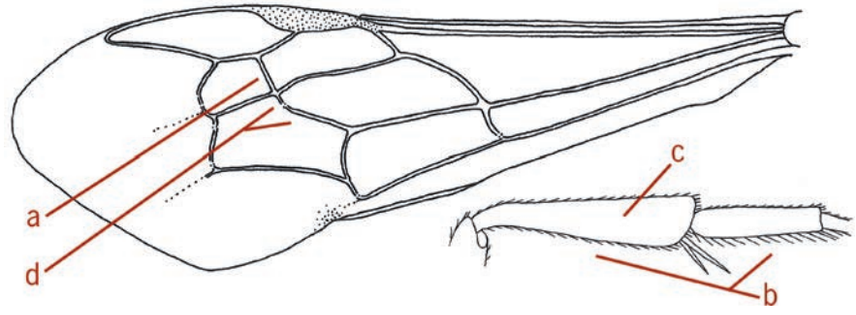




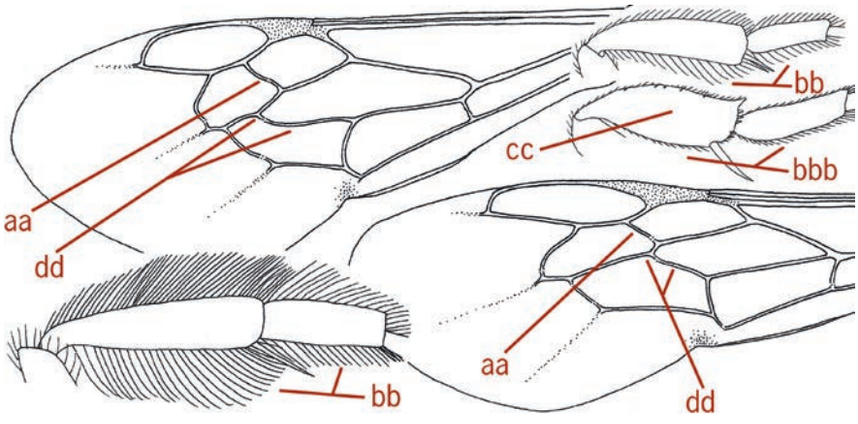
29. Achtertibia en basitarsus zeer lang en dicht behaard (a; bij mannetje minder dicht) en mesoscutum mat en dicht behaard; lichaam meestal langer dan 11 mm; tweede discale cel [mediale cel] van voorvleugel relatief smal beneden (b); [achterlijf zwart met duidelijke witte haarbandjes; in Nederland komt alleen de soort *D. hirtipes* voor] ..... ***Dasypoda*** (pluimvoetbijen)



- Achtertibia en basitarsus vrij kort en minder dicht behaard (aa, als relatief lang behaard is (aaa; *Panurgus*) dan mesoscutum glanzend en relatief weinig behaard; lichaam meestal korter dan 11 mm; tweede discale cel [mediale cel] van voorvleugel in midden (bb) of beneden verbreed (bbb) 30

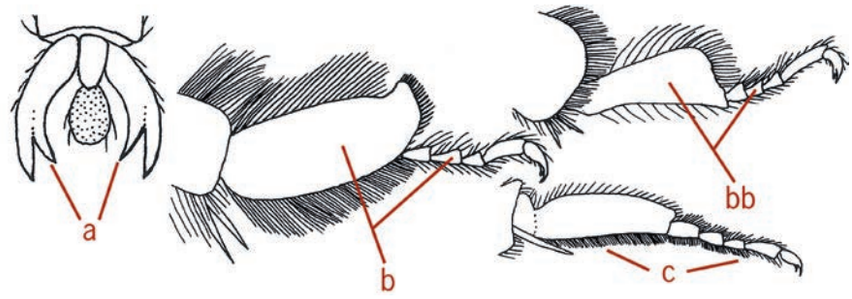


30. Ader 1r-m van voorvleugel vertikaal (a); achtertibia en basitarsus schaars behaard (b) **én** achtertibia slank (c); ader 1m-cu van voorvleugel min of meer interstitieel (d); kop vooraan vaak grotendeels geelwit, maar soms grotendeels zwart ..... ***Hylaeus*** (maskerbijen)
Opm. Het genus *Dioxys* Lep. & Serv. komt in de omliggende landen voor. Het heeft het labrum ongeveer zo lang als de clypeus en het gezicht samen (zoals bij klokjesbijen), de tweede submarginale cel van de voorvleugel is achteraan sterk verbreed en de basis van het propodeum is rugoos.

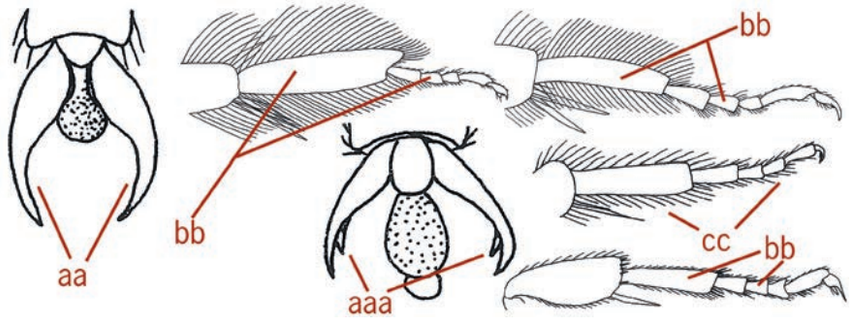


- Ader 1r-m van voorvleugel duidelijk schuin (aa); achtertibia en basitarsus meer behaard (bb), indien intermediair (bbb) dan achtertibia breed (cc); ader 1m-cu van voorvleugel duidelijk postfurkaal (dd); kop vooraan min of meer zwart 31

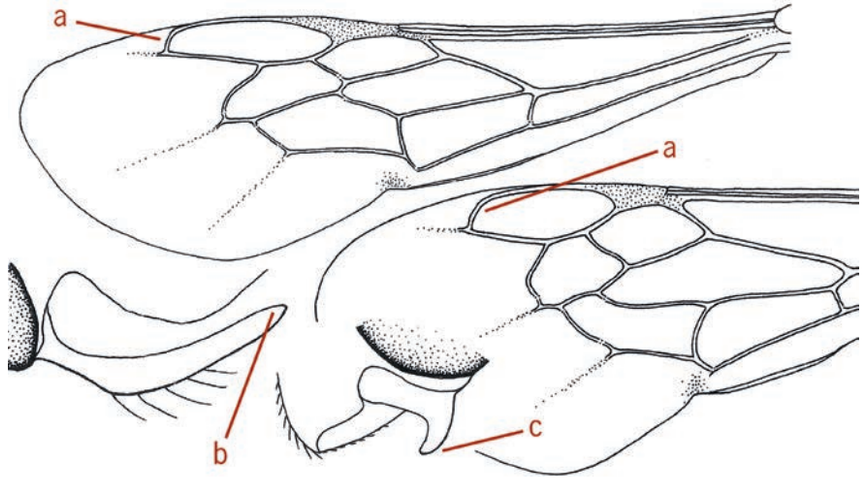
31. Tarsklauwtjes van vrouwtje gespleten, met een duidelijke binnentand (a); achterbasitarsus van vrouwtje sterk verbreed t.o.v. volgende tarssegmenten (b), bij mannetje slanker (bb); middentarsus van vrouwtje zeer dicht viltachtig behaard (c); [vierde antennesegment veel korter dan lang en derde segment zo lang als breed (mannetje) of langer dan breed (vrouwtje)] ..... ***Macropis*** (slobkousbijen)



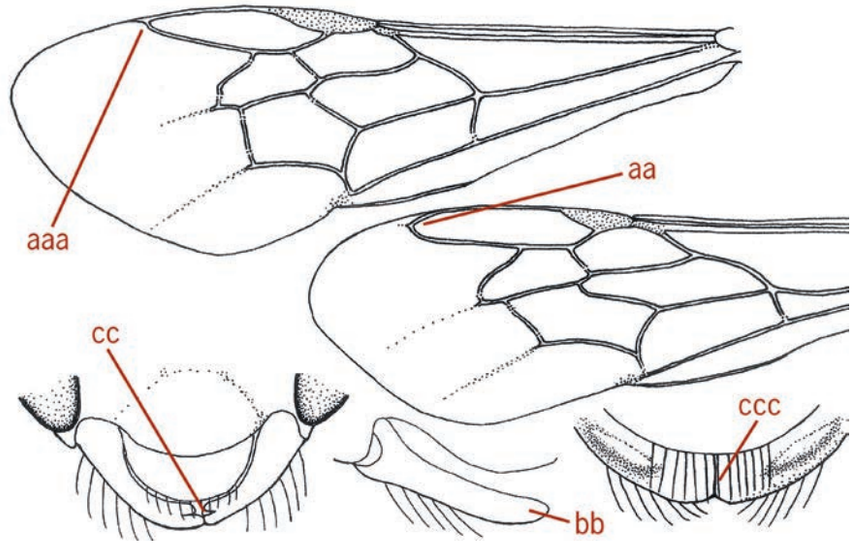
- Tarsklauwtjes van vrouwtje met één tand aan het eind en zonder binnentand (aa) of met een kleine binnentand (aaa); achterbasitarsus t.o.v. volgende tarssegmenten veel minder verbreed (bb); middentarsus van vrouwtje normaal behaard (cc) 32

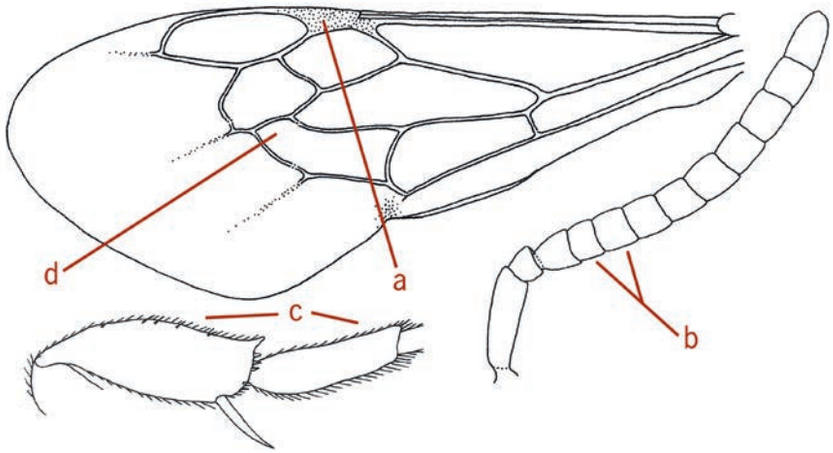


32. Punt (apex) van marginale cel van voorvleugel afgeknot aan eind (a); mandibel spits aan het eind (b) en met één tand (c) 33

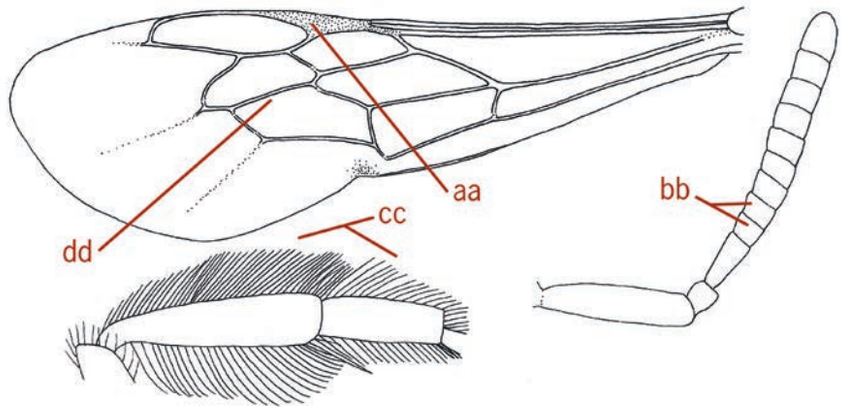


- Punt van marginale cel van voorvleugel afgerond aan eind (aa) of spits (aaa); mandibel relatief breed aan het eind (bb) en meestal met twee tanden (cc) of afgeknot (ccc) 34

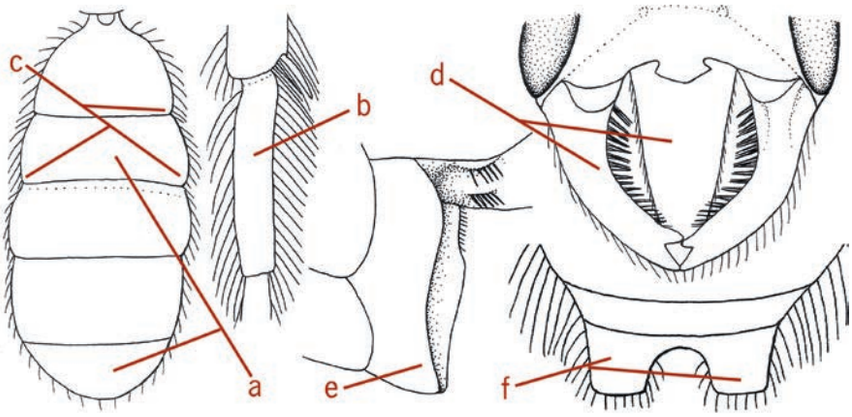




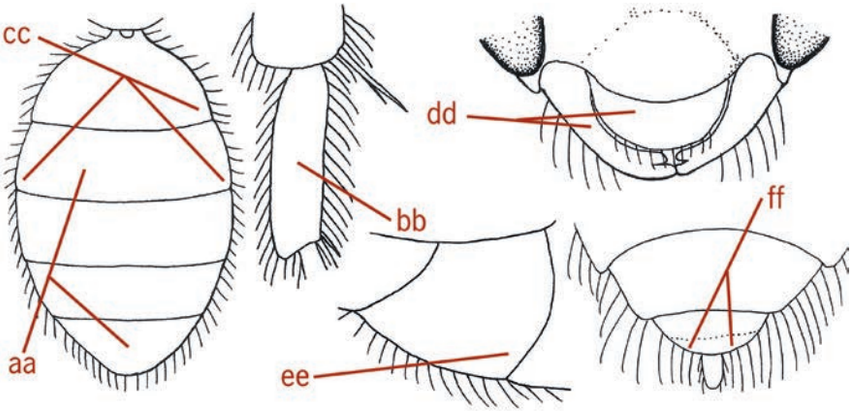
33. Achterlijf rood of zwart met witachtige haarbanden of -vlekken; mesoscutum mat of zwak glanzend; pterostigma kort (a); vierde antennesegment van vrouwtje korter dan vijfde segment (b); achtertibia en basitarsus van vrouwtje kort behaard (c); tweede discale cel [mediale cel] van voorvleugel smal bovenaan (d); [in Nederland komt alleen de soort *A. punctatus* voor] ..... ***Ammobates*** (zandloperbijen)



- Achterlijf zwart en zonder witachtige haarbanden; mesoscutum sterk glanzend; pterostigma middellang (aa); vierde antennesegment van vrouwtje ongeveer zo lang als vijfde segment (bb); achtertibia en basitarsus van vrouwtje lang behaard (cc); tweede discale cel [mediale cel] van voorvleugel breed bovenaan (dd) ... . ***Panurgus*** (roetbijen)

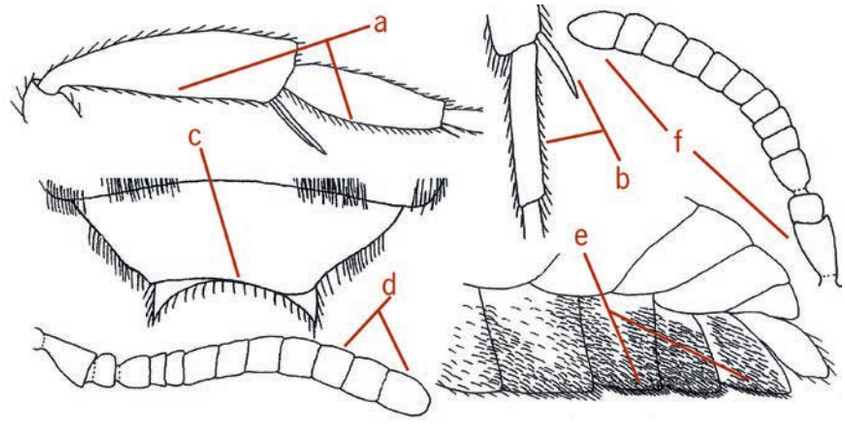


34. Achterlijf cilindrisch (a); achterbasitarsus slank (b); eerste en tweede achterlijfssegmenten zwak ingesnoerd (c); labrum en mandibel van vrouwtje vergroot (d); tweede sterniet van mannetje U-vormig vergroot (e) en achterlijf met twee of drie lobben achteraan (f) ..... ***Chelostoma*** (klokjesbijen)

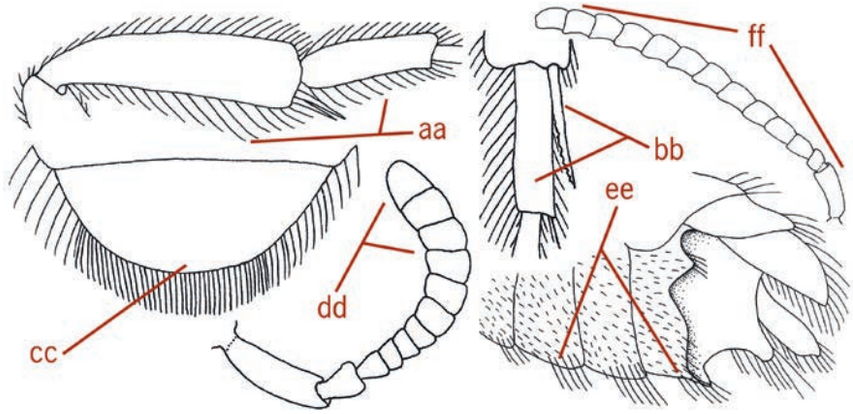


- Achterlijf eivormig of elliptisch (aa); achterbasitarsus tamelijk robuust (bb); eerste en tweede achterlijfssegmenten normaal, zonder insnoering (cc); labrum en mandibel van vrouwtje normaal (dd); tweede sterniet van mannetje normaal, vlak (ee) en achterlijf zonder lobben achteraan (ff) 35

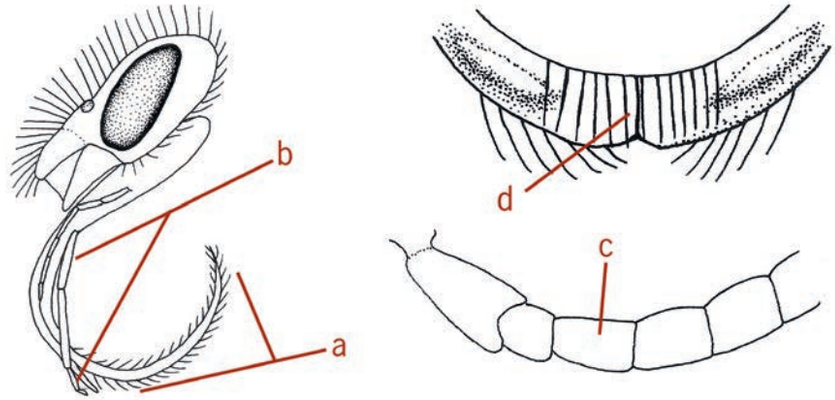
35. Achtertibia en basitarsus kort behaard (a); spoor van de middentibia van vrouwtje ongeveer half zo lang als basitarsus (b); achterlijf van vrouwtje ingekeept achteraan (concaaf; c); antenne van vrouwtje nauwelijks verbreed aan het eind (d); derde tot zesde achterlijfssternieten van mannetje met viltachtige beharing (e); antenne van mannetje kort en met 12 segmenten (f); [in Nederland komt alleen de soort *B. truncatus* voor] ..... ***Biastes*** (pantserbijen)



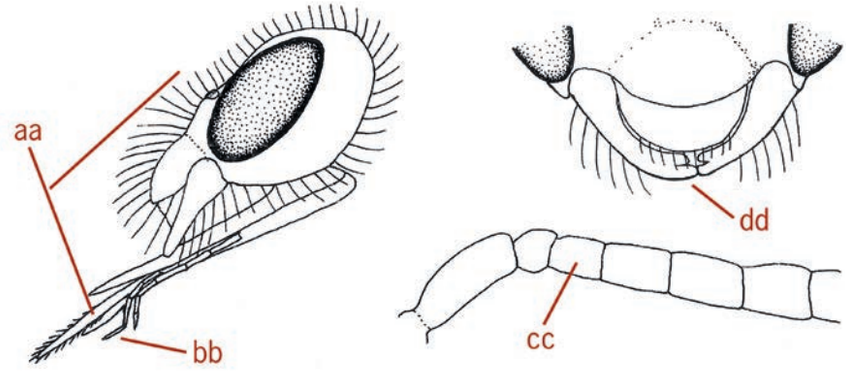
- Achtertibia en basitarsus lang behaard (aa); spoor van de middentibia van vrouwtje 0,8-1,0 maal zo lang als basitarsus (bb); achterlijf van vrouwtje afgeknot achteraan (cc); antenne van vrouwtje duidelijk verbreed aan het eind (dd); derde tot zesde achterlijfssternieten van mannetje kaal of schaars behaard (ee); antenne van mannetje relatief lang en met 13 segmenten (ff) 36



36. Achterlijf met duidelijke haarbandjes; tong (proboscis) langer dan kop (a) en labiale palp lang (b); derde antennesegment van mannetje langer dan breed (c); mandibel met één duidelijke tand of afgeknot (d); [in Nederland komt alleen de soort *R. quinquespinosus* voor] ..... ***Rophites*** (slurfbijen)



- Achterlijf zonder duidelijke haarbandjes; tong korter dan kop (aa) en labiale palp kort (bb); derde antennesegment van mannetje klein, ongeveer even lang als breed (cc); mandibel met twee tanden (dd) ..... ***Dufourea*** (glansbijen)



HOOFDSTUK 17 DIVERSITEIT, VERWANTSCHAPPEN EN NAAMLIJST

THEO M.J. PEETERS
KEES VAN ACHTERBERG

Iedereen heeft voor zichzelf wel een voorstelling van hoe bijen er uitzien. Maar van de diversiteit aan kleuren, grootten en vormen en van de enorme soortenrijkdom van bijen hebben de meesten geen idee. Aan welke insecten zijn bijen het meest verwant? Hoe zijn de onderlinge verwantschappen? Over deze vragen gaat dit hoofdstuk. Het hoofdstuk besluit met een systematische naamlijst van alle bijen die in Nederland zijn aangetroffen.

DIVERSITEIT VAN BIJEN

De soortenrijkdom van bijen is groot. Wereldwijd zijn meer dan 500 genera en 19.767 soorten beschreven (ASCHER & PICKERING 2011, MICHENER 2007, RASMUSSEN & CAMERON 2010). Deze zijn ondergebracht in zeven families, waarvan alleen de Stenotritidae niet in Nederland voorkomen. Hieronder worden alle zeven families kort besproken.

Melittidae s.l.

De Melittidae vormen een kleine familie met 16 genera en ongeveer 200 soorten (MICHEZ ET AL. 2009A). Ze komen voor in de gematigde streken, halfwoestijnen en meditterane regio's van de Oude Wereld en de Nearctische regio (MICHENER 1979). Er is geen morfologisch kenmerk dat voor alle soorten geldt en dat deze familie van andere families onderscheidt (MICHENER 2007). De vrouwtjes van de meeste soorten verzamelen stuifmeel op een beperkt aantal planten en veel soorten zijn waarschijnlijk oligolectisch. Sommige bijen uit deze familie, zoals slobkousbijen *Macropis*, verzamelen in plaats van pollen plantenoliën voor hun larven en tevens om hun broedcellen te bekleden (MICHEZ ET AL. 2008). De soorten zijn solitair en nestelen allemaal in de grond.
Er worden drie subfamilies onderscheiden: Dasypodainae, Meganomiinae en Melittinae. Sommige auteurs beschouwen deze drie groepen als families, vandaar hier de toevoeging s.l. (sensu lato; in ruime zin) (ALEXANDER & MICHENER 1995, DANFORTH ET AL. 2006A, 2006B, MICHEZ ET AL 2009B). Melittidae s.l. zijn de zustergroep van alle andere bijen of een basale groep waaruit alle andere bijengroepen zijn ontstaan. De groep is waarschijnlijk niet monofyletisch (DANFORTH ET AL. 2006A, 2006B). Genera van deze familie die in Nederland voorkomen zijn *Dasypoda*, *Macropis* en *Melitta*.

Apidae s.s.

Met 218 genera en meer dan 5700 soorten zijn de Apidae de meest diverse bijenfamilie (ASCHER & PICKERING 2011, MICHENER 2007, RASMUSSEN & CAMERON 2010) (fig. 1-5). Ze komen wereldwijd voor. Het zijn langtongige bijen, die gekenmerkt worden door vier of meer ovariolen per ovarium bij de vrouwtjes. Bij alle andere bijenfamilies is dit aantal drie.
Een goed te onderscheiden groep binnen de Apidae vormen de 'gekorfde' ('corbiculate') soorten (tribus Euglossini, Bombini, Meliponini en Apini) die alle een korfje (corbicula) bezitten, een speciale aanpassing aan de achterscheen voor het verzamelen van stuifmeel (zie hoofdstuk 15).
De meeste soorten van deze familie graven hun nest in de grond of in hout, maar sommige gebruiken bestaande holten of bouwen zelf hun nest in de open lucht. De biologie van de soorten uit deze familie is zeer divers met solitaire tot hoogsociale gedragspatronen, nestbouwende soorten en broedparasieten, massaproviandering van de broedcellen tot progressieve proviandering van de larven. Ook zijn er soorten (tribus Allodapini) die geen aparte broedcellen bouwen maar hun larven voeden in nesten zonder tussenschotten.
De Apidae worden verdeeld in drie subfamilies: Xylocopinae, Nomadinae en Apinae, die alle drie in ons land vertegenwoordigd zijn.

Megachilidae

De Megachilidae vormen een zeer diverse, wereldwijd voorkomende bijenfamilie met 74 genera en meer dan



Figuur 1
Elders in de wereld komen bijen voor die er heel anders uitzien dan de onze, zoals deze orchideebij uit het genus *Euglossa* (Peru).



Figuur 2
Een orchideebij uit het genus *Eufriesea* (Frans Guyana).





▲
Figuur 3
Een werkster van *Melipona ferruginea* (Congo).

▶▶
Figuur 4
Xylocopa caffra, een Afrikaanse houtbij (Congo).

▼
Figuur 5
Een mannetje van *Habropoda tarsata* (Lesbos).



4000 soorten (ASCHER & PICKERING 2011, GONZALEZ 2008, GONZALEZ ET AL. 2012, MICHENER 1979, 2007, MÜLLER 2011, PRAZ ET AL. 2008A, SEDIVY ET AL. 2008).
Het zijn langtongige bijen waarbij de vrouwtjes van de niet-parasitaire soorten een buikschuier bezitten waarin de pollen worden getransporteerd. De larven spinnen aan de voorkant van de cocon een tepelvormige uitstulping, die waarschijnlijk de gasuitwisseling faciliteert.
De nestwijze en het bloembezoek binnen deze familie is enorm divers. Bijen uit deze familie zijn solitair en nestelen in de grond, holten in hout, plantenstengels en diverse andere holten zoals lege slakkenhuisjes. Ze gebruiken allerlei materialen zoals bladstukjes, plantenharen, hars, modder, steentjes, gekauwde plantendelen en nectar om de broedcelwanden en tussenwanden van hun nesten te bouwen. De vrouwtjes dragen deze bouwmaterialen in de kaken of tussen de poten. Er zijn diverse broedparasitaire genera, waarvan de soorten meestal andere Megachilidae belagen. Diverse soorten uit deze familie zijn ook economisch belangrijk als bestuivers van landbouwgewassen.
In een recente verwantschapsanalyse wordt de familie opgedeeld in vier subfamilies: Fideliinae, Pararhophitinae, Lithurginae en Megachilinae. Laatstgenoemde is een zeer grote groep die nog eens verdeeld wordt over vijf tribus: Anthidiini, Aspidosmiini, Dioxyini, Megachilini en Osmiini (GONZALEZ ET AL. 2012). Het genus *Megachile* met wereldwijd 53 subgenera en meer dan 1500 soorten (MICHENER 2007) is moeilijk af te grenzen en in het verleden meermaals opgedeeld in meerdere genera. Van de Osmiini, Anthidiini en Megachilini zijn ook in Nederland soorten bekend.

Andrenidae

Dit is een grote familie met 40 genera en meer dan 2900 soorten (ASCHER & PICKERING 2011, MICHENER 2007), die voorkomt op alle continenten behalve Australië. In vochtige tropische gebieden, zoals in Zuidoost-Azië, komen weinig soorten voor.
Andrenidae zijn korttongige bijen met een puntige glossa en met meestal twee subantennale naden (suturen) onder elke antenne. Vrouwtjes hebben vaak voorhoofdsgroeven (foveae) aan de binnenkant van de facetogen, die met dichte, korte haartjes bedekt zijn.
Alle soorten graven hun eigen nesten in de grond en besmeren hun broedcel meestal met een glanzende secretie. De soorten zijn meestal solitair, maar er zijn ook een aantal communaal nestelende soorten. De larven spinnen geen cocon.
De familie wordt tegenwoordig opgedeeld in vier subfamilies: Alocandreninae (met alleen het genus *Alocandrena*), Andreninae, Panurginae en Oxaeinae (met de genera *Oxaea* en *Protoxaea*). Andreninae is waarschijnlijk een parafyletische groep en de Oxaeinae wijken dermate af dat ze soms als een aparte familie werden beschouwd. In Nederland is de familie vertegenwoordigd door de genera *Andrena* en *Panurgus*.

Halictidae

De Halictidae vormen een grote familie met 76 genera en meer dan 4300 soorten (ASCHER & PICKERING 2011, MICHENER

2007). In de gematigde streken is dit, na de honingbij en hommels, in aantallen exemplaren meestal de dominante groep van bijen.
Halictidae zijn korttongige bijen. De vrouwtjes van de niet-parasitaire groepen in ons land hebben vaak een overlangse groef op het zesde tergiet en aan het labrum een uitsteeksel dat bezet is met borstelachtige haren. De basale ader in de voorvleugel is meestal aan de basis gebogen.
Deze bijen nestelen meestal in de grond, slechts zelden in rottend hout. De nestbouw en het sociale gedrag in deze familie is uitermate divers. Allerlei gradaties tussen een solitaire en eusociale levenswijze hebben zich ontwikkeld. In tegenstelling tot andere korttongige bijen zijn binnen de Halictidae (subfamilie Halictinae) diverse broedparasitaire groepen ontstaan, waarvan *Sphecodes* het grootste en bekendste genus is.
De familie wordt verdeeld in vier subfamilies: Rophitinae, Nomiinae, Nomioidinae en Halictinae. Alleen van de Rophitinae en de Halictinae komen vertegenwoordigers in Nederland voor.

Colletidae

Dit is een wereldwijd voorkomende familie met 91 genera en meer dan 2500 soorten (ALMEIDA 2008B, ALMEIDA & DANFORTH 2009, ALMEIDA ET AL. 2008, 2012, ASCHER & PICKERING 2011, MICHENER 2007).
Kenmerkend voor de familie zijn onder andere de zijdeachtige bekleding van de broedcellen, de korte tong met een brede, afgeknotte en tweelobbige glossa van de vrouwtjes (MCGINLEY 1980) en de complexe en kenmerkende vorm van het zevende sterniet bij de mannetjes.
Alle soorten zijn solitair en de harige soorten nestelen meestal in de grond, sommige in rottend hout of in merghoudende stengels. Van de soorten met weinig beharing graven sommige een nest in de grond, maar de meeste maken gebruik van bestaande holten in hout, stengels, bodem of rotsen (ALMEIDA 2008A). Soorten van de subfamilies Hylaeinae en Euryglossinae transporteren de pollen in de 'krop', een speciaal orgaan in de voorzijde van het achterlijf. De proviand in de broedcellen is meestal vloeibaar.
Colletidae werden lang beschouwd als de meest primitieve groep van bijen, de zustergroep van alle andere bijen (ENGEL 2001B, MICHENER 1944, 1974, 1979, O'TOOLE & RAW 1991). Tegenwoordig wordt deze familie juist beschouwd als een afgeleide, dus niet-primitieve groep. Ze wordt opgedeeld in acht subfamilies: Callomelittinae, Colletinae, Diphaglossinae, Euryglossinae, Hylaeinae, Neopasiphaeinae, Scrapterinae, Xeromelissinae, en het genus *Paracolletes* (ALMEIDA & DANFORTH 2009, ALMEIDA ET AL. 2012).
Deze familie is voornamelijk verspreid over de zuidelijke continenten, met verschillende endemische groepen in Australië, Zuid-Amerika en Afrika. Slechts twee genera, *Hylaeus* en *Colletes*, zijn wijd verspreid, en dit zijn ook de enige genera waarvan soorten in ons land voorkomen.

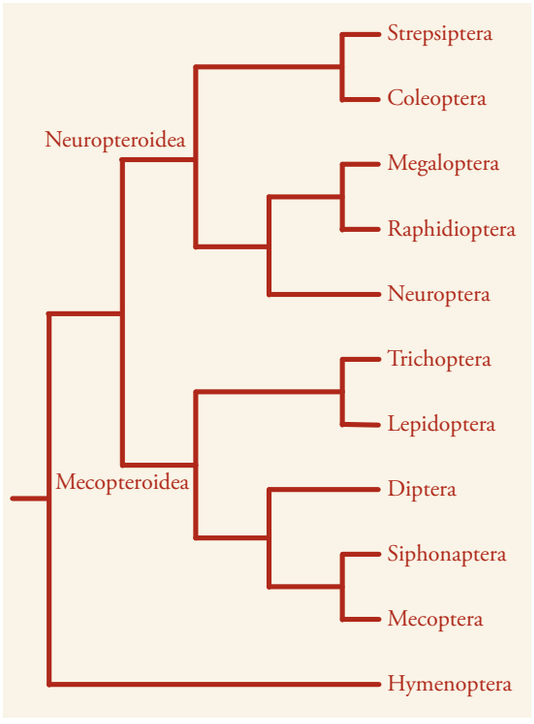
Stenotritidae

De Stenotritidae vormen een kleine familie met slechts twee sterk op elkaar lijkende genera: *Ctenocolletes* en *Stenotritus*, met respectievelijk tien en 11 soorten (MICHENER 2007). Stenotritidae zijn grote, robuuste, harige, snelvliegende bijen (12-21 mm). In tegenstellng tot Colletidae hebben ze een goed ontwikkelde scopa op de achterscheen, waarin de pollen worden getransporteerd, en een korte tong waarvan de glossa is afgerond. Het derde antennelid is duidelijk langer dan de schacht (scapus).
Deze bijen nestelen in de grond. De broedcellen zijn bekleed met een dun waterafstotend vlies. Het proviand in de broedcellen vormt een platte ovale massa, soms omgeven door een vloeistof (HOUSTON & THORP 1984, MCGINLEY 1980). De larven spinnen geen cocon.
De Stenotritidae vormen de zustergroep van de Colletidae (ALMEIDA & DANFORTH 2009) en zijn beperkt tot Australië.

VERWANTSCHAPPEN

Verwantschappen met andere insecten

Elk organisme wordt ingedeeld in een hiërarchie van categorieën (taxa). De rangorde van deze taxa ligt vast: een familie behoort altijd tot een orde en niet omgekeerd, en een genus behoort altijd tot een familie. Alleen soorten en ondersoorten vormen categorieën die in de natuur min of meer herkenbaar zijn, de overige taxa worden op meer of minder subjectieve wijze door biologen bepaald. Doorgaans bepaalt de traditie of we bijvoorbeeld van een orde spreken. Bij insecten zijn orden goed herkenbare en duidelijk afgescheiden groepen die meestal al sinds lang als zodanig herkend worden.
De orde van de Hymenoptera (vliesvleugeligen; hymen = vlies, pteron = vleugel) wordt algemeen als een monofyletische groep gezien. Dat wil zeggen dat de groep alle afstammelingen van de gezamenlijke voorouder omvat. Zij behoren tot de grootste groep van de insecten: de Holometabola (of Endopterygota; insecten met een volledige gedaanteverwisseling: de larvale stadia zien er anders uit dan de volwassen dieren en er is een popstadium, zie ook hoofdstuk 3). De meest recente moleculaire analyses geven



Figuur 6
Verwantschapsrelaties tussen Hymenoptera en andere holometabole insectenorden (naar WIEGMANN ET AL. 2009). Dit schema geeft duidelijk een ander beeld dan geschetst in *De wespen en mieren van Nederland* (PEETERS ET AL. 2004), de voorganger van dit bijenboek.

aan dat de Hymenoptera de meest basale groep zijn van de holometabole insecten (KRAUSS ET AL. 2008, MCKENNA & FARRELL 2010, SAVARD ET AL. 2006, WIEGMANN ET AL. 2009, YEATES ET AL. 2012, ZDOBNOV & BORK 2007). Net als in *De Nederlandse biodiversiteit* (NOORDIJK ET AL. 2010) volgen we hier deze opvatting (fig. 6).

Verwantschappen binnen de Hymenoptera

De orde Hymenoptera wordt gekenmerkt, voor zover ze niet vleugelloos zijn zoals werksters van mieren, door het bezit van twee paar vliezige vleugels, waarbij het voorste paar groter is dan het achterste paar. De vleugels bevatten daarnaast maar een gering aantal cellen in vergelijking met andere groepen met twee paar vliezige vleugels, zoals libellen (Odonata).

De Hymenoptera bestaan uit twee groepen: de relatief kleine en onnatuurlijke (niet-monofyletische) verzamelgroep van Symphyta (blad-, hout- en halmwespen), die geen duidelijke wespentaille hebben, en een natuurlijke (monofyletische) groep met meer dan 95% van de soorten, de Apocrita (= wespen met een taille). De Apocrita bestaan hoofdzakelijk uit parasitaire wespen (sluipwespen of parasitoïden), maar sommige zijn weer fytofaag geworden (d.w.z. eten levend plantaardig materiaal), waarvan de galwespen de meest bekende vertegenwoordigers zijn.

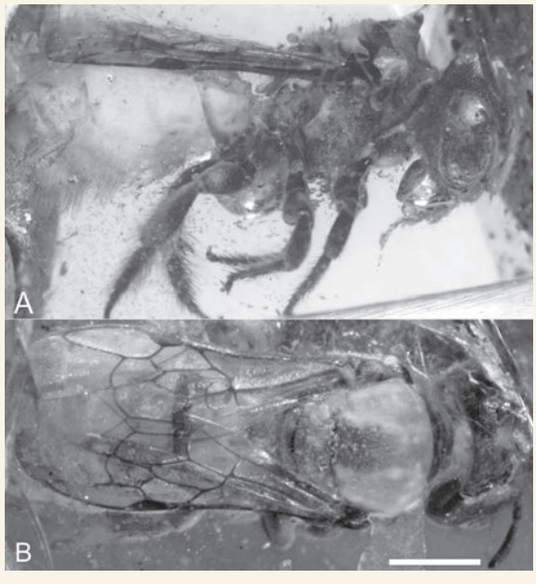
Binnen de Apocrita zijn de Aculeata (letterlijk: 'angeldragers') ontstaan. Volgens recente inzichten zijn de Aculeata de zustergroep van de Evanioidea (SHARKEY ET AL. 2012).

FOSSIELE BIJEN

De studie van fossiele bijen is cruciaal voor het begrip van de ontstaansgeschiedenis van moderne bijen. Aan de hand van deze studie kunnen perioden van diversificatie en uitsterven herkend worden, en reconstructies van historische zoögeografie en verwantschapsrelaties worden gemaakt. Ook kunnen fossiele bijen inzicht verschaffen in de ontstaansgeschiedenis van planten. Zo werd recent een fossiel beschreven van een angelloze bij waarop zich pollinia van een orchidee bevonden. Dit verschafte informatie over het moment waarop deze plantenfamilie is ontstaan (GRAVENDEEL 2008, RAMÍREZ ET AL. 2007). Zie ook het overzicht van Michez et al. (2011).

Het merendeel van de bijenfossielen die bewaard zijn gebleven zijn ingesloten in barnsteen (fig. 7). Barnsteen is ontstaan uit gefossiliseerde, verharde plantenharsen. Een dier dat in barnsteen is ingesloten, blijft tot in de kleinste details bewaard. Met ongeveer één exemplaar op 5000 insluitingen in Baltisch barnsteen, zijn fossiele bijen vrij zeldzaam. Tot op heden zijn weinig fossielen van het zuidelijk halfrond bekend en is onze kennis vooral afkomstig van het noordelijk halfrond (ENGEL & PEÑALVER 2006).

Michener (2007) geeft een overzicht van circa 50 bijengenera of subgenera die aan de hand van fossielen zijn beschreven. De studie aan fossiele bijen, paleomelittologie, is de laatste twee decennia sterk opgeleefd, maar staat desondanks nog in de kinderschoenen. Hieronder volgen enkele van de meest opmerkelijke resultaten.



Figuur 7
Barnsteenfossiel van *Paleomacropis eocenicus* Michez & Nel, 2007.
A lateraal aanzicht, B dorsaal aanzicht (maatstreep = 1 mm) (MICHEZ ET AL. 2007).

Veel uitgestorven eusociale bijen in barnsteenfossielen

In het Eoceen (ongeveer 34-56 miljoen jaar geleden) is een opmerkelijk grote diversiteit aan eusociale corbiculate bijen (bijen met korfje) gevonden en tevens van hogere taxa die sindsdien zijn uitgestorven (Electrapini, Eletrobombini, Melikertini) (ENGEL 2001B). De corbiculate bijen vertonen een achteruitgang in diversiteit van hogere taxa tussen het Eoceen en Oligoceen (ongeveer 23-34 miljoen jaar geleden). Engel (2001b) beschrijft bijvoorbeeld, op grond van één fossiel exemplaar, een nieuwe bijenfamilie: de Paleomelittidae. Sindsdien lijkt de bijenfauna wat tribus en genera betreft op de huidige.

Het is opmerkelijk dat het ontstaan van eusociaal gedrag de diversiteit in bijen niet verder heeft doen toenemen. Het tegendeel lijkt zelfs het geval. Zo is de soortenrijkdom in het genus *Apis*, de ecologisch meest dominante en agressieve eusociale groep, met ongeveer 11 soorten het laagst van alle hoogontwikkelde eusociale verwanten (ENGEL 2001A). De meestal minder agressieve eusociale Meliponini zijn met circa 600 soorten niet alleen soortenrijker dan de Apini, maar tevens het meest divers in regio's waar *Apis*-soorten niet inheems zijn, zoals in Zuid- en Midden-Amerika.

Oudste bijen

Bijen, althans zoals wij ze kennen, zijn afhankelijk van producten van bloemplanten, zoals nectar, pollen en soms plantenoliën. De groep is waarschijnlijk ontstaan ten tijde van of na het ontstaan van bloemplanten. De oudst mogelijke ouderdom van bijen wordt geschat op circa 125 miljoen jaar geleden (ENGEL 2001B). De oudste fossiele bij werd gevonden in barnsteen uit het late Krijt in New Jersey (USA) en werd beschreven als *Trigona prisca* (MICHENER & GRIMALDI 1988B). Engel (2000) schatte de leeftijd op 65-70 miljoen jaar en plaatste de soort in het genus *Cretotrigona*.

Zij kenmerken zich door een reductie van de zichtbare segmenten van het achterlijf (of metasoma): er zijn maximaal zes segmenten zichtbaar bij het vrouwtje en de rest van de segmenten (inclusief de genitaliën) zijn teruggetrokken in het achterlijf. Bij veel Apocrita zijn de genitaliën zichtbaar, bijvoorbeeld als een vaak (vrij) lange legbuis (= ovipositor). De eieren van Aculeata komen er aan de basis van de angel uit. Vandaar dat de legbuis angel genoemd wordt en dat een angel alléén bij vrouwtjes voorkomt.
De Aculeata bestaan uit drie grote groepen (superfamilies): de goudwespachtigen (Chrysidoidea), de (parafyletische) plooivleugelwespachtigen (Vespoidea; inclusief de mieren) en de bijachtigen (Apoidea). Deze laatste groep bestaat uit de graafwespachtigen (Spheciformes) en de bijen (Apiformes, Anthophila of Apidae s.l.).

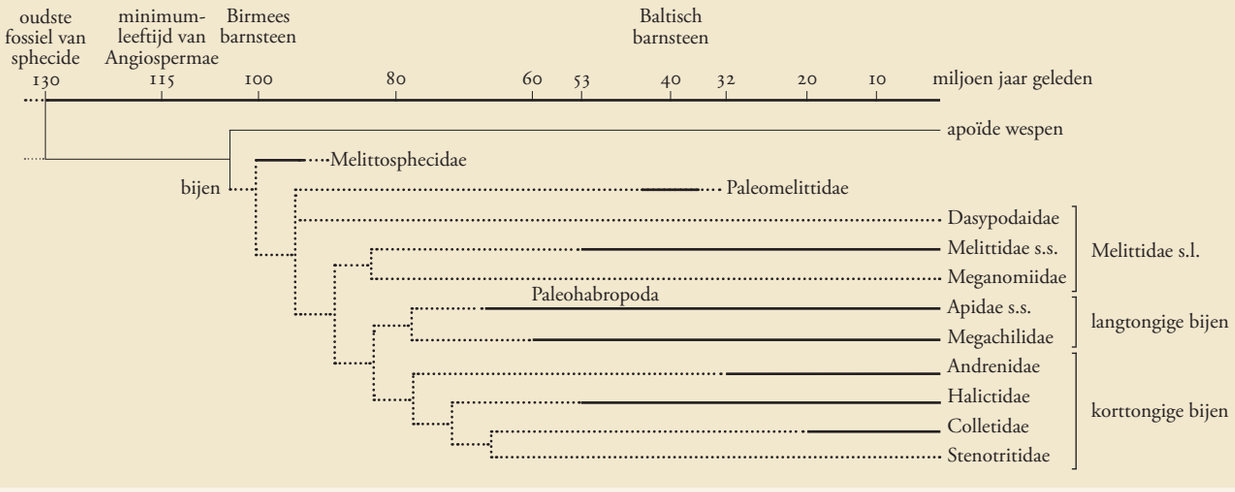
Wetenschappelijke benamingen van bijen
Wereldwijd zijn inmiddels bijna 20.000 soorten bijen bekend. Onderzoekers die zich met de indeling van de bijen bezighouden, zijn het echter niet eens hoe we de groep van de bijen moeten indelen en noemen. Oudere auteurs gebruikten de term Anthophila, een naam die recent weer naar voren werd geschoven door Engel (2005). Anthophila betekent letterlijk 'bloemenliefhebster'. Michener (2007) geeft de voorkeur aan de naam Apiformes omdat deze naam goed contrasteert met Spheciformes en de betekenis van het woord meteen duidelijk is. Namen als Apiformes

De soort behoort tot de groep van de hoog-eusociale angelloze bijen (Meliponini).
Spectaculair was de vondst van het duidelijk oudere bijachtige fossiel *Melittosphex burmensis* dat in 2006 werd gemeld. Het exemplaar meet 2,95 mm en werd gevonden in Birmees barnsteen in Myanmar (Birma) van circa 100 miljoen jaar oud (POINAR & DANFORTH 2006, DANFORTH & POINAR 2011). In figuur 8 zijn deze en andere belangrijke fossiele bijen met de familiestamboom van de huidige bijen geïntegreerd (naar MICHEZ ET AL. 2009B).

Fossiele sporen van bijen
Niet alleen worden er complete bijen gevonden in afzettingen uit langvervlogen tijden, ook hebben de bijen hierin sporen achtergelaten die iets vertellen over hun levenswijzen.

Bladsnijdersporen
Het snijden van stukjes bladeren uit planten voor de bekleding van broedcellen is karakteristiek voor behangersbijen (*Megachile*). Deze aantasting is soms in fossiele bladeren terug te vinden en deze fossiele sporen zijn zelfs ouder dan de fossiele bijen die bekend zijn van *Megachile* of van een verwant, uitgestorven, bijengenus (SARZETTI ET AL. 2008, WEDMANN ET AL. 2009).

Fossiele nesten van bijen
Diverse studies (o.a. HASIOTIS & DEMKO 1995, HASIOTIS ET AL. 1996, KAY ET AL. 1997) vermelden vermeende broedcellen van bijen in bodems en hout uit het late Trias (245 miljoen jaar geleden) van Noord-Amerika. Deze broedcellen missen echter karakteristieke kenmerken, zoals pollenresten, spiraalvormige broedcelsluitingen en celwandbekleding, waardoor ze tot de bijennesten gerekend kunnen worden (ENGEL 2001B, GRIMALDI 1999). Lucas et al. (2010) onderzochten deze fossiele 'bijennesten' opnieuw en concluderen dat het boringen van andere geleedpotige dieren (waarschijnlijk kevers) in hout en zand zijn.
Hoewel de meeste fossiele sporen van bijennesten twijfelachtig zijn, zijn er ook enkele zeker een product van bijen. In Noord-Amerika en Uruguay zijn fossiele sporen van nesten van Halictidae gevonden uit het late Krijt (ca. 89-70 miljoen jaar geleden) (ELLIOTT & NATIONS 1998, GENISE & BOWN 1996, GENISE & VERDE 2000). Fossiele sporen van nesten van midden- tot laatpleistocene en vroegholocene oorsprong op Fuerteventura (Canarische Eilanden) zijn deels van bijen, maar betreffen ook poppenkamers van kevers (ELLIS & ELLIS-ADAM 1993A, ENGEL 2002, GENISE & EDWARDS 2003, GENISE ET AL. 2002). Genise (2000) geeft een overzicht van alle fossiele sporen van bijencellen.



Figuur 8
Verwantschapsrelaties tussen de bestaande bijenfamilies, met inschatting van de plaatsing van uitgestorven bijentaxa. De horizontale as geeft een tijdsaanduiding (naar MICHEZ ET AL. 2009B).

en Anthophila, die boven het niveau van de families worden gebruikt, zijn niet gebonden aan nomenclatuurregels. Het logische voorstel om alle bijen onder te brengen in één enkele familie werd al door diverse hymenopterologen verwoord. Zij stellen voor om onder andere alle families zoals gebruikt in het overzicht van Michener (2007) in subfamilies te veranderen, een voorstel dat vooral bij bijenspecialisten veel weerstand ondervindt. De classificatie van de bijen wordt daardoor meer in overeenstemming gebracht met die van andere groepen in de aculeate Hymenoptera. Traditioneel worden bijen ingedeeld in diverse families (MICHENER 1944, 2000, 2007), maar gezien de geringe verschillen zijn de families niet van hetzelfde niveau als in andere Hymenoptera-groepen; het subfamilieniveau komt meer in de richting. De families zoals gedefinieerd door Michener (2007) verschillen ongeveer evenveel als de subfamilies van andere Apocrita. Het belangrijkste argument tegen het systeem van Michener is dat de verschillen tussen de families zowel genetisch, biologisch als morfologisch relatief klein zijn. Daarbij komt dat de kleine morfologische verschillen vaak moeilijk te zien zijn; in de generatabel (zie hoofdstuk 16) worden de hogere indelingen om deze redenen niet gebruikt. Wij zijn dan ook voorstander om alle bijen in één familie Apidae s.l. in te delen (naar o.a. VAN ACHTERBERG & PEETERS 2004, GAULD & BOLTON 1988, MENKE & PULAWSKI 1993, MELO & GONÇALVES 2005, MÜLLER ET AL. 1997, PEETERS ET AL. 1999, SCHWARZ ET AL. 1996). We volgen hier echter de indeling zoals die door Michener (2007) in zijn standaardwerk wordt gebruikt om het de beginner gemakkelijk te maken, al blijven wij de voorkeur geven aan één familie Apidae s.l. Dit monumentale werk zal immers voor velen als handboek dienen.

Sinds Kirby (1802), die alle bijen indeelde in twee genera, namelijk *Melitta* (korttongige bijen) en *Apis* (langtongige bijen), is er veel veranderd in de indeling van bijen. Een historisch overzicht hiervan is te vinden in Michener (2007). De moderne inzichten komen voort uit een combinatie van morfologisch en moleculair onderzoek. Danforth et al. (2006a, 2006b) geven tot op heden de meest betrouwbare stamboom voor de bijenfamilies.

Onderzoek aan fossiele bijen en de meest verwante wespachtigen vormt een aanvullende informatiebron over bijen en hun ontstaansgeschiedenis. Zie het kader 'Fossiele bijen'.

NAAMLIJST VAN DE BIJEN IN NEDERLAND

De huidige lijst van in Nederland in het wild aangetroffen bijen telt 358 soorten, inclusief de honingbij. In de lijst staan de families in volgorde van verwantschap (naar DANFORTH 2006A, 2006B). De naamgeving en volgorde van de subfamilies en tribus binnen de families volgt grotendeels Michener (2007) met de volgende aanpassingen:

- Melittidae s.l. naar Michez et al. 2009a.
- Osmiini naar Praz et al. 2008a.
- Megachilini naar Gonzalez 2008.

Binnen het tribus zijn de genera, subgenera en soorten alfabetisch gesorteerd.

Genera

Voor de indeling van de genera is vooral Michener (2007) gevolgd. Uitzonderingen zijn de indeling van het tribus Megachilini, waarbij Gonzalez (2008) is gevolgd en dus wordt *Chalicodoma* als apart genus onderscheiden. Voor de indeling van het tribus Osmiini is Praz et al. (2008a) gevolgd, zodat alleen de genera *Hoplitis* en *Osmia* onderscheiden worden.

Subgenera

Ook voor de indeling van de subgenera is voornamelijk Michener (2007) gevolgd, maar wegens nieuwe inzichten zijn voor de volgende genera recentere studies gebruikt:

Andrena	Gusenleitner & Schwarz (2002), Gusenleitner et al. (2005), Schmid-Egger (2005)
Bombus	Williams et al. (2008)
Chelostoma	Sedivy et al. (2008)
Hoplitis	Praz et al. (2008a)
Megachile	Gonzalez (2008)
Osmia	Praz et al. (2008a)

Soorten, ondersoorten en variëteiten

In de naamlijst zijn geen taxa opgenomen die onder het niveau van soort vallen, zoals ondersoorten en variëteiten. Van soorten waarvan ondersoorten of opvallende variëteiten bekend zijn wordt dit in de betreffende soortteksten vermeld.

Synoniemen

De naamlijst is niet volledig wat vermelding van synoniemen betreft. Alleen veelgebruikte synoniemen zijn opgenomen. Hiertoe zijn de volgende naamlijsten geraadpleegd: Snellen van Vollenhoven 1858, Ritsema 1879-1881, Benno 1950, 1969, Peeters et al. 1999, evenals de volgende determinatietabellen: Van der Vecht 1928, De Boer 1954, Van der Zanden 1982, Koster 1986.

Recente naamsveranderingen die we hier volgen sommen we hier nog even op. In plaats van de veel gebruikte naam *Osmia rufa* wordt tegenwoordig door diverse auteurs weer *Osmia bicornis* gebruikt.

In de publicatie van Notton & Dathe (2008) wordt de nomenclatuur van enkele *Hylaeus*-soorten besproken en dit heeft voor Nederland de volgende naamswijzigingen tot gevolg: *Hylaeus annularis* wordt *Hylaeus dilatatus* (Kirby, 1802) en *H. spilotus* Förster, 1871 moet voortaan *H. annularis* (Kirby, 1802) worden genoemd. Door Pesenko (2004) wordt een nieuwe naam voor *Halictus eurygnathus* Blüthgen, 1931 gegeven, *H. compressus* (Walckenaer, 1802), die we hier hebben overgenomen.

De synoniemen waarvoor een vraagteken staat zijn onzeker. Een goede taxonomische revisie kan vaak pas opheldering scheppen in deze gevallen. In de soortteksten is soms meer over deze vermeende synoniemen te lezen.

Nederlandse namen

De eerste complete lijst van Nederlandse bijennamen verscheen in Peeters & Reemer (2003). Ten opzichte van die lijst zijn in dit boek onderstaande veranderingen doorgevoerd:

Halictus leucaheneus: was zuidelijke gouden groefbij, is nu zuidelijke bronsgroefbij
Lasioglossum rufitarse: was roodpootgroefbij, is nu zadelgroefbij
Megachile ligniseca: was klaverbehangersbij, is nu distelbehangersbij

Daarnaast zijn in dit boek de volgende 15 soorten opgenomen die niet eerder voor Nederland gemeld waren of waarvoor om andere redenen nog geen Nederlandse naam gepubliceerd was:

Andrena fulvata - beemdzandbij
Halictus langobardicus - lombardgroefbij
Halictus smaragdulus - emeraldgroefbij
Hylaeus angustatus - gekielde maskerbij
Hylaeus annulatus - noordse maskerbij
Hylaeus paulus - kleine slanksprietmaskerbij
Hylaeus trinotatus - drievlekkige maskerbij
Lasioglossum aeratum - gestippelde smaragdgroefbij
Lasioglossum subfulvicorne - bergbosgroefbij
Lasioglossum sabulosum - glanzende franjegroefbij
Megachile lagopoda - grote behangersbij
Nomada melathoracica - vlekpootwespbij
Nomada moeschleri - eendoornwespbij
Nomada pleurosticta - neushoornwespbij
Nomada villosa - grote stomptandwespbij

Te verwachten soorten

Naamlijsten verouderen. Deels komt dit doordat er soms nieuwe bijensoorten in Nederland gevonden worden. Ook de naamlijst in dit boek zal over enige tijd verouderd blijken, bijvoorbeeld doordat er soorten uit zuidelijke of oostelijke streken naar ons land oprukken. Om hierop alvast een voorschot te nemen, geeft tabel 1 een overzicht van bijensoorten die bekend zijn uit (aangrenzende delen van) onze buurlanden. Dit zijn soorten die mogelijk ook bij ons zouden kunnen opduiken.

Soort	B	NW	NS
Andrena anthrisci Perkins, 1914	+	?[1]	?[1]
Andrena barbareae Panzer, 1805	+		
Andrena bucephala Stephens, 1846		+	
Andrena congruens Schmiedeknecht, 1883		+	+
Andrena decipiens Schenck, 1859	+		
Andrena floricola Eversmann, 1852	+	+	+
Andrena florivaga Eversmann, 1852			+
Andrena limata Smith, 1853	+		
Andrena nana (Kirby, 1802)	+	+	+
Andrena nanula Nylander, 1848	+		+
Andrena nycthemera Imhoff, 1868	+	+	+
Andrena rufizona Imhoff, 1834			+
Andrena suerinensis Friese, 1884			+
Andrena tscheki Morawitz, 1872		+	
Anthidium diadema Latreille, 1809	+		
Anthidium lituratum (Panzer, 1801)	+		
Anthophora fulvitarsis Brullé, 1832		+	
Bombus quadricolor (Lepeletier, 1832)			+
Bombus wurflenii Radoszkowski, 1859	+	+	+
Ceratina cucurbitina (Rossi, 1792)		+	
Coelioxys echinata Förster, 1853	+		+
Coelioxys emarginata Förster, 1853	+		
Coelioxys ruficaudata Lepeletier, 1841	+		
Dasypoda argentata (Panzer, 1809)			+
Dasypoda suripes (Christ, 1791)			+
Dioxys tridentata (Nylander, 1848)	+		
Halictus simplex Blüthgen, 1923	+	+	+
Halictus subauratus (Rossi, 1792)	+	+	+
Heriades crenulatus Nylander, 1856		+	
Hoplitis mitis (Nylander, 1852)	+	+	
Hoplitis robusta (Nylander, 1848)	+		
Hoplitis tuberculata (Nylander, 1848)		+	
Hylaeus bifasciatus (Jurine, 1807)	+		
Hylaeus lineolatus (Schenck, 1853)		+	
Hylaeus nigritus (Fabricius, 1798)	+	+	+
Hylaeus pilosulus (Pérez, 1903) [= *conformis*]	+	+	
Hylaeus sinuatus (Schenck, 1853)	+	+	+
Lasioglossum breviventre (Schenck, 1853)	+	+	
Lasioglossum intermedium (Schenck, 1870)		+	
Lasioglossum interruptum (Panzer, 1798)	+	+	+
Lasioglossum limbellum (Morawitz, 1876)		+	
Lasioglossum marginellum (Schenck, 1853)	+[2]		+
Lasioglossum politum (Schenck, 1853)	+	+	
Lasioglossum puncticolle (Morawitz, 1872)		+	
Lasioglossum smeathmanellum (Kirby, 1802)		+	
Lasioglossum subfasciatum (Imhoff, 1832)	+		+
Lasioglossum tricinctum (Schenck, 1874)		+	
Megachile apicalis Spinola, 1808		+	+
Megachile nigriventris Schenck, 1869		+	+
Melitta dimidiata Morawitz, 1876	+[3]		
Nomada braunsiana Schmiedeknecht, 1882		+	
Nomada castellana Dusmet, 1918 [= *baeri*]	+	+	+
Nomada facilis Schwarz, 1967	+[4]		
Osmia andrenoides Spinola, 1808	+		
Osmia brevicornis (Fabricius, 1798)		+	+
Osmia emarginata Lepletier, 1841	+		
Osmia laticeps Thomson, 1842 [= *hyperborea*]			+
Osmia pilicornis Smith, 1846	+	+	+
Osmia rufohirta Latreille, 1811	+		
Panurgus dentipes Latreille, 1801	+	+	
Rhophitoides canus (Eversmann, 1852)	+	+	+
Rophites algirus Pérez, 1895			+
Sphecodes ruficrus (Erichson, 1835)	+		
Stelis odontopyga Noskiewicz, 1926	+		+

[1] Dit taxon is hier opgevat als synoniem van *A. minutuloides* Perkins, 1914.
[2] Naar Petit (2006).
[3] Naar Michez & Eardley (2007).
[4] Naar Terzo (2007).

Tabel 1
Bijensoorten die bekend zijn uit België (PAULY 1999) en aangrenzende delen van Duitsland (ESSER ET AL. 2010, THEUNERT 2011).

B = België
NW = Noordrijn-Westfalen
NS = Nedersaksen (incl. Bremen)

WETENSCHAPPELIJKE NAMEN

Voor een juist begrip en makkelijke informatie-uitwisseling over levende organismen wordt in de biologie dezelfde notatie voor de naamgeving van planten en dieren gebruikt. Sinds Linnaeus (1758) krijgt elke soort een Latijnse (of 'verlatiniseerde') wetenschappelijke naam die bestaat uit twee delen. Een genusnaam, bijvoorbeeld *Homo*, en een soortnaam, bijvoorbeeld *sapiens*. De genusnaam begint altijd met een hoofdletter en de soortnaam niet. Een genus of geslacht is een groep van dieren die sterk op elkaar lijken en af te bakenen is van andere genera, zoals bij bijen bijvoorbeeld hommels (*Bombus*) of zandbijen (*Andrena*). De wetenschappelijke naamgeving voor de dieren is gebonden aan bepaalde regels die beschreven staan in de internationale code voor zoölogische nomenclatuur. De volledige tekst van deze code is te vinden op www.iczn.org/iczn/index.jsp.
De meeste wetenschappelijke genus- en soortnamen van bijen zijn oorspronkelijk afkomstig uit het Oudgrieks. Enkele komen direct uit het Latijn. Beide talen worden in de naamgeving naast elkaar gebruikt. De wetenschappelijke naam van de pluimvoetbij *Dasypoda hirtipes* is daar een voorbeeld van. De genusnaam *Dasypoda* en de soortaanduiding *hirtipes* betekenen allebei 'ruigpoot', respectievelijk in het Grieks en het Latijn.
Niet altijd is uit te maken of de genusnaam uit het Grieks of het Latijn stamt, of meer of minder een fantasienaam is. Daarvoor zijn drie redenen:

- een toelichting van de oorspronkelijke naamgever ontbreekt vaak.
- veel Latijnse woorden stammen rechtstreeks van Griekse woorden af.
- Griekse woorden zijn 'verlatiniseerd', dat wil zeggen, voorzien van een Latijnse uitgang zoals -us en -um.

Namen verwijzen vaak naar het uiterlijk van de bij, zoals de al genoemde *Dasypoda*. Sommige, zoals *Xylocopa*, 'houtsnijder', zijn afgeleid van de levenswijze. Een enkele naam is afgeleid van de naam van een persoon zoals Dufour in *Dufourea*.
Voor een overzicht van de genusnamen van de bijen in Nederland en de verklaring(en) van die namen, zie Van Diemen & Peeters (2010) en Van Diemen et al. (2010).

Gebruikte termen, afkortingen en symbolen

?	synonymie onzeker
auct. nec	verschillende auteurs (*auctores*) hebben deze naam op deze manier gebruikt, maar dit is niet (nec) zoals de beschrijver van de soort het bedoeld heeft
nom. dub.	dubieuze naam (nomen dubium)
onderdrukt	de naam is ongeldig verklaard door de Internationale Commissie voor Zoölogische Nomenclatuur (ICZN)
sensu	volgens, in de zin van; gebruikt om aan te geven dat een auteur de naam op de aangegeven manier heeft gebruikt
subg.	subgenus

MELITTIDAE s.l.
DASYPODAINAE
Dasypodaini
Dasypoda Latreille, 1802
hirtipes (Fabricius, 1793)
= *altercator* (Harris, 1776) nom. dub.
= *plumipes* (Panzer, 1797)
MELITTINAE
Macropidini
Macropis Panzer, 1809
europaea Warncke, 1973
= *labiata* auct. nec (Fabricius, 1804)
fulvipes (Fabricius, 1804)
= *labiata* (Fabricius, 1804)
Melittini
Melitta Kirby, 1802
haemorrhoidalis (Fabricius, 1775)
leporina (Panzer, 1799)
nigricans Alfken, 1905
tricincta Kirby, 1802

MEGACHILIDAE
MEGACHILINAE
Osmiini
Chelostoma Latreille, 1809
subg. *Chelostoma* Latreille, 1809
florisomne (Linnaeus, 1758)
subg. *Foveosmia* Warncke, 1991
campanularum (Kirby, 1802)
distinctum (Stöckhert, 1929)
subg. *Gyrodromella* Michener, 1997
rapunculi (Lepeletier, 1841)
= *fuliginosum* (Panzer, 1798)
= *nigricornis* (Nylander, 1848)
Heriades Spinola, 1808
= *Eriades* Dalla Torre & Friese, 1895
truncorum (Linnaeus, 1758)
Hoplitis Klug, 1807
subg. *Alcidamea* Cresson, 1864
claviventris Thomson, 1872
= *leucomelana* auct. nec (Kirby, 1802)
leucomelana (Kirby, 1802)
= *parvula* (Dufour & Perris, 1840)
tridentata (Dufour & Perris, 1840)
subg. *Anthocopa* Lepeltier & Serville, 1825
papaveris (Latreille, 1799)
villosa (Schenck, 1853)
= *platycera* (Gerstäcker, 1869)
subg. *Hoplitis* s.s. Klug, 1807
adunca (Panzer, 1798)
anthocopoides Schenck, 1853
= *caementaria* (Gerstäcker, 1869)
ravouxi Pérez, 1902
Osmia Panzer, 1806
subg. *Helicosmia* Tkalců, 1975
aurulenta (Panzer, 1799)
caerulescens (Linnaeus, 1758)
= *aenea* (Linnaeus, 1761)
leaiana (Kirby, 1802)
= ? *ventralis* (Panzer, 1798)
niveata (Fabricius, 1804)
= *fulviventris* (Panzer, 1798)
subg. *Hoplosmia* s.s. Thomson, 1872
spinulosa (Kirby, 1802)
subg. *Melanosmia* Schmiedeknecht, 1885
maritima Friese, 1885
parietina Curtis, 1828
uncinata Gerstäcker, 1869
xanthomelana (Kirby, 1802)
= *fuciformis* Latreille, 1811
subg. *Neosmia* Tkalců, 1974
bicolor (Schrank, 1781)

subg. *Osmia* s.s. Panzer, 1806
bicornis (Linnaeus, 1758)
= *rufa* (Linnaeus, 1758)
cornuta (Latreille, 1805)
Anthidiini
Anthidiellum Cockerell, 1904
strigatum (Panzer, 1805)
Anthidium Fabricius, 1804
manicatum (Linnaeus, 1758)
oblongatum (Illiger, 1806)
punctatum Latreille, 1809
Stelis Panzer, 1806
breviuscula (Nylander, 1848)
minima Schenck, 1859
minuta Lepeletier & Serville, 1828
ornatula (Klug, 1808)
phaeoptera (Kirby, 1802)
punctulatissima (Kirby, 1802)
= *aterrima* (Panzer, 1798) nec (Christ, 1791)
signata (Latreille, 1809)
Trachusa Panzer, 1804
byssina (Panzer, 1798)
= *serratulae* Panzer, 1805
Megachilini
Chalicodoma Lepeletier, 1841
subg. *Pseudomegachile* Friese, 1898
ericetorum (Lepeletier, 1841)
Coelioxys Latreille, 1809
subg. *Allocoelioxys* Tkalců, 1974
afra Lepeletier, 1841
subg. *Coelioxys* Latreille, 1809
alata Förster, 1853
aurolimbata Förster, 1853
conica (Linnaeus, 1758)
= *quadridentata* (Linnaeus, 1758)
conoidea (Illiger, 1806)
= *vectis* Curtis, 1831
elongata Lepeletier, 1841
inermis (Kirby, 1802)
= *acuminata* (Christ, 1791) nec (Gmelin, 1790)
mandibularis Nylander, 1848
rufescens Lepeletier & Serville, 1825
Megachile Latreille, 1802
subg. *Eutricharaea* Thomson, 1872
leachella Pérez, 1879
= *dorsalis* Curtis, 1828
= *argentata* auct. nec Fabricius, 1793
pilidens Alfken, 1924
rotundata (Fabricius, 1787)
subg. *Megachile* Latreille, 1802
alpicola Alfken, 1924
centuncularis (Linnaeus, 1758)
genalis Morawitz, 1880
lapponica Thomson, 1872
lagopoda (Linnaeus, 1767)
ligniseca (Kirby, 1802)
pyrenaea Pérez, 1841
versicolor Smith, 1844
subg. *Xanthosarus* Robertson, 1903
analis Nylander, 1852
circumcincta (Kirby, 1802)
maritima (Kirby, 1802)
= *lagopoda* sensu Thijsse 1934 nec (Linnaeus, 1767)
willughbiella (Kirby, 1802)

APIDAE S.S.
XYLOCOPINAE
Xylocopini
Xylocopa Latreille, 1802
violacea (Linnaeus, 1758)
Ceratinini
Ceratina Latreille, 1802
cyanea (Kirby, 1802)
NOMADINAE
Nomadini
Nomada Scopoli, 1770
alboguttata Herrich-Schäffer, 1839
argentata Herrich-Schäffer, 1839
armata Herrich-Schäffer, 1839
baccata Smith, 1844
bifasciata Olivier, 1811
= *pusilla* auct. nec Lepeletier, 1841
= *lepeletieri* Pérez, 1884
conjungens Herrich-Schäffer, 1839
distinguenda Morawitz, 1874
emarginata Morawitz, 1877
errans Lepeletier, 1841
fabriciana (Linnaeus, 1767)
= *germanica* Panzer, 1799
femoralis Morawitz, 1869
ferruginata (Linnaeus, 1767)
= *xanthosticta* (Kirby, 1802)
= *lateralis* Panzer, 1804
flava Panzer, 1798
flavoguttata (Kirby, 1802)
flavopicta (Kirby, 1802)
= *jacobaeae* auct. nec Panzer 1799
fucata Panzer, 1798
fulvicornis Fabricius, 1793
= *lineola* Panzer, 1798
furva Panzer, 1798
fuscicornis Nylander, 1848
goodeniana (Kirby, 1802)
= *cincta* Herrich-Schäffer, 1839
guttulata Schenck, 1861
integra Brullé, 1832
= *ferruginata* auct. nec (Linnaeus, 1767)
= *germanica* auct. nec (Panzer, 1799)
= *stigma* auct. nec (Fabricius, 1805)
= *cinctiventris* Friese, 1921
lathburiana (Kirby, 1802)
= *rufiventris* (Kirby, 1802)
leucophthalma (Kirby, 1802)
= *borealis* Zetterstedt, 1838
marshamella (Kirby, 1802)
melathoracica Imhoff, 1834
moeschleri Alfken, 1913
mutabilis Morawitz, 1870
mutica Morawitz, 1872
obscura Zetterstedt, 1838
obtusifrons Nylander, 1848
opaca Alfken, 1913
panzeri Lepeletier, 1841
= *ruficornis* auct. nec (Linnaeus, 1758)
= *glabella* Thomson, 1870
piccioliana Magretti, 1883
pleurosticta Herrich-Schäffer, 1839
rhenana Morawitz, 1872
roberjeotiana Panzer, 1799
= *tormentillae* Alfken, 1901
ruficornis (Linnaeus, 1758)
= *bifida* Thomson, 1872
rufipes Fabricius, 1793
= *solidaginis* Panzer, 1799
sexfasciata Panzer, 1799
sheppardana (Kirby, 1802)
= *dalii* Curtis, 1832
= *furva* auct. nec Panzer, 1798
signata Jurine, 1807
similis Morawitz, 1872
stigma Fabricius, 1804
= *cinnabarina* Morawitz, 1872
striata Fabricius, 1793
= *hillana* (Kirby, 1802)
= *ochrostoma* (Kirby, 1802)
succincta Panzer, 1798
= *fulvicornis* auct. nec Fabricius, 1793
= ? *batava* van Vollenhoven, 1858 **(noot 1)**
villosa Thomson, 1870
zonata Panzer, 1798
Epeolini
Epeolus Latreille, 1802
alpinus Friese, 1893
= *glacialis* Alfken, 1913
cruciger (Panzer, 1799)
= ? *marginatus* Bischoff, 1930
tarsalis Morawitz, 1874
= *rozenburgensis* van Lith, 1949
variegatus (Linnaeus, 1758)
= *notatus* Christ, 1791
= *productus* auct. nec Thomson, 1870
Biastini
Biastes Panzer, 1806
truncatus (Nylander, 1848)
Ammobatini
Ammobates Latreille, 1809
punctatus (Fabricius, 1804)
APINAE
Osirini
Epeoloides Giraud, 1863
coecutiens (Fabricius, 1775)
Eucerini
Eucera Scopoli, 1770
longicornis (Linnaeus, 1758)
nigrescens Pérez, 1879
= *tuberculata* (Fabricius, 1793)
Tetralonia Panzer, 1839
malvae (Rossi, 1790)

= *macroglossa* (Illiger, 1806)
Anthophorini
Anthophora Latreille, 1803
= *Podalirius* Latreille, 1802 (onderdrukt)
subg. *Anthophora* Latreille, 1803
plumipes (Pallas, 1773)
= *acervorum* auct. nec (Linnaeus, 1758)
subg. *Clisodon* Patton, 1879
furcata (Panzer, 1798)
subg. *Dasymegilla* Brooks, 1988
quadrimaculata (Panzer, 1798)
= *vulpina* Panzer, 1798 (nec Christ, 1791)
subg. *Heliophila* Klug, 1807
bimaculata (Panzer, 1798)
subg. *Melea* Sandhouse, 1943
plagiata (Illiger, 1806)
= *parietina* (Fabricius, 1793) (nec Geoffroy in Fourcroy, 1785)
subg. *Mystacanthophora* Brooks, 1988
borealis Morawitz, 1864
subg. *Pyganthophora* Brooks, 1988
aestivalis (Panzer, 1801)
retusa (Linnaeus, 1758)
Melectini
Melecta Latreille, 1802
albifrons (Forster, 1771)
= *punctata* (Fabricius, 1775)
= *armata* (Fabricius, 1799)
luctuosa (Scopoli, 1770)
Thyreus Panzer, 1806
= *Crocisa* Jurine, 1801
orbatus (Lepeletier, 1841)
= *scutellaris* auct. nec (Fabricius, 1781)
Bombini
Bombus Latreille, 1802
subg. *Bombias* Robertson, 1903
= *Confusibombus* Ball, 1914
confusus Schenck, 1861
subg. *Bombus* Latreille, 1802
cryptarum (Fabricius, 1775)
lucorum (Linnaeus, 1761)
magnus Vogt, 1911
terrestris (Linnaeus, 1758)
subg. *Cullumanobombus* Vogt, 1911
cullumanus (Kirby, 1802)
subg. *Kallobombus* Dalla Torre, 1880
soroeensis (Fabricius, 1776)
subg. *Megabombus* Dalla Torre, 1880
hortorum (Linnaeus, 1761)
ruderatus (Fabricius, 1775)
subg. *Melanobombus* Dalla Torre, 1880
lapidarius (Linnaeus, 1758)
subg. *Psithyrus* Lepeletier, 1833
barbutellus (Kirby, 1802)
bohemicus Seidl, 1838
= *distinctus* (Pérez, 1884)
campestris (Panzer, 1801)
norvegicus (Sparre-Schneider, 1918)
rupestris (Fabricius, 1793)
sylvestris (Lepeletier, 1832)
= *quadricolor* auct. nec (Lepeletier, 1832)
vestalis (Geoffroy in Fourcroy, 1785)
subg. *Pyrobombus* Dalla Torre, 1880
hypnorum (Linnaeus, 1758)
jonellus (Kirby, 1802)
= *scrimshiranus* (Kirby, 1802)
pratorum (Linnaeus, 1761)
subg. *Subterraneobombus* Vogt, 1911
distinguendus Morawitz, 1869
subterraneus (Linnaeus, 1758)
= *latreillelus* (Kirby, 1802)
subg. *Thoracobombus* Dalla Torre, 1880
= *Rhodobombus* Dalla Torre, 1880
humilis (Illiger, 1806)
= *solstitialis* Panzer, 1806
= *helferanus* Seidl, 1838
= *variabilis* Schmiedeknecht, 1878
muscorum (Linnaeus, 1758)
pascuorum (Scopoli, 1763)
= *agrorum* (Fabricius, 1787)
pomorum (Panzer, 1805)
ruderarius (Müller, 1776)
= *derhamellus* (Kirby, 1802)
= *rajellus* (Kirby, 1802)
sylvarum (Linnaeus, 1761)
veteranus (Fabricius, 1793)
= *equestris* Thomson, 1872
= *arenicola* auct. nec (Fabricius, 1793)
Apini
Apis Linnaeus, 1758
mellifera Linnaeus, 1758
= *mellifica* Linnaeus, 1761

ANDRENIDAE
ANDRENINAE
Andrenini
Andrena Fabricius, 1775
subg. *Agandrena* Warncke, 1968
agilissima (Scopoli, 1770)
= *flessae* Panzer, 1805
subg. *Andrena* Fabricius, 1775
apicata Smith, 1847
= ? *batava* Pérez, 1902
clarkella (Kirby, 1802)
fucata Smith, 1847
fulva (Müller, 1766)
= *armata* (Gmelin, 1790)
helvola (Linnaeus, 1758)
lapponica Zetterstedt, 1838
mitis Schmiedeknecht, 1883
praecox (Scopoli, 1763)
synadelpha Perkins, 1914
varians (Kirby, 1802)
subg. *Charitandrena* Hedicke, 1933
hattorfiana (Fabricius, 1775)
subg. *Chlorandrena* Pérez, 1890
humilis Imhoff, 1832
= *fulvescens* Smith, 1847
subg. *Chrysandrena* Hedicke, 1933
fulvago (Christ, 1791)
subg. *Cnemidandrena* Hedicke, 1933
denticulata (Kirby, 1802)
= *listerella* (Kirby, 1802)
fuscipes (Kirby, 1802)
nigriceps (Kirby, 1802)
simillima Smith, 1851
= ? *bremensis* Alfken, 1900
subg. *Distandrena* Warncke, 1968
distinguenda Schenck, 1871
= *obsoleta* Pérez, 1895
= *obsoleta spongiosa* Warncke, 1967
subg. *Euandrena* Hedicke, 1933
bicolor Fabricius, 1775
= *gwynana* (Kirby, 1802)
fulvida Schenck, 1853
ruficrus Nylander, 1848
subg. *Holandrena* Pérez, 1890
labialis (Kirby, 1802)
subg. *Hoplandrena* Pérez, 1890
carantonica Pérez, 1903
= *sabulosa* (Scopoli, 1763)
= *scotica* Perkins, 1917
= *jacobi* Perkins, 1921
ferox Smith, 1847
rosae Panzer, 1801
= *stragulata* Illiger, 1806
= *eximia* Smith, 1847
trimmerana (Kirby 1802)
= *spinigera* (Kirby, 1802)
subg. *Larandrena* LaBerge, 1964
ventralis Imhoff, 1832
subg. *Lepidandrena* Hedicke, 1933
curvungula Thomson, 1870
= *squamigera* Schenck, 1874
pandellei Pérez, 1895
subg. *Leucandrena* Hedicke, 1933
argentata Smith, 1844
barbilabris (Kirby, 1802)
= *sericea* (Christ, 1791) nec Forster, 1771
= *albicrus* (Kirby, 1802)
subg. *Margandrena* Warncke, 1968
marginata Fabricius, 1776
= *cetii* (Schrank, 1781)
subg. *Melandrena* Pérez, 1890
cineraria (Linnaeus, 1758)
nigroaenea (Kirby, 1802)
nitida (Müller, 1776)
= *pubescens* Olivier, 1789
thoracica (Fabricius, 1775)
vaga Panzer, 1799
= *ovina* Klug, 1810
subg. *Micrandrena* Ashmead, 1899
alfkenella Perkins, 1914
falsifica Perkins, 1915
minutula (Kirby, 1802)
= *parvula* (Kirby, 1802)
minutuloides Perkins, 1914
= *parvuloides* Perkins, 1914
= *sparsiciliata* Alfken, 1925
= *nana* auct. nec (Kirby, 1802)

= *nanula* auct. nec Nylander, 1848
= *subnuda* auct. nec Alfken, 1924
= *anthrisci* auct. nec Blüthgen, 1925
niveata Friese, 1887
pusilla Pérez, 1903
= *spreta* auct. nec Pérez, 1895
semilaevis Pérez, 1903
= *saundersella* Perkins, 1914
strohmella Stöckhert, 1928
subopaca Nylander, 1848
subg. *Notandrena* Pérez, 1890
chrysosceles (Kirby, 1802)
nitidiuscula Schenck, 1853
= ? *fulvicornis* Schenck, 1861
= *lucens* Imhoff, 1868
subg. *Opandrena* Robertson, 1902
schencki Morawitz, 1866
= *labiata* auct. (sensu Stöckhert, 1930) nec (Fabricius, 1781)
subg. *Oreomelissa* Hirashima & Tadauchi, 1975
coitana (Kirby, 1802)
= *shawella* (Kirby, 1802)
subg. *Plastandrena* Hedicke, 1933
bimaculata (Kirby, 1802)
= ? *morawitzi* Thomson, 1872
= ? *bluethgeni* Stöckhert, 1930
pilipes Fabricius, 1781
= *carbonaria* (Linnaeus, 1767)
= ? *nigrospina* auct. nec Thomson, 1872
tibialis (Kirby, 1802)
subg. *Poecilandrena* Hedicke, 1933
labiata Fabricius, 1781
= *cingulata* auct. nec (Fabricius, 1775)
viridescens Viereck, 1916
subg. *Poliandrena* Warncke, 1968
florea Fabricius, 1793
polita Smith, 1847
subg. *Proxiandrena* Schmid-Egger, 2005
proxima (Kirby, 1802)
= ? *alutacea* Stöckhert, 1942
subg. *Ptilandrena* Robertson, 1902
angustior (Kirby, 1802)
= *rufula* auct. nec. Schmiedeknecht, 1883
fulvata Stöckhert, 1930
subg. *Simandrena* Pérez, 1890
combinata (Christ, 1791)
dorsata (Kirby, 1802)
= *propinqua* Schenck, 1853
subg. *Taeniandrena* Hedicke, 1933
gelriae van der Vecht, 1927
intermedia Thomson, 1870
lathyri Alfken, 1899
ovatula (Kirby, 1802)
= *albofasciata* Thomson, 1870
similis Smith, 1849
= *ocreata* (Christ, 1791) nom. dub.
= ? *russula* Lepeletier, 1841
= ? *russula similis* sensu Warncke, 1967
wilkella (Kirby, 1802)
subg. *Tarsandrena* Osytshnjuk, 1984
tarsata Nylander, 1848
subg. *Trachandrena* Robertson, 1902
haemorrhoa (Fabricius, 1781)
= *albicans* auct., nec (Müller, 1776)
subg. *Zonandrena* Hedicke, 1933
chrysopyga Schenck, 1853
flavipes Panzer, 1799
= *fulvicrus* (Kirby, 1802)
gravida Imhoff, 1832
= *fasciata* Nylander, 1852
PANURGINAE
Panurgini
Panurgus Panzer, 1806
banksianus (Kirby, 1802)
= *ater* (Panzer, 1805)
calcaratus (Scopoli, 1763)
= *lobatus* (Panzer, 1799)

HALICTIDAE
ROPHITINAE
Dufourea Lepeletier, 1841
= *Halictoides* Nylander, 1848
dentiventris (Nylander, 1848)
= *dejeanii* Lepeletier, 1841
halictula (Nylander, 1852)
= *minuta* auct. (sensu Ebmer 1984, Westrich 1989) nec Lepeletier, 1841
inermis (Nylander, 1848)
minuta Lepeletier, 1841
= *vulgaris* Schenck, 1861
Rophites Spinola, 1808
quinquespinosus Spinola, 1808
HALICTINAE
Halictini
Halictus Latreille, 1804
subg. *Halictus* Latreille, 1804
quadricinctus (Fabricius, 1776)
subg. *Hexataenites* Pesenko, 1984
scabiosae (Rossi, 1790)
sexcinctus (Fabricius, 1775)
subg. *Monilapis* Cockerell, 1931
compressus (Walckenaer, 1802)
= *tomentosus* auct. nec (Eversmann, 1852)
= *eurygnathus* Blüthgen, 1931
langobardicus Blüthgen, 1944
subg. *Pachyceble* Moure, 1940
confusus Smith, 1853
= *perkinsi* Blüthgen, 1926
leucaheneus Ebmer, 1972
= *fasciatus* auct. nec Nylander, 1848
tumulorum (Linnaeus, 1758)
subg. *Protohalictus* Pesenko, 1985
rubicundus (Christ, 1791)
subg. *Seladonia* Robertson, 1918
smaragdulus (Vachal, 1895)
subg. *Tytthalictus* Pesenko, 1984
maculatus Smith, 1848
Lasioglossum Curtis, 1833
subg. *Dialictus* Robertson, 1902
aeratum (Kirby, 1802)
= *viridiaeneus* Blüthgen, 1918
brevicorne (Schenck, 1868) **(noot 2)**
intermedium (Schenck, 1868)
leucopus (Kirby, 1802)
lucidulum (Schenck, 1861)
minutissimum (Kirby, 1802)
morio (Fabricius, 1793)
nitidiusculum (Kirby, 1802)
nitidulum (Fabricius, 1804)
= *smeathmanellum* auct. nec (Kirby, 1802)
= *continentale* (Blüthgen, 1944)
parvulum (Schenck, 1853)
= *minutus* (Kirby, 1802)
punctatissimum (Schenck, 1853)
pygmaeum (Schenck, 1853)
quadrinotatulum (Schenck, 1861)
rufitarse (Zetterstedt, 1838)
sabulosum (Warncke, 1986)
semilucens (Alfken, 1914)
sexstrigatum (Schenck, 1868)
tarsatum (Schenck, 1868)
villosulum (Kirby, 1802)
subg. *Evylaeus* Robertson, 1902
albipes (Fabricius, 1781)
calceatum (Scopoli, 1763)
fratellum (Pérez, 1903)
= *niger* auct. nec. (Viereck, 1903)
fulvicorne (Kirby, 1802)
laeve (Kirby, 1802)
laticeps (Schenck, 1868)
lineare (Schenck, 1868)
malachurum (Kirby, 1802)
= *longulum* (Smith, 1848)
minutulum (Schenck, 1853)
pauxillum (Schenck, 1853)
subfulvicorne (Blüthgen, 1934)
subg. *Lasioglossum* Curtis, 1833
costulatum (Kriechbaumer, 1873)
laevigatum (Kirby, 1802)
lativentre (Schenck, 1853)
leucozonium (Schrank, 1781)
majus (Nylander, 1852)
pallens (Brullé, 1832)
prasinum (Smith, 1848)
= *haemorrhoidale* (Schenck, 1853)
= *tomentosus* (Schenck, 1853)
quadrinotatum (Kirby, 1802)
sexmaculatum (Schenck, 1853)
= *sexnotatus* auct. nec (Kirby, 1802)
= *sexnotatulus* auct. nec Nylander, 1852
sexnotatum (Kirby, 1802)
= *nitidus* (Panzer, 1798)
xanthopus (Kirby, 1802)
zonulum (Smith, 1848)
Sphecodes Latreille, 1804
albilabris (Fabricius, 1793)
= *fuscipennis* (Germar, 1819)
crassus Thomson, 1870
ephippius (Linnaeus, 1767)

= *divisus* (Kirby, 1802)
ferruginatus von Hagens, 1882
geoffrellus (Kirby, 1802)
= *fasciatus* von Hagens, 1882
gibbus (Linnaeus, 1758)
hyalinatus von Hagens, 1882
longulus von Hagens, 1882
majalis Pérez, 1903
marginatus von Hagens, 1882
miniatus von Hagens, 1882
monilicornis (Kirby, 1802)
niger von Hagens, 1874
pellucidus Smith, 1845
puncticeps Thomson, 1870
reticulatus Thomson, 1870
rubicundus von Hagens, 1875
= *rufiventris* auct. nec (Panzer, 1798)
rufiventris (Panzer, 1798)
= *subovalis* Schenck, 1853
scabricollis Wesmael, 1835
= *perversus* Ritsema, 1879
spinulosus von Hagens, 1875

COLLETIDAE
COLLETINAE
Colletini
Colletes Latreille, 1802
subg. *Colletes* Latreille, 1802
halophilus Verhoeff, 1943
hederae Schmidt & Westrich, 1993
succinctus (Linnaeus, 1758)
subg. *Pachycolletes* Bischoff, 1954
cunicularius (Linnaeus, 1761)
subg. *Simcolletes* Warncke, 1978
daviesanus Smith, 1846
fodiens (Geoffroy in Fourcroy, 1785)
impunctatus Nylander, 1852
marginatus Smith, 1846
similis Schenck, 1853
Hylaeini
Hylaeus Fabricius, 1793
subg. *Abrupta* Méhelÿ, 1935
cornutus Curtis, 1831
subg. *Dentigera* Popov, 1939
brevicornis Nylander, 1852
gredleri Förster, 1871
subg. *Hylaeus* Fabricius, 1793
angustatus (Schenck, 1861)
annulatus (Linnaeus, 1758)
communis Nylander, 1852
difformis (Eversmann, 1852)
gracilicornis (Morawitz, 1867)
leptocephalus (Morawitz, 1870)
= *bisinuatus* Förster, 1871
paulus Bridwell, 1919
= *lepidulus* Cockerell, 1924
subg. *Koptogaster* Alfken, 1912
punctulatissimus Smith, 1842
subg. *Lambdopsis* Popov, 1939
annularis (Kirby, 1802) **(noot 3)**
= *spilotus* Förster, 1871
dilatatus (Kirby, 1802)
= *annularis* auct. nec (Kirby, 1802)
pfankuchi (Alfken, 1919)
rinki (Gorski, 1852)
subg. *Nesoprosopis* Perkins, 1899
pectoralis Förster, 1871
subg. *Paraprosopis* Popov, 1939
clypearis (Schenck, 1853)
pictipes Nylander, 1852
styriacus Förster, 1871
subg. *Prosopis* Fabricius, 1804
confusus Nylander, 1852
gibbus Saunders, 1850
= *genalis* Thomson, 1872
signatus (Panzer, 1798)
= *bipunctatus* (Fabricius, 1798)
trinotatus (Pérez, 1895)
variegatus (Fabricius, 1798)
subg. *Spatulariella* Popov, 1939
hyalinatus Smith, 1842

Noot 1
Het holotype van *Nomada batava*, verzameld bij Leiden in het voorjaar, werd niet teruggevonden in de collectie van Naturalis Biodiversity Center te Leiden. Het betreft vermoedelijk een variëteit van *Nomada succincta* (Ritsema, 1879: 54). In de catalogus van Schwarz et al. (1996) staat deze naam als synoniem onder *Nomada goodeniana*.

Noot 2
In diverse publicaties (o.a. PESENKO 2007) wordt 1869 als jaartal van publicatie genoemd. We volgen hier echter Ebmer (1975, 1999).

Noot 3
Dit is niet de soort die in oudere literatuur met *H. annularis* wordt aangeduid; dat betreft *H. dilatatus*.

HOOFDSTUK 18 SOORTBESPREKINGEN

In dit hoofdstuk worden alle in Nederland voorkomende bijensoorten afzonderlijk besproken. Zowel de genera als de soorten per genus zijn alfabetisch gerangschikt om het opzoeken te vergemakkelijken. Een systematische indeling van alle Nederlandse bijen, inclusief subgenera, is te vinden in de naamlijst in hoofdstuk 17.

Gebruikte namen

In de soortbesprekingen worden vaak planten (families, genera of soorten), andere bijensoorten, (broed)parasieten en andere organismen genoemd. Ten behoeve van de leesbaarheid zijn daarbij de volgende conventies gehanteerd:

- Planten: aangeduid met hun Nederlandse naam; de wetenschappelijke namen ervan zijn te vinden in bijlage 2.
- Andere in Nederland voorkomende bijensoorten of bijengenera: alleen aangeduid met hun wetenschappelijke naam; ze hebben uiteraard elders in de soortbesprekingen een eigen tekst en de auteurs van deze taxa zijn terug te vinden in de systematische naamlijst (hoofdstuk 17).
- Andere, niet in Nederland voorkomende bijensoorten of bijengenera: aangeduid met hun wetenschappelijke naam, inclusief auteur.
- Andere organismen (in de meeste gevallen andere insectensoorten, inclusief angeldragende wespen): vrijwel altijd aangeduid met een Nederlandse groepsnaam gevolgd door de wetenschappelijke soortnaam (bv. '…de wolzwever *Bombylius major*'), soms alleen met een Nederlandse (soort)naam (bv. 'hoornaar', 'wants' of 'groene specht'). Ook deze Nederlandse namen zijn terug te vinden in bijlage 2, voorzien van hun wetenschappelijke naam en/of de orde of familie waartoe zijn behoren.

Gebruikte afkortingen

pers. med.	persoonlijke mededeling
s.s.	sensu stricto
s.l.	sensu lato

Initialen van auteurs (vermeld in kopregel bij iedere soort en bij verwijzing naar eigen waarnemingen van een van de auteurs)

AJL	Anne Jan Loonstra
CJ	Chiel Jacobusse
FM	Frank van der Meer
HN	Hans Nieuwenhuijsen
IR	Ivo Raemakers
JR	Jeroen de Rond
JS	Jan Smit
LC	Lucien Calle
MRE	Menno Reemer
MRO	Mervyn Roos
TP	Theo Peeters

Opbouw genusteksten

Herkenning

Omschrijving van uiterlijk, met enkele specifieke kenmerken van het genus.

Taxonomie

Aandacht voor verschillende opvattingen, eventuele taxonomische problemen en onderscheiden soortgroepen. Zaken die in de systematische naamlijst (hoofdstuk 17) terug te vinden zijn, zoals subgenera en synoniemen, komen hier in principe niet aan bod.

Verspreiding

Beknopte omschrijving van het areaal, het aantal soorten wereldwijd, in Europa en in Nederland.

Levenswijze

- biotoop
- nestelwijze
- bloembezoek
- partner zoeken, paring, eileg
- ontwikkeling, overwintering
- overig (slaapgedrag, trek etc.)

Opbouw soortteksten

Herkenning / taxonomie

Korte omschrijving van het uiterlijk, rekening houdend met de genustekst, waarin de karakteristieke habitus van het genus reeds omschreven wordt. Naar grootte wordt dan relatief binnen het genus gerefereerd (bijvoorbeeld, *Andrena carantonica* is een grote *Andrena*, *Lasioglossum minutissimum* is een kleine *Lasioglossum*).
Indien relevant worden taxonomische moeilijkheden besproken.

Verspreiding

- korte aanduiding van het areaal, dan een korte schets van de Europese verspreiding.
- omschrijving van de Nederlandse verspreiding.
- verspreidingskaart van de Nederlandse vondsten, aangeduid met de volgende symbolen:
  - □ vondsten voor 1970
  - ○ vondsten van 1970 t/m 1989
  - ● vondsten van 1990 t/m 2011

In het kader van de verspreidingskaart staat linksboven een aanduiding van de huidige status van de soort in Nederland en een aanduiding van de trend. De status is gebaseerd op het aantal 5×5km-hokken in de periode 1990-2011 waarin de soort gevonden is (er zijn 1677 hokken in Nederland). Hierbij zijn de volgende categorieën gehanteerd:

(mogelijk) verdwenen (49 soorten)	0 hokken
zeer zeldzaam (60 soorten)	1-4 hokken
zeldzaam (57 soorten)	5-19 hokken
vrij zeldzaam (72 soorten)	20-69 hokken
vrij algemeen (62 soorten)	70-149 hokken
algemeen (38 soorten)	150-249 hokken
zeer algemeen (19 soorten)	>=250 hokken

De trendaanduiding is als volgt opgebouwd:
hoofdtrend (subtrend A / subtrend B)
voorbeeld: afgenomen (-/0)

De hoofdtrend is gebaseerd op een vergelijking tussen de periode 1900-1989 met de periode 1990-2011. De subtrends A en B zijn gebaseerd op vergelijkingen tussen (A) 1900-1969 met 1970-1989 en (B) 1970-1989 met 1990-2011. Uitleg over de trendberekeningen is te vinden in hoofdstuk 11.

Habitat

De Nederlandse habitat wordt omschreven. Indien hierover weinig bekend is (bij zeldzame en verdwenen soorten), wordt aanvullende informatie over de habitat in het nabije buitenland gegeven.

Levenswijze

- aanduiding van het aantal generaties per jaar en overige bijzonderheden van de levenscyclus, zoals het overwinteringsstadium.
- voortplanting: territoriumgedrag, vinden van een partner, geurvlaggen, copulatie.
- nestelplaats en nestelwijze, mate van socialiteit; bij parasitaire soorten worden hier de gastheren vermeld.
- ontwikkeling van ei, larve en pop.
- bloembezoek: mate van specialisatie (oligolectisch, polylectisch).
- relaties met andere organismen, zoals koekoeksbijen, parasieten en predatoren.

Van elke soort is een vliegtijddiagram opgenomen waarin mannetjes en vrouwtjes worden onderscheiden. Bij sociale hommels zijn tevens de werksters in een apart diagram toegevoegd. Overigens is het onderscheid tussen grote werksters en koninginnen in het veld vaak moeilijk te zien. In de meeste diagrammen van sociale hommels zijn de koninginnen oververtegenwoordigd hetgeen een vertekening van de werkelijkheid geeft.

Ammobates zandloperbijen

TP

Compacte, zwarte bijen met rood of rood-zwart achterlijf met witte, viltige beharing. Labrum relatief lang. Grote variatie in aantal segmenten van maxillaire palpen (1-6). Lengte 6-8,5 mm.

Taxonomie

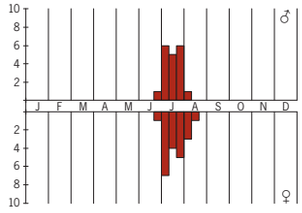
Vormt samen met zeven andere, niet in Nederland voorkomende, genera binnen de Nomadinae het tribus Ammobatini (ENGEL 2006A). Door Warncke (1983) wordt dit gehele tribus tot het genus *Pasites* gerekend. Eardley & Brothers (1997) verdelen *Ammobates* in negen soortgroepen. Michener (2007) onderscheidt drie subgenera: *Ammobates* s.s., *Euphileremus* Popov, 1951 en *Xerammobates* Popov, 1951. De enige Nederlandse soort valt onder het subgenus *Ammobates* s.s.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, oostwaarts tot in Midden- en Zuid-Azië. Eén soort in zuidelijk Afrika. Wereldwijd circa 50 soorten. In Europa vijf soorten, waarvan een vroeger ook in Nederland.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering waarschijnlijk als prepop. De biologie van *Ammobates*-soorten is weinig bestudeerd, maar zover bekend zijn het broedparasieten van bijen uit de familie Apidae. Engel (2009) noemt, in navolging van Warncke (1983), als gastheren bijen uit de genera *Ancyla* Lepeletier, 1841, *Tetraloniella* Ashmead, 1899 en *Anthophora*. Alleen soorten van dit laatste genus worden in ons land aangetroffen. Vrouwtjes hebben een stiftvormige sterniet 6, waarmee ze waarschijnlijk een gat boren in de wand van de broedcel van de gastheer, om vervolgens het ei af te zetten. Evenals andere Nomadinae leggen Ammobatini hun ei in een holte in de wand van de broedcel van de gastheer. De kleine mobiele eerstestadiumlarve doodt met zijn lange en scherpe kaken de gastheerlarve of het ei en eet daarna het voedsel dat voor de gastheer was verzameld. De larven spinnen voor het verpoppen geen cocon.



Ammobates punctatus

De enige soort van dit genus waarvan tot op heden zowel ei, larve als pop zijn beschreven is *Ammobates carinatus* Morawitz, 1872 (niet in Nederland; ALEXANDER & ROZEN 1987, ROZEN & MCGINLEY 1974B, ROZEN & ÖZBEK 2003).

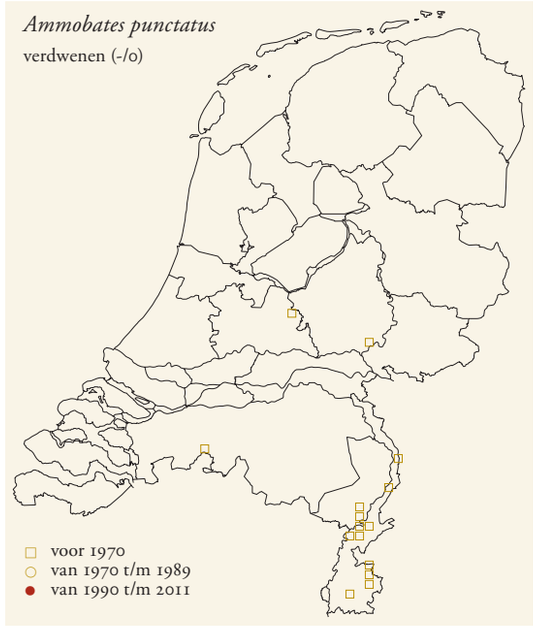
Ammobates punctatus zandloperbij

TP

Zwarte, gedrongen bij met gedeeltelijk rood achterlijf met witte viltvlekken. Lengte 6-8,5 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika. In Europa van Nederland tot in Oekraïne (Warncke 1983). Niet in Groot-Brittannië. Nederland is de meest noordwestelijke vindplaats in Europa.
In Nederland is deze soort, naast eenmalige vondsten te Beekhuizen (GE) in 1874, Strijbeek (NB) in 1952 en Amersfoort (UT) in 1953, vooral aangetroffen in Limburg. Begin jaren 1950 is hij regelmatig verzameld in Midden-Limburg.



Sanders schrijft in 1953 nog: 'Ik kan ze ieder jaar vangen, bijna zou ik zeggen, waar ik maar wil'. De meest recente vangst betreft een mannetje uit Horn (LI) in 1956. Ook de gastheer is achteruitgegaan (laatste vangsten in Limburg in 1949 te Roermond en in 1972 en 1973 in Tienray).

Habitat
Allerlei warme en droge biotopen waar de gastheer voorkwam (zie daar).

Levenswijze
Eén generatie. Gastheer is *Anthophora bimaculata*. Vrouwtjes werden in ons land waargenomen op slangenkruid, akkerdistel en wilgenroosje (databestand EIS-Nederland), mannetjes op braam (GEURTS 1950).



Asbij *Andrena cineraria*, vrouwtje.

Andrena zandbijen

TP

Lichaam zwart, zelden met blauwe of groene metaalglans, soms gedeeltelijk rood. Poten soms oranje- of roodachtig doorschijnend. Beharing varieert in kleur en dichtheid van zeer dicht pelsachtig tot nagenoeg kaal of met dwarsbandjes over achterlijf. Vrouwtjes vaak met duidelijke floccus op achterpoten, duidelijke borstelharen aan achterschenen, dichtbehaard veldje van korte, viltige haren langs binnenkant van ogen (fovea facialis) en, in ons land, met een zwart gekleurd gezicht. Vrouwtjes van veel Nederlandse soorten zijn in het veld, na enige oefening en kennis over de voedselplanten, te herkennen. Mannetjes slanker, minder behaard, soms met opvallende tand aan kaakbasis, soms met geelwit gezicht. In het veld minder makkelijk op soort te brengen; genitaalonderzoek is gewenst. Lengte 4-16 mm.

Taxonomie
Michener (2007) onderscheidt binnen Andrenidae vier subfamilies. Naast *Andrena* worden nog vier genera onderscheiden. De subfamilie Andreninae is waarschijnlijk parafyletisch. Binnen *Andrena* bestaan nog diverse taxonomische problemen. Het gebruik van soortnamen verschilt hierdoor per determinatietabel (AMIET ET AL. 2010, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, PEETERS 2004A, SCHMID-EGGER 2012; SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997).
Op grond van morfologische kenmerken worden 99 subgenera onderscheiden, met 67 in de Oude Wereld en 49 in de Nieuwe Wereld (met een overlap van 17 subgenera). In ons land komen 30 subgenera voor.
Vanwege de soortenrijkdom – niet alleen binnen Nederland en Europa, maar ook op wereldschaal is *Andrena* het soortenrijkste bijengenus – wordt het genus *Andrena* vaak in subgenera of groepen van morfologisch sterk gelijkende soorten verdeeld. Voor Europa is de indeling in subgenera door Warncke (1968; zie ook GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, MICHENER 2007) de bekendste. Dylewska (1987) en Schmid-Egger & Scheuchl (1997) hebben voor onze regio enigszins afwijkende groepenindelingen voorgesteld. Warnckes indeling is altijd sterk bekritiseerd omdat hij subjectieve, niet-kwantificeerbare inzichten sterk heeft laten meewegen. De twee andere, meerop morfologie gebaseerde indelingen en daarom objectievere indelingen hebben hun tekortkomingen. Veel hangt namelijk af van de waarde die aan specifieke kenmerken wordt toegekend en soorten met een afwijkende morfologie blijven moeilijk inpasbaar. Een uitgebreide fylogenetische analyse op basis van moleculaire kenmerken (DNA) is al met al zeer wenselijk. Een eerste kleinschalige moleculaire analyse door Dubitzky (2005) laat zien dat een deel van de morfologische groepen polyfyletisch is.
Ondanks hun tekortkomingen wordt in de literatuur en ook in deze atlas regelmatig naar soortgroepen verwezen. De belangrijkste reden hiervoor is dat nogal wat zandbijen wel eenvoudig aan een soortgroep zijn toe te wijzen, maar zowel op het oog als microscopisch vaak niet of nauwelijks tot op soort te identificeren zijn. De belangrijkste, in deze zin functionele soortgroepen (conform SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997) zijn:

helvola-groep	*A. apicata*, *A. clarkella*, *A. fucata*, *A. fulva*, *A. helvola*, *A. lapponica*, *A. mitis*, *A. praecox*, *A. synadelpha*, *A. varians*
minutula-groep	*A. alfkenella*, *A. falsifica*, *A. minutula*, *A. minutuloides*, *A. niveata*, *A. pusilla*, *A. semilaevis*, *A. strohmella*, *A. subopaca*
ovatula-groep	*A. gelriae*, *A. intermedia*, *A. lathyri*, *A. ovatula*, *A. similis*, *A. wilkella*

Verspreiding
Europa, Afrika, gematigde delen van Azië, Noord- en Midden-Amerika, met enkele soorten in Zuidoost-Azië en Zuid-Amerika. *Andrena* is het grootste genus van alle bijen, met bijna 1500 beschreven soorten, die voornamelijk op het noordelijk halfrond voorkomen (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, GUSENLEITNER ET AL. 2005). Van Europa en Noord-Afrika oostwaarts tot in Japan en Kamtsjatka en zuidelijk tot het Maleisische schiereiland zijn 949 soorten gevonden. Uit Noord- en Zuid-Amerika zijn meer dan 500 soorten bekend. Drie soorten worden aan beide zijden van de Atlantische Oceaan gevonden: *A. barbilabris*, *A. clarkella* en *A. wilkella*. In tropische gebieden in Afrika en Azië zijn *Andrena*-soorten vooral beperkt tot berggebieden. In tropisch Afrika zijn ten zuiden van de Sahara slechts acht soorten gevonden. In Europa vinden we de grootste soortenrijkdom

in het zuidoosten, met bijvoorbeeld circa 170 soorten in Griekenland (GRÜNWALDT 1979).
In Nederland zijn tot en met 2011, bij het afsluiten van het voor dit boek gebruikte databestand, 74 *Andrena*-soorten aangetroffen. Daarnaast zijn *A. bucephala*, *A. congruens*, *A. nanula*, *A. nycthemera* en *A. tscheki* voor Nederland genoemd (BENNO 1969, DYLEWSKA 1987, WARNCKE 1986), maar deze meldingen berusten op vergissingen of zijn niet te verifiëren (RITSEMA 1881, VAN DER VECHT 1926). In het voorjaar van 2012 is *A. nycthemera* gevangen in Zuid-Limburg (16 maart 2012, Caestertbeemden bij Eijsden, twee mannetjes; IR eigen waarneming). Deze soort was te verwachten, want zowel op het Belgische deel van de Sint Pietersberg als vlak tegen onze oostgrens in Duitsland wordt hij aangetroffen (zie ook tabel 1 in hoofdstuk 17). Van *A. nycthemera* is geen eigen soorttekst in dit boek opgenomen.

Levenswijze

Andrena's vliegen van eind februari tot in september, de meeste in het voorjaar. Enkele sterk behaarde soorten zijn zeer vroeg actief. De meeste hebben één generatie per jaar, 15 van de 74 soorten vliegen in twee generaties. Veel Nederlandse soorten overwinteren als imago, de zomersoorten waarschijnlijk als prepop.
Zandbijen komen voor in zeer verschillende biotopen, van lichte bossen en open graslanden tot in stedelijke gebieden. Alle soorten nestelen in de grond. Open grond is dan ook een belangrijke voorwaarde voor het bestaan van zandbijen. De grondsoort kan variëren: zowel in klei, löss als zand worden nesten gebouwd. Een enkele soort nestelt graag in steile mergelwanden of in stuifzand.
Mannetjes patrouilleren over nestplaatsen, langs bloemen, struiken of boomstammen. Ze markeren met soortspecifieke uitscheidingen van de kaakklieren bladeren, stengels of twijgen en vliegen onvermoeibaar heen en weer langs deze plekken. Deze geurvlaggen hebben een aantrekkingskracht op vrouwtjes en andere mannetjes en zo ontstaan er vaak kleine zwermen van zandbijen. Haas (1960) beschrijft dit gedrag, inclusief vliegbanen van enkele *Andrena*-soorten. Tengö & Bergström (1976a, 1977) analyseren de chemische samenstelling van de kaakklieren. Tengö (1979) toont door middel van experimenten de functie van deze geurstoffen binnen het voortplantingsgedrag aan en bespreekt factoren (weersomstandigheden, ouderdom) die de variatie in de vliegactiviteit van de mannetjes beïnvloeden. De paring vindt plaats als verse *Andrena*-vrouwtjes uit de nesten kruipen of als ze elders op bloemen of bladeren door de mannetjes worden ontdekt. De vrouwtjes paren, voor zover bekend, eenmaal.
De nesten liggen 5-60 cm diep naargelang de soort en de grondsoort. Ze worden gegraven door het vrouwtje en liggen meestal op horizontale, hooguit schaars begroeide, windluwe en zonbeschenen plekken. De broedcellen liggen meestal solitair aan het eind van een zijgang en worden aan de binnenkant besmeerd met een wasachtig laagje. De pollenmassa die door het vrouwtje in het nest wordt gedeponeerd is zacht en min of meer bolvormig en neemt maar een deel van de broedcel in beslag. De zij- en hoofdgangen worden na bevoorrading van de broedcellen met grond dichtgeschoven. De nestopening is vaak omgeven door een klein hoopje grond dat bij de bouw van het eerste deel van het nest vrij komt. Per nest worden 1-15 broedcellen bevoorraad. Door eenzelfde vrouwtje kunnen soms meerdere nesten worden gebouwd, maar informatie daarover is schaars. De nesten liggen soms solitair, vaak in kleine of grote groepen bij elkaar. In grote nestgroepen, met soms honderden nesten, nestelen vaak meerdere *Andrena*-soorten door elkaar.
De meeste zandbijen leven solitair, maar enkele soorten leven communaal, zoals *A. ferox* en *A. carantonica*. De vrouwtjes bouwen en bevoorraden onder de grond hun eigen broedcellen. De pollen worden verzameld aan de haarborstels van de achterpoten, de korfjes aan de onderzijde van de dijring en de zijkanten van het propodeum. Zandbijen zijn oorspronkelijk oligolectische bijen; de polylectische soorten zijn ontstaan uit meer gespecialiseerde soorten (LARKIN ET AL. 2008).
Van de 74 soorten in Nederland zijn er 31 oligolectisch en 43 (beperkt) polylectisch (zie bijlage 3).
Voor bevoorrading van een broedcel zijn meestal 5-10 verzamelvluchten nodig, maar per dag worden bij geschikte weersomstandigheden zelden meer dan 4-6 verzamelvluchten gemaakt (MÜLLER ET AL. 1997).
Tot op heden is van slechts een zeer gering aantal *Andrena*-soorten de volledige ontwikkelingsgeschiedenis bekend. McGinley (1989) meldt van slechts 16 soorten de larven en van zeven daarvan tevens de pop. Daaronder is slechts één soort die ook in ons land voorkomt: *A. barbilabris* (THORP & STAGE 1968). De larven spinnen geen cocon. Mannetjes slapen alleen of in kleine groepen in allerlei holten, zelfgegraven gaten of in bloemen.
Zandbijen worden vooral door koekoeksbijen van het genus *Nomada* geparasiteerd. Ook bloedbijen *Sphecodes*, oliekevers (Meloidae) en wolzwevers (Bombyliidae) belagen soms het broed in *Andrena*-nesten. De volwassen dieren zijn gastheren voor waaiervleugeligen (Strepsiptera).



Blauwe zandbij *Andrena agilissima*, vrouwtje.

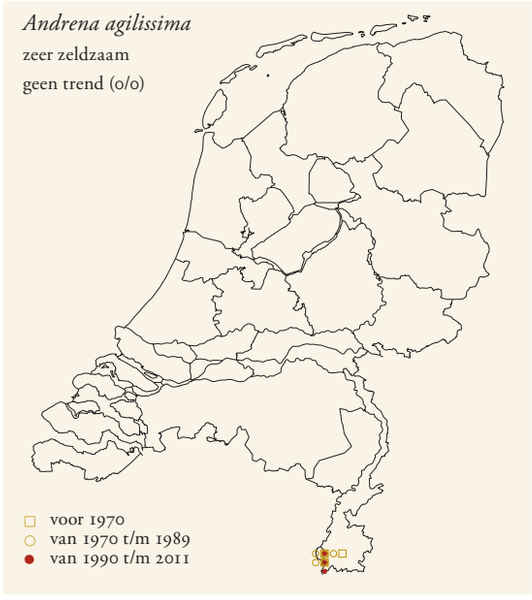
Andrena agilissima blauwe zandbij

AJL

Onmiskenbaar. Kop en borststuk bij beide seksen voornamelijk wit behaard, borststuk bovenop dunner en in

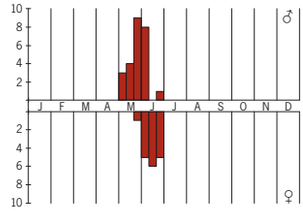
midden hoofdzakelijk bruinzwart behaard. Achterlijf glanzend zwart met blauwe weerschijn en witte haarvlekken aan zijkant, vleugels donkerbruin. Lengte vrouwtje 15-16 mm, mannetje 14-15 mm.
In Nederland vliegt de ondersoort *Andrena a. agilissima* (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, WARNCKE 1967).

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika. Van Zuid-Nederland, Polen en Hongarije tot in Marokko (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland beperkt tot het heuvelland: aangetroffen op de Sint Pietersberg (ENCI-groeve) en in het aangrenzende Maasdal ten zuiden van Maastricht. Daarbuiten zijn oude vondsten bekend uit de omgeving van Bemelen en 't Rooth (NEKAMI-groeve). In 2010 ook aangetroffen in de Curfsgroeve bij Berg en Terblijt. De soort is zeer kritisch en lijkt niet snel andere gebieden te koloniseren (GIOVANETTI ET AL. 2003); dit is mogelijk de verklaring voor de beperkte verspreiding binnen Nederland.



Habitat
Zand-, kiezel- en leemgroeven, rivieroevers en soms in stedelijk gebied (WESTRICH 1989B), maar in Nederland uitsluitend in mergelgroeven en langs de Maas. De belangrijkste foerageergebieden zijn ruderale vegetaties, met name akkerranden, oeverruigtes en onkruidakkers (RAEMAKERS 2009A). De aanwezigheid van dergelijke terreinen zijn binnen de habitateisen een even belangrijke factor als nestelgelegenheid (zie onder bij bloembezoek).

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als imago (STÖCKHERT 1933). Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. De paring kan plaatsvinden in de nestholte. Uit nestonderzoek is gebleken dat 97% van de vrouwtjes die uit hun moedernest kropen reeds bevrucht waren (PAXTON ET AL. 1999). Vermoedelijk verblijven de pas tevoorschijn gekomen individuen dus enige tijd in de nestgangen om te kunnen paren. Daarnaast vinden paringen plaats rond de nestplaats en op voedselplanten (WESTRICH 1989B, PAXTON ET AL. 1999), waarlangs de mannetjes patrouilleren. Mannetjes betreden na het uitvliegen het nest niet weer, maar vrouwtjes wel (PAXTON ET AL. 1999). Waarschijnlijk paart het vrouwtje herhaaldelijk en blijft zij de rest van haar leven vruchtbaar.
Nesten worden gegraven in verticale oppervlakken, zoals steilwanden in groeven of wijngaarden, droge stapelmuren (WESTRICH 1989A), broze voegen in muren (RODE 1962) en in rotsspleten (DYLEWSKA 1987). In Nederland nestelt *A. agilissima* in steile wanden van mergelgroeven (LEFEBER 1998A). Nestelgedrag is uitgebreid bestudeerd in Italië (GIOVANETTI ET AL. 1999, 2003). De soort nestelt in kleine tot grote aggregaties die jarenlang gebruikt kunnen worden. Grote aggregaties bevatten soms honderden nestingangen en meer dan 2000 vrouwtjes (POLIDORI ET AL. 2005). Gangen worden door meerdere generaties gebruikt en van binnen waarschijnlijk gedurende lange tijd uitgebreid, want het aanleggen van nieuwe nestgangen wordt niet vaak waargenomen. Nestingangen die al langere tijd in gebruik zijn en dicht naast elkaar liggen zijn soms onderling verbonden, zodat vrouwtjes via verschillende ingangen de nesten kunnen betreden of verlaten. Sociale interacties zijn niet bekend; onderling zijn de vrouwtjes tolerant. De broedcellen liggen in kleine groepjes bij elkaar aan de hoofdgangen, al dan niet aan een korte zijgang, en worden waarschijnlijk naast oude broedcellen aangelegd.
Door de communale nestelwijze zijn de nesten niet eenvoudig te vinden en mischien daardoor zijn recente Nederlandse nestplaatsen onbekend. De ontoegankelijke steilwanden in de ENCI-groeve lijken de meest geschikte nestelgelegenheid te bieden (RAEMAKERS 2009A). De soort lijkt niet snel andere gebieden te koloniseren (GIOVANETTI ET AL. 2003).
Oligolectisch op kruisbloemen (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B, WESTRICH & SCHMIDT 1987). In Nederland waargenomen op herik, koolzaad en witte mosterd, in het buitenland ook op bloemen uit andere families (DYLEWSKA 1987, PITTIONI & SCHMIDT 1943, WESTRICH & SCHMIDT 1987), maar of daarop ook stuifmeel verzameld wordt is onduidelijk. Mannetjes zijn waarschijnlijk vaker op andere planten aan te treffen en vliegen in Nederland ook op wilde reseda (RAEMAKERS 2009A). Vrouwtjes kunnen tot op vijf kilometer afstand van het nest foerageren (POLIDORI ET AL. 2005). Het belang van de beschikbaarheid van voldoende voedselplanten voor het in stand houden van een populatie wordt door Raemakers (2007) beschreven.
Andrena agilissima wordt waarschijnlijk geparasiteerd door *Nomada melathoracica* (AMIET ET AL. 2007, WESTRICH 1989B), die onlangs in Nederland is aangetroffen (RAEMAKERS 2009A). *Nomada fulvicornis* is mogelijk ook broedparasiet (PITTIONI & SCHMIDT 1943, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). In Nederland en net over de grens met België zijn meer waarnemingen van *N. fulvicornis* bij kolonies van *A. agilissima*, en Petit (1975b) suggereert dat deze soort in Nederland mogelijk de belangrijkste broedparasiet is. Concrete aanwijzingen ontbreken echter. Stöckhert (1933) en Torka (1925, 1926) noemen tevens *Sphecodes rubicundus*. Polidori et al. (2005) noemen verschillende parasitaire vliegen, waaronder de in Nederland voorkomende bloemvlieg *Leucophora personata* en de op imago's parasiterende blaaskopvlieg *Zodion cinereum*.



Andrena agilissima

Andrena alfkenella
matte dwergzandbij

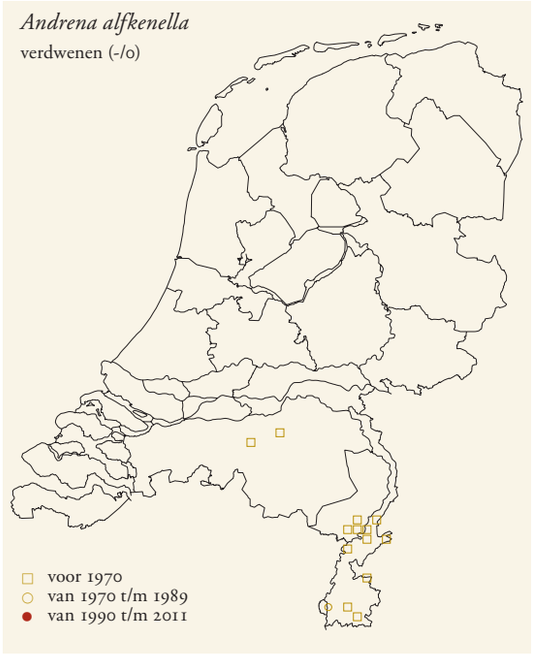
TP

Slanke, zwarte zandbij uit *minutula*-groep. Soorten van deze groep zijn in het veld niet of nauwelijks te onderscheiden. Bovendien is *Andrena alfkenella* moeilijk te determineren door grote morfologische variatie. Vrouwtje lijkt op *A. minutula* maar heeft duidelijke tergietpunctering, lichte tarsleden en lichte vleugeladering (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Turkije.

In Nederland in Midden- en Zuid-Limburg en op twee plaatsen in Noord-Brabant. De meest recente vondst betreft een vrouwtje op 22 juli 1986 op spoorwegemplacement Bosserveld te Maastricht (LI). Doordat de soort klein en tevens moeilijk te herkennen is wordt hij wellicht over het hoofd gezien.

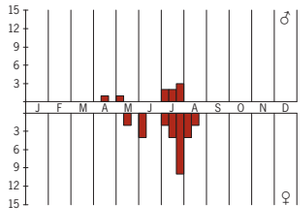


Habitat

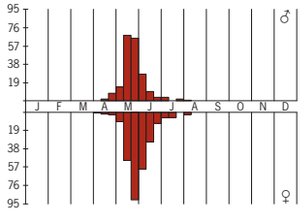
Schrale, ruderale biotopen.

Levenswijze

Twee generaties. Nestelt in zelfgegraven holen in de grond. Polylectisch. In ons land eenmaal een vrouwtje gevonden op peen. Broedparasieten niet bekend.



Andrena alfkenella



Andrena angustior

Andrena angustior
geriemde zandbij

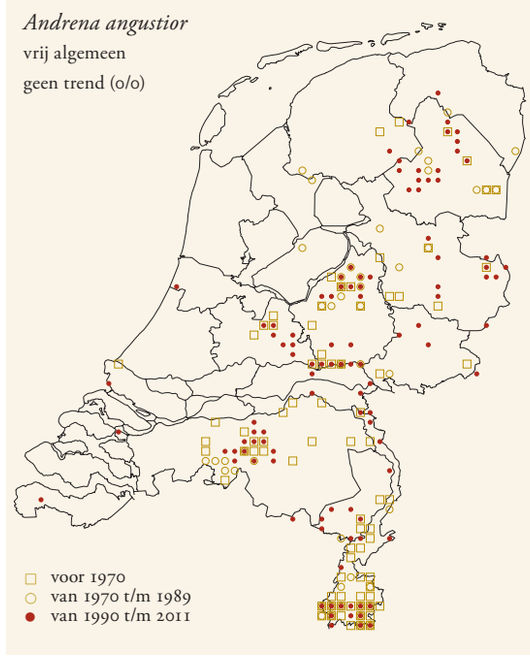
AJL

Borststuk lichtbruin behaard, overige delen grauwgeel tot wit behaard. Glanzende, geel doorschijnende achterranden van tergieten kenmerkend. Scopa van vrouwtje lichtbruin. In Engeland soms met donker behaard gezicht (VAN DER VECHT 1928B). Beide seksen lijken sterk op *Andrena fulvata*. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika. In Europa van Ierland en Zuid-Zweden tot in Roemenië en Spanje (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland algemeen in Zuid-Limburg en verspreid op de hogere zandgronden in de oostelijke helft van het binnenland. Zeldzaam in de kustprovincies. Vliegt over het algemeen in lage dichtheden, maar is soms talrijk (TSCHARNTKE 1984; AJL eigen waarneming).



Habitat

Voornamelijk bosranden, grote parken, heideterreinen, matig voedselrijke graslanden, spoordijken, uiterwaarden en veengebieden (TSCHARNTKE 1984, WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert vermoedelijk als imago (WESTRICH 1989A). Mannetjes vliegen langs voedselplanten, waar zij mogelijk zoeken naar foeragerende vrouwtjes (PERKINS 1919).

De nesten worden gegraven in de bodem op plaatsen die niet al te dicht begroeid zijn (WESTRICH 1989B) zoals halfopen bermen, steilwanden en kale plekken op heideterreinen en zandpaden (TSCHARNTKE 1984). Nesten worden solitair aangelegd (WESTRICH 1989B).

Polylectisch op bijvoorbeeld boterbloem, daslook, ereprijs, muizenoor en paardenbloem (ALFKEN 1915, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). Westrich (1989b) noemt de volgende plantenfamilies als bron voor pollen: anjerachtigen, composieten, kruisbloemen, ranonkelachtigen en weegbreeachtigen.

Andrena angustior wordt waarschijnlijk geparasiteerd door *Nomada fabriciana* (PERKINS 1919, TSCHARNKE 1984, WESTRICH 1989B).

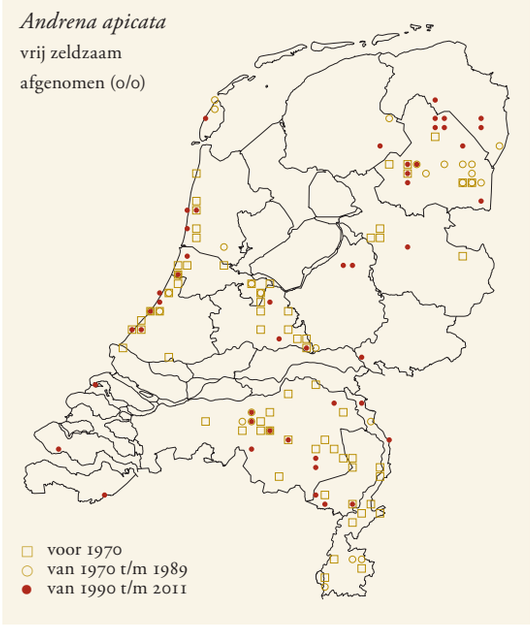
Andrena apicata
donkere wilgenzandbij

TP

Fors, borststuk en eerste twee achterlijfssegmenten bruin behaard, rest van achterlijf zwart behaard. Mannetje met kleine tand aan kaakbasis. Vrouwtje in het veld vooral door vroege vliegtijd, specifiek bloembezoek en habitat te onderscheiden van andere soorten uit de *helvola*-groep. Vrouwtje te verwarren met *Andrena lapponica*, afgevlogen exemplaren van *A. praecox* en *Colletes cunicularius*. Lengte 10-13 mm.
Het is nog niet duidelijk of we in ons land te doen hebben met twee soorten (naast *A. apicata* ook *A. batava*; KOCOUREK 1966, SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997) of met variëteiten van eenzelfde soort (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, WARNCKE 1967, WESTRICH 1989B). In Nederland onderscheiden we nu één soort.

Verspreiding

Eurazië. Van Zuid-Finland tot in Spanje en van Ierland tot in Japan (EDWARDS & TELFER 2002, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland lokaal op de binnenlandse zandgronden en langs de kust. Nestelt plaatselijk in grote aggregaties.



Habitat

Stuifzanden, heide met stuifzanden en in de kustduinen. In Engeland ook in open loofbossen en vaak samen met *A. praecox* (EDWARDS & TELFER 2002).

Levenswijze

Eén generatie. Een van de vroegste zandbijen. De mannetjes vliegen slechts drie weken. Door de vroege vliegtijd en het zeer lokale voorkomen wordt de soort vaak over het hoofd gezien. Overwintert als imago.
Mannetjes vliegen laag over de grond zoekend naar vrouwtjes. Ze rusten tussen de vluchten kort op het zand of een liggende boomstam.
Nestelt in zelfgegraven holen in het zand, bijvoorbeeld tussen haarmosvegetaties, meestal solitair, soms in kleine groepen van wijd verspreide nesten (EDWARDS & TELFER 2002). De minimale afstand tussen solitaire nesten in de Drunense Duinen (NB) was twee meter (TP eigen waarneming).
Oligolectisch op wilg, bij ons onder andere boswilg, kruipwilg en schietwilg. Ook eenmaal op paardenbloem gezien en volgens Van der Vecht (1928b) op braam, havikskruid en klein hoefblad. In Engeland pollen verzamelend waargenomen op gaspeldoorn (EDWARDS & TELFER 2002). Vliegt in Engeland ook op boswilg en prunus (CHAMBERS 1968).
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada leucophthalma* (CHAMBERS 1968, PERKINS 1919). Dit is ook de enige *Nomada*-soort die in de Drunense Duinen (NB) op nestplaatsen van *A. apicata* is aangetroffen (TP eigen waarneming). Ook *N. ruficornis* wordt genoemd als broedparasiet (KOCOUREK 1966).

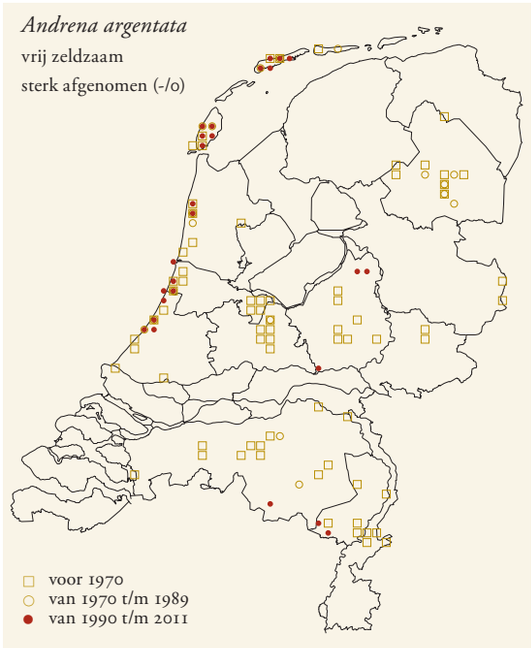
Andrena argentata
zilveren zandbij

AJL

Borststuk grauwgeel tot lichtgrijs behaard, tergiet 2-4 langs achterrand met witte haarbandjes die op het midden onderbroken kunnen zijn. Scopa van vrouwtje lichtgrijs. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 7-8 mm.

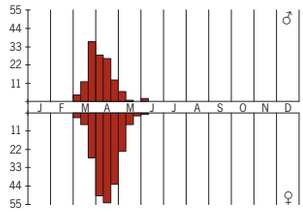
Verspreiding

Van West-Europa tot in Turkije en Kazachstan (DYLEWSKA 1987). In Europa van Midden-Scandinavië en Engeland tot in Zuid-Frankrijk, de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland voornamelijk in de kustduinen. Op de binnenlandse zandgronden zeer sterk achteruitgegaan en daar nu zeer zeldzaam: na 1990 slechts vindplaatsen op de Veluwe, in het zuiden van Noord-Brabant en in Midden-Limburg.

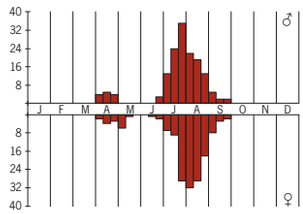


Habitat

Droge zandige gebieden, voornamelijk langs bosranden, in de duinen, op droge heideterreinen, op zandverstuivingen en op zandpaden (WESTRICH 1989B).



Andrena apicata



Andrena argentata

Levenswijze

Twee generaties. De eerste generatie overwintert vermoedelijk als imago (WESTRICH 1989A), de tweede ontwikkelt zich tijdens het voorjaar en verschijnt met de aanvang van de zomer. Rondom het optreden van de generaties bestaan nog veel onduidelijkheden. De eerste generatie wordt in Drenthe weinig waargenomen; in Engeland lijkt deze zelfs te ontbreken (PERKINS 1919), maar in Limburg en Noordwest-Duitsland is de eerste generatie juist redelijk vertegenwoordigd (VAN DER VECHT 1928B). De zomergeneratie lijkt te ontbreken in Limburg, terwijl deze in de kustduinen zeer omvangrijk kan zijn. Het mannetje zet bij de nestplaatsen op de bodem of in lage vegetatie lokstoffen af om vrouwtjes aan te trekken. Hij patrouilleert hier voortdurend langs en vliegt in min of meer vaste banen over de nestaggregatie (AJL eigen waarneming). De geurvlaggen trekken zowel vrouwtjes als andere mannetjes aan (WESTRICH 1989B), waardoor ze met vele over de nestplaatsen kunnen zwermen. De paring vindt plaats op de nestplaatsen (NIEUWENHUIJSEN 2008).

Nestelt in aggregaties tot tientallen nesten (ALFKEN 1913). De nesten worden gegraven in schaars begroeide zandige bodems (WESTRICH 1989B). De nesten zijn waarschijnlijk enkelvoudig vertakt met vertakkingen op verschillende niveaus. De hoofdgang is ongeveer 20 cm lang, met broedcellen aan het einde van een zijgang op 4-8,5 cm van de hoofdgang en op 11-17 cm diepte (KOCOUREK 1966, NIEUWENHUIJSEN 2008). Als het vrouwtje gaat foerageren wordt het nest tijdelijk afgesloten (ALFKEN 1913).

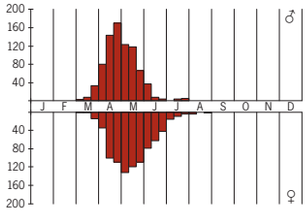
Polylectisch. De voorjaarsgeneratie vliegt voornamelijk op klein hoefblad, kool, kruipwilg, lijsterbes, meidoorn, muizenoor, paardenbloem, *Prunus*-soorten en wilg. De zomergeneratie vliegt op zeer uiteenlopende voedselplanten waaronder peen, struikhei en verschillende gele composieten (ALFKEN 1913, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, DE ROND 2004, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). In het waddendistrict wordt de soort voornamelijk op struikhei waargenomen (NIEUWENHUIJSEN 2008).

Wordt zeer waarschijnlijk geparasiteerd door *Nomada baccata*, *Sphecodes ephippius*, *S. reticulatus* en *S. pellucidus* (ALFKEN 1913, 1939, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933).





Mannetjes en vrouwtjes zandbijen *Andrena* zien er vaak heel verschillend uit, zoals hier te zien is bij de witbaardzandbij *A. barbilabris* (vrouwtje boven, mannetje onder).



Andrena barbilabris

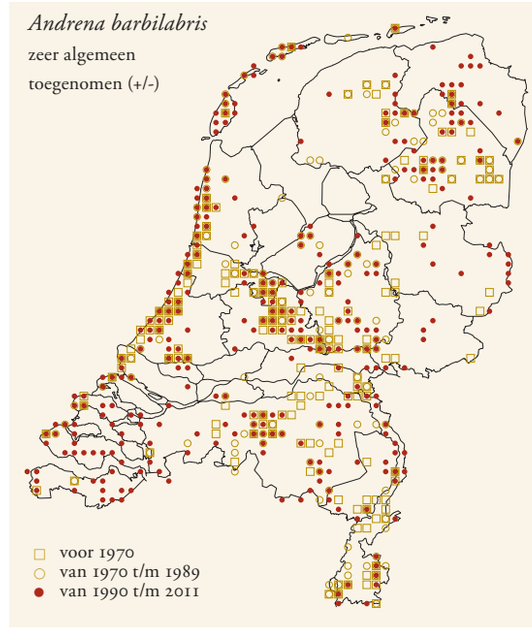
Andrena barbilabris witbaardzandbij

JS

Borststuk vrouwtje aan bovenkant roodbruin behaard, onderkant geelachtig behaard. Kop smaller dan borststuk. Achterlijf zwartbruin, achterranden van tergieten met smalle, witte bandjes, onderbroken op tergiet 2-3. Mannetje zwart met witachtige beharing en opvallend dicht en wit behaarde clypeus. Lengte 10-12 mm.

Verspreiding

Heel Europa tot in Azië en in Noord-Amerika.
In Nederland overal.



Habitat

Uiteenlopende open biotopen met zand, tot in de bebouwde kom.

Levenswijze

Vermoedelijk één generatie, maar mogelijk twee (VEGTER 1985, WESTRICH 1989B). Indien er twee generaties zijn, dan is de tweede veel armer aan individuen dan de eerste. Witt (1992) trof bij een populatie in Noord-Duitsland geen tweede generatie aan. De soort overwintert als imago in de broedcel. Mannetjes patrouilleren boven de nestplaatsen, in ovale vliegbanen van 1,5 × 10-20 m. Daarbij vliegen ze 5-20 cm boven de grond (WITT 1992). Doordat er vaak grote aantallen mannetjes op een nestplaats vliegen, overlappen de vliegbanen flink. Volgens Vegter (1985) zwermen de mannetjes ook rond struiken. Verse vrouwtjes worden meteen door mannetjes 'overvallen' en bevrucht. Vaak wachten de verse

vrouwtjes vlak onder het aardoppervlak op goede weersomstandigheden. Soms graven mannetjes zich naar deze vrouwtjes toe en copuleren ermee (WITT 1992). De vrouwtjes paren slechts een keer, waarna ze geen mannetjes meer toelaten. Vaak overvallen deze de vrouwtjes wel, maar staan die geen paring toe, onder andere door de kop naar beneden tegen de buik aan te buigen en de poten langs het borststuk omhoog te steken. Het mannetje op haar rug kan zo onmogelijk haar achterlijf bereiken.

Andrena barbilabris nestelt op plaatsen met kaal zand, zoals duinen, zandwegen, afgravingen en tussen bestrating. De nesten worden zowel in vast als in rul zand gegraven, in kleine tot grote aggregaties. De nestingangen liggen soms slechts 1 cm uiteen (WITT 1992). De nestgang is 5-26 cm diep en bevat 1-3 broedcellen, die rondom de gang gerangschikt zijn. De broedcelwand is met een bruinachtig glanzend laagje bekleed. In los zand is de nestingang onzichtbaar. Een provianderend vrouwtje verdwijnt snel gravend in het zand. Nadat ze een broedcel bevoorraad heeft, wordt een ei op de pollenvoorraad gelegd. Zodra het ei uitkomt, begint de larve van de pollen te eten. Na ongeveer drie weken is de larve volgroeid en gaat verpoppen. Het popstadium duurt 19-24 dagen (THORP & STAGE 1968).

Polylectisch, aangetroffen op bloemen uit 13 plantenfamilies (WESTRICH 1989B).

Broedparasieten *Nomada alboguttata* en *Sphecodes pellucidus* zijn door Witt (1992) uit de nesten gekweekt. Waarschijnlijk is ook *Sphecodes reticulatus* een broedparasiet en mogelijk ook *S. ephippius* (BLÜTHGEN 1919, 1934, BISCHOFF 1927, STÖCKHERT 1933, POPOVA 1983, WESTRICH 1989B), terwijl de waaiervleugelige *Stylops melittae* als endoparasiet bekend is (SMIT & SMIT 2005).

Andrena bicolor tweekleurige zandbij LC

Lijkt tweekleurig: zwartachtig glanzend, donker behaard achterlijf en fel vosrood behaard borststuk. Enigszins variabel, maar aan donkere achterpoten van nauw verwante *Andrena ruficrus* te onderscheiden. Lengte 9-11 mm.

Verspreiding

Heel Europa, uitgezonderd het noorden, tot in Noord-Afrika en Midden-Oosten, oostwaarts tot in Turkmenistan. Talrijk in zuidelijke helft van Nederland; daar momenteel een van de algemeenste zandbijen. Minder talrijk in de noordelijke helft, maar breidt zich uit. Van der Vecht (1928b) noemt de soort 'verspreid en niet algemeen', Benno (1949a) 'algemeen voor Zuidoost-Brabant'.

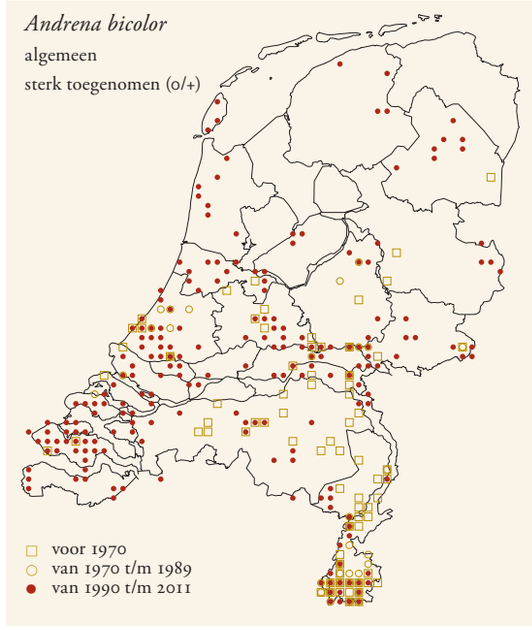
Habitat

Bossen, duinen, stadsparken en tuinen, zowel op zand, leem of klei (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Twee elkaar overlappende generaties. Mannetjes in de najaarsgeneratie minder talrijk en al vrijwel afwezig vanaf eind juli.

Nestelt op vegetatiearme plekken, meestal niet in groepen. Nestgangen kunnen tot ca. 1 m diep zijn.



Sterk polylectisch, verzamelt stuifmeel van veel verschillende plantenfamilies; Westrich (1989b) noemt er 12. De tweede generatie lijkt een lichte voorkeur voor klokjes te hebben.

Als broedparasiet is *Nomada fabriciana* vastgesteld (SCHINDLER 2005).

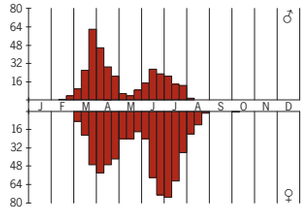


▼ Mannetjes van de donkere rimpelrug *Andrena bimaculata* zoeken bij nestopeningen naar uitkomende vrouwtjes.

Andrena bimaculata donkere rimpelrug TP

Fors, donkerbruin tot zwartbehaarde kop en donkerbruin behaard borststuk. Achterlijf geelbruin behaard en tamelijk glanzend tussen de bestippeling. Poten meestal zwart of zwartbruin. Propodeum grof gerimpeld. Lijkt op *Andrena tibialis*, maar die heeft doorgaans gedeeltelijk roodgele poten en vliegt alleen in het voorjaar. Lengte 10-14 mm.

Van der Vecht (1928b) onderscheidt naast *A. bimaculata* ook *A. morawitzi*. Sommige auteurs onderscheiden daarnaast *A. bluethgeni* (SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997). Gusenleitner



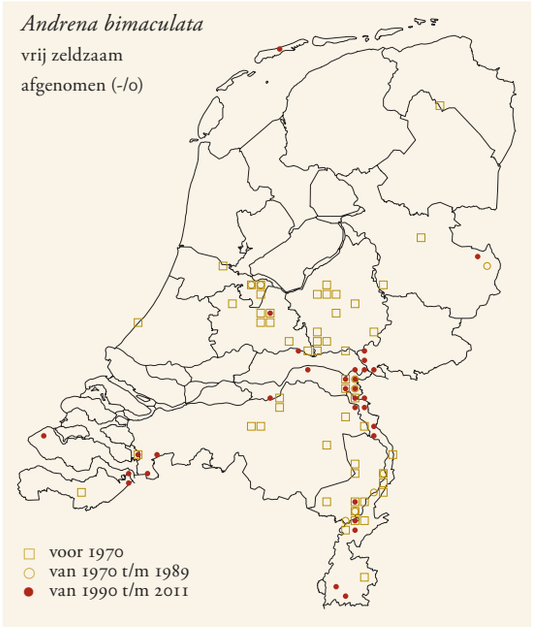
Andrena bicolor

& Schwarz (2002) beschouwen *A. morawitzi* en *A. bluethgeni* voorlopig als synoniemen van *A. bimaculata* en deze keuze volgen we hier.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië. In Europa van Zuid-Finland en Zuid-Engeland tot voorbij de Kaspische zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland tot in de jaren 1950 verspreid op de hogere zandgronden, maar momenteel vrijwel beperkt tot het zuidoostelijke rivierengebied, met enkele vondsten in Zeeland en het zuidwesten van Noord-Brabant. De oorzaak van de achteruitgang is onbekend.



Habitat

Zandige of lemige terreinen, zoals delen van uiterwaarden en stuwwallen. Bij Nijmegen (GE) nestelde een groep van vele honderden individuen in een roggeakker (KÜHNEN 2010, 2012) en in kiezelrijke zandige glaciale afzettingen op een open plek in gemengd bos (TP eigen waarneming). Bij Bath (ZE) gevonden op een braakliggend terrein bij een steilwand, samen met *Nomada fulvicornis* (CALLE & JACOBUSSE 2008).

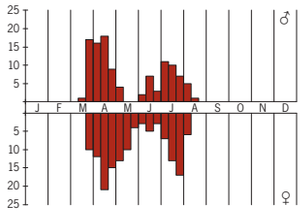
Levenswijze

Twee generaties.

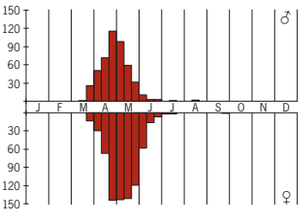
Nestelt in zelfgegraven holen, solitair of in groepen. Kühnen (2010, 2012) telde 14-46 nesten per vierkante meter op een roggeakker op de Duivelsberg bij Nijmegen (gemiddeld 34). Hij vond broedcellen op 10 en 11 cm diepte met in elk een stuifmeelbolletje van 5 mm diameter. Het nest heeft vertakte gangen met daarin soms drie broedcellen achter elkaar (MALYSHEV 1935).

Beide generaties zijn polylectisch en vliegen op kruiden, struiken en bomen. De weinige bloembezoekgegevens in ons land bevestigen dit beeld. Bloembezoek van vrouwtjes is waargenomen op onder andere akkerdistel, paardenbloem, sleedoorn, valse salie, wilgen en witte honingklaver, in Zeeland ook op dauwbraam (CALLE & JACOBUSSE 2008). Westrich (1989b) noemt vijf plantenfamilies. Chambers (1968) vond bij de eerste generatie pollen van sleedoorn en wilg, bij de tweede generatie pollen van braam, kastanje, liguster, linde, moerasspirea en ui.

Als mogelijke koekoeksbij is *Nomada fulvicornis* bekend.



Andrena bimaculata



Andrena carantonica

Andrena carantonica meidoornzandbij

AJL

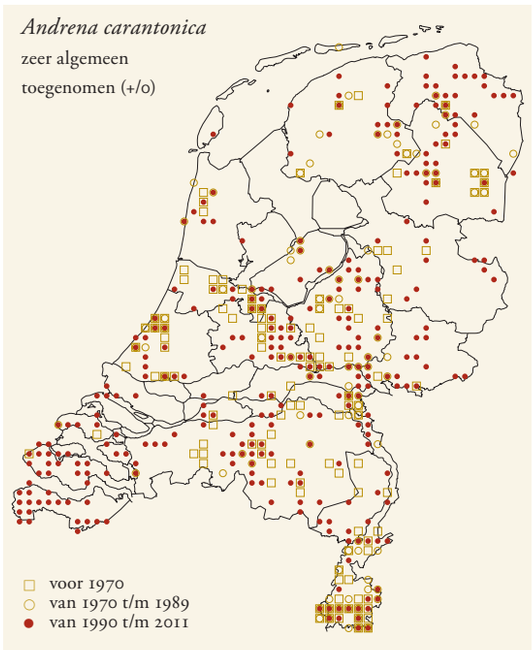
Grote, geheel donkere *Andrena* met bruine beharing op borststuk en achterlijf. Mannetje soms met kleine tand aan kaakbasis. Lengte vrouwtje 13-14 mm, mannetje 12-13 mm.

Rondom de taxonomie van *A. carantonica* bestaan nog veel onduidelijkheden. Dylewska (1987) onderscheidt *A. trimmerana* als aparte, in twee generaties optredende soort, te herkennen aan deels rode tergiet 1-2. Warncke (1986) beschouwt *A. trimmerana* echter als zomergeneratie van *A. carantonica*. Schmid-Egger & Scheuchl (1997) onderscheiden drie soorten: *A. carantonica*, *A. trimmerana* (Kirby, 1802) en *A. spinigera* (Kirby, 1802). Gusenleitner & Schwarz (2002) beschouwen hiervan voorlopig alleen *A. carantonica* en *A. trimmerana* als aparte soorten en deze opvatting wordt in dit boek gevolgd.

Verspreiding

Beperkt tot Europa: van Zuid-Scandinavië tot in Noord-Spanje en van Ierland tot aan de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland vrijwel overal algemeen. Het grote aantal recente vindplaatsen in Zeeland is het gevolg van intensieve inventarisatie.



Habitat

Uiteenlopende terreintypen, zoals bosranden, duinen, heide- en landbouwgebieden, parken, slootwallen, spoorwegterreinen, stadstuinen en uiterwaarden.

Levenswijze

Eén generatie. Larven verpoppen rond eind juli en begin augustus. Rond eind augustus en begin september sluipen de imago's uit hun pophuid (CHANSIGAUD 1975), waarna zij in de broedcel blijven om te overwinteren. Kan in het voorjaar met vele tegelijk het communale nest verlaten (MÜLLER ET AL. 1997). Paring en bevruchting vinden zowel voor als na het verlaten van het nest plaats. Uit onderzoek naar de spermatheca bij vrouwtjes bleek dat meer dan 70% al bevrucht was voor het verlaten van het nest. De paring vindt dan plaats in de nestgangen. Mannetjes verblijven na het tevoorschijn komen soms langere tijd in het gezamenlijke nest of rond de gezamenlijke hoofdingang, waarmee de paringskansen vergroot worden. De kans op inteelt als gevolg van paren met individuen van hetzelfde nest is nog onduidelijk. DNA-onderzoek aan individuen uit één nest heeft echter uitgewezen dat onderlinge verwantschap laag is. Voordelen van het paren vóór het verlaten van het nest kunnen zijn dat er meer tijd besteed kan worden aan het aanleggen van broedcellen, meer tijd aan voedsel verzamelen en minder tijd aan het zoeken naar partners (PAXTON & TENGÖ 1996, PAXTON ET AL. 1996B). Paringen buiten de nestholte worden weinig waargenomen, maar kunnen plaatsvinden bij de vliegbanen die mannetjes uitzetten om vrouwtjes te lokken. De vliegbanen liggen meestal 1-3 m boven de grond; het mannetje gebruikt hiervoor onder andere heggen, struiken of kleine bomen (TENGÖ 1979, WESTRICH 1989B). Verspreid over de vliegbanen worden waarschijnlijk lokstoffen afgezet, die zowel vrouwtjes als andere mannetjes kunnen aantrekken (TENGÖ 1979).

Nesten worden gegraven in de bodem, zonder specifieke voorkeur voor een bepaalde grondsoort. Zowel solitaire als communale nesten bevinden zich meestal in gazons, slootwallen, steile hellingen of steile wegbermen, waarbij de ingang zich vaak in verlaten holten van kleine zoogdieren of holten onder stenen bevindt (KETTNER 1968, ARCHER 1979, PAXTON ET AL. 1996A, 1996B).

Meerdere vrouwtjes, soms honderden, maken gebruik van een gezamenlijke nestingang. Binnen het nest zorgt ieder vrouwtje voor aanleg van haar eigen broedcellen en de bevoorrading daarvan. De gezamenlijke nestingang splitst zich in verschillende hoofd- en zijgangen waaraan de broedcellen liggen. De broedcellen bevinden zich op een diepte van 6-30 cm. Een broedcel is cylindrisch en afgerond, meet 15 × 8 mm en wordt afgesloten met een aarden prop (ARCHER 1979, CHANSIGAUD 1975). De voedselvoorraad bestaat uit een pollenbal, waar de larve tijdens het eten omheen ligt (ARCHER 1979). Nestgangen worden niet opgevuld met aarde maar blijven open, wat samenhangt met het voortplantingsgedrag (zie boven). De communale nesten kunnen verschillende jaren achtereen gebruikt worden (PAXTON ET AL. 1996A).

Polylectisch op kruiden, struiken en bomen, met voorkeur voor roosachtigen (WESTRICH 1989B), maar vliegt ook veel op paardenbloem (DYLEWSKA 1987, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). Verzamelt ook stuifmeel op fruitbomen als appel, peer, pruim en zoete kers en speelt mogelijk een rol in de bestuiving ervan (CHAMBERS 1946, 1968, CHANSIGAUD 1975, WESTRICH 1989A, 1989B).

Zeer waarschijnlijke broedparasieten zijn *Nomada marshamella* (PAXTON ET AL. 1996A, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B) en *N. flava* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Voorts zijn de wolzwever *Bombylius major* en de bloemvlieg *Leucophora personata* zekere en de oliekever *Meloe violaceus* mogelijke broedparasieten, terwijl de blaaskopvlieg *Myopa buccata* zeer waarschijnlijk endoparasiet van de imago's is (PAXTON ET AL. 1996A).

Andrena chrysopyga goudstaartzandbij

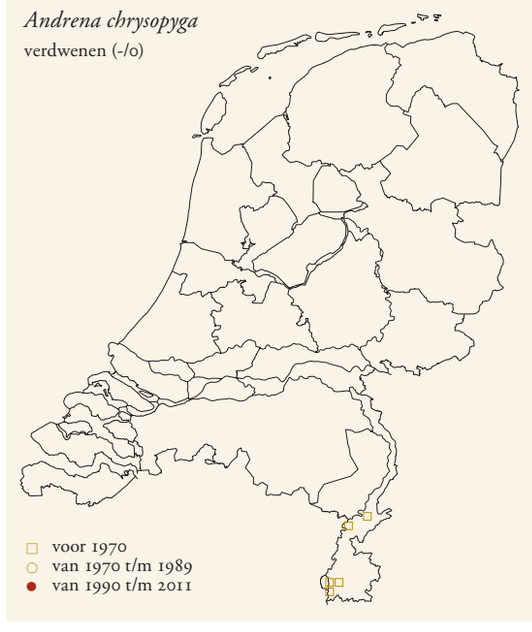
TP

Achterrand van tergiet 2-4 met crèmekleurige haarbandjes. Lijkt op *Andrena flavipes* en *A. gravida*. Vrouwtje te onderscheiden door oranje achterlijfspunt, mannetje door wit behaard borststuk. Lengte 12-14 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië, oostwaarts tot Kazachstan en Kirgizië. In Europa van Zuid-Zweden tot Zuid-Frankrijk en Sicilië (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland alleen bekend van enkele vindplaatsen in Midden- en Zuid-Limburg. Laatste vondst is een mannetje op 1 juni 1961 van de Sint Pietersberg (LI).



Habitat

Schaars begroeide plekken zoals dijken, droge graslanden en heidegebieden. Nestelt volgens Dylewska (1987) vooral op warme locaties.

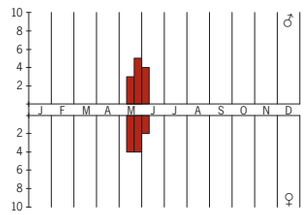
Levenswijze

Eén generatie.

Nestelt in kleine aggregaties.

Polylectisch. Westrich (1989b) noemt zes plantenfamilies, maar de soort heeft mogelijk een voorkeur voor muizenoor. Op een melding van een vrouwtje op kamille na (VAN DER ZANDEN 1955) is uit ons land geen bloembezoek bekend.

Nomada mutabilis is waargenomen als zeer waarschijnlijke broedparasiet (ALFKEN 1913, ENSLIN 1922, KOCOUREK 1966, SANDERS 1950, STÖCKHERT 1933), maar *N. stigma* en *Sphecodes ephippius* komen ook in aanmerking (WESTRICH 1989B).



Andrena chrysopyga

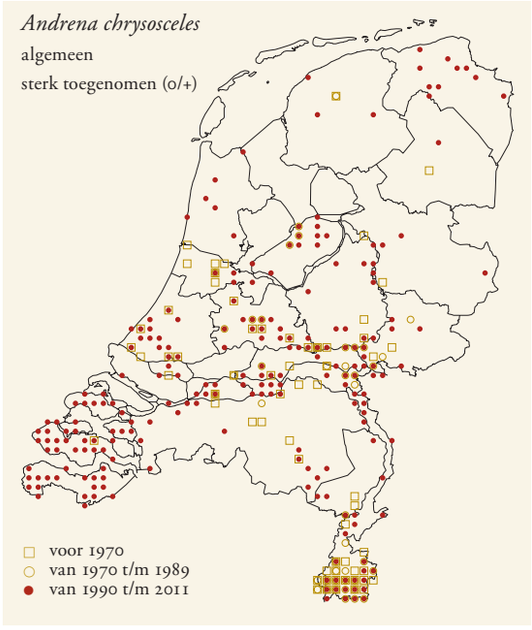
Andrena chrysosceles
goudpootzandbij

AJL

Bovenzijde borststuk bij vrouwtje lichtbruin behaard, propodeum en zijkanten van borststuk wit behaard. Achterlijf sterk glanzend, tergiet 2-4 met zeer fijne witte, in het midden onderbroken haarbandjes. Laatste twee tergieten oranje behaard, scopa wit. Beharing van mannetje als vrouwtje, maar haarbandjes onduidelijk en clypeus opvallend witgeel. Schenen en tarsen bij beide seksen oranje. Lijkt op *Andrena nitidiuscula*. Lengte vrouwtje 9-10 mm, mannetje 8-9 mm.

Verspreiding

Europa en Zuid-Kazachstan (DYLEWSKA 1987). In Europa van Engeland en Denemarken tot in Noord-Spanje, oostwaarts tot aan de Oeral (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland talrijk in de zuidelijke helft, voornamelijk in het heuvelland, langs de grote rivieren en in Zeeland. Lijkt in de noordelijke helft schaarser, maar is daar waarschijnlijk onderbemonsterd.



Habitat

Allerlei open biotopen, bijvoorbeeld bosranden, bloemrijke akkerranden, natuurontwikkelingsgebieden in uiterwaarden, spoordijken, stedelijk gebied, voedselrijke graslanden (WESTRICH 1989B; AJL & JS eigen waarneming).

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. Overwintert vermoedelijk als imago (WESTRICH 1989B).
Mannetjes maken gebruik van geurvlaggen om vrouwtjes te lokken. De geurvlaggen worden binnen een gebied van hooguit enkele vierkante meters verspreid op lage vegetatie afgezet. Een mannetje kruipt hiertoe in de vegetatie omhoog en strijkt met de binnenkant van de kaken langs de vegetatie (HAAS 1960). Hij vliegt voortdurend min of meer vaste vliegroutes langs deze gemarkeerde punten. Hetzelfde oppervlak wordt door meerdere mannetjes gebruikt, en zij trekken elkaar waarschijnlijk ook aan. Tijdens de hoofdvliegtijd kunnen tientallen mannetjes door elkaar zwermen. Zij leven echter kort en zwermen slechts enkele dagen. De paring vindt meestal plaats in het zwermgebied (HAAS 1960, WESTRICH 1989A), bijvoorbeeld op of nabij voedselplanten (AJL eigen waarneming). Paringen worden echter weinig waargenomen.
De nesten worden gegraven in verschillende grondsoorten, maar er lijkt een voorkeur voor schaars begroeide klei-, leem- en lössbodems. Ze zijn echter ook aangetroffen in dichtbegroeide hellingen in parken (AJL eigen waarneming). De nesten worden meestal solitair (WESTRICH 1989B) of in kleine aggregaties aangelegd (AJL eigen waarneming). Wanneer het vrouwtje de broedcel bevoorraad heeft en het ei gelegd is, sluit zij de nestcel af met een dekseltje van aan elkaar gekleefde aarde en wordt de zijgang opgevuld met aarde afkomstig uit een nieuwe zijgang. Een oude hoofdgang kan volgend jaar opnieuw gebruikt worden door de nieuwe generatie (MÜLLER ET AL. 1997).
Polylectisch op kruiden, struiken en bomen. Vaak op schermbloemen zoals dolle kervel, fluitenkruid, gewone berenklauw en zevenblad, verder op boterbloem, kool, meidoorn en paardenbloem (ALFKEN 1913, CHAMBERS 1968, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B).
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada fabriciana* (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Endoparasiet van de imago's is de waaiervleugelige *Stylops melittae* (SMIT & SMIT 2005).

Andrena cineraria
asbij

TP

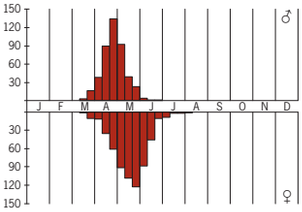
Vrouwtje met blauwglanzend zwart achterlijf en grijs behaard borststuk met zwarte dwarsband over het midden. Lijkt op *Andrena vaga*, maar zwarte dwarsband over borststuk en blauwe glans op achterlijf maken verwisseling onmogelijk. Mannetje met grijs borststuk en zwartblauwig glanzend achterlijf met duidelijke lichte beharing op eerste segmenten. Lengte 11-14 mm.

Verspreiding

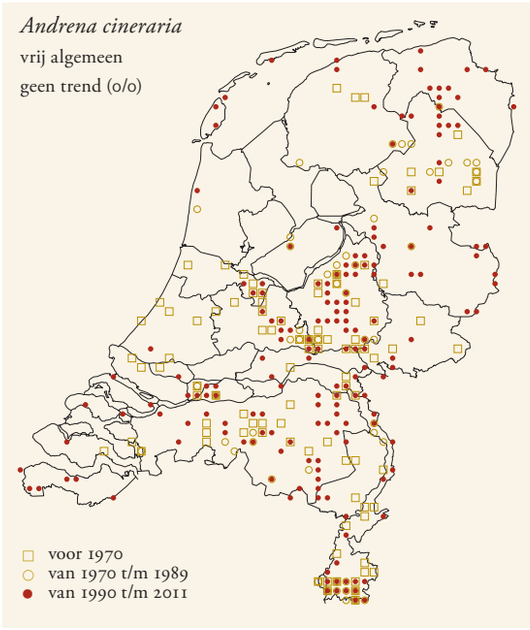
Europa en gematigde delen van Azië tot in Noord-China. In Europa van Finland tot Noord-Spanje en van Ierland tot Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland algemeen op de hogere zandgronden, elders lokaal.



Asbij
Andrena cineraria,
vrouwtje.



Andrena chrysosceles



Habitat

Open zandige plekken, zoals zonnige bosranden, heide en stuifzanden en opgespoten terreinen.

Levenswijze

Eén generatie. In Engeland zijn meldingen bekend uit juli en augustus die op een tweede generatie zouden kunnen duiden (EDWARDS & TELFER 2002). Overwintert als imago. De ontwikkeling van ei tot volgroeide larve duurt 6-7 weken (BRADLEY 1894, GEBHARDT & RÖHR 1987).

De mannetjes zwermen vooral over de nestplaatsen en rond struikjes in de buurt daarvan. De paring kan behalve bovengronds ook ondergronds in de nestgang plaatsvinden en deze kan van circa 30 seconden tot meerdere minuten duren, waarbij het mannetje een ritmisch bromgeluid produceert. De vrouwtjes copuleren slecht één keer (GEBHARDT & RÖHR 1987).

Nestelt vaak in kleine tot grote groepen (enkele honderden nesten). De nesten liggen vaak bij graspolletjes. De 2-3 broedcellen per nest liggen op een diepte van 10-22 cm. Bonelli (1967b) meldt voor Italië 7-8 broedcellen per nest. De nestgang blijft tijdens het uitvliegen open. Nadat het vrouwtje het nest heeft gegraven volgt een rijpingsfase van ongeveer tien dagen, tijdens welke slechts nectarvluchten worden ondernomen. De verzorging van één broedcel duurt twee dagen en gemiddeld zijn daarvoor acht verzamelvluchten nodig. Een verzamelvlucht duurt 32-135 minuten (gemiddeld 90 minuten). Vrouwtjes graven vaak twee nesten per seizoen (GEBHARDT & RÖHR 1987, MALYSHEV 1926).

Polylectische soort die in ons land vooral van paardenbloem en wilg is gemeld. Daarnaast worden ook bloemen uit diverse andere plantenfamilies bezocht. Gebhardt & Röhr (1987) noemen een vliegafstand tot 300 m van het nest.

Een mannetje *Nomada lathburiana* is uitgegraven uit een nest en *N. goodeniana* is waarschijnlijk eveneens broedparasiet (GEBHARDT & RÖHR 1987).



▲ Zwart-rosse zandbij *Andrena clarkella*, vrouwtje.

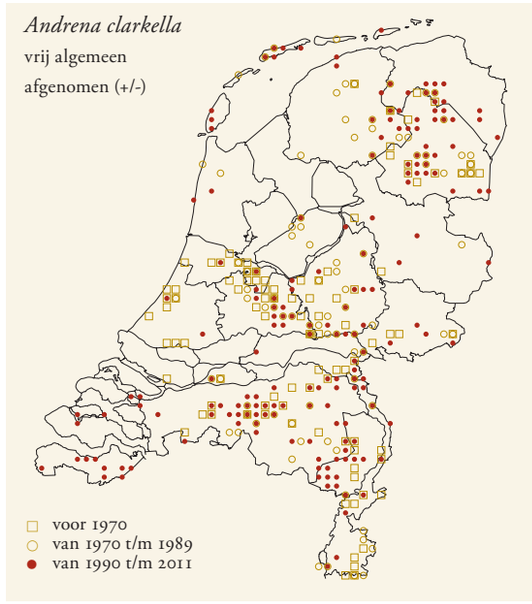
Andrena clarkella zwart-rosse zandbij

LC

Vrouwtjes grotendeels zwart behaard, maar bovenzijde van borst en achterschenen contrasterend bruinrood behaard. Vrouwtje met geelrode scopa. Mannetje ongeveer als vrouwtje, maar veel lichter. Lengte vrouwtje 13-15 mm, mannetje 9-12 mm.

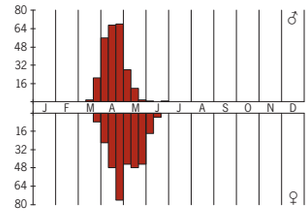
Verspreiding

Europa, met uitzondering van het zuiden (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). In Nederland wijd verbreid, maar zwaartepunt in oosten en midden van het land.

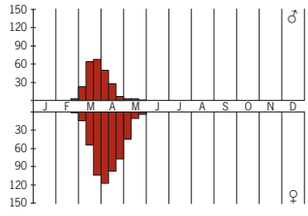


Habitat

Halfopen bossen, bosranden en bospaden, met een bodem van zand, lichte klei of leem. In Zeeland talrijk in de Slikken



Andrena cineraria



Andrena clarkella

van de Heen, een pionierbos van een afgedamde voormalige getijdengeul (LC & CJ eigen waarneming).

Levenswijze

Eén generatie. Waarschijnlijk onze vroegst vliegende zandbij, soms al eind februari actief: bij 7°C rondkruipende dieren, vanaf 9°C vliegende exemplaren. Vrouwtjes zijn tot begin mei met de bevoorrading van de nesten bezig.

Mannetjes hebben twee verschillende paringsstrategieën (CALLE & DOBBELAAR 2004): sommige wachten vrouwtjes rondom nestholletjes op, hoewel de vrouwtjes de paringspogingen hier echter altijd afweren. Daarnaast patrouilleren mannetjes ook langs feromoonroutes. Deze liggen steeds op de warmste plekjes van op het zuiden gerichte bosranden, en bij bloeiende boswilg.

De vrouwtjes nestelen veelal in flinke aggregaties in kale of schaars begroeide grond. De voorkeur gaat uit naar niet al te loskorrelige zandige of lemige bodem; mogelijk verklaart dit waarom de soort zo weinig in de duinen voorkomt. Een nestgang gaat eerst steil de grond in en vlakt daarna iets af. Aan korte zijgangen liggen enkele broedcellen. Na verlaten van het nest wordt de hoofdgang meestal gesloten. Er zijn echter ook vrouwtjes die hier wat slordig mee omgaan en het nest maar half of zelfs helemaal niet sluiten. Soms wordt er door de vrouwtjes om de beste nestelplekken gevochten (CALLE & DOBBELAAR 2004).

Pollen wordt bijna uitsluitend op boswilg verzameld. Er is slechts een uiterst beperkte hoeveelheid bloembezoek op andere bloemen waargenomen: dotterbloem, hondsdraf, katwilg, ratelpopulier en sleedoorn (CALLE & DOBBELAAR 2004; databank EIS-Nederland). In Duitsland ook op klein hoefblad en vroegeling gezien, maar actief verzamelgedrag is daar niet op waargenomen (GEBHARDT & RÖHR 1987).

Als broedparasiet is *Nomada leucophthalma* vastgesteld (GEBHARDT & RÖHR 1987).

Andrena coitana boszandbij

TP

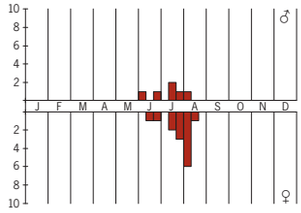
Vrij kleine, glanzend zwarte zandbij, met een late vliegtijd. Mannetje met clypeus en direct aangrenzende kopdelen geelwit. Vrouwtje grotendeels zwart. Lengte 7-8 mm.

Er zijn drie ondersoorten beschreven, waarvan in Nederland *Andrena c. coitana* voorkomt (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië, tot in China, Kamtsjatka en Japan (XU ET AL. 2000). In Europa van Finland tot in de Pyreneeën en van Ierland tot in Rusland. Volgens Dylewska (1987) is het een Eurosiberische soort die in Midden-Europa vooral in de middelgebergten en de Alpen te vinden is.

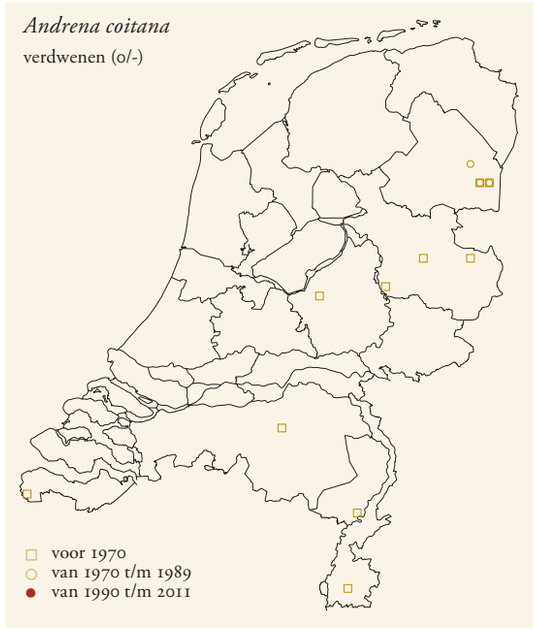
In Nederland bekend van slechts enkele vindplaatsen verspreid over de oostelijke landshelft. De laatste twee vondsten dateren van 1975 uit Emmen en Exloo (DR).



Andrena coitana

Habitat

Nederlandse habitat slecht bekend. In het Zwarte Woud in Duitsland vooral in lichte bossen, op kapvlakten en langs bospaden en bosranden in zandige, soms ook lemige bodems in berggebieden (WESTRICH 1989B). Echter, recente vondsten



in het Duitse Hessen waren alle in niet-zandige bosranden onder 300 meter (FROMMER 2007). Open bosgebieden in Drenthe en Limburg bieden waarschijnlijk de beste kans om *A. coitana* nog eens in Nederland waar te nemen.

Levenswijze

Eén generatie.

Nestelt solitair of in kleine groepen. In Engeland zijn nesten gevonden in de schaduw onder bomen of op droge, kiezelrijke banken langs rivieren (CHAMBERS 1949, STELFOX 1927). Polylectisch, met een zekere voorkeur voor braam en gewone engelwortel. In ons land is van slechts twee vrouwtjes bloembezoek vermeld: braam en duizendblad. Westrich (1989b) meldt uit Duitsland pollen uit zeven plantenfamilies, Chambers (1968) uit Engeland pollen van acht plantensoorten uit vijf plantenfamilies.

Zeer waarschijnlijk is *Nomada obtusifrons* een broedparasiet. Misschien komt *N. roberjeotiana* ook in aanmerking als koekoeksbij (SMIT & VAN DER MEER 2007, WESTRICH 1989B).

Andrena combinata rimpelsnuit

TP

Middensegment van borststuk met lange haren op zijkant. Ruimte onder deze haren wordt gebruikt voor verzamelen van stuifmeel. Lijkt sterk op *Andrena dorsata*, maar is tussen punctering op tergieten duidelijk gerimpeld. Lengte 9-10 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Noordwest-China (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, SCHMID-EGGER 2012, TADAUCHI & XU 1995). In Europa is Nederland de meest noordwestelijke vindplaats van deze soort. Naar het zuiden komt hij voor tot aan de Middellandse Zee en naar het oosten tot in de Oeral. Frommer & Tischendorf (2006) geven een recente verspreidingskaart voor Duitsland.

In Nederland vooral beperkt tot Zuid-Limburg, met één

vondst bij Belfeld in Midden-Limburg in 1924. Zeldzame soort die slechts op een enkele plaats, zoals Amby bij Maastricht, in aantal werd gevonden. Vermoedelijk uit ons land verdwenen: laatste vangst in het Cannerbos in 1977.



Habitat
In Nederland beperkt tot warme plekken als kalkgraslanden en andere droge schraallanden.

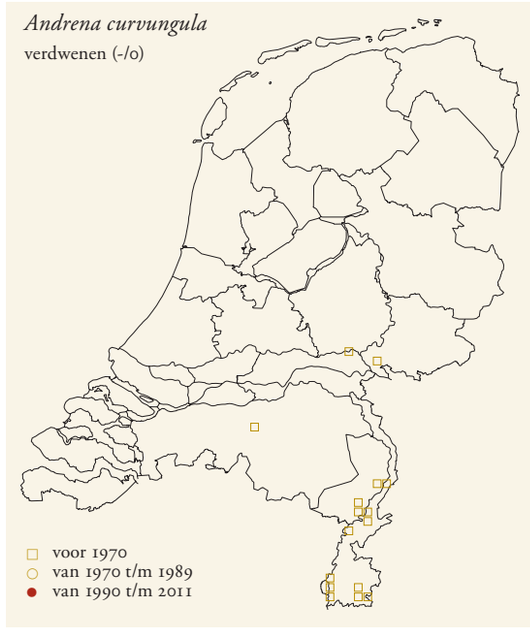
Levenswijze
Eén generatie. Volgens Dylewska (1987) twee generaties, maar de Nederlandse gegevens en Westrich (1989b) spreken dit tegen.
Nestelt in de grond, solitair of in kleine aggregaties.
Polylectische soort, waarvan in ons land bloembezoek van vrouwtjes is waargenomen op havikskruid, peen, rolklaver en wilde cichorei (VAN DER VECHT 1928B, TEUNISSEN 1939, VAN DEN ASSEM 1951). Westrich (1989b) noemt plantensoorten uit tien families.
Koekoeksbij is zeer waarschijnlijk *Nomada piccioliana* (STÖCKHERT 1941, 1954).

Andrena curvungula gewone klokjeszandbij

TP

Borststuk van vrouwtje bedekt met roestbruine schubharen in plaats van normale haren. Kan alleen verward worden met *Andrena pandellei*. In literatuur genoemde kleurverschillen van borststukbeharing van beide soorten zijn geen betrouwbaar kenmerk (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). *Andrena curvungula* is iets groter en achtertarslid 5 is sterker gekromd. Lengte 10-13 mm.

Verspreiding
Beperkt tot Europa. Van Zuid-Zweden tot Midden-Spanje en van Nederland tot rond de Kaspische Zee.
In Nederland alleen bekend uit het zuidoosten. Vroeger vrij veel waargenomen in Zuid- en Midden-Limburg en in het oostelijke rivierengebied. Daarnaast gemeld van Udenhout (NB) in 1950. De laatste melding komt van de Sint Pietersberg (LI) in 1961. Peeters et al. (1999) vermoedden dat de exemplaren uit Udenhout verkeerd geëtiketteerd waren, maar de vermelding door Benno (1952a) ondersteunt de juistheid van deze vindplaats.



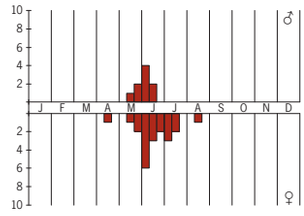
Habitat
Droge, warme gebieden. In Hessen verdween de soort door vroeg en ongefaseerd maaibeheer in juni (FROMMER 2007).

Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in zelfgegraven holen in de grond, vaak in aggregaties.
Vliegt uitsluitend op klokjes. In Nederland gemeld van akkerklokje en grasklokje. Er is een vrouwtje gevonden op paardenbloem, maar die foerageerde vermoedelijk op nectar.
De broedparasiet *Nomada braunsiana* Schmiedeknecht, 1882 is niet uit ons land bekend. Mogelijke broedparasieten zijn *N. fulvicornis* (DYLEWSKA 1987) en *N. succincta* (WESTRICH 1989B).

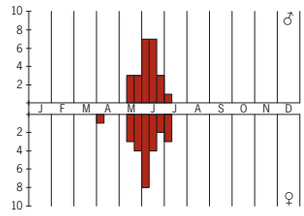
Andrena denticulata kruiskruidzandbij

AJL

Borststuk bij vrouwtje op bovenzijde zwart behaard, propodeum en zijkanten van borststuk lichtbruin behaard. Tergiet 1-4 met crèmekleurige haarbandjes, scopa bruin. Borststuk bij mannetje bruin behaard. Tergiet 2-4 met smalle witte haarbandjes, in het midden vaak onderbroken. Labrum met grote naar boven gerichte uitstulping. Late vliegtijd en foerageren op composieten zijn ondersteunend bij velddeterminatie (RAEMAKERS 2000). In het veld te verwarren met *Andrena nigriceps*, maar die mist zwarte beharing op borststuk en heeft bredere en langere haarbandjes op achterlijf. Lengte vrouwtje 10-11 mm, mannetje 9-10 mm.



Andrena combinata

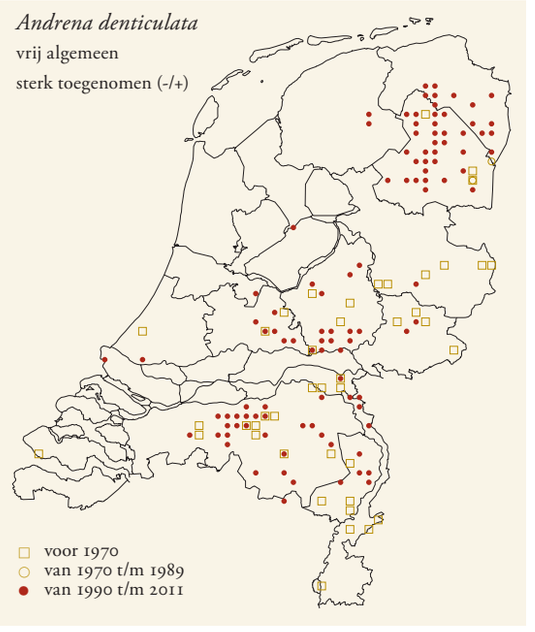


Andrena curvungula

Verspreiding

Beperkt tot Europa: van Midden-Scandinavië tot aan de Pyreneeën en van Ierland tot aan de Oeral en de Kaukasus (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland zeldzaam op de binnenlandse zandgronden, ontbreekt vrijwel in het westen en Zuid-Limburg. Lijkt zich te herstellen van een afname in de tweede helft van de twintigste eeuw: met name in Noord-Brabant, Drenthe en Groningen is hij recent veel waargenomen (RAEMAKERS 2000). De soort kan onder gunstige omstandigheden, waarbij nestelgelegenheid en voedselplanten voldoende aanwezig zijn, talrijk optreden (LOONSTRA 2006).



Habitat

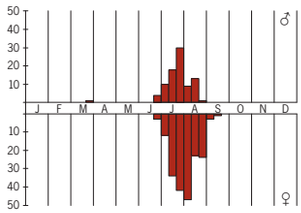
Bosranden, open plekken in bos, kapvlakten, bloemrijke bermen van zandpaden of verharde wegen (WESTRICH 1989B, RAEMAKERS 2000). Soms ook in stedelijk gebied en op braakliggende terreinen (AJL eigen waarneming).

Levenswijze

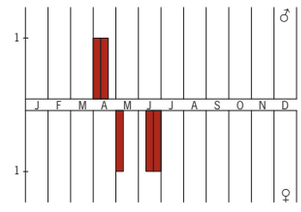
Eén generatie. Overwintering vermoedelijk als larve (WESTRICH 1989A).

Waar nesten en voedselplanten dicht bij elkaar liggen, patrouilleren mannetjes langs voedselplanten als jacobskruiskruid op zoek naar foeragerende vrouwtjes, slechts af en toe strijken zij op de voedselplanten neer (LOONSTRA 2006). Of de soort nog andere plaatsen gebruikt om partners te vinden is niet bekend. De paring vindt plaats op of rond de voedselplanten (AJL eigen waarneming). De solitaire nesten worden gegraven in zandige of lössbodems die niet al te dicht begroeid zijn. Nestaggregaties zijn niet bekend. Er zijn echter waarnemingen waarbij met stuifmeel beladen vrouwtjes diep tussen de vegetatie kropen om bij hun nesten te komen en uit het zicht verdwenen, en deze locaties lagen een tot enkele meters van elkaar vandaan (LOONSTRA 2006).

De soort is gespecialiseerd op composieten en wordt zelden op andere planten aangetroffen (ALFKEN 1913, CHAMBERS 1968, DYLEWSKA 1987, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B).



Andrena denticulata



Andrena distinguenda

In Nederland vaak waargenomen op boerenwormkruid en jacobskruiskruid (AJL eigen waarneming).

Mogelijke broedparasieten zijn *Nomada rufipes* en *N. roberjeotiana* (BISCHOFF 1927, PEETERS 1998B, PERKINS 1919, SMIT & VAN DER MEER 2007, STÖCKHERT 1933, THEUNERT 2006A).

Andrena distinguenda kruisbloemzandbij

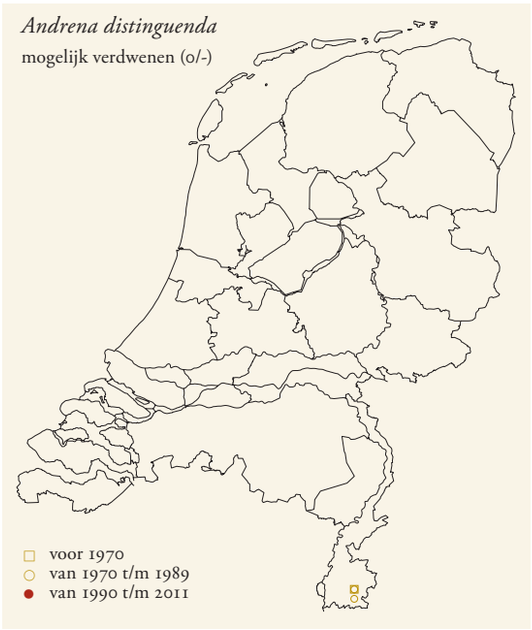
TP

In het veld niet te onderscheiden van andere kleine zandbijen. Herkenbaar aan lengterimpels op kopschild. Voor verschillen met zeer verwante *A. nitidula* Pérez, 1903 (niet in Nederland) zie Burger & Herrmann (2003). Lengte 6-8 mm.

Verspreiding

Europa, met name Oost- en Zuidoost-Europa. Bereikt in Nederland de noordwestrand van het areaal (BURGER & HERRMANN 2003).

In Nederland pas in 1946 voor het eerst aangetroffen, in Ransdaal (LI; SANDERS 1951). Ook daarna in Zuid-Limburg slechts zelden gevonden, voornamelijk in de omgeving van Colmont in 1962, 1967 en 1972, waarschijnlijk op de Wrakelberg. De meest recente waarneming stamt uit Wahlwiller (LI) in 1983. Het is twijfelachtig of er zich nog een populatie binnen onze grenzen bevindt. Door de geringe grootte en het gespecialiseerde bloembezoek wordt deze soort misschien over het hoofd gezien.



Habitat

Akkerranden en kalkgraslanden zijn waarschijnlijk de voorkeursbiotopen. Voor Zuidwest-Duitsland worden ruderale terreinen genoemd (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Uit Nederland zijn weinig gegevens over de vliegtijd beschikbaar. Burger & Herrmann (2003) noemen voor Europa 15 maart tot 20 juni.

Nestelt in zelfgegraven holten in de grond, waarschijnlijk solitair (KOCOUREK 1966).
Gespecialiseerd op kruisbloemen, maar in ons land alleen bloembezoek bekend van sleedoorn (twee mannetjes).
Koekoeksbijen zijn niet bekend.

Andrena dorsata wimperflankzandbij

AJL

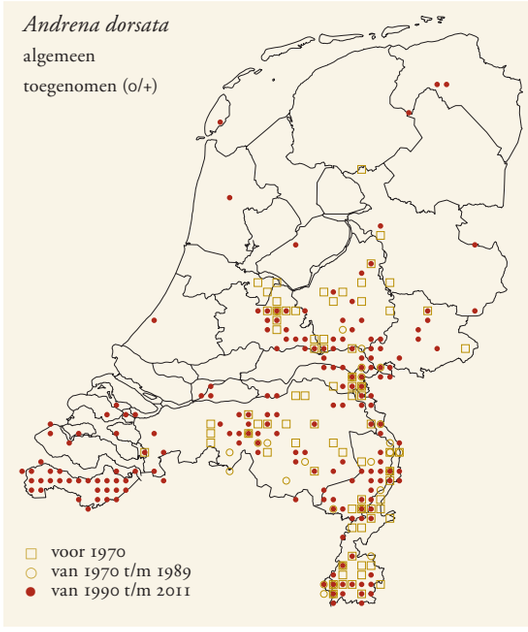
Borststuk van vrouwtje bovenop oranjebruin behaard, overige delen grauwwit behaard. Dunne witte haarbandjes op tergiet 3-5; haarbandjes op eerste tergieten op midden onderbroken. Scopa wit. Mannetje lijkt op vrouwtje, maar haarbandjes op tergieten ijler en grauwer. Gezicht bij beide seksen lichtbruin behaard en achterste schenen en tarsen oranjerood. Te verwarren met *Andrena combinata*. Lengte 9-10 mm.
Warncke (1967a) onderscheidt *A. propinqua* (Schenck, 1853) als ondersoort van *A. dorsata*, maar Schmid-Egger & Scheuchl (1997) beschouwen beide als verschillende soorten. Dylewska (1987) en Gusenleitner & Schwarz (2002) beschouwen ze echter als één soort. Deze laatste opvatting wordt hier gevolgd.

Verspreiding

Van Europa, Noord-Afrika en Midden-Oosten (DYLEWSKA 1987). In Europa van Zuid-Zweden tot in Zuid-Spanje en Turkije en van het zuiden van Groot-Brittannië tot aan de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland algemeen in de zuidelijke helft, met name in Limburg, langs de grote rivieren en in Midden-Brabant. Recent ook in de noordelijke helft van het land waargenomen.

Habitat

Uiteenlopende open biotopen, zoals bosranden, heidetereinen, schraalgraslanden, uiterwaarden, dijken, groeven en grote parken.





Wimperflankzandbij *Andrena dorsata*, mannetje.

Levenswijze

Twee generaties. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. De eerste generatie overwintert vermoedelijk als imago (WESTRICH 1989A), de tweede ontwikkelt zich in de lente en verschijnt vroeg in de zomer.
Nesten worden solitair of in kleine aggregaties aangelegd in schaars begroeide klei-, leem, lösss- of zandbodems op hellingen, paden en steilwanden (PERKINS 1919, WESTRICH 1989B).
Polylectisch op allerlei kruiden, struiken en bomen (DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). De eerste generatie is veel op braam, ereprijs, kool, paardenbloem en wilg aan te treffen, de tweede vliegt met name op schermbloemen als gewone berenklauw en peen.
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada zonata* (BLÜTHGEN 1951, KOCOUREK 1966), endoparasiet is de waaiervleugelige *Stylops melittae* (SMIT & SMIT 2005).

Andrena falsifica zadeldwergzandbij

TP

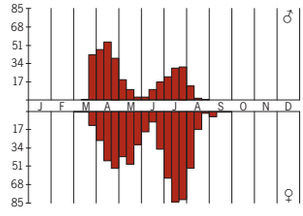
Vrouwtje te onderscheiden van andere dwergzandbijen uit de *minutula*-groep aan verhoogde en glanzende achterrand van tergiet 1, dat hierdoor zadelvormig is. Mannetje alleen aan genitaliën te herkennen. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

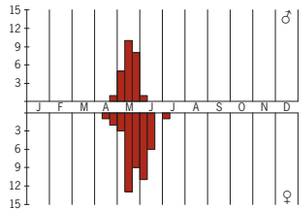
Europa en aangrenzende delen van Azië, van Midden-Zweden tot Midden-Spanje en Midden-Italië, en van Engeland tot in de Oeral. In Zuid-Europa alleen in berggebieden (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland verspreid waargenomen op de hogere zandgronden en in Zuid-Limburg.

Habitat

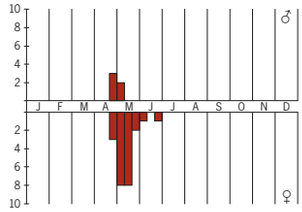
Bosranden; in Nederland vooral op schrale graslanden, ruderale terreinen, zandpaden, bermen en akkers van heide- en hoogveengebieden. Nestelt zowel in zandige als in lemige grond.



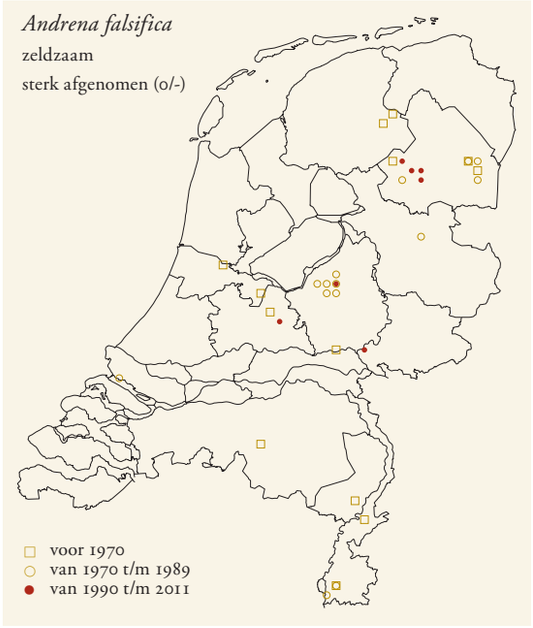
Andrena dorsata



Andrena falsifica



Andrena ferox



Levenswijze

Eén generatie.

Nestelt solitair en graaft zelf een nest in de grond. Van de nestbiologie is niets bekend.

Waarschijnlijk polylectisch. In ons land aangetroffen op gewone ereprijs, paardenbloem, tormentil en vijfvingerkruid (zie ook WIERING 1958). In Zuidwest-Duitsland zijn voorjaarsganzerik en gewone ereprijs genoemd als pollenbronnen (FROMMER 2001, WESTRICH 1989B).

Koekoeksbij is waarschijnlijk *Nomada flavoguttata*, die ook bij de meeste andere dwergzandbijsoorten parasiteert.

Andrena ferox eikenzandbij

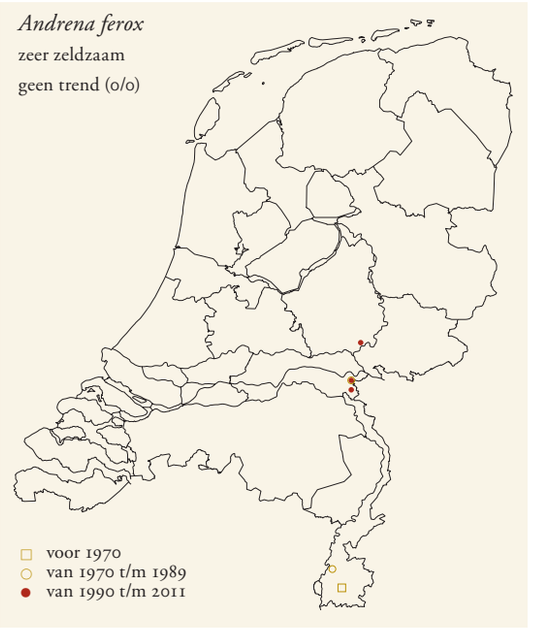
JS

Grote *Andrena* met oranje achterschenen, bij vrouwtje bovendien oranjerood behaard. Mannetje met deels rood achterlijf. Mannetje met opvallend brede kop, kaken zonder tand aan binnenkant. Lengte vrouwtje 12-13 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding

Europa en zuidwestelijk Azië. In Europa van Polen tot Spanje en van Groot-Brittannië tot Turkije.

In Nederland bekend van enkele oude vangsten in Zuid-Limburg en recent van één nestplaats in Berg en Dal bij Nijmegen. In 1991 is een vrouwtje bij Rheden (GE) gevangen (SMIT 2001). In het hele verspreidingsgebied zeldzaam.



Habitat

De vliegplaats in Berg en Dal (GE) is een extensief begraasde, glooiende ponyweide met een rij oude eikenbomen, gelegen naast bos. De nesten bevinden zich in een op het zuiden gerichte helling. Nestelt in Duitsland in structuurrijke, oude bosranden (TISCHENDORF & FROMMER 2004, WESTRICH 1989B). In Engeland open loofbossen (EDWARDS & TELFER 2002). Kocourek (1966) noemt als habitat zuidranden en zonnige bermen van boswegen van voornamelijk eikenbossen.

Levenswijze

Eén generatie. De paring vindt plaats op een hoogte van vier tot vijf meter, op de bladeren van bomen (KOCOUREK 1966, LEYS 1978).

Nestelt communaal: tot ongeveer 80 vrouwtjes maken gebruik van dezelfde, vrij grote nestingang in de grond. De nestgang is meer dan 30 cm diep, met zijgangen in alle richtingen. Elke zijgang eindigt in een broedcel. Nadat een cel bevoorraad is, wordt de zijgang dichtgemaakt met aarde (LEYS 1978).

Pollenanalyse uit broedcellen in Nederland (LEYS 1978) en Engeland (EDWARDS & TELFER 2002) geven aan dat de vrouwtjes monolectisch zijn op zomereik. Volgens Westrich (1989b) is de soort echter polylectisch, met voorkeur voor zomereik, en foerageert ze ook op Spaanse aak en tweestijlige meidoorn. Mogelijk zijn deze gegevens deels gebaseerd op exemplaren die alleen nectar verzamelden.



Vrouwtjes van de communaal nestelende eikenzandbij *Andrena ferox* bij het nest.

Belangrijkste broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada mutica* (SMIT 2006A, WESTRICH 1989B). *Nomada marshamella* is als zekere broedparasiet uit de nesten opgegraven, maar die parasiteert waarschijnlijk slechts incidenteel bij *Andrena ferox* (SMIT 1996). Mogelijk is ook *Nomada flava* incidentele broedparasiet (EDWARDS & TELFER 2002).

Andrena flavipes grasbij

AJL

Achterranden van tergiet 2-4 met crèmekleurige haarbandjes. Beide seksen met lichtbruin behaarde kop en borststuk. Scopa van vrouwtje oranjebruin. In het veld te verwarren met *Andrena gravida*, maar deze is groter en heeft witte gezichtsbeharing. Lengte vrouwtje 11-13 mm, mannetje 9-11 mm.
Binnen Europa worden drie ondersoorten onderscheiden. In Nederland vliegt *A. f. flavipes* (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

Verspreiding

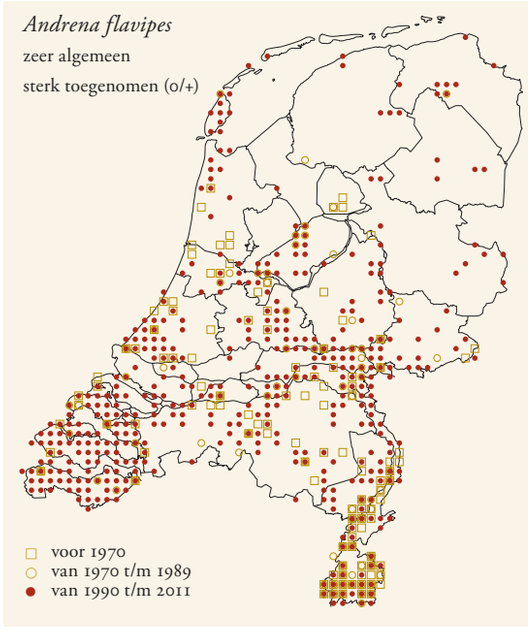
Van West-Europa en Noord Afrika tot in de noordelijke Himalaya (DYLEWSKA 1987). In Europa van Zuid-Zweden tot in Zuid-Spanje en van het zuiden van Groot-Brittannië tot aan de Oeral en de Kaukasus (CEDERBERG & NILSSON 2000, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In zuidelijk Nederland een van de algemeenste *Andrena*-soorten, in de noordelijke helft schaarser, maar wordt daar recent meer waargenomen.

Habitat

Zeer uiteenlopende terreinen, zoals bosranden, heidegebieden, duinen, dijken, uiterwaarden, groeven, parken en stadstuinen.

Levenswijze

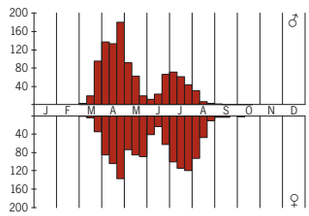
Twee generaties. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes, maar vanaf eind april mei zijn vrouwtjes talrijker (AJL eigen waarneming).





Grasbij *Andrena flavipes*, vrouwtje.

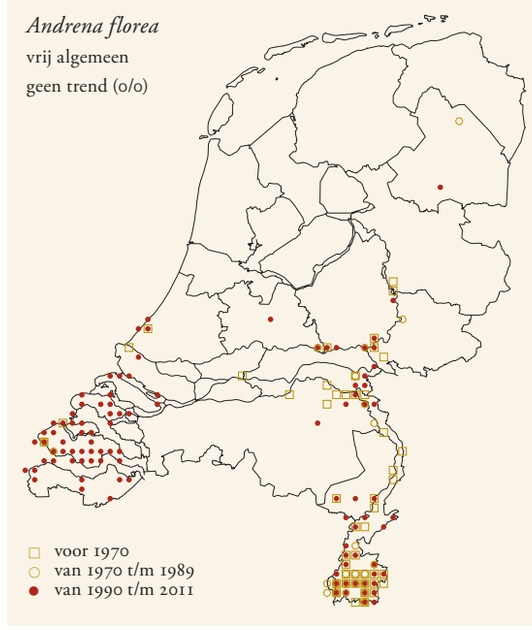
De mannetjes patrouilleren in een slingerende lijnvormige vlucht laag over de nestaggregatie op zoek naar verse, pas uitgevlogen vrouwtjes, waarmee ze ter plekke paren (AJL eigen waarneming). Ze oriënteren zich op de geur van de nesten en het omliggende substraat. Mannetjes worden voornamelijk aangetrokken door de oranjekleurige achterschenen van de vrouwtjes (BUTLER 1965). Beide seksen kunnen meerdere malen paren (BUTLER 1965).
De nesten worden vooral gegraven in stevige, kleiige of lemige, schaars begroeide grond, bijvoorbeeld dijken, gazons of langs onverharde wegen, meestal niet meer dan een decimeter van oude of bestaande nesten (BUTLER 1965, HALLMEN 1993, DE ROND 2004, WESTRICH 1989B). Nestlocaties worden soms jarenlang gebruikt (AJL eigen waarneming). Door een plotselinge toename van geschikte nestelgelegenheid kan een populatie in enkele jaren zeer sterk groeien, waarna bij dichtgroeien de aantallen weer afnemen (CALLE & DOBBELAAR 2007; AJL eigen waarneming). Tijdelijke overstroming van nestplaatsen tijdens de winter wordt goed verdragen (CALLE & DOBBELAAR 2007).
Broedcellen liggen aan het einde van korte zijgangen op 16-23 cm diep (MARIKOVSKAYA 1972, SCHINDLER 2005) en zijn ongeveer 13 × 7 mm (SCHINDLER 2005).
Polylectisch op allerlei bomen en kruiden (ALFKEN 1913, CHAMBERS 1946, 1968, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). In Nederland vliegt de eerste generatie veel op paardenbloem en wilg (AJL eigen waarneming), de tweede vooral op composieten als boerenwormkruid en jacobskruiskruid en op vlinderbloemen als klavers en luzerne (DYLEWSKA 1987). De soort vliegt tevens op fruitbomen als appel, peer en zoete kers en speelt mogelijk een rol bij de bestuiving ervan (CHAMBERS 1946, DYLEWSKA 1987, WESTRICH 1989A).
Broedparasieten zijn *Nomada fucata* en de wolzwever *Bombylius major* (CALLE & DOBBELAAR 2007, PERKINS 1919, SCHINDLER 2005, WESTRICH 1989B). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is endoparasiet (SMIT & SMIT 2005). In Zeeland groef een groene specht diepe gaten om de larven en poppen te bemachtigen (CALLE & DOBBELAAR 2007).



Andrena flavipes



Heggenrankbij *Andrena florea*, mannetje.



Andrena florea heggenrankbij

TP

Een van de zwartrode zandbijen, in het veld meestal goed herkenbaar aan rode kleur op eerste en tweede achterlijfssegment in combinatie met bloembezoek op heggenrank. Lengte 11-13 mm.

Verspreiding

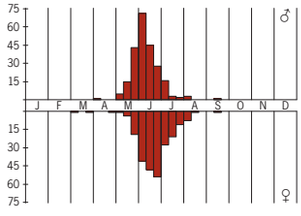
Europa en aangrenzende delen van Azië en Noord-Afrika. In Europa van Nederland en Noord-Duitsland tot aan de Middellandse Zee en van Zuid-Engeland tot voorbij de Kaspische zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vrij algemeen in Zuid- en Midden-Limburg, het oostelijke rivierengebied en het zuidwesten. In het duingebied lokaal. De verspreiding valt samen met die van heggenrank.

Habitat

Houtwallen, heggen, struwelen en bosranden met heggenrank. Bij voldoende aanbod van de waardplant kan de soort ook in tuinen en parken aanwezig zijn. Nesten worden op vrijwel onbegroeide plekken gegraven, bijvoorbeeld zandpaden of door koeien betreden grond.

Levenswijze

Eén generatie. Extreem vroege (8 maart 1997, Milsbeek (LI), vrouwtje; 28 maart 2003, Savelsbos (LI), vrouwtje; eind maart 2004, Koudekerke (ZE), vrouwtje) en late waarnemingen (11 september 2003, Vrouwenpolder (ZE), drie verse mannetjes en een vrouwtje) (CALLE & JACOBUSSE 2008, SMIT & SMIT 2006; databestand EIS-Nederland) duiden waarschijnlijk op te vroeg uitsluipen van overwinterende imago's.
Nestelt soms in aggregaties. De nesten blijven tijdens de verzorgingsfase open, maar worden gesloten tijdens de middaguren. De broedcellen liggen op een diepte van 5-10 cm en hun celwanden zijn voorzien van kleine druppels van een onbekende vloeistof (MALYSHEV 1926, 1935).



Andrena florea

Voor stuifmeel is deze zandbij in ons land geheel afhankelijk van heggenrank, wat ook is bevestigd door pollenonderzoek (DINGEMANS-BAKELS 1972, WESTRICH 1989B). Stuifmeel wordt vooral 's morgens verzameld, voordat andere bloembezoekers op heggenrank actief worden. Hoewel de nectarhoeveelheid van heggenrankbloemen laag is en vooral in de middag wordt geproduceerd, wordt door beide seksen ook nectar van deze plant verzameld (SCHRÖDER & LUNAU 2001A, 2001B). In ons land wordt ook wilde liguster als nectarbron gebruikt.
Ondanks vele observaties is tot dusverre geen broedparasiet waargenomen. De waaiervleugelige *Stylops melittae* is in de volwassen bijen aangetroffen als parasiet (SMIT & SMIT 2006).

Andrena fucata gewone rozenzandbij

JS

Nauwelijks te onderscheiden van veel andere soorten van *helvola*-groep. Vrouwtje met licht behaarde kop, borststuk boven roestbruin behaard, aan zij- en onderkant wit behaard. Mannetje met ijle haarband op achterrand van sterniet 2-4. Lengte vrouwtje 12-13 mm, mannetje 9-10 mm.

Verspreiding

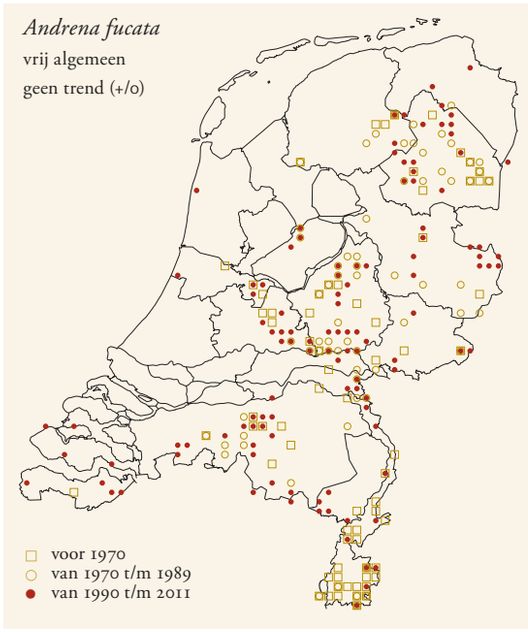
Heel Europa. In Zuid- en Oost-Europa zeldzaam (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vooral in de oostelijke helft, maar recent ook uit de duinen gemeld.

Habitat

Bosranden en parken, ook in steden.

Levenswijze

Eén generatie.
Nestelt solitair (KOCOUREK 1966) in zelf gegraven nesten in de grond.
Polylectisch, bekend van bloemen uit zes plantenfamilies (WESTRICH 1989B).
Nomada panzeri is zeer waarschijnlijk broedparasiet (PER-





▲ Vosje *Andrena fulva*, vrouwtje.

KINS 1919, WESTRICH 1989B), mogelijk ook *N. moeschleri* (SAURE 1995). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is in volwassen exemplaren aangetroffen (SMIT & SMIT 2005).

Andrena fulva
vosje

JS

Vrouwtje in het veld goed te herkennen aan dichte, roodbruine beharing op het borststuk en achterlijf, die scherp afsteekt tegen zwart behaarde onderkant. Mannetje met tergiet 1 tamelijk sterk behaard. Lengte vrouwtje 12-14 mm, mannetje 10-12 mm.

Verspreiding

Beperkt tot Europa. Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in Midden- en West-Europa. In Zuid-Europa schaars. In heel Nederland.

Habitat

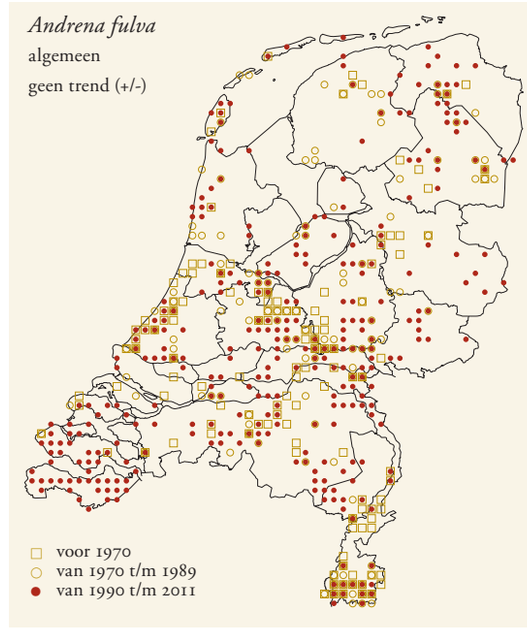
Vooral in urbane gebieden, in tuinen, plantsoenen en parken. Daarnaast in bosranden, ruigten en op (spoor)dijken.

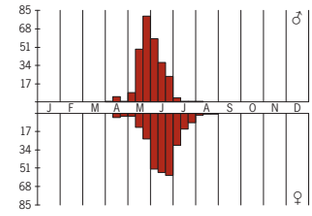
Levenswijze

Eén generatie. In het voorjaar verschijnen mannetjes ongeveer een dag eerder dan vrouwtjes. Twee dagen later bereikt het aantal mannetjes al zijn maximum, terwijl de vrouwtjes dan nog schaars zijn (BANASZAK 1994).

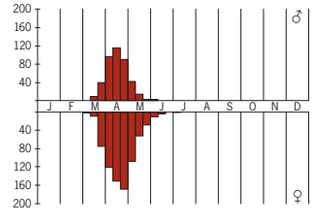
Bij de paring volgen mannetjes twee strategieën: ze patrouilleren langs struiken, vooral voedselplanten van vrouwtjes (HAAS 1960), of ze vliegen laag boven de grond in een zigzagpatroon (BANASZAK 1994). Wanneer een mannetje een rustend vrouwtje aantreft, dan stort hij zich zo wild op haar, dat beide op de grond vallen, waar vervolgens gecopuleerd wordt. Vrouwtjes graven hun nest zowel in kale grond als in grasvelden, vaak in aggregaties, die een grootte kunnen bereiken van duizend nesten. Dergelijke aggregaties kunnen zich jaren achtereen op dezelfde plek bevinden (GUSENLEITNER 1983, PAXTON & POHL 1999). Het nest is enkelvoudig en vertakt, de hoofdgang kan tot 55 cm diep zijn. Aan het einde van de hoofdgang worden zijgangen gemaakt, die eindigen in een broedcel. De broedcellen liggen 35-45 cm diep in de grond. De binnenwand van de broedcel wordt wordt bekleed met een uitscheiding uit de Dufourklier (BANASZAK 1994), die net als bij alle in de grond nestelende bijensoorten een aanzienlijke lengte heeft (8 mm). Het vrouwtje maakt 8-10 verzamelvluchten voor het bevoorraden van een broedcel (O'TOOLE & RAW 1991), die elk 15-100 minuten duren. Op een warme dag kan een vrouwtje maximaal vijf verzamelvluchten maken. De pollenvoorraad in een broedcel heeft een diameter van 6 mm. Na het bevoorraden van de broedcel wordt deze afgesloten met een zandprop. De larve spint geen cocon.

De vrouwtjes zijn polylectisch. Westrich (1989b) noemt tien plantenfamilies waarop de vrouwtjes stuifmeel verzamelen.





Andrena fucata



Andrena fulva

Nomada panzeri is zeker broedparasiet (PAXTON & POHL 1999), *N. signata* zeer waarschijnlijk ook (GUSENLEITNER 1983, PERKINS 1919, SCHROEDER 1922, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). In een nestaggregatie in Wales bedroeg de gemiddelde parasiteringsgraad door *N. panzeri* 17,9%. De waaiervleugelige *Stylops melittae* wordt tamelijk vaak aangetroffen in volwassen exemplaren. Bij mannetjes kan dit tot forse verandering in uiterlijk leiden, waarbij de beharing op het achterlijf veel sterker wordt. Paxton & Pohl (1999) hebben een paar soorten parasitaire vliegen gekweekt uit de nesten van *A. fulva:* de wolzwever *Bombylius major* en de bloemvlieg *Leucophora obtusa*.

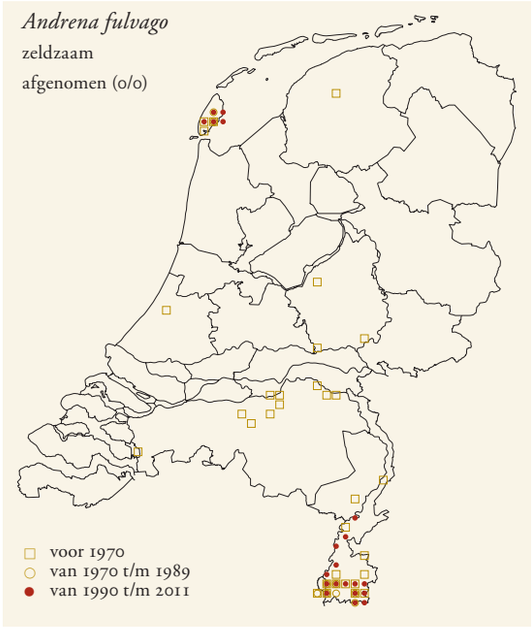
Andrena fulvago Texelse zandbij

JS

Achterlijf vrijwel onbehaard en glanzend. Achterschenen geel gekleurd. Vrouwtje met goudgele scopa en fimbria. Lengte 9-10 mm.

Verspreiding

Europa en Turkije.
In Nederland recent alleen in Zuid-Limburg en op Texel. Voorheen ook in Gelderland, Noord-Brabant, en Midden-Limburg.

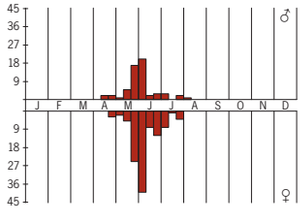


Habitat

Op Texel in uitlopers van de duinen nabij extensief beheerd weiland. In Zuid-Limburg in bloemrijke bermen, weilanden en tuinen. Volgens Westrich (1989b) is deze zandbij in Duitsland afhankelijk van extensief beheerde weilanden in combinatie met een goed ontwikkelde struik- en kruidenlaag.

Levenswijze

Eén generatie.
Het nest wordt gegraven in schaars begroeide lemige grond of zandgrond, solitair of in kleine aggregaties, soms onder struiken. Op Texel huist deze bij ook op de zogenaamde tuinwallen, waar een kleine aggregatie nestelt op een vastgetreden zandpad in uitlopers van de duinen. Hier vlogen in 2004 enkele mannetjes onder matige weersomstandigheden boven de aggregatie en zaten enkele mannetjes in de uitgangen van de nesten (JS eigen waarneming). Volgens Grünwaldt & Grünwaldt (1939) zijn de nesten lastig te vinden, omdat de nestingangen verstopt liggen en de vrouwtjes de ingang bovendien met zand afsluiten.
Oligolectisch, vliegt alleen op composieten, bij ons vooral muizenoor en gewoon biggenkruid. Westrich (1989b) noemt zeven plantensoorten voor Duitsland.
Waarschijnlijk is *Nomada integra* een broedparasiet (GRÜNWALDT & GRÜNWALDT 1939), mogelijk ook *N. femoralis* (KOCOUREK 1966).



Andrena fulvago

Andrena fulvata beemdzandbij

IR

Vrouwtje grotendeels geelbruin behaard met vosbruin borststuk. Gezicht met wisselend aandeel zwarte haren, scopa oranje. Mannetje met zeer lange kaken. Beharing van borststukrug grijsbruin, overigens wittig, gezicht wit behaard met aan randen zwarte haren. Beide seksen met opvallend brede tergietachterranden. Beide seksen lijken sterk op *Andrena angustior*, maar zijn hiervan vooral te onderscheiden door tergietachterranden: bij *A. fulvata* zijn deze mat en vlak, bij *A. angustior* spiegelglad en sterk ingedrukt. Daarnaast zijn er kleine verschillen in mannelijk genitaal. Lengte 8-10 mm.
Andrena fulvata is enige tijd beschouwd als ondersoort van *A. angustior* (DYLEWSKA 1987, WARNCKE 1967). Gezien enkele kleine maar structurele morfologische verschillen, deels sympatrisch voorkomen en ontbreken van overgangsvormen wordt nu uitgegaan van twee aparte soorten (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

Verspreiding

Beperkt tot West- en Midden-Europa, van Frankrijk tot Roemenië. Westrich (1989b) vermoedt dat de soort zich uitbreidt in de Duitse deelstaat Baden-Württemberg en dit is mogelijk ook het geval in Zwitserland (AMIET ET AL. 2010). Ook bekend uit het aan Nederland grenzende deel van Noordrijn-Westfalen en Luxemburg.
In 2010 voor het eerst in Nederland aangetroffen: één mannetje bij Noorbeek (LI). In 2011 zijn in dezelfde omgeving vier vrouwtjes gezien.

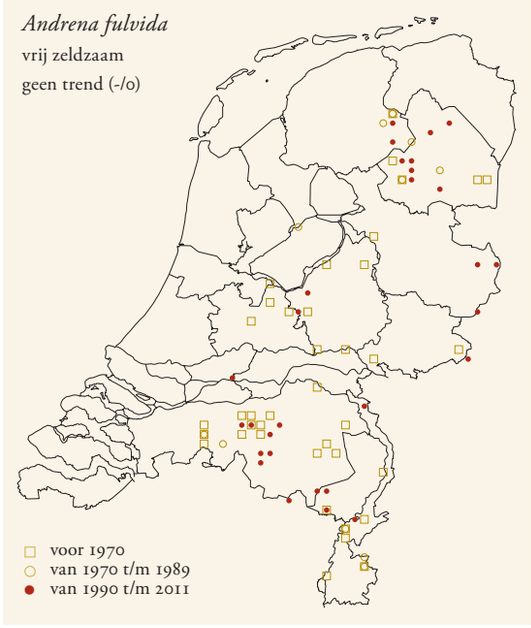
Habitat

In Midden-Europa vooral in enigszins parkachtige landschappen, met name nabij bosranden en open plekken in bossen, maar ook in randzones in agrarisch gebied en op schaars begroeide hellingen (FLÜCKIGER 1999, HERRMANN 1996, WESTRICH 1989B). Meer open gebieden worden geenszins gemeden en ook nattere milieus in beek- en rivierdalen worden bewoond.

Levenswijze

Eén generatie. Vliegt in Duitsland en Zwitserland van eind maart tot begin juni (AMIET ET AL. 2010, WESTRICH 1989B).





Vrouwtje graaft zelf nesten in de grond (HERRMANN 1996, WESTRICH 1989B). De eerste Nederlandse waarneming betreft een op een boomstam zonnend mannetje in een bosrand langs een vochtig grasland langs het riviertje de Noor (LI). Interessanter is echter de eveneens uit het Noordal stammende waarneming van een viertal vrouwtjes. Deze werden gezien op een paar vierkante meter van een op het zuiden gerichte, recent open gekapte hoge graft met veel kale grond. Het betrof hier vrijwel zeker een nestlocatie, al zijn er geen nestingangen ontdekt.
Polylectisch. Uit Nederland is geen bloembezoek bekend. Elders wordt onder andere stuifmeel verzameld van pinksterbloem, paardenbloem, ruwe berk, scherpe boterbloem en meidoorn (WESTRICH 1989B).
Gogala (1999) vermeldt *Nomada fabriciana* als koekoeksbij.

Andrena fulvida sporkehoutzandbij

AJL

Vrouwtje met kop en thorax bruingeel behaard, van onderen iets lichter. Tergieten glanzend, met korte donkere haartjes, beharing aan zijden iets dichter en bruingeel. Tergiet 5-6 zwartbruin behaard, achterranden met smalle doorschijnende achterrand. Poten donkerbruin, scopa bruingeel. Mannetje met bruingeel behaarde kop en thorax, glanzend achterlijf met korte grauwgele haartjes en iets langer behaarde zij- en achterranden van tergieten. Poten bruin met geelgrijze beharing. Vleugels bij beide seksen iets bruin getint. Lengte vrouwtje 9-10 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding

Beperkt tot Europa. Van Zuid-Finland tot in Italië en Bosnië-Herzegovina en van Midden-Frankrijk tot in Oekraïne (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland verspreid over de oostelijke helft, maar nooit talrijk. Zwaartepunt van de verspreiding ligt in Noord-Brabant.

Habitat

In bosgebieden met name langs bosranden, bospaden en open plekken in bos, daarbuiten op beschutte heideterreinen waar verspreid sporkehout staat (KOCOUREK 1966, PITTIONI & SCHMIDT 1943, WESTRICH 1989B).

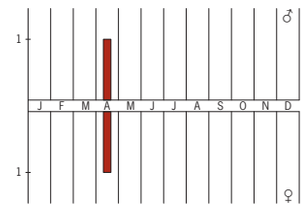
Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes vertonen zwermgedrag langs zonnig gelegen bosranden, vermoedelijk in de buurt van de nesten, waar zij rondom jonge loofbomen en struiken vliegen. Mogelijk zetten zij hierop geurvlaggen af om vrouwtjes te lokken. De paring vindt plaats op de bladeren (KOCOUREK 1966, STÖCKHERT 1933).
Nesten zijn tot op heden niet gevonden. Waarschijnlijk nestelt de soort solitair langs zonnige bosranden en op open plaatsen in bos (DYLEWSKA 1987).
Polylectisch, maar met voorkeur voor sporkehout. Daarnaast veel waargenomen op boterbloem, braam, framboos en gele composieten, waaronder gewoon biggenkruid (DYLEWSKA 1987, KOCOUREK 1966, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). Mannetjes zijn zonnend op struweel aan te treffen, minder vaak op bloemen (VAN DER VECHT 1928B).
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada opaca* (KOCOUREK 1966, STÖCKHERT 1933).

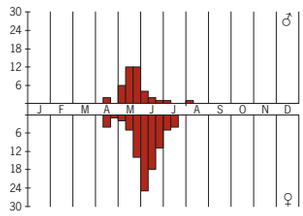
Andrena fuscipes heidezandbij

AJL

Vrouwtje met bruin behaard borststuk, brede aanliggende lichtbruine haarbanden op einde van tergieten. Fovea breed, lichtbruin. Bij mannetje borststuk lichtbruin behaard, overige delen crèmekleurig behaard, achterlijf met onduidelijke haarbandjes. Labrum met kleine uitstulping. Belangrijke aanvullende kenmerken zijn late vliegtijd en binding met struikhei (WESTRICH 1989B). Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.



Andrena fulvata

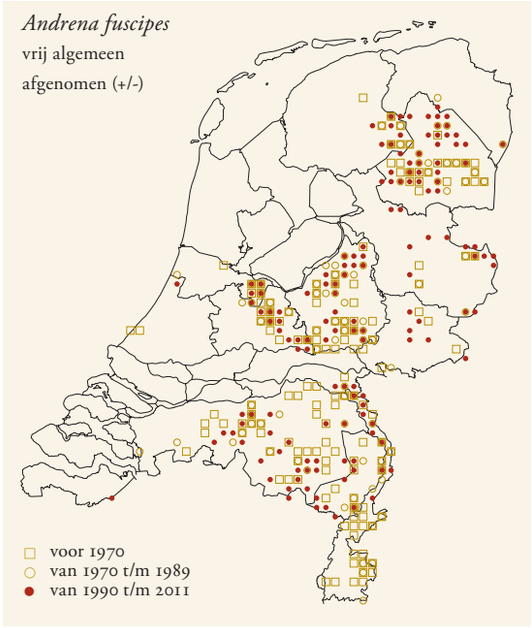


Andrena fulvida

Verspreiding

Beperkt tot Europa. Van Zuid-Scandinavië tot noordelijke helft van Spanje en van Ierland tot aan de Oeral (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland op de binnenlandse zandgronden, Zuid-Limburg en enkele plaatsen in de duinen met struikhei.



Habitat

Heideterreinen op binnenlandse zand- en lössgronden.

Levenswijze

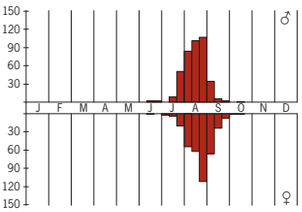
Eén generatie. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. Overwintert als prepop (GEBHARDT & RÖHR 1987).

Om vrouwtjes te lokken zet het mannetje geurvlaggen uit op bladranden van gras, op struikhei, andere kleine struiken en op bomen zoals dennen en berken, binnen een zone van enkele tientallen meters. Hij patrouilleert hierlangs in vaste banen van ongeveer 25 cm breed tot op 2,5 m hoogte (TENGÖ 1979). Mannetjes trekken ook elkaar aan en vaak zwermen vele bijeen. Zij inspecteren elkaar voortdurend en werpen zich soms abusievelijk op elkaar (GEBHARDT & RÖHR 1987). De paring vindt vaak plaats in het vlieggebied van het mannetje (WESTRICH 1989A).

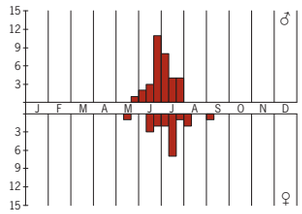
Het nest wordt in zand- of lössbodem tussen of bij struikhei gegraven. Nestelt solitair (GEBHARDT & RÖHR 1987), maar nesten liggen soms hooguit enkele meters uiteen (AJL eigen waarneming). Aan de hoofdgang van 10-15 cm diep liggen 1-4 onvertakte zijgangen met steeds een broedcel (GEBHARDT & RÖHR 1987). Het vrouwtje sluit de nestingangen niet af wanneer zij voedsel gaat verzamelen (WESTRICH 1989A).

Oligolectisch, foerageert uitsluitend op struikhei, maar is een enkele keer op andere planten zoals zandblauwtje aangetroffen (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B).

Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada rufipes* (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933), mogelijk ook *Sphecodes reticulatus* (ALFKEN 1939). Endoparasiet is de waaiervleugelige *Stylops melittae* (SMIT & SMIT 2005). Mannetjes vallen soms ten prooi aan de groefbijendoder *Cerceris rybyensis* (ALFKEN 1913).



Andrena fuscipes



Andrena gelriae

Andrena gelriae
Gelderse zandbij

AJL

In het veld niet te onderscheiden van andere vertegenwoordigers van *ovatula*-groep. Vrouwtje kop en borststuk lichtbruin behaard, tergiet 1-4 met fijne witte haarbandjes die op midden van tergiet 1-2 breed onderbroken zijn. Iets groter dan *Andrena ovatula*. Mannetje kop en borststuk geelgrijs behaard, achterlijf met witte haarbandjes die in het midden onderbroken zijn. Kleur van beharing kan snel verbleken. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 9-10 mm. Door Van der Vecht (1927) als nieuw voor de wetenschap beschreven aan de hand van exemplaren uit Gelderland en Noord-Brabant.

Er worden door diverse auteurs enkele andere ondersoorten genoemd, maar de status daarvan is onduidelijk. In Nederland vliegt *A. g. gelriae*. Gusenleitner & Schwarz (2002) beschouwen *A. g. producta* (Warncke, 1973) als geldige soort.

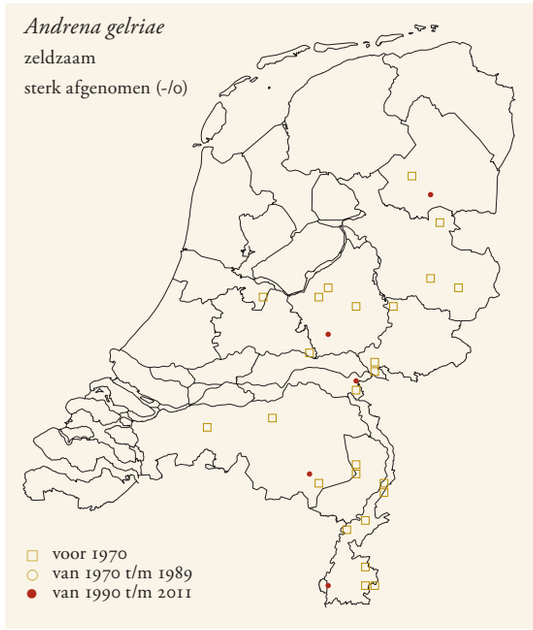
Verspreiding

Van Europa tot Oost-Azië. In Europa vrijwel overal, van het zuiden van Finland tot aan het Iberisch Schiereiland en van West-Frankrijk tot aan de Oeral en de Kaukasus. Niet in Ierland en Engeland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, TADAUCHI & XU 2003).

In Nederland verspreid in de oostelijke helft en in Zuid-Limburg. De soort lijkt zeer sterk achteruit te gaan, recent alleen bekend uit het oostelijke rivierengebied, Noord-Brabant en Limburg.

Habitat

Warm gelegen, droge en voedselarme graslanden (WESTRICH 1989B, PEETERS & REEMER 2003) en zonnige bosranden (WESTRICH 1989B). Sterk aangewezen op extensief beheerde, beschutte graslanden (WESTRICH 1989B).



Levenswijze

Eén generatie (ALFKEN 1939, WESTRICH 1989B), maar buiten Nederland schijnt de soort in twee generaties te vliegen (DYLEWSKA 1987, KOCOUREK 1966).

Er is geen voorkeur bekend voor een bepaalde bodemsoort om in te nestelen. De nestingangen kunnen zich tussen hoge vegetatie bevinden (DYLEWSKA 1987).

Oligolectisch op vlinderbloemen. Westrich (1989b) noemt esparcette, gewone rolklaver en rode klaver als pollenbron. Daarnaast zijn er waarnemingen op diverse andere vlinderbloemen en op barbarakruid, basterdwederik, braam, gewone dophei, gewone ereprijs, smeerwortel en wilgenroosje (ALFKEN 1939, DYLEWSKA 1987, KOCOUREK 1966, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1927; databestand EIS-Nederland).

Broedparasieten zijn niet met zekerheid vastgesteld maar *Nomada rhenana*, *N. striata* en *N. villosa* komen in aanmerking (DYLEWSKA 1987, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Andrena gravida
weidebij

JS

Beide seksen met doorlopende lichtgekleurde haarbanden op achterranden van tergieten. Van vrouwtje van verwante *Andrena flavipes* te onderscheiden door iets forsere formaat en witte beharing op zij- en onderkant van borststuk (*A. flavipes* is daar lichtbruin behaard). Mannetje met vrij lange witte beharing op clypeus (mannetje *A. flavipes* daar met bruine tot zwartbruine beharing). Lengte 12-14 mm.

Verspreiding

Voornamelijk in Midden- en West-Europa, enkele waarnemingen uit Rusland en Turkije. Ontbreekt in Scandinavië en op het Iberisch Schiereiland.

In Nederland verspreid in het westen, midden en zuiden, maar algemener in het rivierengebied en Zuid-Limburg dan in de rest van het land.

Habitat

Allerlei leefgebieden, met een voorkeur voor grazige terreinen: weiden, bermen, groeven, dijken en parken.

Levenswijze

Eén generatie (WESTRICH 1989B). Mogelijk is er een partiële tweede generatie, want er zijn waarnemingen uit juli en augustus.

Om de vrouwtjes te treffen vliegen de mannetjes rond voedselplanten. Ze vliegen vlak boven de grond in vliegbanen met vrij veel draaiingen, daarbij nemen ze voor een deel ook vlakbij staande bosjes op in hun vliegbaan (HAAS 1960).

De copulatie is waargenomen op wilgenkatjes (KOCOUREK 1966).

Het nest wordt gegraven op warmere plekken, die vaak spaarzaam begroeid zijn (KOCOUREK 1966).

Polylectisch, waargenomen op vier plantenfamilies (WESTRICH 1989B).

Zeer waarschijnlijk is *Nomada bifasciata* broedparasiet (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Andrena haemorrhoa
roodgatje

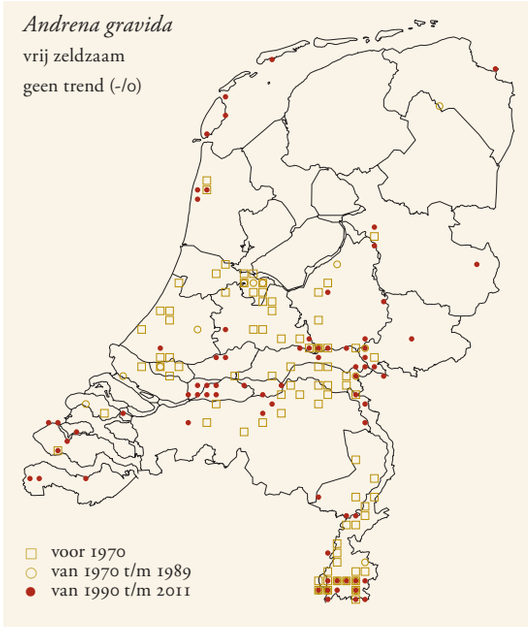
AJL

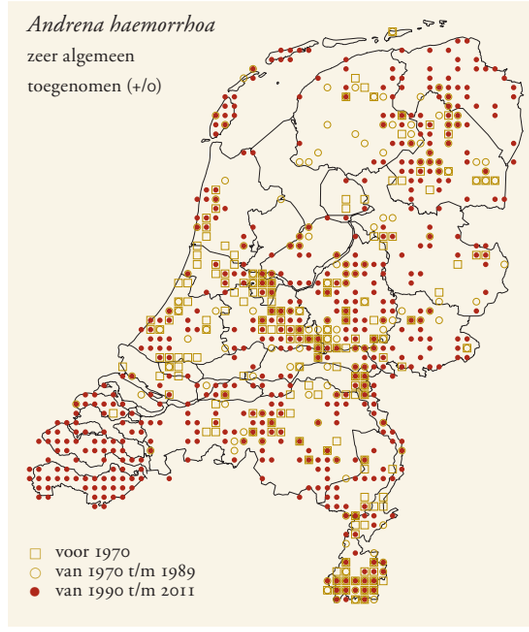
Vrouwtje te herkennen aan opvallend kaal achterlijf en korte oranjebruine beharing op bovenzijde van borststuk en achterlijfspunt. Propodeum wit behaard. Middenveld van propodeum bij beide seksen sterk gerimpeld. Achterste schenen en tarsen oranjerood. Lengte 9-11 mm.

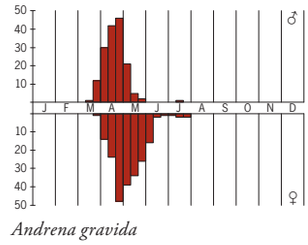
Verspreiding

Europa tot in Japan (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). In Europa van Noord-Scandinavië tot in Centraal-Spanje en van Ierland tot aan de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

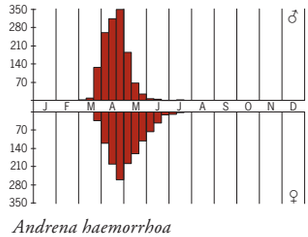
In Nederland een van de meest talrijke en wijdverspreide *Andrena*-soorten.







Andrena gravida



Andrena haemorrhoa

Habitat
Zeer uiteenlopende terreinen, bijvoorbeeld bosranden, duinen, heidegebieden, kapvlakten, landbouwgebieden, parken, stadstuinen en uiterwaarden.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. Overwintert vermoedelijk als imago (WESTRICH 1989A).
Om vrouwtjes te lokken zet het mannetje geurvlaggen af op heggen, struiken of kleine bomen en vliegt voortdurend hierlangs heen en weer. Vaak worden daarvoor wilgen gebruikt, waar de mannetjes individuele katjes afspeuren naar foeragerende vrouwtjes. Hierbij wordt een afgebakende vliegzone aangehouden, bijvoorbeeld rondom een of meer struiken. Geurvlaggen trekken zowel vrouwtjes als andere mannetjes aan. Mannetjes kunnen soms met tientallen tegelijk om een struik of boom zwermen (PERKINS 1919; AJL eigen waarneming). Hierbij worden meer geurvlaggen afgezet op dezelfde locatie waardoor deze elkaar versterken, mogelijk worden de paringskansen voor alle mannetjes vergroot (HAAS 1960, TENGÖ 1979). De paring vindt plaats op of rond deze vliegzones, vaak proberen meer mannetjes met één vrouwtje te paren (ALFKEN 1913, HAAS 1960, TENGÖ 1979).
De vliegzones liggen meestal tussen 0,5-2,5 m hoogte, maar op warme dagen wel tot op 5 m. Bij aanvang van de vliegtijd, wanneer de temperaturen lager zijn, vliegen de mannetjes zeer laag over de bodem op zoek naar pas verschenen vrouwtjes (TENGÖ 1979).
Nesten liggen, solitair of in kleine aggregaties, op uiteenlopende, schaars begroeide plaatsen zoals gazons, hellingen, slootwallen of zandpaden (WESTRICH 1989B), zonder voorkeur voor grondsoort. Het nest bestaat uit een hoofdgang met aan het einde een of meer nestcellen aan korte zijgangen (POPOVA 1983).
Polylectisch op allerlei kruiden, struiken en bomen, maar veel waargenomen op paardenbloem en wilg. Vliegt ook op allerlei fruitbomen en speelt mogelijk een rol in de bestuiving ervan (ALFKEN 1913, CHAMBERS 1946, 1968, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989A, 1989B).
Broedparasieten zijn zeer waarschijnlijk *Nomada moeschleri* en *N. ruficornis* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, SAURE 1995, SMIT & MEGENS 2006, STÖCKHERT 1933). Mogelijk komen ook de wolzwever *Bombylius major* en de oliekever *Meloe proscarabaeus* als broedparasieten in aanmerking: Bols (1938) geeft een levendige beschrijving van beide bij een nestaggregatie van *Andrena haemorrhoa*. De waaiervleugelige *Stylops melittae* is endoparasiet van de volwassen bijen (SMIT & SMIT 2005).
Bij bedreiging laat *A. haemorrhoa* zich soms vallen en houdt zich dood (ALFKEN 1913, PERKINS 1919). Alfken (1913) nam dit vaak waar en meende zelfs dat het typerend is voor *A. haemorrhoa*.

Andrena hattorfiana knautiabij

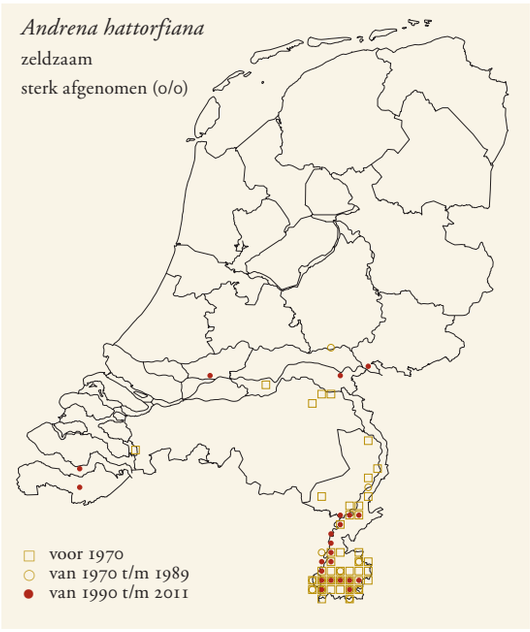
MRE

Grote, slanke *Andrena* met (meestal) rode basis van achterlijf. Vrouwtje te herkennen aan lichte haarbandjes op achterlijf en oranjerood behaarde achterlijfspunt. Mannetje slanker en met langere antennen en wit kopschild. Makkelijkst te herkennen aan het bloembezoek op beemdkroon in combinatie met afmetingen en gedeeltelijk rood achterlijf. Lengte vrouwtje 13-16 mm, mannetje 14-16 mm.

Verspreiding
Vrijwel heel Europa, van Midden-Zweden en Finland tot aan de Middellandse Zee. In Duitsland wijd verspreid, maar achteruitgegaan en beschouwd als een gevoelige soort (WESTRICH ET AL. 1998). Ook in Zweden en Finland sterk achteruitgegaan (FRANZÉN & NILSSON 2004, PEKKARINEN 1998).
Beperkt tot Zuidoost-Nederland, met name in Limburg.



Knautiabij *Andrena hattorfiana*, vrouwtje.





Knautiabij
Andrena hattorfiana,
vrouwtje.

Buiten Limburg slechts een handvol vindplaatsen, met name in het rivierengebied. In het Zuid-Limburgse heuvelland op tientallen plaatsen. Verder op bloemrijke rivierdijken langs de Maas. Recent ook in het zuiden van Zeeland (CALLE & JACOBUSSE 2008).
In Nederland sterk afgenomen gedurende de afgelopen decennia en thans bedreigd (PEETERS & REEMER 2003). Dankzij deze status heeft de soort een plek gekregen in het Leefgebiedenbeleid van het Ministerie van EL&I (KALKMAN 2008). Voor de Zuid-Limburgse populaties is een beschermingsplan opgesteld met uitgebreide beheeradviezen, gericht op biotoopherstel (REEMER ET AL. 2008A, 2012).

Habitat

Droge, zonnige, matig voedselrijke tot enigszins schrale kruidenvegetaties met grote groeiplaatsen van beemdkroon. Dit kunnen natuurlijk beheerde (kalk)graslanden zijn, maar een groot deel van de vindplaatsen betreft gebieden die niet primair als natuur beheerd worden, zoals (randen van) weilanden, (spoor)wegbermen, holle wegen, kanaaldijken en bosranden (REEMER ET AL. 2008A, 2012, WESTRICH 1989B).
In Zuid-Limburg bleek de soort aanwezig op 90% van de locaties met minimaal 50 beemdkroonplanten. Bij maximaal 25 planten werd de soort op slechts 30% van de locaties gevonden. Dit suggereert dat de hoeveelheid beemdkroon een sterk bepalende factor is in het voorkomen van deze bij (REEMER ET AL. 2008A, 2012).

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes vliegen in snelle patrouillevluchten van bloem tot bloem, op zoek naar vrouwtjes om mee te paren.
Nestelt in zelfgegraven holen in de grond. De nesten zijn in Nederland nooit gevonden, maar uit Zweden is bekend dat ze gegraven worden in droge, spaarzaam begroeide, min of meer vlakke bodem. De ingang wordt niet gemarkeerd door een zandhoopje en is vaak aan het oog onttrokken door kruiden. Het nest is circa 30 cm diep en per nest worden gemiddeld zes broedcellen aangelegd, in elk waarvan een ei wordt gelegd. Naar schatting maakt een vrouwtje tijdens haar leven, dat 15-25 dagen duurt, niet meer dan 2-3 nesten (LARSSON & FRANZÉN 2007). Dit zou betekenen dat elk vrouwtje maximaal 12-18 nakomelingen heeft.
Vrouwtjes leggen voor het verzamelen van stuifmeel een gemiddelde afstand af van 46 m vanaf hun nestelplek. Hierbij overbruggen ze niet graag stukken land waar geen beemdkroon groeit, zelfs niet als deze slechts tien meter breed zijn, zoals onverharde wegen, stenen muren en bomenrijen (LARSSON & FRANZÉN 2007). Uit hetzelfde onderzoek bleek ook dat ongeveer 2% van de vrouwtjes nieuwe locaties koloniseert, op een maximaal waargenomen afstand van 900 m. De soort is dus erg plaatstrouw.
Het vrouwtje verzamelt stuifmeel van beemdkroon voor de larven. Sporadisch worden ook wel bloemen bezocht van duifkruid en centaurie, maar in Nederland speelt dit geen rol van betekenis. Ook mannetjes zijn regelmatig op beemdkroon te zien.
De broedparasiet is nog niet met zekerheid vastgesteld, maar is zeer waarschijnlijk *Nomada armata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

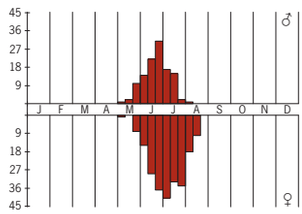
Andrena helvola valse rozenzandbij

TP

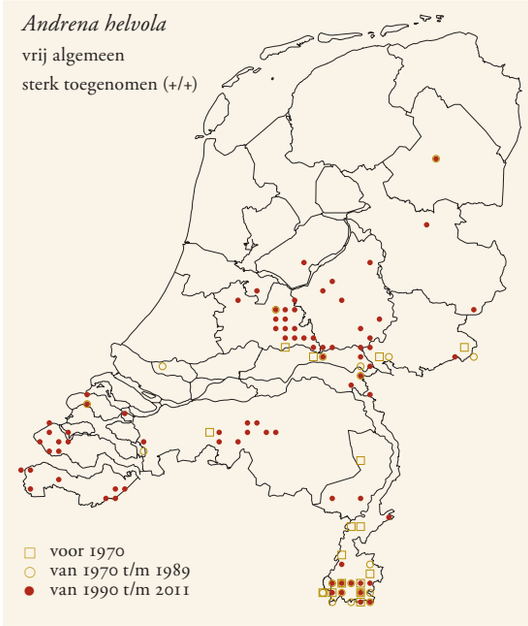
Vrouwtje met bruinige haarbanden op achterlijf. Lastig te herkennen: lijkt veel op *Andrena varians* en *A. mitis*. Gusenleitner & Schwarz (2002) sommen een aantal verschillen met verwante soorten op. Lengte 9-11 mm.

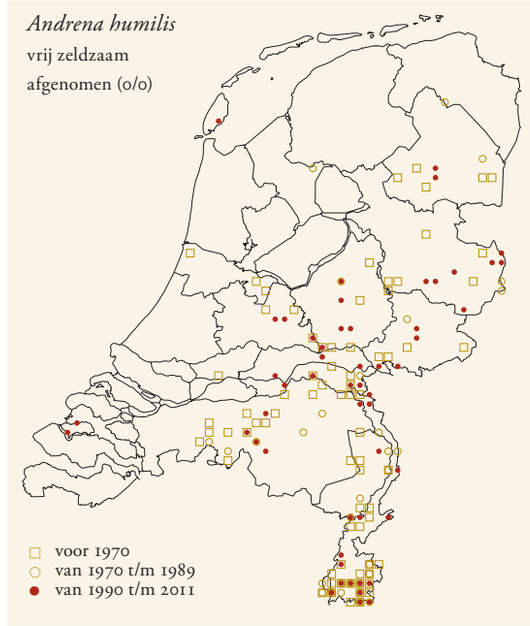
Verspreiding

Europa en Centraal-Azië. In Europa van het zuiden van Zweden en Noorwegen tot Zuid-Spanje en van Engeland tot in Rusland. In Zuid-Europa slechts in enkele berggebieden gevonden (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, WARNCKE 1988).
In Nederland verspreid waargenomen in Zeeland, Zuid-Limburg en op de hogere gronden in het oosten. Van der



Andrena hattorfiana





Vecht (1928b) meldde slechts één mannetje uit Valkenburg (LI), hetgeen erop duidt dat de soort pas recent algemener is geworden.

Habitat

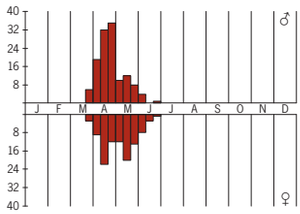
Bossen en stedelijke gebieden. Benno (1953) noemt de soort voor Montferland niet zeldzaam in cultuurterreinen. In Zeeland zowel op zandgronden als in kleigebieden.

Levenswijze

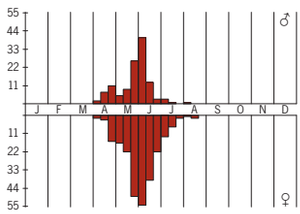
Eén generatie. De paring vindt plaats op bloemen. Nestelt solitair en graaft zelf haar nesten in de grond.

Polylectisch, bezoekt allerlei voorjaarsbloeiers, zoals blauwe bosbes, meidoorn, paardenbloem, sleedoorn, wilgen en de tuinplant weigelia. Struiken worden in ons land meer bezocht dan kruiden.

Als zeer waarschijnlijke koekoeksbij is *Nomada panzeri* bekend (STÖCKHERT 1933), mogelijk ook *N. moeschleri* (SAURE 1995). Tot op heden zijn uit Nederland twee mannetjes gemeld die geparasiteerd waren door waaiervleugeligen (SMIT 1994, SMIT 2001).



Andrena helvola



Andrena humilis

Andrena humilis paardenbloembij

TP

Vrouwtje met spaarzame beharing, matzwart achterlijf, gele scopa en gele achterlijfspunt. Achter-/binnenkant van achterdij met rij tandjes. Mannetje met witgele clypeus. Lengte 10-12 mm.

Warncke (1975) onderscheidt naast *A. h. humilis*, die bij ons voorkomt, nog vijf ondersoorten.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in China. In Europa van Finland tot aan de Middellandse Zee en van Ierland tot aan de Oeral (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). In Nederland verspreid in de oostelijke helft, daarnaast in Gaasterland (FR) en op Texel. Ritsema (1879) meldt een mannetje op 17 juni 1877 in de duinen bij Bloemendaal (NH), de enige waarneming uit de duinen van het vasteland. Tevens recent gevonden in Zeeland (CALLE & JACOBUSSE 2008).

Habitat

Extensief gebruikte graslanden, schrale bermen en rivierdijken.

Levenswijze

Eén generatie. Een late melding betreft een afgevlogen vrouwtje op 1 augustus (VAN DER VECHT 1928B). Volgens Dylewska (1987) vliegen in Zuid-Europa twee generaties.

De mannetjes patrouilleren vooral langs de drachtplanten. Nestelt in ons land in aggregaties, die zelden meer dan honderd nesten tellen. In Engeland gemeld van zeer grote kolonies in harde zandpaden die gedurende vele tientallen jaren achter elkaar aanwezig waren. De 4-5 broedcellen per nest liggen op een diepte van 12-25 cm (BONELLI 1964, PERKINS 1919, WOLF 1976).

Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, met name subfamilie Cichorioideae (WESTRICH 1989B). Een belangrijke waardplant in ons land is paardenbloem. Daarnaast zijn vrouwtjes waargenomen op gewoon biggenkruid, groot streepzaad en havikskruid. Vliegt in Zeeland vaak op muizenoor (CALLE & JACOBUSSE 2008). Van der Vecht (1928b) noemt muizenoor als belangrijkste vliegplant en ook het pollenonderzoek van Chambers (1968) in Engeland noemt alleen deze plant.

Als broedparasieten zijn *Nomada integra* (waarschijnlijk) en *N. femoralis* (zeker) bekend (STÖCKHERT 1933, 1954, TISCHENDORF & FROMMER 2004), evenals de nog niet uit ons land bekende *Sphecodes ruficrus* (Erichson, 1835) (HERRMANN 2006).

Andrena intermedia noordelijke klaverzandbij

TP

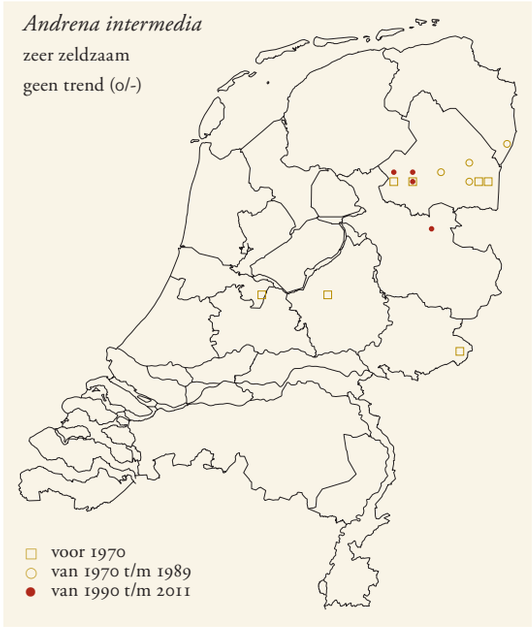
Vrouwtje in het veld niet met zekerheid te onderscheiden van overige vertegenwoordigers van *ovatula*-groep, maar

iets groter en met meer eivormig achterlijf (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). Mannetje goed herkenbaar aan bouw van genitaalorgaan. Lengte 9-12 mm.

Verspreiding

Europa en westelijk Azië. In Europa van Noord-Finland en Noord-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Nederland tot in het zuiden van Turkije (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland sporadisch en alleen op de centrale en noordelijke zandgronden waargenomen. De meeste waarnemingen komen uit Drenthe. Pas door Vegter (1977) voor het eerst uit ons land gemeld.



Habitat

Open, met heide begroeide plekken in bos en op heideterreinen met bloemrijke graslanden, bermen of braakliggende terreinen in de directe omgeving. Mogelijk vormen ook natte heidegebieden een belangrijke habitat voor deze soort (PATINY 2002).

Levenswijze

Eén generatie. Er worden meer mannetjes dan vrouwtjes gemeld uit ons land, waarschijnlijk omdat de eerste vrij makkelijk te determineren zijn en de laatste niet.

Nestelt in zelfgegraven holten in de grond.

Waarschijnlijk oligolectisch en gespecialiseerd op vlinderbloemen. In Nederland is alleen bloembezoek bekend van twee vrouwtjes op moerasrolklaver, een vrouwtje op bosbes en twee vrouwtjes op witte klaver (VEGTER 1977; databestand EIS-Nederland). Westrich (1989b) noemt voor Zuidwest-Duitsland rode klaver en pijlbrem. Patiny (1998) meldt uit Finland en voormalig Tsjechoslowakije bloembezoek op verschillende vlinderbloemen en smeerwortel, een ruwbladige, maar het is onduidelijk of dit nectar- of pollenbezoek betreft. Mannetjes zijn in ons land waargenomen op bosbes, braam, gewone dophei en moerasrolklaver (VEGTER 1977; databestand EIS-Nederland).

Waarschijnlijke koekoeksbij is *Nomada striata* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Andrena labialis donkere klaverzandbij

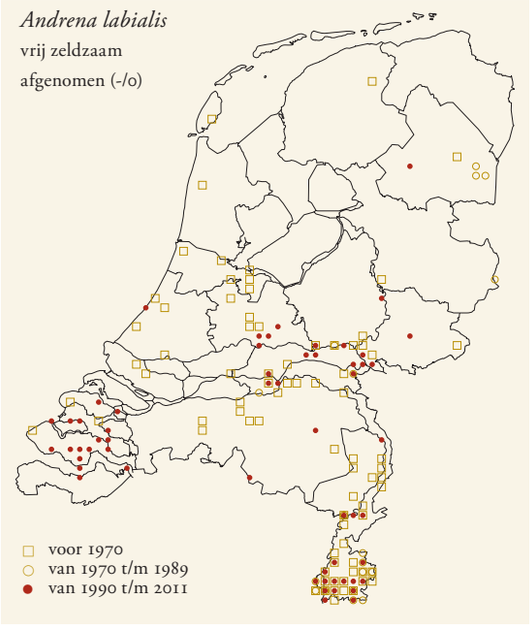
JS

Tamelijk forse bij, lijkt in eerste instantie op honingbij. Achterranden van tergiet 2-4 met smalle haarbandjes, voorste twee in het midden onderbroken. Gezicht van mannetje onder inplanting van antennen grotendeels geel. Lengte vrouwtje 13-14 mm, mannetje 11-12 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Klein-Azië tot in Kazachstan. In Europa van Finland tot Zuid-Spanje en van Engeland tot in Turkije.

In Nederland vooral in Zuid-Limburg en het rivierengebied, met enkele vangsten uit het westen en uit Drenthe.



Habitat

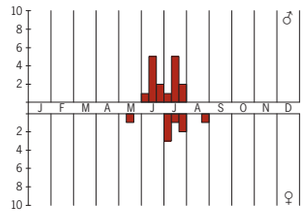
Extensief beheerde, bloemrijke graslanden. In ons land onder andere in uiterwaarden en kalkgraslanden.

Levenswijze

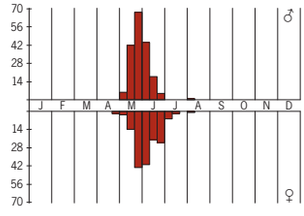
Eén generatie. Mogelijk is er een partiële tweede generatie, want er zijn vangsten uit augustus bekend.

De nesten worden zelf gegraven, zowel in de grond als in steilwandjes. Vaak in kleinere tot grotere aggregaties (WESTRICH 1989B). Waarschijnlijk communaal, want enkele vrouwtjes werken aan hetzelfde nest en herhaaldelijk gebruiken twee of drie vrouwtjes dezelfde nestingang (SOWA & MOSTOWSKA 1978, WESTRICH 1989B). Friese (1921) beschrijft een nest dat mogelijk van *Andrena labialis* is. De nestgang van een nest in een steilwandje boog na 10 cm recht naar beneden. Rondom de nestgang bevonden zich de broedcellen, waarvan de bovenste het eerste was aangelegd. Hierin zat een pop, in de onderste cellen zaten larven.

Waarschijnlijk oligolectisch op vlinderbloemen (WESTRICH



Andrena intermedia



Andrena labialis

1989B; databestand EIS-Nederland). Veel gevonden op rode en witte klaver. Vrouwtjes zijn daarnaast regelmatig te zien op bloemen uit andere families, maar daar drinken ze alleen nectar.
Zeer waarschijnlijk zijn *Nomada stigma* en *Sphecodes rubicundus* broedparasieten (MÖSCHLER 1938), mogelijk ook *N. mutabilis* en *N. fulvicornis* (KOCOUREK 1966). Sowa & Mostowa (1978) noemen ook sluipvliegen als parasieten. De mier *Lasius niger* rooft voedsel uit de nesten (SOWA & MOSTOWSKA 1978).



Ereprijszandbij
Andrena labiata,
mannetje.

Andrena labiata
ereprijszandbij

TP

Beide seksen met gedeeltelijk rood achterlijf. Mannetje met witte tekening op gezicht. In het veld goed herkenbaar. Lengte 7-10 mm.

Verspreiding

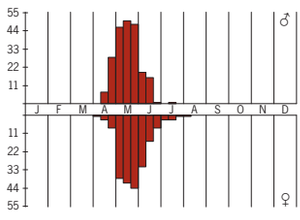
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Noord-Mantsjoerije. In Europa van Finland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland verspreid over het land waargenomen, maar zwaartepunten van de verspreiding liggen in Zuid-Limburg, het rivierengebied en de Hollandse duinen.

Habitat

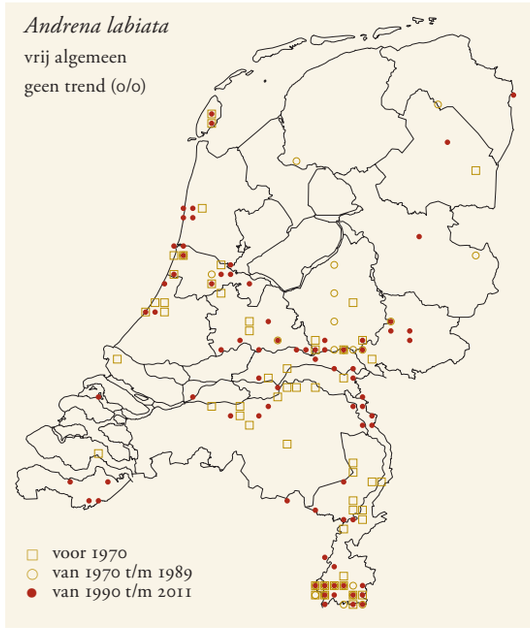
De soort heeft een brede biotoopkeuze en is aan te treffen in weinig bemeste graslanden, langs bosranden, op rivier- en spoordijken, in bloemrijke graslanden in duinen en in tuinen. Nestelt in zandige grond op niet te dicht begroeide plekken.

Levenswijze

Eén generatie. De ontwikkeling van ei tot volgroeide larve wordt beschreven door Janvier (1978). De imago's, die al eind september in de nesten aanwezig kunnen zijn, overwinteren (BOX 1919, COOPER 1947).
Nestelt meestal solitair, maar soms ook in grotere groepen (COOPER 1947, JANVIER 1978, PERKINS 1919). De nestbouw wordt uitgebreid beschreven door Janvier (1978).
Polylectisch met voorkeur voor ereprijs, vooral gewone en veldereprijs. Daarnaast zijn de vrouwtjes in ons land gevangen op allerlei andere planten, zoals akkerhoornbloem, boterbloem, braam, madeliefje, margriet, vijfvingerkruid, vogelmuur en zevenblad (BENNO 1943, VAN DER VECHT 1928B, VEGTER 1977). Westrich (1989b) noemt zeven plantenfamilies en Chambers (1968) vond pollen van twaalf plantensoorten uit zeven plantenfamilies.
Koekoeksbij is zeer waarschijnlijk *Nomada guttulata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, RAEMAKERS 2000, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).



Andrena labiata



Andrena lapponica
bosbesbij

JS

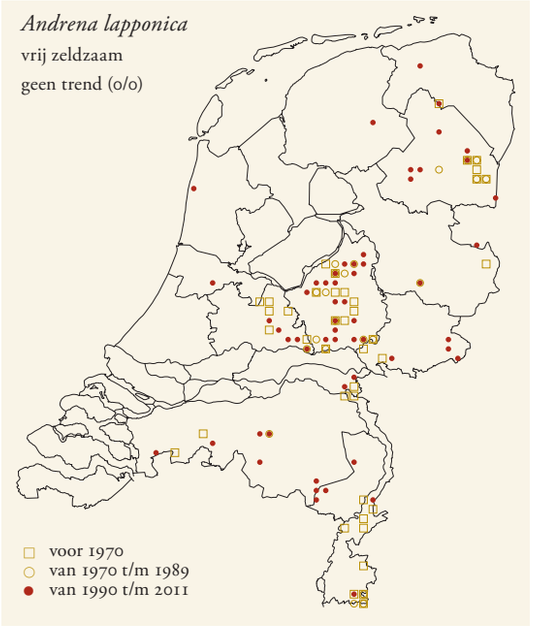
Moeilijk te onderscheiden van andere soorten uit *helvola*-groep, maar bloembezoek op bosbes helpt determinatie, want andere soorten uit *helvola*-groep doen dat niet of nauwelijks. Kop van vrouwtje bijna volledig zwart behaard, borststuk vosrood behaard en achterlijf grotendeels zwart behaard. Mannetje met sterk glanzend achterlijf, borststuk geelbruin en achterlijf wit behaard. Lengte vrouwtje 11-13 mm, mannetje 9-10 mm.

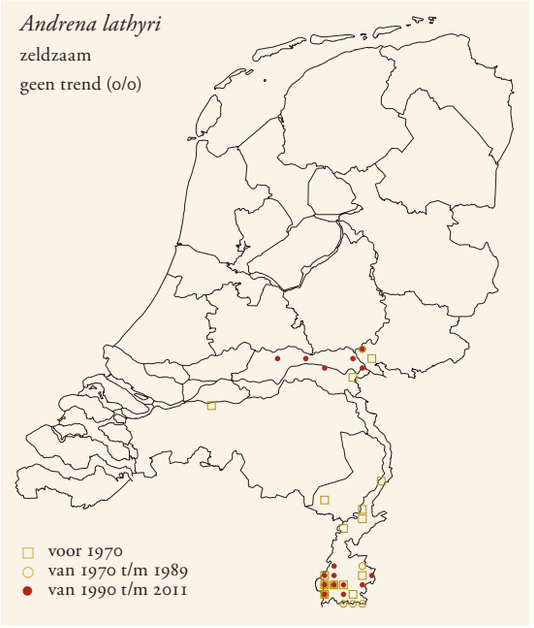
Verspreiding

Europa, vooral het midden en noorden, met erg veel vondsten in Finland. In Zuid-Europa sporadisch en alleen in bergstreken.
In Nederland op de hogere zandgronden, maar zeldzaam. In 1995 was er een vondst in de Noord-Hollandse duinen bij Hargen.

Habitat

Lichte bossen met veel bosbes, voornamelijk naaldbos.





Levenswijze
Eén generatie.
De nesten worden gegraven in onbegroeide bosranden, zandpaden en slootkanten, altijd in of langs bos. Vaak in kleine aggregaties, soms gemengd met *Andrena clarkella* (KOCOUREK 1966).
Oligolectisch. Vliegt op vroeg bloeiende planten uit de heifamilie, met name blauwe en rode bosbes. Wanneer de bosbesbloemen verregend of bevroren zijn, wijken de vrouwtjes uit naar andere planten zoals paardenbloem en gewone ereprijs (WESTRICH 1989B).
Zeer waarschijnlijk is *Nomada panzeri* broedparasiet (WESTRICH 1989B).

Andrena lathyri
wikkebij

JS

Grote *Andrena* met (deels) oranje achterschenen. Vrouwtje goed te onderscheiden van alle andere *Andrena*-soorten doordat laatste tergiet aan eind is ingesneden. Smalle haarbandjes op tergieten, bij vrouwtje op tergiet 2-4, eerste twee in midden onderbroken. Vrouwtje met oranjerode scopa en fimbria. Mannetje in het veld moeilijk van andere soorten te onderscheiden. Lengte 13-14 mm.

Verspreiding
Van West-Europa tot in Rusland en Iran. In Europa van Engeland tot in Spanje.
In Nederland in het zuidoosten. Recente vindplaatsen liggen alle uitsluitend in Zuid-Limburg en het rivierengebied.

Habitat
Open, droge en warme gebieden, zoals droge warme graslanden, dijken en spoordijken (SMIT 1997A). Westrich (1989b) noemt voor Duitsland droge, voedselrijke weiden, bosranden en braakliggend terrein. Volgens Kocourek (1966) in Tsjechië voornamelijk langs randen van loofbos en op kapvlakten.

Levenswijze
Eén generatie.
Mannetjes patrouilleren vaak langs heggenwikke (JS eigen waarneming). Volgens Kocourek (1966) vliegen ze vaak langs loofbomen en zitten ze op de bladeren, veelal van eiken.
De vrouwtjes nestelen solitair in lemige of zanderige grond.
Oligolectisch, vliegt op wikke en lathyrus. Belangrijkste pollenbron is heggenwikke (SMIT 1997A, WESTRICH 1989B). Andere pollenplanten zijn vogelwikke, veldlathyrus en smalle wikke (WESTRICH 1989B, SMIT 2008).
Broedparasiet is waarschijnlijk de wespbij *Nomada villosa* (STÖCKHERT 1933).

Andrena marginata
oranje zandbij

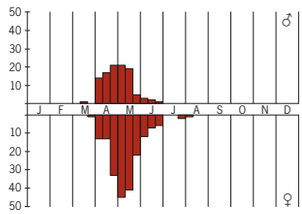
TP

Achterlijf grotendeels oranje, soms bijna geheel zwart. Mannetje met geelwit kopschild. Lengte 9-10 mm.
Vroeger ook wel duifkruidbij genoemd (LEFEBER 1983B, PEETERS ET AL. 1999).

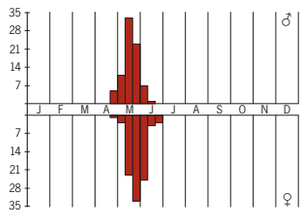
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië. In Europa van Midden-Zweden en Zuid-Finland tot in Noord-Spanje en Sicilië, en van Ierland tot in Rusland (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). De dichtstbijzijnde populaties vinden we in de Duitse Eifel en Schotland (BOWMAN & MACDONALD 2007, CÖLLN ET AL. 2005).
In Nederland voor 1950 in oostelijke deel lokaal gewoon (zie bijvoorbeeld BENNO 1949A). Sindsdien sterk afgenomen. Laatste exemplaar is gevonden in Maastricht in 1962.

Habitat
In ons land vooral in blauwgraslanden en heischrale graslanden.

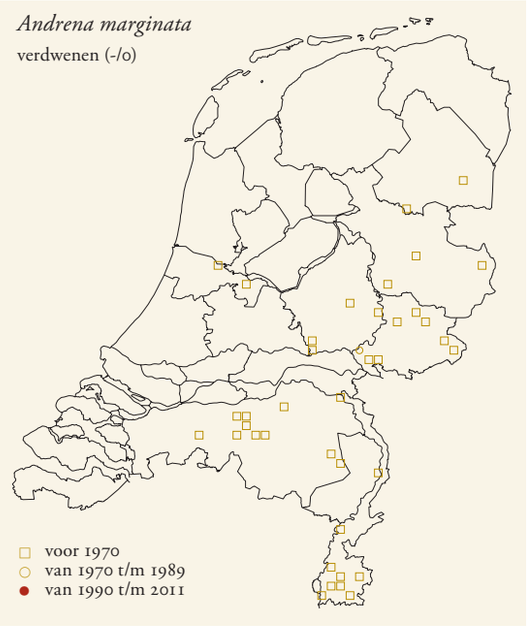
Levenswijze
Eén generatie.

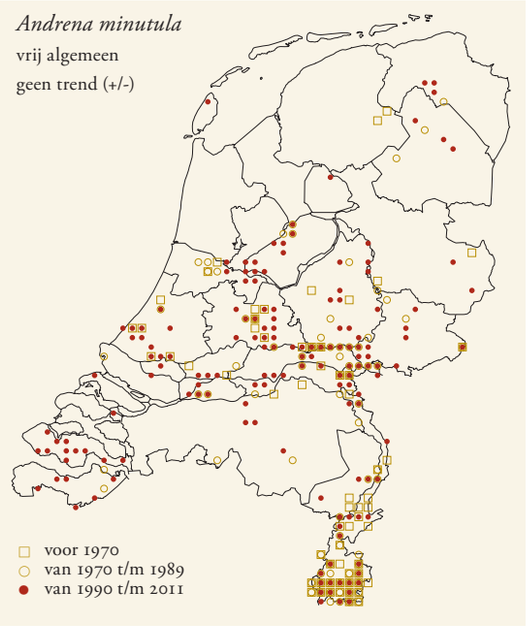


Andrena lapponica



Andrena lathyri

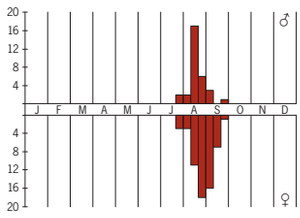




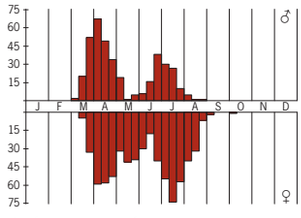


Gewone dwergzandbij
Andrena minutula,
mannetje.

Nestelt in zelfgegraven nesten in de grond, alleen of in kleine groepen.
Oligolectisch op soorten uit de kamperfoeliefamilie, in ons land vooral op blauwe knoop, maar drie vrouwtjes zijn op duifkruid gevangen. In Engeland wordt de soort tot de polylectische bijen gerekend met een sterke voorkeur voor bovengenoemde soorten (EDWARDS & TELFER 2001). Chambers (1968) vond bij drie vrouwtjes ook pollen van basterdwederik, braam en moerasspirea. Recent is in Schotland alleen bloemzoek op blauwe knoop waargenomen, uitsluitend tussen 11.00-15.00 uur (BOWMAN & MACDONALD 2007). Door verdroging en verruiging is blauwe knoop in ons land sterk achteruitgegaan en daarmee ook *Andrena marginata*. Op enkele voormalige vliegplaatsen waar blauwe knoop nog steeds talrijk voorkomt, heeft mogelijk ook versnippering en te vroeg maaien de soort parten gespeeld.
Koekoeksbij is zeer waarschijnlijk *Nomada argentata*, die uit ons land verdwenen is.



Andrena marginata



Andrena minutula

Andrena minutula gewone dwergzandbij

TP

Kleine zwarte zandbij, in het veld niet te onderscheiden van de andere dwergzandbijen van de *minutula*-groep. Mesonotum duidelijk en dicht gepuncteerd en clypeus nauwelijks gewelfd in vergelijking met *Andrena subopaca*. Mannetje van eerste generatie met zwarte haren op gezicht; tweede generatie daar met witte beharing. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Japan. In Europa van Zuid-Finland tot aan de Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, XU & TADAUCHI 2011).
In Nederland algemeen, maar schaars in de noordwestelijke zeekleigebieden.

Habitat
Echte ubiquist die kan worden aangetroffen van bossen, groeven en uiterwaarden tot in parken en tuinen.

Levenswijze
Twee generaties. Nestelt solitair op allerlei niet te dicht begroeide plekken, zowel in zand-, löss- als leembodems.
Polylectisch. Als voedselbron voldoet vrijwel iedere bloem die stuifmeel of nectar te bieden heeft: in het voorjaar van klein hoefblad tot zoete kers en in de zomer van gewone berenklauw tot guldenroede.
Nomada flavoguttata treedt zeer waarschijnlijk op als koekoeksbij.

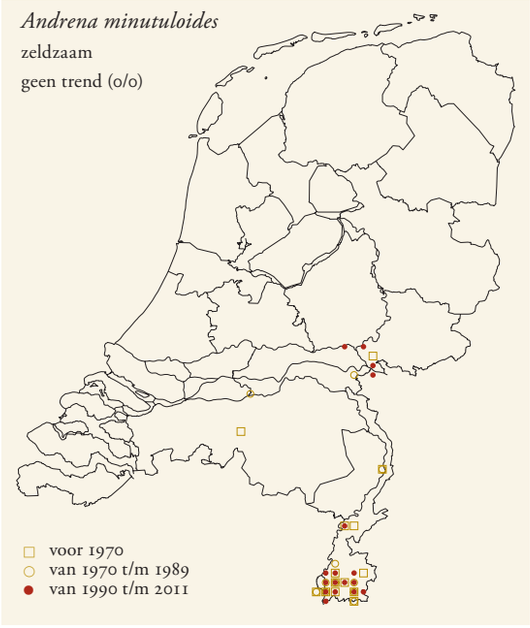
Andrena minutuloides glimmende dwergzandbij

TP

Dwergzandbij van *minutula*-groep, in het veld nauwelijks met zekerheid te onderscheiden van andere dwergzandbijen. Scutellum glanzend en maxillaire palpen distaal meer gedrongen dan bij *Andrena minutula*. Mannetje met licht-

gekleurde haren op gezicht. Vooral mannetjes van zomergeneratie moeilijk te onderscheiden van *A. minutula* (THEUNERT 2006A). Lengte 5-7 mm.
De status van *Andrena anthrisci* Blüthgen, 1925 wordt door Gusenleitner & Schwarz (2002) betwijfeld en zij nemen deze soort op als synoniem van *A. minutuloides*. Schwenninger (2009) geeft echter kenmerken waaruit blijkt dat *A. anthrisci* een goed te onderscheiden soort is. Of onder *A. minutuloides* in ons land meerdere soorten schuilgaan, moet nog onderzocht worden.

Verspreiding
Europa, aangrenzend Azië en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Finland tot de Middellandse Zee en van Engeland tot voorbij de Kaspische Zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vrijwel beperkt tot Zuid- en Midden-Limburg en de Gelderse Poort.



Habitat
Kalkgraslanden en andere warme schraallanden.

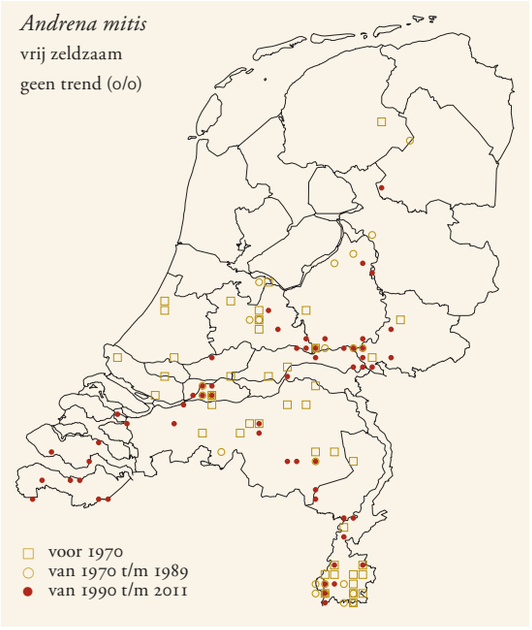
Levenswijze
Twee generaties.
Nestelt solitair in zelfgegraven holten in de grond.
Polylectische soort. In ons land zijn vrouwtjes van de eerste generatie aangetroffen op paardenbloem. Vrouwtjes van de zomergeneratie worden gevangen op witte schermbloemen zoals peen, en op herik. Benno (1943) meldt een vrouwtje van de tweede generatie op bruidsbloem.
Nomada flavoguttata treedt zeer waarschijnlijk op als koekoeksbij.

Andrena mitis lichte wilgenzandbij

JS

Onopvallende soort, in het veld niet of nauwelijks te onderscheiden van andere soorten van *helvola*-groep. Schildje bij vrouwtje glanzend (bij de andere soorten van deze groep is dit mat). Mannetje met roodachtige achtertarsen. Lengte vrouwtje 10-11 mm, mannetje 8-9 mm.

Verspreiding
West-, Midden- en Zuid-Europa en Klein Azië. De noordgrens van het verspreidingsgebied ligt in Noord-Nederland en Noord-Duitsland.
In Nederland vooral in het midden en zuidoosten, met enkele vangsten uit Drenthe en westen van het land.



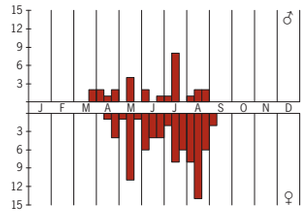
Habitat
Uiterwaarden en natuurontwikkelingsgebieden in het rivierengebied, (spoor)dijken en afgravingen. Sporadisch in de duinen, maar van daar geen recente vangsten bekend.

Levenswijze
Eén generatie.
Mannetjes vliegen vaak om ontluikende struiken en bomen (KOCOUREK 1966).
Het nest wordt gegraven op open plekken, bij voorkeur in zand, maar ook wel in zanderig leem.
Oligolectisch op wilg, vooral grauwe wilg en schietwilg. Westrich (1989b) noemt nog een aantal andere wilgensoorten.
Geen nestparasieten bekend.

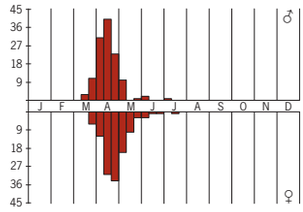
Andrena nigriceps donkere zomerzandbij

AJL

Achterrand kop en borststuk bij vrouwtje roodbruin behaard, tergiet 1-4 lang en afstaand behaard, beharing aan basis zwartbruin en op midden en achterranden roodbruin en iets langer, waardoor roodbruine bandjes ontstaan. Laatste twee tergieten en scopa zwart. Mannetje vrijwel volledig roodbruin behaard, tergieten met onduidelijke dwarsbandjes. Te verwarren met *Andrena denticulata*, in het veld hiervan te onderscheiden door lange en dichte roodbruine beharing op borststuk en achterlijf en



Andrena minutuloides



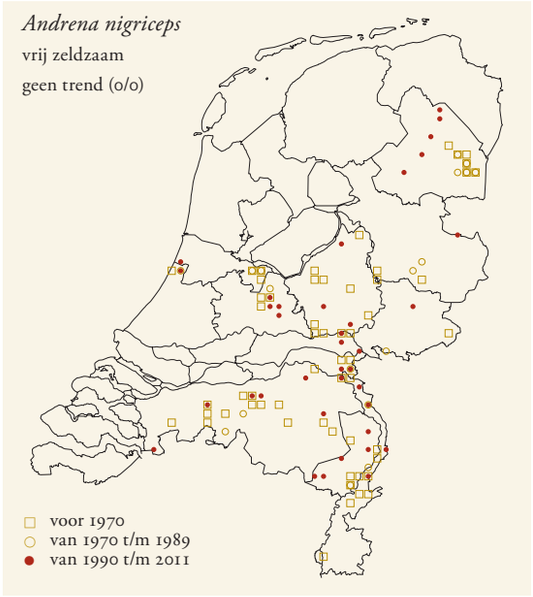
Andrena mitis

donkerder eerste tarslid van achterpoot. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding

Beperkt tot Europa: van Zuid-Scandinavië tot Zuid-Spanje en Griekenland en van Engeland tot aan de Oeral (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland zeldzaam op de binnenlandse zandgronden, maar ook enkele vindplaatsen uit de Amsterdamse Waterleidingduinen.



Habitat

Voornamelijk droge heideterreinen, schrale graslanden, zandverstuivingen en langs zandpaden.

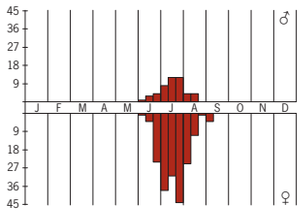
Levenswijze

Eén generatie. Overwintert vermoedelijk als larve (WESTRICH 1989A).

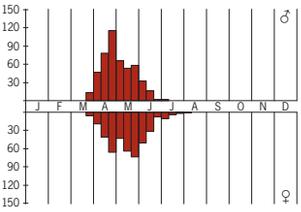
De nesten worden solitair of in aggregaties gegraven in zandige bodems op heideterreinen, randen van zandpaden en kleine steilwandjes. Het nest bestaat uit een hoofdgang met een aantal korte zijgangen met daaraan een broedcel. De openingen van de zijgangen liggen in een rijtje achter elkaar aan één zijde van de hoofdgang (zie Popova 1983 voor illustratie).

Polylectisch op kruiden, struiken en bomen. Wordt vooral gezien op zandblauwtje en composieten als boerenwormkruid, gewoon duizendblad en vederdistel (ALFKEN 1913, DYLEWSKA 1987, PEETERS & REEMER 2003, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B).

Mogelijk treden *Nomada roberjeotiana* en *N. rufipes* op als broedparasieten (ALFKEN 1901, KOCOUREK 1966, PEETERS 1998A, THEUNERT 2006B).



Andrena nigriceps



Andrena nigroaenea

Andrena nigroaenea zwartbronzen zandbij

AJL

Beide seksen met bruin behaard borststuk, eerste tergieten lichtbruin behaard, laatste tergieten donker behaard. Haren op eerste tergieten langer dan op overige. Achterlijf zwart met bronskleurige glans. Gezicht bij vrouwtje zwart behaard, bij mannetje zijden zwart en midden bruin behaard. Scopa oranjebruin.

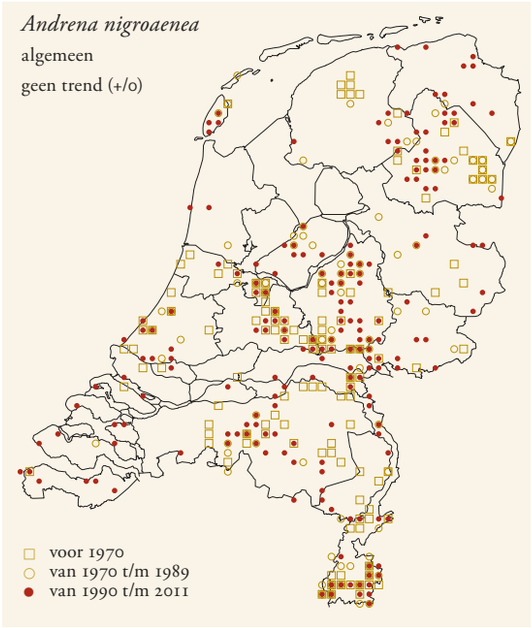
Lengte vrouwtje 13-15 mm, mannetje 12-14 mm.

Men onderscheidt in Europa vier ondersoorten, waarvan in Nederland *A. n. nigroaenea* voorkomt (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

Verspreiding

Europa tot in Afghanistan, Noord-Afrika (DYLEWSKA 1987). In Europa van Zuid-Zweden tot Zuid-Spanje en van Ierland tot aan de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland verspreid over het hele land, maar voornamelijk in het binnenland. Zelden talrijk.



Habitat

Zeer uiteenlopende terreinen, maar met name op heideterreinen, schrale graslanden en zandverstuivingen (AJL eigen waarneming), verder ook bosranden, dijken, duinen, groeven, landbouwgebieden, parken, tuinen en uiterwaarden (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. Overwintert als imago (WESTRICH 1989B).

Mannetje zet geurvlaggen af op heggen, struiken of kleine bomen om vrouwtjes te lokken. Hij patrouilleert hierlangs in vaste banen op 1-3 meter boven de grond. De geurvlaggen trekken ook mannetjes aan en vaak zwermen deze met vele tegelijk rond de gemarkeerde locaties (HAAS 1960, TENGÖ 1979, WESTRICH 1989B). De lichaamssamenstelling in de vrouwtjes verandert na de paring ten behoeve van de nestbouw en hierdoor zijn mannetjes in staat maagdelijke vrouwtjes te onderscheiden van reeds geïnsemineerde, tot wederzijds voordeel (SCHIESTL & AYASSE 2000).

Nestelt mogelijk communaal. Nesten worden gegraven op



◀◀ Mannetje van de zwartbronzen zandbij *Andrena nigroaenea*, nectar snoepend op een vrouwelijk wilgenkatje.

uiteenlopende plaatsen zoals zandpaden en steilwanden, soms zelfs in bloembakken (MÖSCHLER 1938, NIELSEN 1902, WESTRICH 1989B), zonder voorkeur voor grondsoort. Het nest bestaat uit een hoofdgang van ongeveer 40 cm met daaraan korte onvertakte zijgangen.

Polylectisch op kruiden, struiken en bomen. Veelvuldig op paardenbloem en wilg, daarnaast op braam, koolsoorten, klaver, meidoorn en schermbloemigen (ALFKEN 1913, CHAMBERS 1968, DYLEWSKA 1987, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). In Kootwijk (GE) werd ook pollen van windbestuivers als berk, eik en haagbeuk verzameld (AJL eigen waarneming).

Broedparasieten zijn waarschijnlijk *Nomada fabriciana*, *N. flava*, *N. fulvicornis*, *N. goodeniana*, *N. marshamella*, *N. succincta* en *Sphecodes rubicundus* (SLADEN 1895, ALFKEN 1913, PERKINS 1919, MÖSCHLER 1938, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B; HN eigen waarneming). Endoparasiet is de waaiervleugelige *Stylops melittae* (PERKINS 1919, SMIT & SMIT 2005).

Andrena nitida viltvlekzandbij

AJL

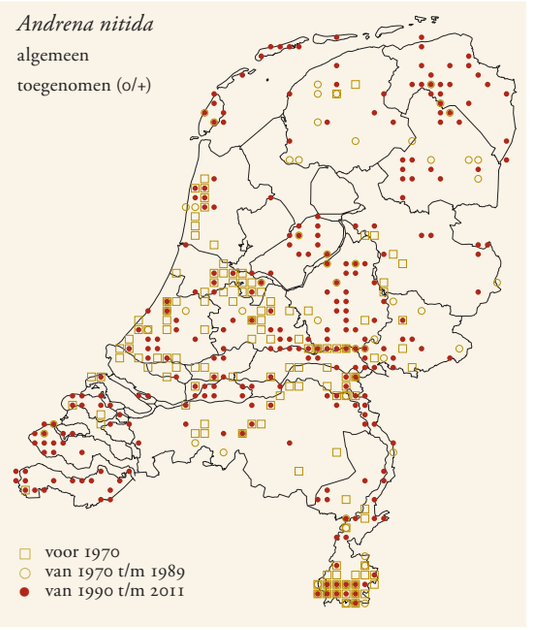
Borststuk aan bovenzijde oranjebruin behaard, zijkant boven oranjebruin, beneden wit. Vrouwtje te herkennen aan glimmend zwart achterlijf met aan zijranden van tergiet 2-3 witte haarvlekken. Kleur van gezichtsbeharing varieert bij vrouwtje van lichtbruin tot zwartbruin. Lijkt op *A. thoracica*, maar die heeft zwart behaarde zijden van borststuk. Gezicht mannetje met lange crèmekleurige beharing. Lengte vrouwtje 12-15 mm, mannetje 12-13 mm.

Alfken (1913) beschrijft *Andrena nitida* forma *baltica*. Vrouwtjes van deze vorm hebben een geheel zwartbehaard gezicht, mannetjes hebben zwart behaarde wangen. Beide vormen komen naast elkaar voor (STÖCKHERT 1933). In Nederland zijn volgens Van der Vecht (1928b) alleen overgangsvormen gevonden.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en Oost-Turkije (DYLEWSKA 1987). In Europa van Zuid-Scandinavië tot in Spanje en van het zuiden van Groot-Brittannië tot aan de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland verspreid over het hele land. Een van de weinige bijensoorten die goed gedijt in zeekleigebieden. Minder talrijk in grootschalige, zeer voedselarme gebieden zoals de Hoge Veluwe. In het noorden lijkt de soort minder algemeen, maar dit is waarschijnlijk te wijten aan een lage onderzoeksinspanning, want op goed onderzochte plekken blijkt de soort meestal wel voor te komen (AJL eigen waarneming).



Habitat

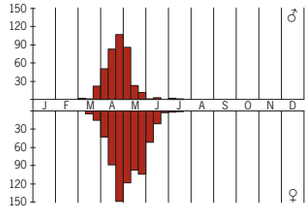
Uiteenlopende terreinen, bijvoorbeeld bosranden, duinen, groeven, heide- en landbouwgebieden, stadstuinen en parken. Lijkt geen voorkeur voor een bepaalde grondsoort te hebben.

Levenswijze

Eén generatie. Mannetje zet geurvlaggen af op bladeren of takken van heggen, struiken of kleine bomen en vliegt daar voortdurend heen en weer, bijvoorbeeld rondom een of meer struiken (MÜLLER ET AL. 1997, WESTRICH 1989A). Mannetjes vliegen ook bij de nestaggregaties bij aanvang van de vliegtijd met tientallen tegelijk laag heen en weer om de verse vrouwtjes op te wachten (AJL eigen waarneming).

Het nest wordt gegraven op uiteenlopende plaatsen zoals bermen, hellingen en zandpaden, soms tussen vegetatie op droge of vochtige gazons (AJL eigen waarneming). De soort nestelt solitair of in aggregaties met tot tientallen nesten (CHAMBERS 1946, MÜLLER ET AL. 1997).

Polylectisch op kruiden, struiken en bomen. Bloembezoek is waargenomen op minstens 21 families, maar vooral op boterbloem, paardenbloem en wilg (CHAMBERS 1968, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). Vliegt ook op appel, peer, pruim en zoete kers en



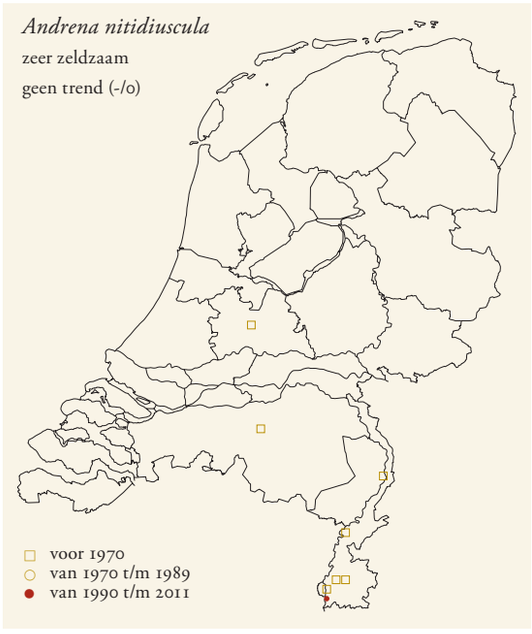
Andrena nitida

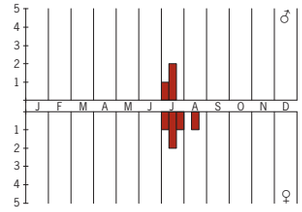
speelt mogelijk een rol bij de bestuiving (CHAMBERS 1946, 1968, DYLEWSKA 1987, WESTRICH 1989AB).
Broedparasieten zijn zeer waarschijnlijk *Nomada flava*, *N. goodeniana* en *N. succincta* (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933). Ook *N. marshamella* zou als broedparasiet kunnen optreden (STÖCKHERT 1933), maar Westrich (1989b) acht dat onwaarschijnlijk. Vrouwtjes van *A. nitida* die terugkeerden naar de nestplaatsen op een grazige kleihelling in Groningen werden daar door de bloemvlieg *Leucophora obtusa* opgewacht en voortdurend op zeer korte afstand gevolgd tot aan nestingang (LOONSTRA 2010A). Normaal gesproken blijft de vlieg vervolgens op een afstandje wachten tot het vrouwtje het nest opnieuw verlaat, waarna de vlieg het nest inloopt om een ei af te zetten (PAXTON & POHL 1999). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is een endoparasiet van de volwassen bijen (SMIT & SMIT 2005).

Andrena nitidiuscula schermbloemzandbij TP

Zwart zandbijtje met smalle witte bandjes op achterlijf en brede kop. Lijkt op *Andrena chrysosceles* maar kleiner, kopschild bij mannetje (bijna altijd) zwart, mesonotum en achterlijf minder dicht bestippeld, labrum anders van vorm en alle tibiae en tarsen veel minder of nauwelijks oranje. Lengte 6-8 mm.
Door enkele auteurs wordt *A. fulvicornis* Schenck, 1861 als een aparte soort opgevat (STÖCKHERT 1930, SCHMID-EGGER & DOCZKAL 1995, SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997), anderen beschouwen *A. fulvicornis* als synoniem van *A. nitidiuscula* (WARNCKE 1967, DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002) en wij volgen hier deze laatste opvatting. Alleen een revisie van materiaal uit een grote geografische regio kan uitkomst bieden over de taxonomische status van *A. fulvicornis*.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Japan (XU & TADAUCHI 2006). In Europa van Nederland en Noord-Duitsland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland altijd zeldzaam geweest, met één vindplaats in de provincie Utrecht, één in Noord-Brabant en enkele in Limburg. Tot voor kort waren slechts 13 collectieexemplaren uit ons land bekend, met de laatste dieren uit 1950 in Echt (LI). Recent is de soort op enkele plekken in de omgeving van Maastricht opnieuw aangetroffen (RAEMAKERS 2005).





Andrena nitidiuscula

Habitat
Warme bosranden, schraalgraslanden en groeven. Ook in stedelijke omgeving. In de omgeving van Maastricht vormen de veel voorkomende ruderale vegetaties uit het wormkruidverbond (Dauco-Melilotion) de belangrijkste foerageergebieden (RAEMAKERS 2005).

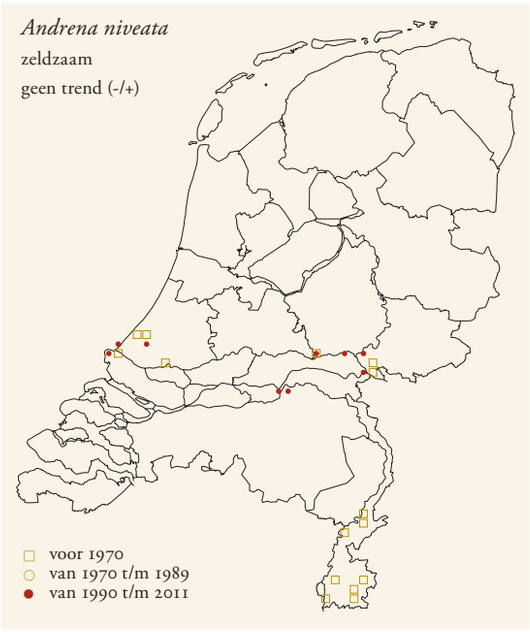
Levenswijze
Eén generatie. In Nederland alleen bekend uit juli en augustus, in Engeland van juni tot september (EDWARDS & TELFER 2002).
Nestelt in zelfgegraven holen in de grond, meestal solitair, soms in kleine aggregaties. Uit ons land zijn geen nestplaatsen bekend.
Vermoedelijk oligolectisch, gespecialiseerd op (bepaalde) schermbloemen (WESTRICH 1989B). In Haaren (NB), waar gedurende 1936-1938 een populatie aanwezig moet zijn geweest, bezochten twee vrouwtjes gewoon duizendblad en een ander streepzaad. In de omgeving van Maastricht vliegt de soort op gewone berenklauw, grijskruid, grote bevernel, lavas, pastinaak en peen, op grijskruid echter zonder stuifmeel te verzamelen (RAEMAKERS 2005). Ook in Engeland pollen verzamelend gevonden op pastinaak (EDWARDS & TELFER 2002). Bloembezoek is verder gemeld van gewoon duizendblad, klokjes en kruisbloemen (DYLEWSKA 1987), kartelblad en raapzaad (XU & TADAUCHI 2006).
Als zeer waarschijnlijke koekoeksbij is *Nomada errans* bekend (ENSLIN 1922, STÖCKHERT 1933, 1954). In Engeland werden diverse exemplaren van *N. rufipes* boven een nestplaats waargenomen (EDWARDS & TELFER 2002).

Andrena niveata gebandeerde dwergzandbij FM

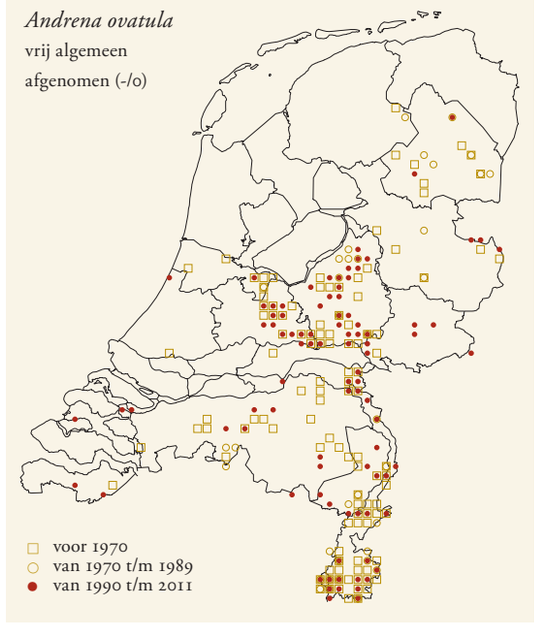
Kleine zwarte zandbij. Beide seksen relatief eenvoudig herkenbaar aan opvallend lange, dichte witte haarbandjes aan achterzijde van tergiet 2-4 (alleen onderbroken op tergiet 2-3). Mesonotum glanzend, slechts verspreid bestippeld. Achterranden van tergieten duidelijk ingedrukt. Lengte 6-8 mm.

Verspreiding
Beperkt tot Europa. Van Engeland tot in Rusland en van Zuid-Zweden en tot aan de Middellandse Zee.
In ons land zeldzaam. Recente waarnemingen stammen uit het rivierengebied en de omgeving daarvan.

Habitat
Alle recente waarnemingen zijn afkomstig uit dynamische, instabiele milieus, zoals een overstoven dijk direct







▲ Bremzandbij *Andrena ovatula*, vrouwtje.

achter de zeereep bij Hoek van Holland (ZH), het talud van een pas aangelegde autosnelweg bij Rijswijk (ZH), en natuurontwikkelingsgebieden langs de rivieren, bijvoorbeeld de Millingerwaard (GE). De grondsoorten waren zanderig, soms verrijkt met humus. Stabilisatie en verdichting van de vegetatie op de recente vindplaatsen veroorzaakten in de daaropvolgende jaren het verdwijnen van de koolzaadachtigen en daarmee ook van *Andrena niveata* (FM eigen waarneming).

Levenswijze

Eén generatie.
Van de broedbiologie is niets bekend.
Oligolectisch op kruisbloemen. Bij Hoek van Holland vloog de soort op herik, bij Rijswijk verzamelden vele tientallen dieren stuifmeel op koolzaad en was de soort zelfs bij krachtige wind nog actief.
Koekoeksbijen zijn onbekend. Bij Rijswijk was *Nomada flavoguttata* een van de diverse begeleidende bijensoorten (FM eigen waarneming).

Andrena ovatula bremzandbij

AJL

In het veld niet te onderscheiden van andere vertegenwoordigers van ovatula-groep. Vrouwtje: borststuk lichtbruin behaard, tergiet 1-4 met fijne witte haarbandjes, op midden van tergiet 1-2 breed onderbroken, laatste twee tergieten donkerbruin behaard, scheen en metatars 3 oranje. Mannetje: borststuk lichtbruin behaard, tergiet 2-5 met witte haarbandjes, in midden onderbroken. Bij beide seksen van tweede generatie is beharing lichter van kleur (VAN DER VECHT 1928B). Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.
Soorten uit de ovatula-groep zijn zeer lastig van elkaar te onderscheiden. Niemelä (1949) onderscheidt *Andrena albofasciata*, maar Gusenleitner & Schwarz (2002) beschouwen deze als synoniem van *A. ovatula*.

Verspreiding

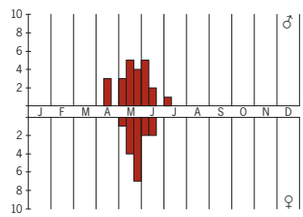
Europa tot in China (DYLEWSKA 1987, WAFA ET AL. 1972).
Vrijwel geheel Europa, van Zuid-Engeland tot aan de Oeral en de Kaukasus en van Midden Zweden tot in Zuid-Spanje (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland verspreid over de binnenlandse zandgronden en in Zuid-Limburg. In het westen zeldzaam: slechts twee vindplaatsen in de duinen.

Habitat

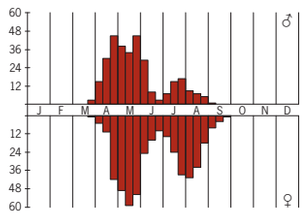
Schrale graslanden, (matig) voedselrijke droge graslanden, droge heideterreinen, droge ruderale terreinen, ruigten, dijken en groeven.

Levenswijze

Twee generaties.



Andrena niveata



Andrena ovatula

Om vrouwtjes te vinden vliegt het mannetje over nestplaatsen. Hierbij wordt langs vaste lijnvormige vliegroutes van ongeveer 25 cm breed en tientallen meters lang langs vaste landschapselementen gevlogen (TENGÖ 1979). Rond nestplaatsen zijn vaak veel zwermende mannetjes bij elkaar waar te nemen (STÖCKHERT 1933, TENGÖ 1979).

De nesten worden gegraven in verschillende grondsoorten op plaatsen die niet al te dicht begroeid zijn, bijvoorbeeld steilwanden, hellingen, open stukken bodem op heidetereinen of zandpaden (WESTRICH 1989B; AJL eigen waarneming). Nestelt solitair of in aggregaties (PERKINS 1918, WAFA ET AL. 1972, WESTRICH 1989B).

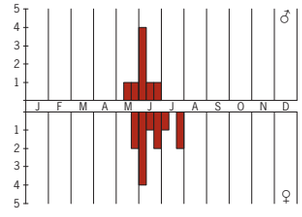
Het nest bestaat uit een hoofdgang van ongeveer 18 cm, waaraan zijgangen liggen met elk een broedcel aan het einde. De broedcel meet 10 × 6 mm en is van binnen afgewerkt met een wasachtig laagje. De voedselvoorraad bestaat uit een pollenballetje van 3-4 mm (WAFA ET AL. 1972).

Polylectisch, maar vliegt bij voorkeur op vlinderbloemen (CHAMBERS 1968, WESTRICH 1989B). De eerste generatie vliegt met name op op brem, klaver en stekelbrem, de tweede op heggenwikke en diverse klaversoorten. Beide generaties zijn daarnaast ook op vele planten uit andere families waargenomen, waaronder anjerachtigen, composieten, heiachtigen, klokjesachtigen, kruisbloemen, lipbloemen, ruwbladigen, schermbloemen en weegbreeachtigen (ALFKEN 1939, DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, VAN DER VECHT 1928B).

Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada rhenana* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B), endoparasiet van de volwassen bijen de waaiervleugelige *Stylops melittae* (PERKINS 1918, 1919).



Donkere klokjeszandbij *Andrena pandellei*, vrouwtje.



Andrena pandellei

Andrena pandellei donkere klokjeszandbij

TP

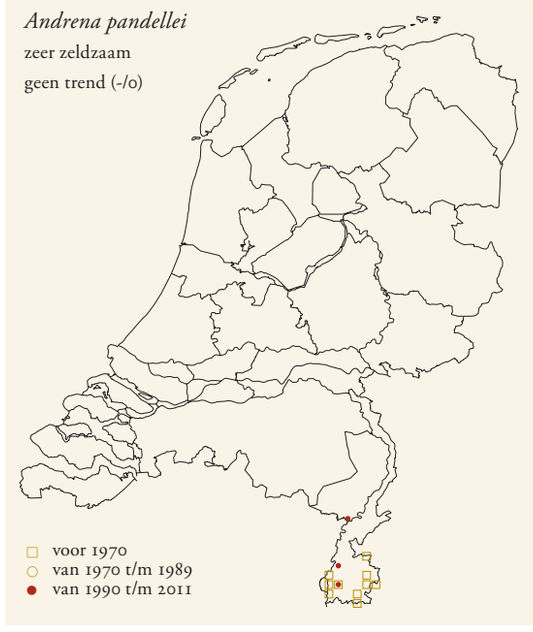
Borststuk van vrouwtje bedekt met roestbruine schubharen in plaats van normale haren. Kan alleen verward worden met *Andrena curvungula*. In literatuur genoemde kleurverschillen van borststukbeharing van beide soorten zijn geen betrouwbaar kenmerk (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). *Andrena pandellei* is iets kleiner en achtertarslid 5 is minder sterk gekromd. Lengte 9-12 mm.

Warncke (1967) onderscheidt op grond van beharingskleur twee ondersoorten: *A. p. pandellei* en *A. p. europaea*.

Verspreiding

Europa en aangrenzende delen van Azië, Noord-Afrika. In Europa van Nederland tot aan de Kaspische Zee. De nominaatvorm komt volgens Warncke (1967) alleen voor in Zuid-Spanje en Noord-Afrika, in de rest van Europa hebben we te maken met *A. p. europaea*.

In Nederland voor het eerst gevonden op 11 juni 1942 op de Sint Pietersberg (LI; TEUNISSEN 1943) en daarna in de jaren 1940 en 1950 op verschillende plaatsen in Zuid-Limburg gevonden. Een door Benno (1948a) vermeld mannetje uit Deurne (NB) kon niet worden geverifieerd en is als een foute determinatie opgevat. Na een afwezigheid van enkele decennia sinds 2006 weer gevonden bij Bemelen (LI; ANONYMUS 2008) en in 2008 langs het Julianakanaal bij Stein en Maasbracht (LI; ANONYMUS 2009).



Habitat

Recent gevonden in de ruigere, rijkere delen van droge kalkgraslanden en in kanaalbermen met rapunzelklokje. Erg kwetsbaar voor ontijdig maai- en graasbeheer.

Levenswijze

Eén generatie.

Nestelt in zelfgegraven holen in de grond, vaak in een groep bij elkaar (STÖCKHERT 1933).

Oligolectisch, gespecialiseerd op klokjes. In Nederland vormt rapunzelklokje waarschijnlijk de belangrijkste voedselbron, maar heeft in Duitsland voorkeur voor weideklokje (FROMMER 2007, WESTRICH 1989B). Beide seksen gebruiken de klokjes ook om te schuilen of te overnachten.

Als broedparasiet is *Nomada braunsiana* Schmiedeknecht, 1882 (niet in Nederland) bekend en misschien komt *N. striata* ook als broedparasiet in aanmerking (WESTRICH 1989B).

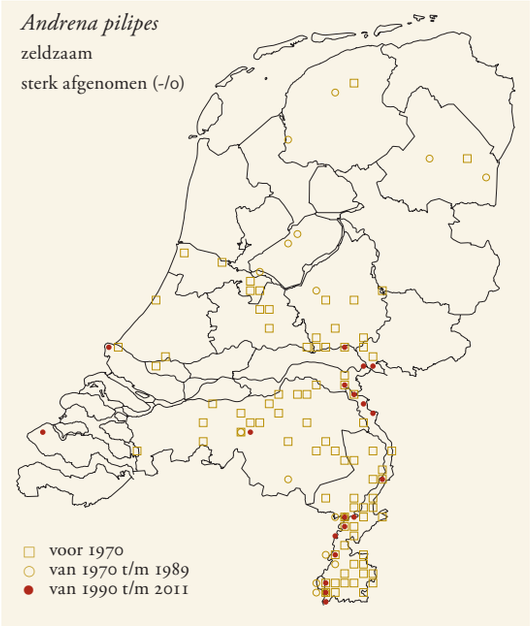
Andrena pilipes
koolzwarte zandbij

JS

Opvallend zwart gekleurd en in ons land niet te verwarren met andere soort. Vleugels donker, bruinachtig. Lengte vrouwtje 13-15 mm, mannetje 11-14 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en Klein-Azië. In heel Europa, van Finland tot in Spanje en van Engeland tot in Griekenland. In Nederland vooral in het zuidoosten. Deze soort was daar tot de jaren 1960 niet zeldzaam, maar is daarna sterk achteruitgegaan. Mogelijk zal de aanleg van natuurontwikkelingsgebieden langs de rivieren door hun bloemenrijkdom een gunstige invloed hebben op de verspreiding.



Habitat

Houdt van open landschap, en is recent vooral langs de rivieren gevangen.

Levenswijze

Twee generaties.

Nesten worden liefst in open zandgrond gegraven, soms ook in lemige bodem. Nestelt solitair of in grote aggregaties.

Polylectisch, aangetroffen op zeven plantenfamilies (WESTRICH 1989B). Eerste generatie heeft een voorkeur voor kruisbloemen.

Zeer waarschijnlijk is *Nomada fulvicornis* broedparasiet en mogelijk ook *N. melathoracica* (PETIT 1975B). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is bekend als endoparasiet (KOCOUREK 1966).

Andrena polita
glimmende zandbij

TP

Vrouwtje met sterk glanzende tergieten, mannetje makkelijk herkenbaar aan het genitaal en de vorm van sterniet 8. Lengte 12-14 mm.

Verspreiding

Europa, aangrenzende delen van Azië en oostelijk Noord-Afrika. In Europa van Nederland tot aan de Middellandse Zee en van Zuid-Engeland tot voorbij de Kaspische Zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland bekend van vijf vindplaatsen in Zuid-Limburg: Sint Pietersberg, Hoge Fronten, Bemelerberg, Simpelveld en Wrakelberg. Voor het eerst in ons land gevangen in 1947 op de Sint Pietersberg (VAN DEN ASSEM 1951). Van de Bemelerberg is slechts één exemplaar bekend, uit 1965. De populatie van de Wrakelberg handhaaft zich wellicht al lange tijd, want de eerste waarneming dateert uit 1966 (LEFEBER 1968A) en in 2005 en 2006 is de soort er weer gevonden. Op de Sint Pietersberg leek de soort de afgelopen decennia verdwenen, hoewel er nog een populatie aanwezig was op het Belgische deel van deze berg, maar in 2005 en 2006 is hij echter ook weer op het Nederlandse deel gevonden.



Habitat

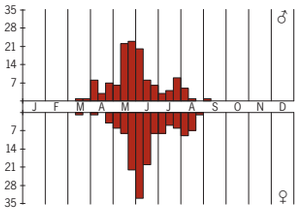
Zeer warmteminnend, in ons land aangewezen op kalkgraslanden en mergelgroeven. Foerageert op aangrenzende terreinen, zoals braakliggende akkers bij de Sint Pietersberg.

Levenswijze

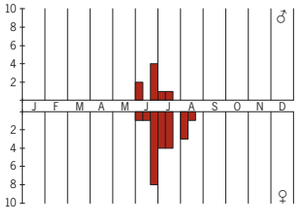
Volgens Dylewska (1987) waarschijnlijk twee generaties, maar de Nederlandse gegevens lijken op één vliegperiode te duiden.

Nestelt volgens de literatuur in kleine groepen. Popova (1983) geeft een tekening van een nestgang met op het eind, op 40 cm diepte, een viertal broedcellen op rij. De nestgang van dit nest maakt op ongeveer 32 cm diepte een merkwaardige spiraal. In het Belgische Thier de Lanaye is een tiental nesten gevonden op een steile, vol in de zon gelegen, kalkrijke helling; de bijen hiervan foerageerden enkele tientallen meters verderop op dezelfde helling op ruige leeuwentand (TP eigen waarneming).

Oligolectisch op Cichorioideae (WESTRICH 1989B). In ons land



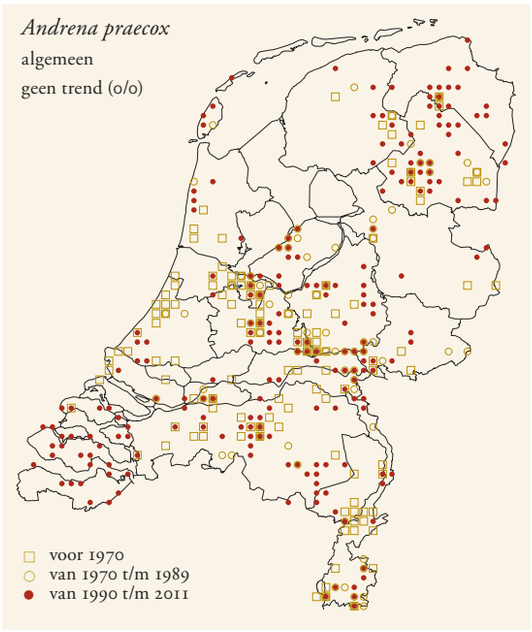
Andrena pilipes



Andrena polita



Vrouwtje van de vroege zandbij *Andrena praecox*, nectar snoepend op een vrouwelijk wilgenkatje.



zijn vrouwtjes waargenomen op akkermelkdistel, bitterkruid, groot streepzaad, havikskruid en ruige leeuwentand. Als zeer waarschijnlijke koekoeksbij is *Nomada pleurosticta* bekend (ALFKEN 1913, PETIT 1987, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Andrena praecox vroege zandbij

AJL

Vrouwtje met bruin behaard borststuk, achterlijf sterk bruin behaard, tergiet 1-2 iets langer behaard dan overige. Mannetje met witte gezichtsbeharing en duidelijke naar beneden stekende tand aan kaakbasis. Lengte vrouwtje 10-11 mm, mannetje 9-11 mm.

Verspreiding

Beperkt tot Europa: van Zuid-Scandinavië tot in Centraal-Spanje en van Ierland tot aan de Kaukasus. Talrijk in midden en noordwesten van dit gebied, daarbuiten schaarser (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland verspreid over het land. Vrij algemeen op binnenlandse zandgronden en in Zuid-Limburg. De soort lijkt schaars in Friesland en Groningen, maar dit is waarschijnlijk een waarnemerseffect.

Habitat

Uiteenlopende terreinen, zoals bosranden, halfopen bossen, heidegebieden, duinen, uiterwaarden, landbouwgebieden, groeven en parken (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert vermoedelijk als imago (WESTRICH 1989A).

Om vrouwtjes te lokken zet het mannetje geurvlaggen af op takken en stammen van bomen en struiken en patrouilleert hier in vaste banen langs. De vliegroute ligt meestal langs lijnvormige beschutte landschapselementen zoals bospaden, aarden wallen, laag struweel en langs voedsel- of nestplaatsen (WESTRICH 1989B). Vaak zijn tientallen mannetjes op dezelfde locatie waar te nemen, zij worden waarschijnlijk ook door elkaar aangetrokken (JR & AJL eigen waarneming). Het mannetje inspecteert de gemarkeerde takken en stammen door er met een snelle, slingerende beweging in de lengte overheen te vliegen (HAAS 1960; AJL eigen waarneming). Vrouwtjes worden soms waargenomen op stammen of takken van bomen, waar ze herhaaldelijk naar een bepaald vast punt terugkeren, mogelijk een geurvlag (AJL eigen waarneming). De mannetjes verschijnen soms al voordat de wilgen bloeien en zwermen dan voornamelijk rond kaal struweel (STÖCKHERT 1933).

Nesten worden bij voorkeur solitair gegraven op schaars begroeide ruige hellingen, dito bermen, halfopen bosbodems en opgespoten terrein (WESTRICH 1989B), maar soms ook in ruige, dichtbegroeide gazons (AJL eigen waarneming). Er is een voorkeur voor zandgrond, maar de soort nestelt ook in zandige leemgrond en zavel. Tijdens het foerageren wordt het nest niet door het vrouwtje afgesloten (DE ROND 1997).

Oligolectisch, volledig afhankelijk van wilgen (ALFKEN 1913, WESTRICH 1989B). Een enkele keer worden pollen van andere planten gehaald, zoals boterbloem en peer (CHAMBERS 1968).

Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada ferruginata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, DE ROND 1986, STÖCKHERT 1933). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is endoparasiet van de volwassen bijen (SMIT & SMIT 2005).

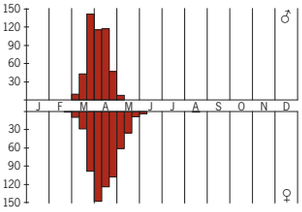
Andrena proxima fluitenkruidbij

TP

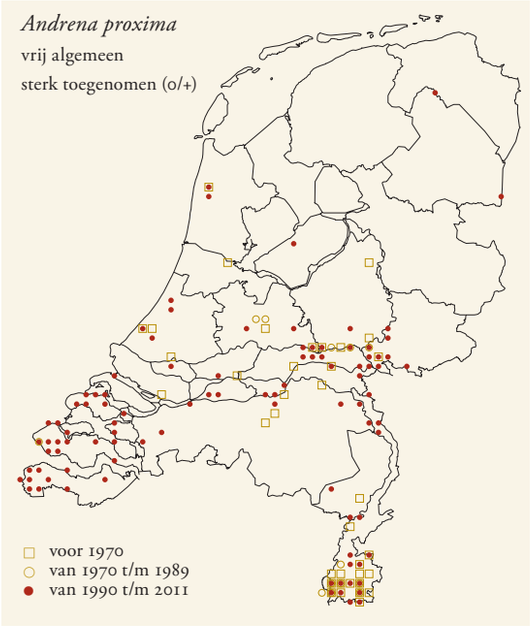
Spaarzaam behaard bijtje met glanzend zwarte tergieten met breed onderbroken witte haarbandjes en bruin getinte vleugels. Propodeum geheel grof gerimpeld. Het gespecialiseerde bloembezoek is een goed aanvullend veldkenmerk. Grootte 8-10 mm.

Verspreiding

Europa, aangrenzende delen van Azië en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Noorwegen tot aan de Middellandse Zee



Andrena praecox





▲ Fluitenkruidbij *Andrena proxima*, vrouwtje.

en van Engeland tot voorbij de Kaspische Zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vooral waargenomen in Zuid-Limburg, Zeeland en het Midden-Nederlandse rivierengebied. De laatste decennia komt de soort ook op verschillende plekken in het westen van het land voor. Waarschijnlijk algemener dan de kaart laat zien.

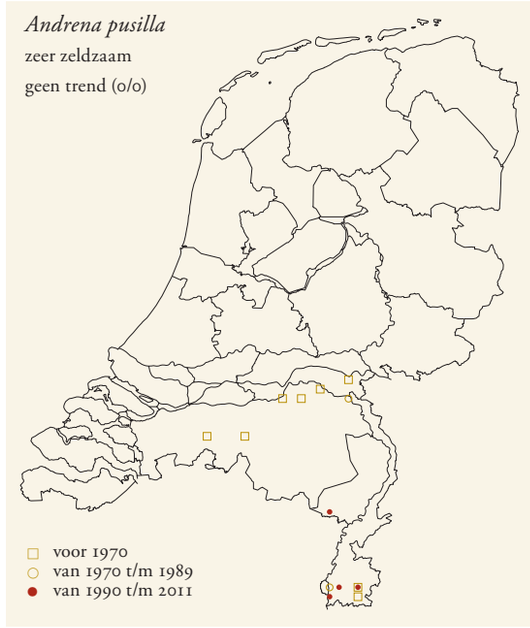
Habitat
In Nederland over het algemeen in voedselrijke en vaak zelfs uitgesproken ruderale terreinen, zoals bermen, slootkanten, dijken, allerlei soorten graslanden en in stedelijke omgeving. Nestelt in deze terreinen op de minst dicht begroeide plekken. In het buitenland ook uit veel schralere vegetaties bekend, zoals kalkgraslanden.

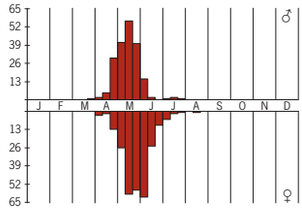
Levenswijze
Merkwaardig is de lange vliegtijd van begin april tot in augustus. De achtergrond voor deze lange vliegtijd is nog onbekend. Komen de dieren van een populatie verspreid over een periode van enkele maanden uit de pop? Hebben we hier te maken met twee generaties? Of behoren de dieren uit juli en augustus tot een andere soort? Dat zou dan *Andrena alutacea* Stöckhert, 1942 zijn, die door Stöckhert (1942) en Schmid-Egger (2005) als zelfstandige soort wordt beschouwd. De nesten liggen vaak in kleine aggregaties.
Oligolectisch op schermbloemen (WESTRICH 1989B). In ons land zijn vrouwtjes vooral waargenomen op dolle kervel, fluitenkruid en zevenblad. Een vrouwtje op hopklaver en een op vijfvingerkruid kwamen daar wellicht alleen voor nectar. Hoewel door andere auteurs ook wel andere vliegplanten worden genoemd, is het onduidelijk of er ook stuifmeelonderzoek heeft plaatsgevonden (zie Smit 1998 voor samenvatting).
Als zeer waarschijnlijke koekoeksbij is *Nomada conjungens* bekend (PERKINS 1919).

Andrena pusilla
breedbanddwergzandbij

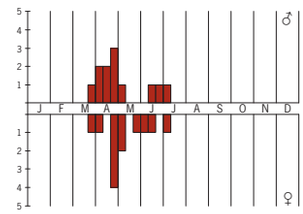
TP

Propodeum met opvallend fijne rimpeling, die zich niet onderscheidt van aangrenzende delen van achterkant van borststuk. Lengte 5-7 mm.
Taxonomische positie onduidelijk. Warncke (1986) beschouwt *Andrena pusilla* en *A. pauxilla* Stöckhert, 1935 als ondersoorten van *A. spreta* Pérez, 1895. *Andrena pauxilla* wordt ook als synoniem van *A. curtula* Pérez, 1903 beschouwd (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, SCHWARZ ET AL. 1996). Volgens deze laatste auteurs zijn zowel *A. curtula*, *A. pusilla* als *A. spreta* aparte soorten. Welke van deze taxa in ons land voorkomen is onduidelijk. Alle worden hier onder *A. pusilla* geplaatst.





Andrena proxima



Andrena pusilla

Verspreiding
Beperkt tot Europa, van Nederland tot in Hongarije (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland bekend van enkele vindplaatsen ten zuiden van de grote rivieren. Een revisie van het Nederlandse materiaal van deze dwergzandbijen is echter gewenst om meer zekerheid te krijgen over de werkelijke verspreiding van deze taxa in Nederland.

Habitat
Stuifzanden en andere zandige terreinen (RAEMAKERS ET AL. 2004).

Levenswijze
Twee generaties.
Polylectisch, maar uit ons land is alleen bloembezoek bekend van een mannetje op voorjaarszonnebloem.
Koekoeksbijen niet bekend.

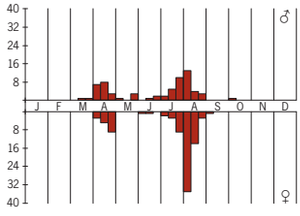


Roodrandzandbij *Andrena rosae*, vrouwtje.

Andrena rosae roodrandzandbij

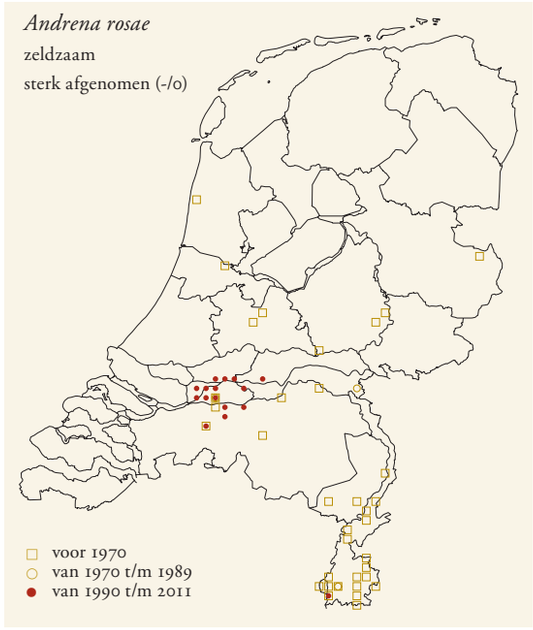
FM

Groot en zwart met variabele rode tekening op achterlijf. Vrouwtje tergieten vrijwel onbehaard. Tergiet 2 gewoonlijk met aan weerszijden twee helrode vlekken, die bij sommige exemplaren in elkaar overgaan zodat het gehele tergiet rood gekleurd is; in een enkel geval kan het rood ook geheel ontbreken. Mannetje zeer slank en zwart met op tergiet 2 rode tekening die soms geheel afwezig is. De mannetjes van de voorjaarsgeneratie vertonen een scherpe lange doorn aan de onderzijde van de wangen juist achter de kaakbasis. Bij de zomergeneratie ontbreekt de doorn bij de meeste exemplaren. Lengte vrouwtje & mannetje 11-13 mm.
De voorjaars- en zomergeneratie werden door Westrich (1989) en andere auteurs als twee aparte soorten beschouwd, waarbij de naam *Andrena stragulata* of het synoniem *A. eximia* aan de vroege dieren werd gegeven en de zomerdieren *A. rosae* werden genoemd. Recent onderzoek op basis van DNA van exemplaren uit de Biesbosch wees uit dat de opdeling in een lente- en zomersoort niet gerechtvaardigd is (REEMER ET AL. 2008B). Ten minste de Nederlandse populaties dienen daarom opgevat te worden als één soort met een voorjaars- en een zomergeneratie.



Andrena rosae

Verspreiding
Van West-Europa tot de Koerillen-eilanden en Japan. In geheel Europa, uitgezonderd Scandinavië en niet noordelijker dan Estland.
In Nederland vroeger wijd verspreid over de zuidoostelijke helft, met name in Limburg. Het bolwerk bevindt zich thans in de Biesbosch, waar de soort op diverse plaatsen talrijk voorkomt. Daarbuiten nog slechts op een enkele plek langs de rivieren, terwijl Limburg nu verlaten lijkt te zijn. Het is onduidelijk waarom de soort zich in Nederland in het westelijke rivierengebied heeft teruggetrokken. Mogelijk heeft dit te maken met een combinatie van ruime beschikbaarheid van nestelgelegenheid (dijken) en voedsel voor zowel de voorjaars- als de zomergeneratie (VAN DER MEER ET AL. 2006).



Habitat
In de Biesbosch komt *Andrena rosae* voor in open polderlandschap met dijken, graslanden en vochtige bossen en struwelen.

Levenswijze
Twee generaties. De voorjaarsgeneratie is bij gunstig weer al in de laatste decade van maart volop actief.
In de Biesbosch bevinden de nesten van de voorjaarsgeneratie zich in lemige bodems van extensief begraasde dijkhellingen. De nestingang is vaak nauwelijks te zien tussen de dichte grasmat (VAN DER MEER ET AL. 2006). Nesten van de zomergeneratie zijn onbekend.
In het voorjaar wordt in de Biesbosch stuifmeel verzameld op wilg. De vrouwtjes vliegen op ongeveer een meter hoogte over de dijken terug naar het nest. Mannetjes patrouilleren in groepjes tot vijf exemplaren zeer laag over de nog

korte vegetatie. Beide seksen drinken nectar op sleedoorn.
De zomergeneratie betrekt in de Biesbosch vrijwel uitsluitend stuifmeel van schermbloemen, vooral berenklauw, engelwortel en kruisdistel (VAN DER MEER ET AL. 2006). Stuifmeelanalyse van dertien exemplaren bevestigde de waarnemingen van bloembezoek in het veld, maar twee exemplaren droegen ook veel pollen van moerasspirea.
De combinatie dijken-wilgen-schermbloemen (alles in grote hoeveelheden) en ruime aanwezigheid van sleedoorn ten behoeve van de nectarvoorziening is in deze omgeving essentieel voor deze soort.
Koekoeksbijen zijn niet met zekerheid bekend. Stöckhert (1933) noemt *Nomada marshamella*. In de Biesbosch zijn in het vroege voorjaar enkele zeer grote exemplaren van *N. fabriciana* in de nestbiotoop gezien (FM eigen waarneming).

Andrena ruficrus roodscheenzandbij

TP

Vrouwtje met bruin behaard borststuk en zwart achterlijf; dit laatste vrijwel zonder punctering. Onderscheidt zich van *Andrena bicolor* door oranje schenen en metatarsen van achterpoten. Lengte vrouwtje 10-11 mm, mannetje 7 mm.

Verspreiding

Europa tot in Japan. In Europa van Noord-Noorwegen tot de Pyreneeën en van Engeland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, TADAUCHI & HIRASHIMA 1984, TADAUCHI & LEE 1992). Wordt door Stöckhert (1933) een boreo-alpiene soort genoemd.
In Nederland hoofdzakelijk aangetroffen op de hogere zandgronden en in Zuid-Limburg. Slechts drie vindplaatsen in de kuststreek: bij Bergen (NH), op Texel en op Schiermonnikoog.

Habitat

Bossen, kapvlakten, vochtige en natte heiden, stuifzanden met kruipwilg, hoogveenrestanten en randen van vennen.

Levenswijze

Eén generatie. Wordt vaak in lage dichtheden gevonden.
Mannetjes zwermen langs zonnige bosranden en wilgen, waarop vrouwtjes foerageren.
Nestelt solitair. Een nest in open zandgrond in jonge dennenaanplant tussen kleine polletjes gras bevatte een bolletje stuifmeel in een broedcel, en een restant stuifmeel in een tweede, op 5 cm diepte (TP eigen waarneming).
Oligolectisch, gespecialiseerd op wilgen (WESTRICH 1989B). In ons land vooral gevangen op boswilg en kruipwilg. Van enkele vrouwtjes is bloembezoek waargenomen op paardenbloem en braam.
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada obscura* (BENNO 1948, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933).

Andrena schencki rode zandbij

TP

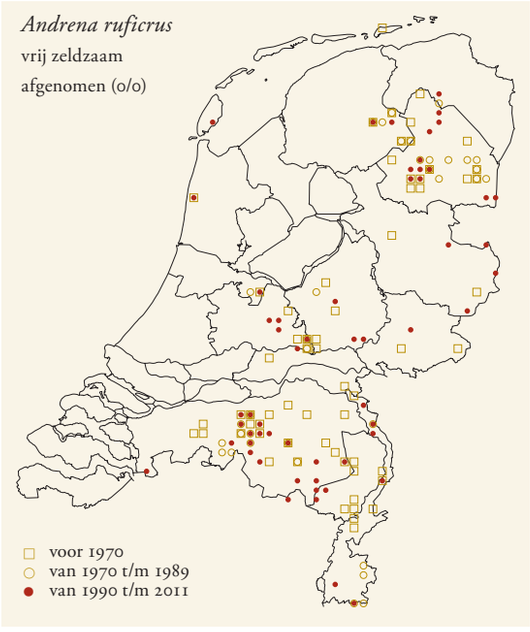
Vrouwtje met tergiet 1-3 rood, tergiet 2-4 met smalle witte haarbandjes. Mannetje met lange kaken, geelwit gezicht en gedeeltelijk rood achterlijf. Lengte 11-13 mm.
Vroeger vaak *Andrena labiata* genoemd (SCHMIEDEKNECHT 1930, VAN DER VECHT 1928B).

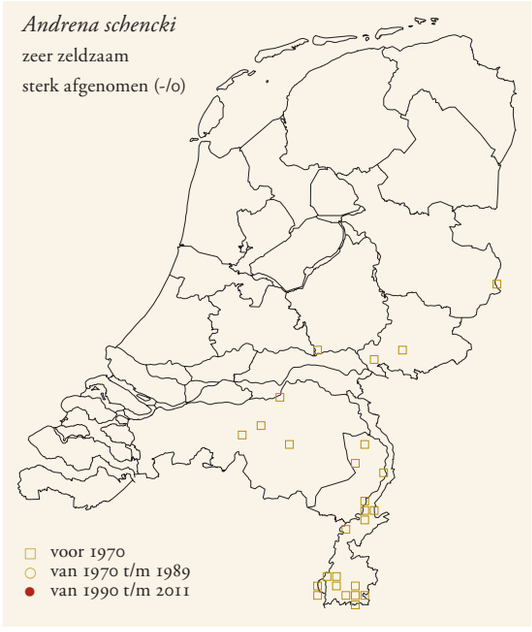
Verspreiding

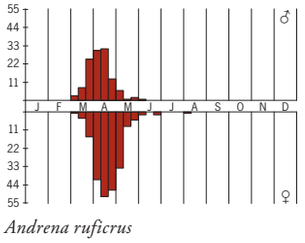
Europa tot in Turkmenistan. In Europa van Midden-Zweden tot Zuid-Spanje en van Zuid-Engeland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vroeger alleen in het zuiden en oosten. In de periode 1920-1950 zijn relatief veel dieren gevangen bij Epen (LI). De laatste vondsten zijn van Neer (LI) in 1968 en Losser (OV) in 1969.

Habitat

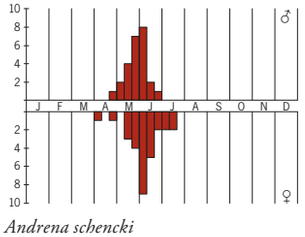
Over de Nederlandse vindplaatsen is weinig bekend. Waarschijnlijk in schraalgraslanden en ruderale terreinen. Westrich (1989b) vermeldt dat de nesten graag in compacte grond worden gegraven.







Andrena ruficrus



Andrena schencki

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als imago (STÖCKHERT 1933).
Nestelt alleen of in kleine groepen. Broedcellen liggen op een diepte van 12-14 cm (FRIESE 1923, STÖCKHERT 1933).
Polylectisch. Westrich (1989b) noemt vijf plantenfamilies. Gegevens over bloembezoek in ons land zijn schaars. Benno (1949a) vermeldt een mannetje op zevenblad en vier vrouwtjes op witte klaver. Verder is bloembezoek van een vrouwtje op zevenblad en een op scherpe boterbloem waargenomen.
Broedparasieten zijn waarschijnlijk *Nomada stigma* en mogelijk *N. goodeniana*.

Andrena semilaevis
halfgladde dwergzandbij

TP

Onder microscoop vrij makkelijk te onderscheiden van andere soorten van *minutula*-groep. Karakteristiek zijn sterk ingedrukte, glanzende en puntloze achterranden van tergieten in combinatie met fijn gepuncteerde overige delen van tergieten. Lengte 7-8 mm.

Verspreiding
Europa en aangrenzende delen van Azië. In Europa van Midden-Finland tot Noord-Spanje en van Ierland tot voorbij de Zwarte Zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland ligt het zwaartepunt van de recente verspreiding in Zuid-Limburg en het oostelijke rivierengebied. Daarbuiten verspreid waargenomen.

Habitat
Uiteenlopende biotopen, van bosranden tot groeven en ruderale vegetaties. Ook vaak in rivieruiterwaarden aangetroffen.

Levenswijze
Waarschijnlijk één generatie. Het vliegtijddiagram laat echter een zeer lange vliegtijd zien, met waarnemingen tot in september. Mogelijk is er sprake van een partiële tweede generatie, maar de late waarnemingen kunnen ook verkeerd gedetermineerde dieren zijn.
Nestelt solitair in zelfgegraven holen in de grond.
Polylectisch. Westrich (1989b) noemt drie plantenfamilies, maar de weinige Nederlandse waarnemingen hebben vooral betrekking op schermbloemen, zoals fluitenkruid, gewone berenklauw en zevenblad. Daarnaast zijn vrouwtjes waargenomen op braam, kool, Maasraket en veldereprijs.
Nomada flavoguttata treedt zeer waarschijnlijk op als koekoeksbij.

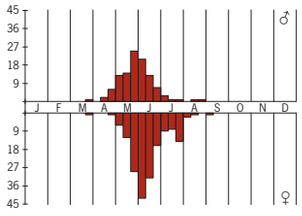
Andrena similis
roodstaartklaverzandbij

AJL

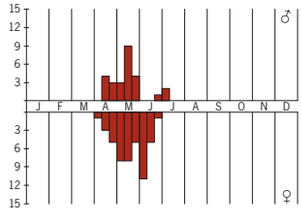
Zeer moeilijk te onderscheiden van andere vertegenwoordigers van *ovatula*-groep. Vrouwtje met opvallende oranjerode borststukbeharing, tergiet 1-4 met fijne witte haarbandjes die in midden onderbroken zijn, laatste twee tergieten oranjerood. Mannetje met kop en thorax grijsbruin behaard (maar bij verse dieren roodbruin), achterlijf met witte haarbandjes die breed onderbroken of versmald zijn. Verder herkenbaar aan genitaliën. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.
Er worden in Europa enkele ondersoorten onderscheiden, waarvan in Nederland *A. s. similis* voorkomt (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika, Midden-Oosten, Afghanistan (DYLEWSKA 1987). In Europa van Engeland tot aan de Kaukasus en van Zuid-Finland tot aan Zuid-Spanje (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vooral in de oostelijke helft en in Zuid-Limburg.

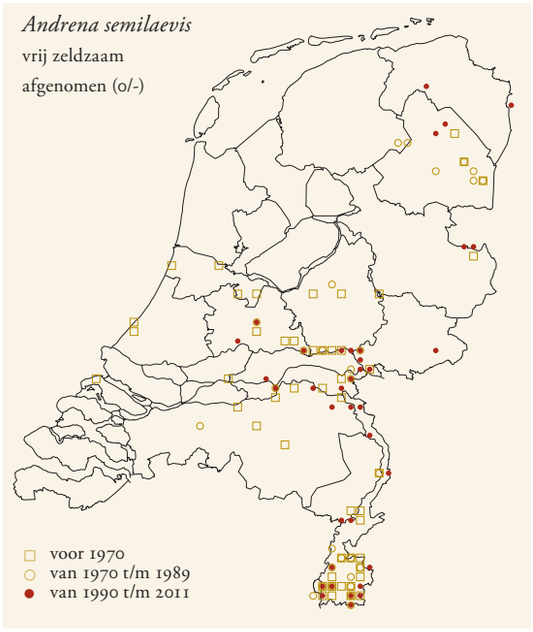
Habitat
Schrale graslanden, droge (matig) voedselrijke graslanden, hoogstamboomgaarden, leemgroeven, bosranden, open

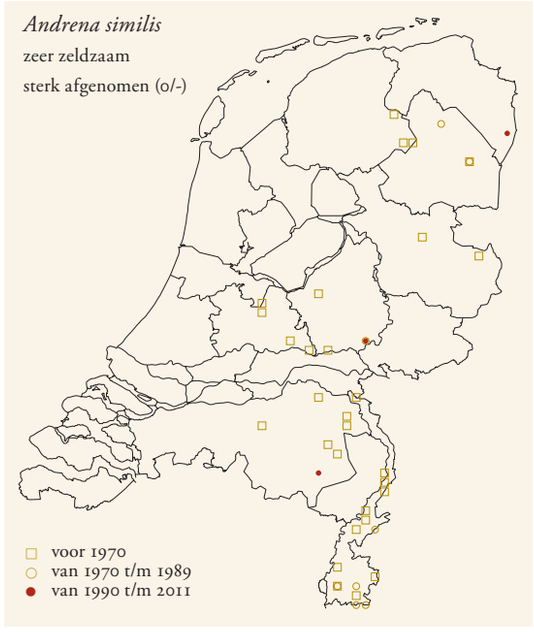


Andrena semilaevis



Andrena similis





plekken in bos, lichte naaldbossen (DYLEWSKA 1987, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes worden beduidend vaker waargenomen dan vrouwtjes (STÖCKHERT 1933).

Mannetjes vliegen af en aan op boomstammen (STÖCKHERT 1933), mogelijk om geurvlaggen af te zetten. Ze vliegen ook laag over de nestaggregaties heen en weer en bezoeken af en toe voedselplanten waar de vrouwtjes op vliegen (PERKINS 1919).

De nesten worden solitair of in kleine aggregaties gegraven in zandige of lemige bodems (DYLEWSKA 1987, PERKINS 1919, WESTRICH 1989B).

Vermoedelijk oligolectisch op vlinderbloemen, hoewel ook planten uit andere families worden genoemd (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, WESTRICH 1989B). In Nederland zijn vrouwtjes aangetroffen op brem en stekelbrem (VEGTER 1977). Mannetjes worden vaker op andere planten aangetroffen, zoals gewone vleugeltjesbloem, muizenoor, tweestijlige meidoorn en wilg (STÖCKHERT 1933).

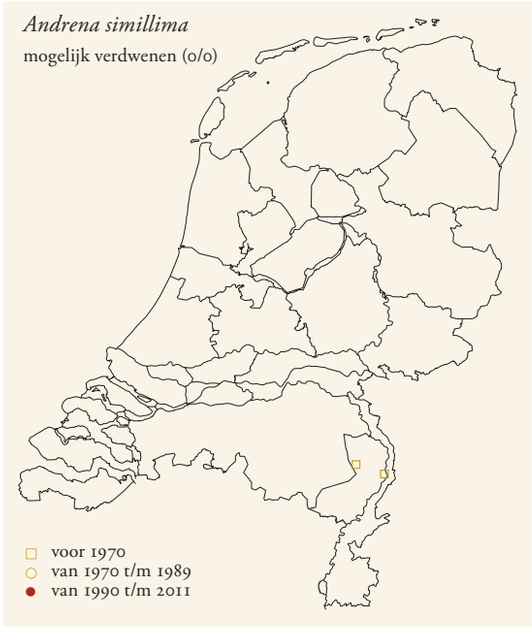
Broedparasieten zijn niet met zekerheid bekend, maar *Nomada striata* en *N. fulvicornis* komen in aanmerking (KOCOUREK 1966). De waaiervleugelige *Stylops* is endoparasiet bij de volwassen bijen (ALFKEN 1913, PERKINS 1919).

Andrena simillima
lichte zomerzandbij

TP

Lijkt sterk op *Andrena nigriceps*. Vrouwtje onderscheidt zich door witte beharing op gezicht en slapen en door sneeuwwitte beharing van dijring 3 en onderzijde van midden- en achterscheen. Tweede antennelid bij mannetje langer dan bij mannetje *A. nigriceps* en haarbandjes op sternieten dichter. Lengte 9-11 mm.

Warncke (1967, 1986, 1988) onderscheidt vier ondersoorten, waarvan *A. s. bremensis* Alfken, 1919 in Nederland zou voorkomen. Sommigen beschouwen *A. bremensis* als zelfstandige soort, anderen als synoniem van *A. simillima* (BLÜTHGEN 1961, DYLEWSKA 1987, EBMER 2001). We volgen hier Gusenleitner & Schwarz (2002), die *A. nigriceps* als aparte soort beschouwen en *A. bremensis* als synoniem van *A. simillima*.



Verspreiding

Areaal slecht bekend. Aangetroffen van Finland tot in Griekenland en van Ierland tot in Mongolië (ASCHER & PICKERING 2011).

In Nederland tot voor kort alleen met zekerheid bekend van oude vangsten in Venlo (LI) in 1879 en Mariaveen (LI) in 1947. Oude meldingen uit Amsterdam (NH) in 1937, Stokhem (LI) in 1954 en Mook (LI) in 1965 moeten nog geverifieerd worden.

Habitat

Volgens Westrich (1989b) vliegt de soort in onze streken vooral in heidegebieden.

Levenswijze

Eén generatie. Vliegt volgens Van der Vecht (1928b), gebaseerd op buitenlandse gegevens, van half juli tot begin september.

Waarschijnlijk polylectisch (WESTRICH 1989B). In Nederland is een mannetje gezien op zandblauwtje, hetgeen op een warme en schrale biotoop duidt.

Nomada rufipes komt als broedparasiet in aanmerking (WESTRICH 1989B).

Andrena strohmella
gekielde dwergzandbij

TP

Alleen onder microscoop te onderscheiden van andere soorten uit *minutula*-groep. Tergiet 1 aan zijkant met klein glimmend lijstje en clypeus in midden met lange puntvrije zone. Clypeus afgeplat. Palpen van maxillae slanker dan bij andere dwergzandbijen. Lengte 7-8 mm.

Verspreiding

Europa, van Noord-Duitsland tot Zuid-Frankrijk en Noord-Italië en van Nederland tot in Turkije (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland voor het eerst in Schaesberg (LI) verzameld in 1921. Na 1965 steeds vaker waargenomen en inmiddels aangetroffen in vrijwel geheel Zuid-Limburg. Opmerkelijk zijn de nieuwe vondsten in Zeeland en het midden van het land.

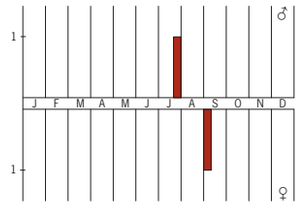
Habitat

In ons land onder andere aangetroffen in warme, braakliggende terreinen van de Maasuiterwaarden en in groeven. Nestelt in zelfgegraven holen in de grond.

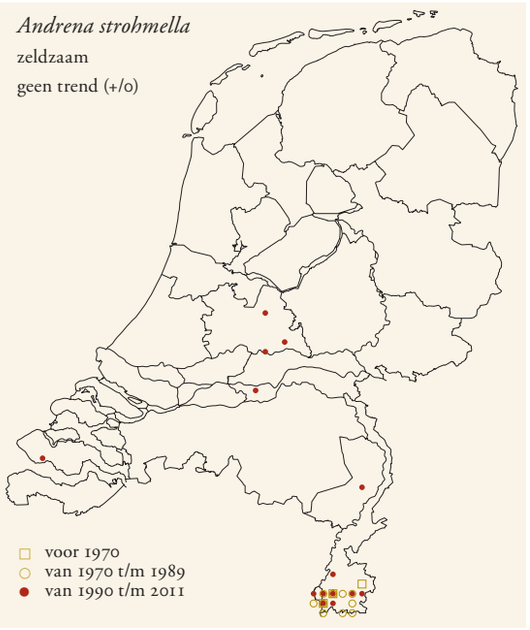
Levenswijze

Eén generatie. Volgens Dylewska (1987) waarschijnlijk twee generaties, maar dat is gezien het vliegtijddiagram voor ons land niet waarschijnlijk.

Waarschijnlijk polylectisch (WESTRICH 1989B). In Nederland zijn vrouwtjes waargenomen op algemene voorjaarsbloeiers



Andrena simillima



zoals boerenkers, boswilg, klein hoefblad, Maasraket, paardenbloem, sleedoorn en vijfvingerkruid.
Koekoeksbijen zijn niet bekend.

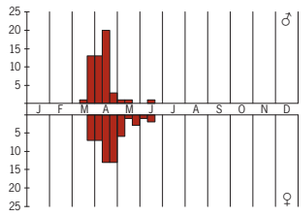
Andrena subopaca witkopdwergzandbij

TP

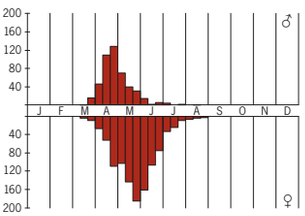
Lastig te herkennen vertegenwoordiger van *minutula*-groep. Mesonotum onduidelijk gepuncteerd. Clypeus sterker gewelfd dan bij *Andrena minutula*. Gezicht steeds licht behaard. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

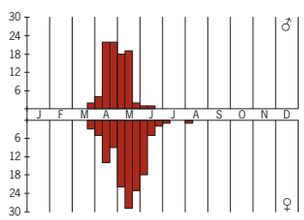
Europa tot in Japan. In Europa van Noord-Finland tot Midden-Italië en van Ierland tot in Rusland (DYLEWSKA 1987, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).



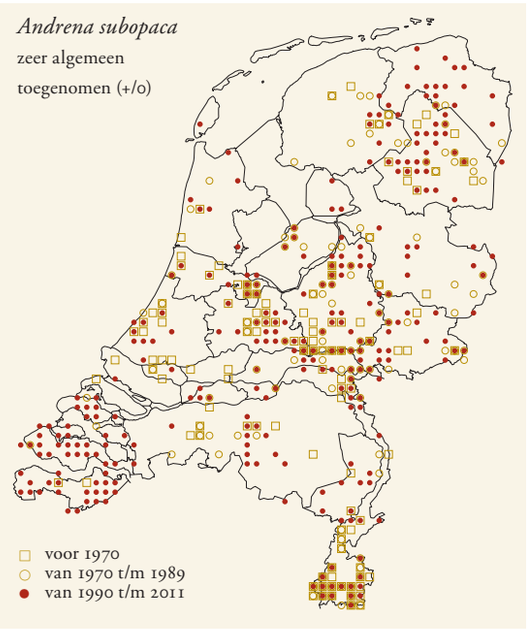
Andrena strohmella



Andrena subopaca



Andrena synadelpha



In Nederland algemeen en verspreid over het gehele land. Waarschijnlijk de algemeenste soort van de *minutula*-groep.

Habitat

Allerlei biotopen, waaronder bossen, parken en tuinen. Lijkt geen voorkeur te hebben voor een bepaalde grondsoort.

Levenswijze

Lange vliegtijd. Mogelijk twee generaties of partiële tweede generatie (WESTRICH 1989B).
Graaft zelf nesten in de grond, vaak in kleine groepen.
Polylectisch. Westrich (1989b) noemt vier plantenfamilies. Veel bloembezoek in ons land is waargenomen op alledaagse soorten als fluitenkruid, klein hoefblad, paardenbloem en wilg. Daarnaast zijn vrouwtjes waargenomen op aardbei, bosbes, braam, ereprijs, ganzerik en hopklaver.
Nomada flavoguttata treedt zeer waarschijnlijk op als koekoeksbij.

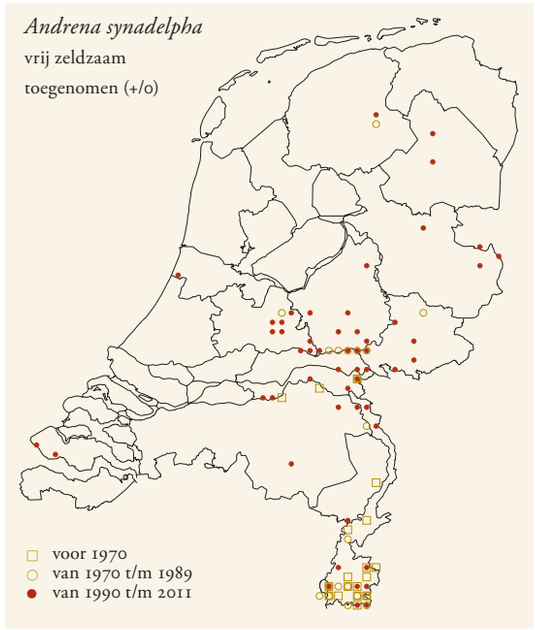
Andrena synadelpha breedrandzandbij

JS

Borststuk roodbruin behaard en met vrij lange roodbruine beharing op eerste tergieten, vooral bij vrouwtje. In het veld niet te onderscheiden van nauwverwante *Andrena varians*. Onder loep vallen zeer brede achterranden van tergiet 3-4 op, die meer dan helft ervan beslaan. Bij vrouwtje is dit minder goed te zien door lange beharing. Lengte vrouwtje 11-12 mm, mannetje 9-10 mm.

Verspreiding

Voornamelijk Midden- en West-Europa.
In ons land hoofdzakelijk in de oostelijke helft, met zwaartepunt in het zuidoosten. Uit het westen drie waarnemingen: een afgevlogen vrouwtje in de Amsterdamse Waterleidingduinen en twee vindplaatsen in Zeeland.



Habitat
In Nederland spoorwegterreinen, groeven, natuurontwikkelingsgebieden in uiterwaarden, bosranden (JS eigen waarneming). Westrich (1989b) noemt voor Noord-Duitsland geestgronden, parken, groenstroken en tuinen.

Levenswijze
Eén generatie. Een waarneming uit augustus valt hier echter buiten.
Vrouwtjes graven een nest in de grond, meestal in min of meer grote nestaggregaties, soms solitair. Nestelt vaak onder struiken en in bermen, met voorkeur voor zanderige grond (KETTNER 1947, WESTRICH 1989B).
Andrena synadelpha is polylectisch met voorkeur voor bloeiende struiken (KETTNER 1947, WESTRICH 1989B). Er zijn veel waarnemingen op meidoorn en sleedoorn.
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada panzeri* (PERKINS 1919, RICHARDS 1946, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). In enkele exemplaren is de waaiervleugelige *Stylops melittae* aangetroffen (JS eigen waarneming).

Andrena tarsata tormentilzandbij

TP

Goed herkenbare soort door gespecialiseerd bloembezoek, spaarzame beharing en oranje doorschijnende tarsen en achterschenen. Vrouwtje met drietandige kaken, zwarte borststukbeharing en kaal maanvormig vlakje aan uiteinde van achterschenen. Mannetje met geelwitte clypeus. Lengte 7-10 mm.

Verspreiding
Europa tot in China. In Europa van Finland tot in Noord-Spanje en van Ierland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002, XU & TADAUCHI 1999). Wordt door Stöckhert (1933) een boreo-alpiene soort genoemd.
In Nederland voor 1950 verspreid over de hogere zandgronden. De laatste decennia vooral in Drenthe waargenomen.

Habitat
Heide- en voormalige hoogveengebieden met schrale graslanden.

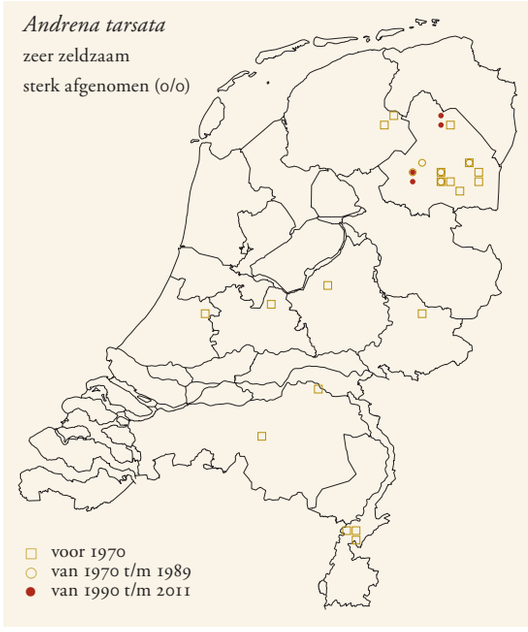
Levenswijze
Eén generatie.
Nesten worden gegraven in bodems van allerlei aard, van vlakke voetpaden tot steilwanden in lemige, zandige of venige ondergrond. Ze liggen vaak in groepen bij elkaar (LITTLE & JARMAN 2011, PERKINS 1919, TKALCŮ 1974). In ons land zijn geen nestplaatsen bekend.
Oligolectisch op ganzeriksoorten (WESTRICH 1989B). In Nederland vooral waargenomen op tormentil. Drie vrouwtjes zijn gevangen op wateraardbei. Chambers (1968) vond ook pollen van moerasspirea. Koekoeksbijen zijn zeer waarschijnlijk *Nomada roberjeotiana* en *N. obtusifrons* (LITTLE & JARMAN 2011, WESTRICH 1989B). Bowers (2011) noemt *Stylops* als inwendige parasiet van de volwassen dieren.

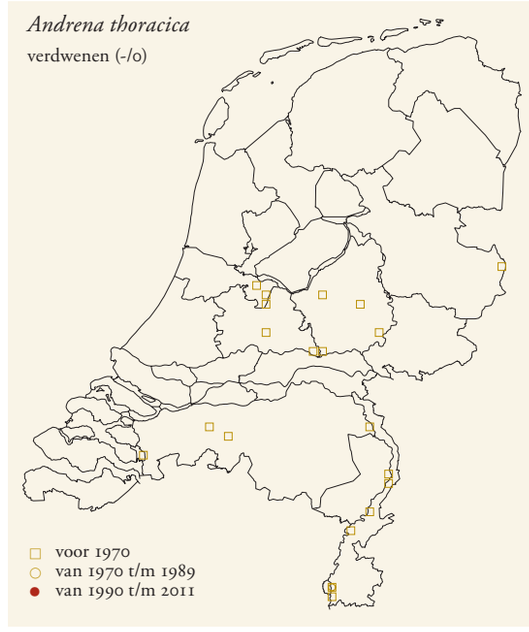
Andrena thoracica zwartflankzandbij

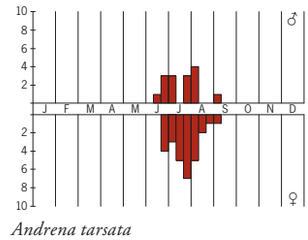
TP

Forse zandbij, lijkt op algemene *A. nitida*. Hiervan te onderscheiden door zwarte beharing op gezicht en zijkanten van borststuk en meer verspreide punctering op tergieten. Lengte: 12-16 mm.

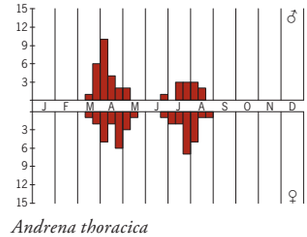
Verspreiding
Europa tot in Korea en Noord-China, en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (DYLWSKA 1987, KIM ET AL. 1990, GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). In Noord-Duitsland is al begin jaren 1960 een sterke teruggang geconstateerd op het waddeneiland Amrum (EMEIS 1964). De oorzaak is onbekend.
In Nederland vroeger verspreid in het midden en zuiden. De laatste groep nestelde op de Sint Pietersberg in 1972, langs de rand van de groeve Duchateau (de Tombe), en was hier al vanaf 1941 aanwezig (V. Lefeber pers. med.).







Andrena tarsata



Andrena thoracica

Habitat
In ons land waargenomen in schrale graslanden. Vloog in Noord-Duitsland in de kustduinen. In Engeland eveneens sterk gebonden aan kuststreken, met steile zandige klifwanden (EDWARDS & BROAD 2006).

Levenswijze
Twee generaties.
Nestelt in zelfgegraven nesten in de grond, vaak in grote groepen. Zo werden op het Duitse eiland Amrum vele duizenden nesten waargenomen tussen struikhei en kruipwilg, in vrijgestoven morenes in de duinen (EMEIS 1955). Hier werden gravende vrouwtjes gevonden in een loodrecht naar beneden lopende gang op zo'n 25 cm in de grond. Popova (1983) geeft een doorsnede van een nestgang met op het eind een broedcel op 40 cm diepte in de grond. Mannetjes zwermen laag boven de nestplaatsen.
Uitgesproken polylectisch. Westrich (1989b) noemt dertien plantenfamilies (zie ook CHAMBERS 1968). In Nederland is geen bloembezoek van vrouwtjes uit de voorjaarsgeneratie waargenomen, maar enkele mannetjes vlogen op wilg. Twee vrouwtjes van de zomergeneratie vlogen op akkerdistel en braam.
Als koekoeksbijen worden genoemd *Nomada goodeniana* (PERKINS 1919) en *N. fulvicornis* (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Andrena tibialis
grijze rimpelrug

JS

Grote zandbij met sterk gerimpeld middenveld achter op borststuk. Vrouwtje goed herkenbaar aan opvallende roodgele achterschenen en metatarsen. Mannetje ook met roodachtig uiteinde van achterschenen, achtertarsen roodachtig. Beharing op gezicht donker, op kop en borststuk bruingeel. Lengte vrouwtje 13-14 mm, mannetje 12-14 mm.

Verspreiding
Europa tot in Iran en Kazachstan. In Europa van Finland tot Zuid-Spanje en van Engeland tot in Griekenland.
In Nederland overal, zij het in kleine aantallen.

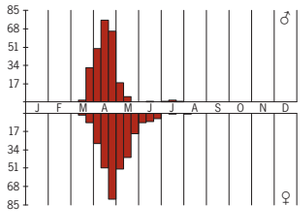
Habitat
Bosranden, dijken, groeven, ruderale terreinen, tuinen (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie. Er zijn enkele mannetjes bekend uit juli, wat zou kunnen wijzen op een partiële tweede generatie. Ook in Duitsland doet zich dit verschijnsel voor (WESTRICH 1989B). Kocourek (1966) noemt voor voormalig Tsjecho-Slowakije twee generaties.
Het nest wordt gegraven in vlakke, flink begroeide, op het zuiden georiënteerde plekken (KOCOUREK 1966). Het is ook aangetroffen onder overhangende bladeren van tuinplanten. Het zand uit de nestgang hoopt zich als een 'vulkaan' om de nestingang op (JS eigen waarneming).
Polylectisch, bezoekt bloemen uit zeker vijf plantenfamilies (WESTRICH 1989B).
Zeer waarschijnlijk zijn *Nomada fulvicornis* en *N. goodeniana* broedparasieten (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is als parasiet in volwassen exemplaren aangetroffen (SMIT & SMIT 2005).

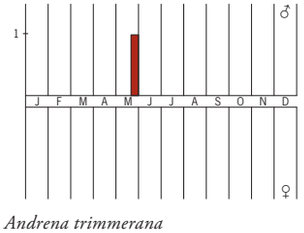
Andrena trimmerana
doornkaakzandbij

TP

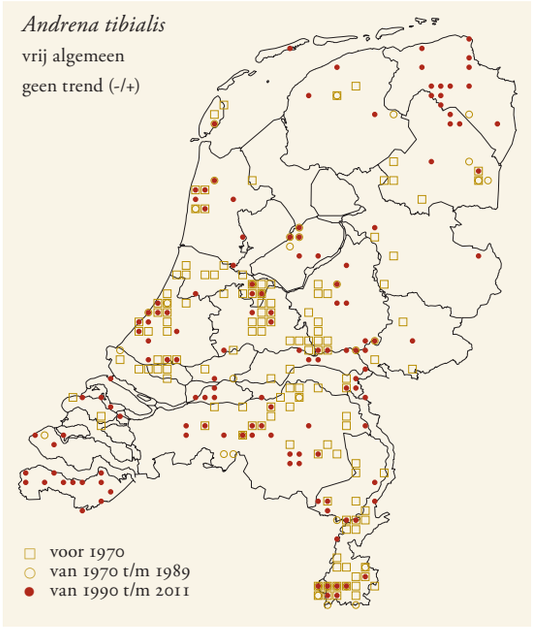
Achterlijf soms deels rood, achterranden van tergieten barnsteenkleurig. Mannetje van voorjaarsgeneratie met opvallende tand aan kaakbasis. Lijkt sterk op *Andrena carantonica*. Lengte 11-14 mm.
De voorjaarsgeneratie staat bekend onder de naam *A. spinigera* Kirby, 1802, de zomergeneratie als *A. trimmerana*. Het is niet onmogelijk dat beide generaties tot aparte soorten behoren.



Andrena tibialis



Andrena trimmerana





Verspreiding
Europa, aangrenzende delen van Azië en in Noord-Afrika. In Europa van Nederland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot voorbij de Zwarte Zee (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland bekend van één mannetje in natuurgebied Rammekens bij Ritthem (ZE; CALLE & JACOBUSSE 2008).

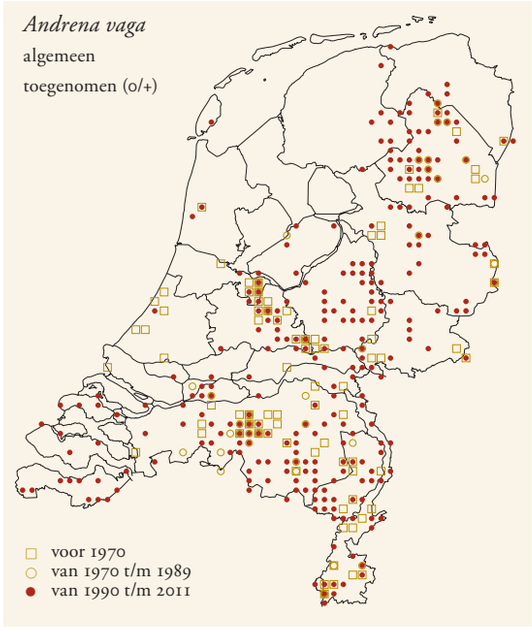
Habitat
In Zuid-Engeland in allerlei open biotopen, zoals rotskusten, heide, open bossen, kalkgrasland, braakliggende terreinen en tuinen.

Levenswijze
Twee generaties. Het Nederlandse mannetje is van 29 maart 2002. Vliegt in Zuid-Engeland van half maart tot eind april en van juli tot eind september (ELSE 2008).
Nestelt solitair in de grond op open plekken in hellingen en steilwanden. Evenals andere zandbijen van het subgenus *Hoplandrena*, zoals *Andrena carantonica* en *A. ferox*, nestelt deze soort mogelijk ook communaal.
Polylectisch. De enige Nederlandse vondst betrof een mannetje op wilg (CALLE & JACOBUSSE 2008). In Bassenge, België, vlak bij onze zuidgrens, is een mannetje gevangen op buxus op 18 maart 1998 (PETIT 2006). Volgens Perkins (in VAN DER VECHT 1928B) vliegt de voorjaarsgeneratie onder andere op wilg, ribes, paardenbloem, boterbloem, rododendron en fruitbomen. De zomergeneratie bezoekt vooral braam, soms schermbloemen.
Koekoeksbij is *Nomada marshamella* (PERKINS 1919).

Andrena vaga grijze zandbij

AJL

Grote, breedgebouwde *Andrena* met lichtgrijs behaard borststuk en zwart achterlijf. Vrouwtje met grijze kopbeharing en zwarte poten, mannetje met witte kopbeharing en lichtere poten. Vrouwtje lijkt in het veld op vrouwtje *A. cineraria*, maar mist zwarte dwarsband over borststuk. Lengte 13-15 mm.



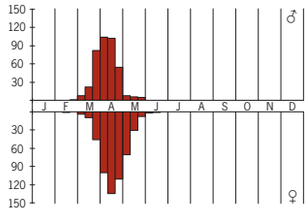
Verspreiding
Europa, Zuidoost-Kazachstan en West-Siberië (DYLEWSKA 1987). In Europa van Zuid-Scandinavië tot aan de Pyreneeën en van het zuiden van Groot-Brittannië tot aan de Oeral en de Kaukasus (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland vrij algemeen op de binnenlandse zandgronden en in Zuid-Limburg, daarbuiten zeldzamer.

Habitat
Open tot halfopen, zandige gebieden, zoals zandverstuivingen, heideterreinen, leemgronden, uiterwaarden, dijken en akkerranden.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes.
Mannetjes zoeken al vanaf eind maart laag vliegend over de nestaggregatie of kruipend over de bodem naar vrouwtjes. De verschillende beschreven vliegpatronen van de mannetjes, zigzaggend of cirkelvormig, hebben mogelijk te maken met nestdichtheid, windrichting en -sterkte en de detectie van geuren die daarmee samenhangen (HALLMEN 1991, VLEUGEL 1947). Mannetjes zijn ook cirkelend rond boomtoppen waargenomen, vermoedelijk om uitwisseling met andere populaties te stimuleren (HALLMEN 1991, AJL eigen waarneming). Soms graven mannetjes zich in de bodem op plaatsen waar vrouwtjes verschijnen. Zodra een vrouwtje uit de grond komt proberen diverse mannetjes haar te grijpen om te paren. Hierbij rollen ze als een kluwen vechtend over de grond (HALLMEN 1991, VLEUGEL 1947). Na de paring verblijft het vrouwtje nog 1-3 dagen in het nest, mogelijk om de eieren te laten rijpen (BISCHOFF 2001, GEBHARDT & RÖHR 1987, SCHÖNITZER & KLINKSIK 1990). Het vrouwtje paart maar één keer, nieuwe paringspogingen door mannetjes worden afgeweerd (WESTRICH 1989B).

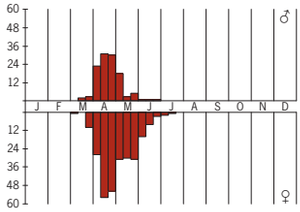


Vrouwtje van de grijze zandbij *Andrena vaga* met flinke stuifmeelklompen op heupen, dijen en schenen.



Andrena vaga

Nesten worden gegraven in niet te dicht begroeide zandbodems en soms in löss, zoals zandpaden, hellingen, halfopen bermen, boven op dijken of in oude molshopen (WESTRICH 1989B, FELLENDORF ET AL. 2004; AJL eigen waarneming). Ze liggen in kleine tot zeer grote aggregaties, soms met duizenden bijeen en hebben aan de ingang een kleine tumulus (MALYSHEV 1935, WESTRICH 1989B). Het nest bestaat uit een gebogen hoofdgang van 25-60 cm, met 1-4 korte onvertakte zijgangen op gelijke hoogte. Elke zijgang eindigt in een ovale broedcel van 9 × 17 mm (BISCHOFF 2001, MALYSHEV 1935, POPOVA 1983) en wordt aan de binnenzijde volkomen glad afgewerkt en met een secretie uit de Dufourklier ingesmeerd (AJL eigen waarneming). Soms wordt een oude hoofdgang het jaar erop ook gebruikt. Wanneer het vrouwtje het nest verlaat om te foerageren wordt de nestingang afgesloten en gemarkeerd met een geurstof, zodat zij het nest binnen de aggregatie kan terugvinden (STEINMANN 1990, WESTRICH 1989B).
Het vrouwtje voert ongeveer vier pollenvluchten uit om een nest te bevoorraden en per dag worden gemiddeld drie pollenvluchten gemaakt (BISCHOFF 2001). Verdeeld over 1-2 nesten kunnen vrouwtjes ongeveer 4-6 broedcellen aanleggen en provianderen (BISCHOFF 2003, MALYSHEV 1926, POPOVA 1983). De voedselvoorraad bestaat uit een pollenballetje, dat vermoedelijk vlak voor de eileg met een beetje nectar wordt overgoten (BISCHOFF 2001, FRIESE 1923).
Oligolectisch op wilgen (VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). Slechts bij uitzondering worden vrouwtjes waargenomen op meidoorn of paardenbloem (VAN DER VECHT 1928B, STÖCKHERT 1933, VLEUGEL 1947). Willems (2011) beschrijft verzamelende vrouwtjes op grove den. Hoewel ook wel planten uit andere families worden genoemd, wijst pollenonderzoek uit dat 99% van de verzamelde pollen van wilgen afkomstig is. Pollen van andere planten zijn waarschijnlijk per ongeluk bij nectarbezoek opgedaan (HALLMEN & VAN LEEUWEN 1991). Mannetjes worden ook op fruitbomen aangetroffen (VLEUGEL 1947). De larve eet de voedselvoorraad in ongeveer twee weken op (MALYSHEV 1935), scheidt pas daarna excrementen uit en verpopt halverwege de zomer. De bij overwintert als imago (BISCHOFF 1922, FRIESE 1882, 1923). Onvolwassen stadia zijn niet bestand tegen langdurige overstroming van de nesten (FELLENDORF ET AL. 2004).
Nomada lathburiana is met zekerheid een broedparasiet (BISCHOFF 2003, FRIESE 1923). Möschler (1938) noemt *Sphecodes gibbus* als mogelijke broedparasiet. Om een tijdelijk afgesloten nest van de gastheer te bereiken graven de vrouwtjes van *N. lathburiana* zich ernaartoe, net zoals de gastheer dat zelf doet wanneer zij terugkeert van een foerageervlucht (AJL eigen waarneming). Andere broedparasieten zijn de wolzwever *Bombylius major* en waarschijnlijk de bloemvlieg *Leucophora cinerea* (VLEUGEL 1947). Aanwezigheid van *B. major* kan een populatie decimeren (BISCHOFF 2003). Endoparasiet van de volwassen bijen is de waaiervleugelige *Stylops melittae* (SMIT & SMIT 2005).



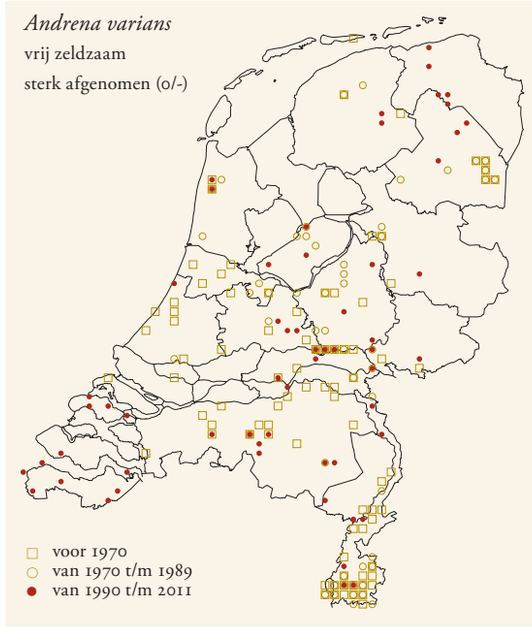
Andrena varians

Andrena varians variabele zandbij

TP

In het veld moeilijk te herkennen zandbij uit *helvola*-groep. Zie Gusenleitner & Schwarz (2002) voor verschillen met verwante soorten. Lengte 9-11 mm.

Verspreiding
Europa en aangrenzende delen van Azië. In Europa van Noord-Zweden tot Zuid-Frankrijk en van Engeland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
Komt verspreid over heel Nederland voor, meestal in lage dichtheden.



Habitat
Langs bosranden en in parken, maar niet kieskeurig. Alfken (1913) noemt de soort cultuurvolger in Noord-Duitsland.

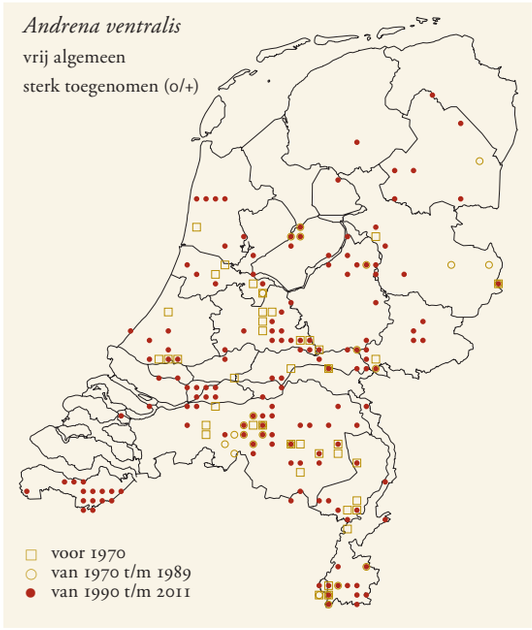
Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in de grond, meestal solitair, soms in kleine aggregaties (RADCHENKO 1981).
Polylectisch. Westrich (1989b) meldt 12 plantenfamilies. In Engeland zoekt het vrouwtje haar voedsel vaak op struiken zoals meidoorn en sleedoorn (EDWARDS 2009), maar wordt daar evenals in ons land ook vaak waargenomen op paardenbloem.
Koekoeksbij is *Nomada panzeri*. Wellicht komen ook andere *Nomada*-soorten in aanmerking (CHAMBERS 1949).

Andrena ventralis roodbuikje

JS

Sternieten bij beide seksen met rode eindrand, buik vaak grotendeels geelrood. Vrouwtje op tergiet 5-6 met felrode beharing, verder zeer spaarzaam behaard. Mannetje met gele clypeus. Lengte vrouwtje 7-9 mm, mannetje 7-10 mm.

Verspreiding
Van Spanje tot in Japan. Het zwaartepunt van de Europese verspreiding ligt in Midden-Europa. Niet bekend uit Engeland en Scandinavië, in Zuid-Europa schaars.
In Nederland wijd verbreid, maar nauwelijks in Friesland en Groningen en niet op de Waddeneilanden.





▲ Roodbuikje *Andrena ventralis*, vrouwtje.

Habitat

Allerlei open terreinen waar voldoende wilgen groeien, zowel op zandgrond als op klei. Bekend van uiterwaarden, bosranden en open plekken in bossen, heideterreinen, holle wegen, groeven en dijken.

Levenswijze

Eén generatie.

Mannetjes vliegen vaak massaal rondom bloeiende wilgen, de copulatie vindt plaats op de bloemen van wilgen (KOCOURECK 1966).

Vrouwtjes nestelen solitair of in kleine aggregaties. Het nest ligt in de grond tussen vegetatie, vaak op schaars begroeide plekken. Op dijken worden ook nesten gegraven in molshopen.

Vrouwtjes zijn oligolectisch op wilgen. Sommige verzamelen in stedelijke gebieden ook stuifmeel op theeboompje (WESTRICH 1989B).

Broedparasiet is waarschijnlijk een kleine vorm van *Nomada alboguttata* (WESTRICH 1989B). Schwarz et al. (1996) noemen dit 'vorm 1' van het *N. alboguttata*-complex.

Andrena viridescens groene zandbij

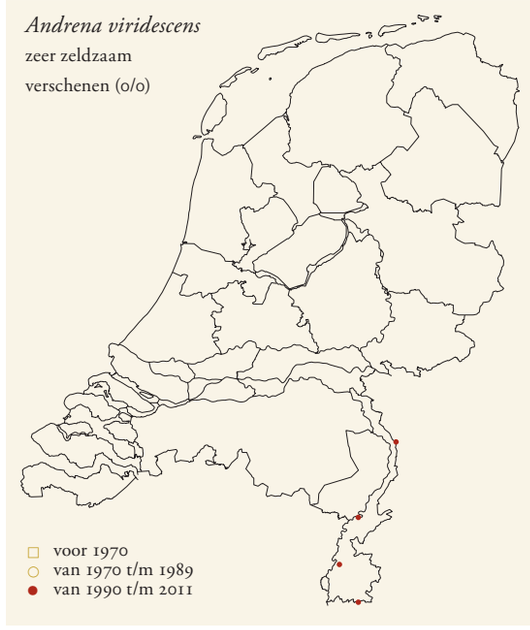
JS

Enige Europese *Andrena* met groenblauw glanzende kop, borststuk en achterlijf. Deze glans is echter alleen met goede loep te zien. Achterranden van tergieten geelachtig. Antennen aan de onderkant grotendeels roodgeel. Mannetje met gele clypeus. Lengte en vrouwtje 7-8 mm.

Verspreiding

Europa en Irak. In Europa van Denemarken tot in Frankrijk en Bulgarije, en van Nederland tot in Rusland (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).

In Nederland vijf recente waarnemingen in Limburg.



Habitat

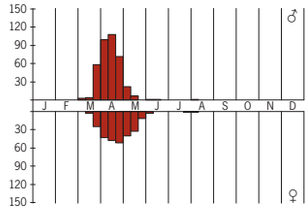
Begroeide hellingen, bermen, taluds, boomgaarden en vaak langs bosranden (KOCOURECK 1966, WESTRICH 1989B). De eerste Nederlandse vindplaats (SMIT 1997B) was in Zuid-Limburg, op een hellende, grazige berm langs een weiland, vlak bij bos.

Levenswijze

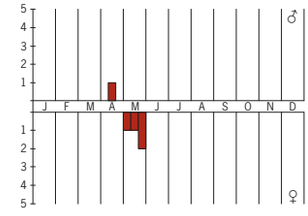
Eén generatie.

Vrouwtjes nestelen solitair, soms in kleine aggregaties, zowel in zandige als lemige grond. De nesten worden gegraven op schaarsbegroeide plekken tussen de vegetatie.

Oligolectisch op ereprijs, met name gewone ereprijs, soms ook op brede ereprijs. De laatste soort is in ons land echter zeldzaam. Voor het voorkomen van *Andrena viridescens* zijn grote groeiplaatsen van deze planten nodig.



Andrena ventralis



Andrena viridescens

Nomada atroscutellaris Strand, 1921 (niet bekend uit Nederland) is zeer waarschijnlijk broedparasiet (WESTRICH 1989B).

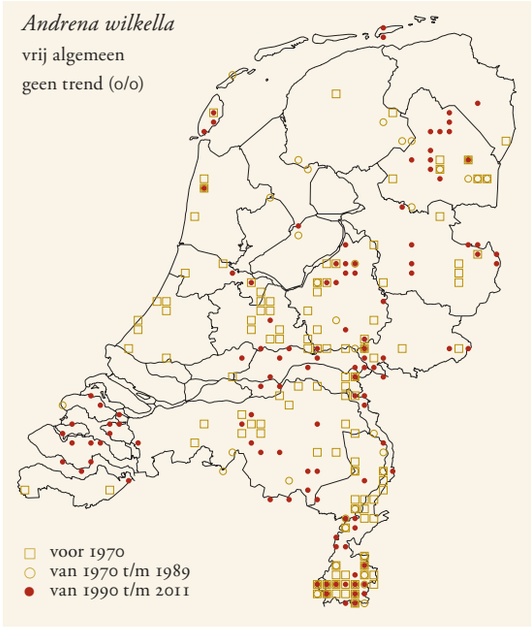
Andrena wilkella geelstaartklaverzandbij

AJL

In het veld niet te onderscheiden van andere soorten uit *ovatula*-groep. Beharing boven op borststuk bij vrouwtje grauwgeel en kort, van overige delen grauwwit. Tergiet 2-4 met fijne witte haarbandjes die op midden onderbroken zijn, scopa lichtgeel. Laatste twee tergieten lichtoranje behaard. Scheen en metatars 3 oranje. Mannetje witte haarbandjes op tergiet 2-5 op midden onderbroken. Laatste twee tergieten lichtgeel behaard. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.

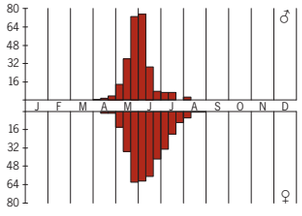
Verspreiding

Europa en Kazachstan (DYLEWSKA 1987). In Europa van Ierland tot aan de Oeral en van Zuid-Finland tot Midden-Spanje (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002).
In Nederland voornamelijk in de oostelijke helft en in Zeeland. Met uitzondering van Zeeland is de soort in de kustprovincies zeldzaam.



Habitat

Bosranden, schrale en matig voedselarme bloemrijke graslanden, heideterreinen, dijken en groeven (WESTRICH 1989B). De soort zal waarschijnlijk profiteren van extensief begraasde natuurontwikkelingsprojecten.



Andrena wilkella

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als larve, verpopt tussen half maart en half april. Imago's verschijnen ongeveer een maand later (MEIDELL 1967).
Mannetje patrouilleert langs voedselplanten (MÜLLER ET AL. 1997), solitaire struiken, kleine loofbomen en struweelranden, waar hij geurvlaggen afzet om vrouwtjes te lokken. Hij keert steeds weer terug naar de gemarkeerde plaatsen via een min of meer vaste route. De geurvlaggen trekken ook andere mannetjes aan, die op dezelfde locatie ook hun geurvlaggen af kunnen zetten, en hierdoor zwermen de mannetjes door elkaar. Paringen worden langs deze vliegroutes weinig waargenomen (TENGÖ ET AL. 1990).
Nesten worden solitair of in grote aggregaties gegraven in verschillende grondsoorten op niet al te dicht begroeide plaatsen, bijvoorbeeld steilwanden, open heideterreinen, zandpaden en oude molshopen (PERKINS 1918, 1919, WESTRICH 1989B; AJL eigen waarneming).
Oligolectisch op vlinderbloemen (CHAMBERS 1968, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). In Nederland vliegt de soort met name op vlinderbloemen zoals gewone rolklaver, rode klaver en witte klaver (PEETERS & REEMER 2003, VAN DER VECHT 1928B), maar soms ook op andere plantenfamilies (CHAMBERS 1968, DYLEWSKA 1987, VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B). Om op vlinderbloemen bij het stuifmeel te komen drukt het vrouwtje de kiel met de midden- en achterpoten naar beneden, waardoor stamper en meeldraden tevoorschijn komen (MÜLLER ET AL. 1997).
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Nomada striata* (PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933 & VAN DER VECHT 1928B, WESTRICH 1989B), mogelijk ook *Sphecodes reticulatus* (VEGTER 1993). De waaiervleugelige *Stylops melittae* is endoparasiet van de volwassen bijen (PERKINS 1919).

Anthidiellum kleine harsbijen

TP

Kleine, robuuste zwarte bijen met weinig haren op bovenkant van lichaam en met variabele gele of geelwitte tekening. Klauwen met hechtlapje. Te verwarren met enkele tubebijen van het genus *Stelis*. Lengte 4-10 mm.

Taxonomie

Michener (2007) verdeelt het genus in zeven subgenera, waarbij de Nederlandse soort onder *Anthidiellum* s.s. valt.

Verspreiding

Europa, Afrika, Azië, Noord- en Zuid-Amerika. Wereldwijd ongeveer 50 soorten. In Europa drie soorten (MÜLLER 1996A), in Midden- en Noordwest-Europa een.

Levenswijze

Eén generatie.
Nesten worden bovengronds gebouwd. Ze bestaan uit solitaire broedcellen of groepen van broedcellen die tegen rotsen, stammen of bladeren in de open lucht worden gemetseld. Elke broedcel bestaat uit hars, soms vermengd met andere substraten. Nestelt ook in houtblokken, waarin achter elkaar liggende broedcellen met tussenwandjes van hars worden gebouwd en ook de wanden van de broedcellen met hars worden besmeerd (KROMBEIN & NORDEN 2001).
Voor zover bekend zijn soorten uit dit genus beperkt polylectisch. Müller (1996a) onderzocht pollen in de scopa van drie soorten uit Europa en directe omgeving en vond bij elk vooral pollen uit één plantenfamilie. Twee soorten, waaronder *Anthidiellum strigatum*, waren gespecialiseerd op lip-





◀◀ Nestcellen van de kleine harsbij *Anthidiellum strigatum* op de schors van een boom.

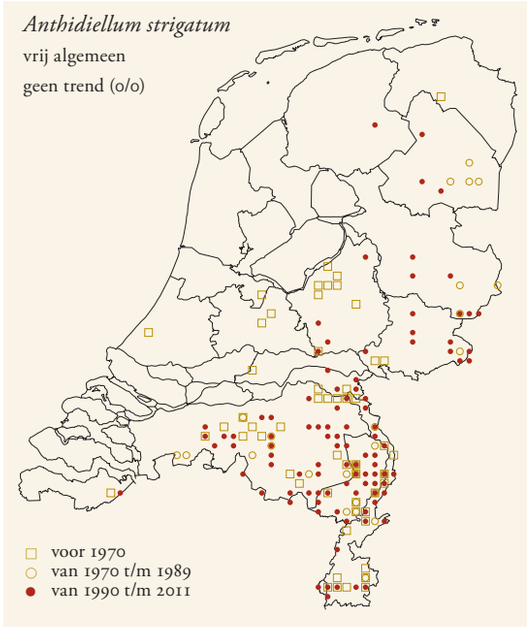
▲ Kleine harsbij *Anthidiellum strigatum* op rolklaver.

bloemen, een derde soort bezocht vooral vlinderbloemen.
Tot op heden zijn van drie soorten larven beschreven en van een soort de pop (MCGINLEY 1989).
Koekoeksbijen van het genus *Stelis* parasiteren in de nesten.

Anthidiellum strigatum kleine harsbij

TP

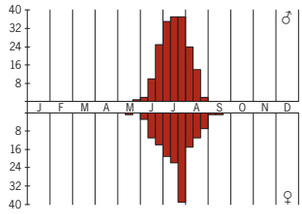
Klein, bol, weinig behaard bijtje. Beide seksen met gele, ovale dwarsvlekken op zwart achterlijf, maar zeer variabel in kleur: naar zuiden toe gaat gele kleur overheersen (ALFKEN 1936). Vrouwtje met witgelige buikschuier, mannetje met lange stekel op sterniet 6. Qua habitus en kleur makkelijk te verwarren met *Stelis signata*, die onder andere de laatstgenoemde morfologische kenmerken mist. Hangt vaak als zweefvlieg even stil in lucht. Lengte 5-7 mm.
Door diverse auteurs wordt deze soort tot het genus *Anthidium* gerekend (AMIET ET AL. 2004, PEETERS ET AL. 1999, SCHEUCHL 1996, SCHWARZ ET AL. 1996, WESTRICH 1989B). Wij volgen hier de indeling van Michener (2007).



Verspreiding
Europa tot in Irak, Noord-Afrika. In Europa van Finland tot aan de Middellandse Zee en van Nederland tot in Rusland.
In Nederland verspreid over het oostelijk deel. De enige vangst in het westelijk kustgebied, bij Voorburg (ZH), dateert uit 1881. Uit het noorden van het land zijn minder vondsten bekend. Toch is te verwachten dat ook daar de soort nog op meer plekken voorkomt. Hij wordt bij inventarisaties snel gemist door het zeer lokale voorkomen.

Habitat
Vooral op overgangen van naaldbossen en heidevelden naar graslanden en bermen.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als prepop in cocon.
Vrouwtjes metselen een omgekeerd flesvormig nest van plantenvezels en hars van ongeveer 1 cm lengte tegen stenen, stammen of plantenstengels. Vaak worden meerdere nestjes gebouwd, tot maximaal 13, dicht bij of tegen elkaar, op 10-50 cm hoogte. Vanwege het gebruik van hars moet de soort in de buurt van naaldbomen nestelen. De nestbouw is uitgebreid beschreven door Bellmann (1977, 1981). Hij onderscheidt drie bouwfasen: **1** verzamelen van hars en bouw van de broedcel, waarbij de cel aan de onderzijde open blijft; **2** bevoorrading met pollen en nectar; **3** eileg en afsluiting van de broedcel, waarbij de onderkant flesvormig wordt geboetseerd zonder dat nieuwe hars wordt aangedragen. Bouw, proviandering en afsluiting van een broedcel kunnen in een dag worden geklaard.
Het ei ligt dicht tegen de aangestampte brij van pollen en nectar, die de bovenste helft van de broedcel vult. De volwassen larve spint een cocon die de gehele broedcel inneemt en aan de voorzijde een kenmerkende nap draagt. Deze nap valt precies in de flessenhals aan de onderzijde van de broedcel.
Beperkt polylectisch, met duidelijke voorkeur voor gewone rolklaver. Westrich (1989b) noemt vijf plantenfamilies waarvan stuifmeel werd gevonden. In Nederland zijn vrouwtjes waargenomen op 15 plantensoorten, maar ook hier blijkt een duidelijke voorkeur voor gewone rolklaver.
Koekoeksbij is *Stelis signata*, die sterk op de gastheer lijkt. Terwijl de uitvliegopening van het nest van *Anthidiellum*



Anthidiellum strigatum

strigatum aan de zijkant van de broedcellen ligt, breekt *S. signata* het onderste deel inclusief flessenhals van de broedcel af om uit te vliegen. Nesten die geparasiteerd zijn geweest, zijn hieraan goed te herkennen (BELLMANN 1981).
Mannetjes bijten zich met de kaken aan plantendelen vast om te slapen.

Anthidium wolbijen

TP

Meestal robuuste bijen. Soms geheel zwart, maar meestal met opvallend geel of geelwit kleurpatroon. Beide seksen in het veld te herkennen aan kleurpatronen en karakteristieke vorm van tergieten. Mannetjes vaak territoriaal, met opvallende vlucht, waarbij elementen als stilstaan in lucht, langzaam naderen, patrouilleren en uitvallen naar indringers in territorium elkaar afwisselen. Lengte 5-19 mm.

Taxonomie

Wij volgen hier Michener (2007), die *Anthidiellum*, *Anthidium*, *Stelis* en *Trachusa* als aparte genera opvoert. Dit lijkt de verwantschapsrelaties binnen deze groep het best weer te geven. Michener (2007) onderscheidt binnen *Anthidium* zeven subgenera. Van de soorten in Nederland rekent hij *A. oblongatum* tot het subgenus *Proanthidium* Friese, 1898 en de andere twee soorten tot *Anthidium* s.s.

Verspreiding

Alle continenten behalve Australië en Antarctica. Wereldwijd meer dan honderd soorten. In Europa 14 soorten (MÜLLER 1996A), in Noordwest- en Midden-Europa acht, waarvan drie in Nederland.

Levenswijze

Eén generatie. Het voortplantingsgedrag van de mannetjes is vooral bestudeerd bij de territoriale soorten, zoals *Anthidium manicatum* (zie soorttekst). Het vrouwtje paart met meerdere mannetjes. Vrouwtjes bouwen nesten van plantenharen in bestaande holle ruimten in de grond, muren, hout of stengels.
In tegenstelling tot harsbijen (*Anthidiellum*, *Trachusa*) bezitten *Anthidium*-soorten kaken met duidelijke tanden, waarmee ze makkelijker plantenharen ('wol') kunnen verzamelen voor de nestbouw. De haren worden geoogst op sterk behaarde bladeren, stengels en zaden en in de vorm van kleine bolletjes naar het nest getransporteerd. Het nest is moeilijk te vinden omdat de afstand tussen foerageer- en bouwmaterialenplekken vaak groot is. Het bestaat uit 1-16 broedcellen naast of achter elkaar. Een aantal soorten impregneert de wol voor de proviandering van de broedcel met plantaardige klierstoffen, die het vrouwtje verzamelt in de viltige, sterk vertakte haren op de metatarsen. Wellicht dient dit om het larvenvoedsel te vrijwaren van schadelijke schimmels en bacteriën (MÜLLER ET AL. 1996).
Wat betreft bloembezoek zijn er onder *Anthidium*-soorten zowel specialisten als generalisten, en overgangen daartussen. Van 28 *Anthidium*-soorten uit Europa en directe omgeving zijn er twaalf oligolectisch, zes beperkt polylectisch (sterke voorkeur voor de pollen van één plantenfamilie) en tien polylectisch. De polylectische soorten zijn over het algemeen kleiner dan de oligolectische. Binnen de Europese soorten zijn twee groepen te onderscheiden: een met een speciaal pollenverzamelapparaat op het kopschild, de ander heeft dat op de onderkant van het borststuk. Daarmee worden respectievelijk pollen verzameld van de meeldraden van lipbloemen en helmkruiden, of worden pollen van platte bloemen van sommige composieten gepoetst (MÜLLER 1996B).
Van slechts vier *Anthidium*-soorten zijn larven beschreven (MCGINLEY 1989).
Koekoeksbijen zijn tubebijen *Stelis*.

Anthidium manicatum grote wolbij

TP

Opvallende, zwart met gele soort. Mannetje groter dan vrouwtje. Vrouwtje te verwarren met *Anthidium oblongatum*, maar groter. Mannetje door lengte, lichtoranje haarborstels aan zijkant van achterlijf en driedoornige laatste achterlijfssegment niet te verwarren met andere soorten. Lengte vrouwtje 10-13 mm, mannetje 10-16 mm.



Vrouwtje van de grote wolbij *Anthidium manicatum* bij het verzamelen van donsharen op ezelsoor voor haar nest.

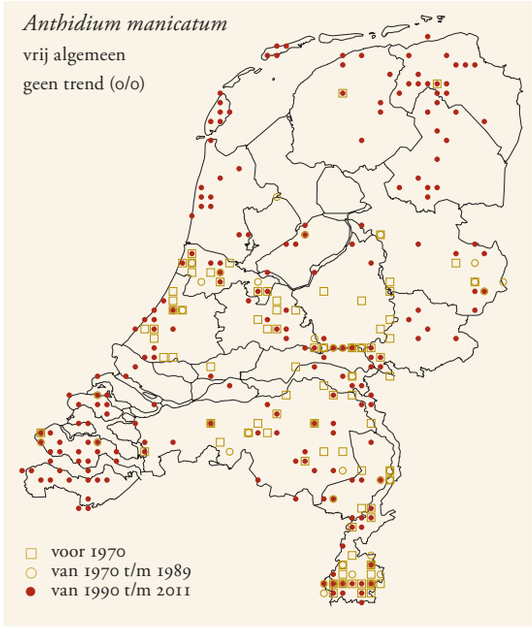


Nest van de grote wolbij *Anthidium manicatum* in een bakje: de (lege) cocons liggen los in het dons, dat uit plantenharen bestaat.



Anthidium manicatum, mannetje.

Verspreiding
Europa, Azië tot in Tadzjikistan, Noord-Afrika. Geïmporteerd in onder andere de Verenigde Staten, Canada en Zuid-Amerika (MILLER ET AL. 2002). In Europa van Finland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (WARNCKE 1980).
In Nederland verspreid over het gehele land, maar de laatste decennia vooral in stedelijke gebieden. Lokaal talrijk.



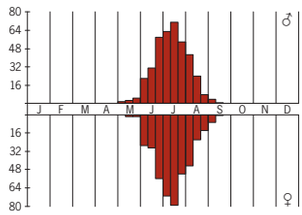
Habitat
Cultuurvolger, die vooral wordt aangetroffen in bloemrijke tuinen en parken. Buiten de stedelijke gebieden sporadisch, alleen op plekken met hoge bloemdichtheid van de voedselplanten in combinatie met geschikte nestlocaties.

Levenswijze
Eén generatie. Tijdens warme, lange zomers vliegt soms een partiële tweede generatie, die in onze omgeving waarschijnlijk echter geen broed meer voortbrengt (WESTRICH 1989B). Volgens enkele auteurs (onder andere WESTRICH 1989B) verschijnen de vrouwtjes voor de mannetjes, maar in andere onderzoeken blijkt dat maar zelden het geval (WIRTZ ET AL. 1992). Omdat vrouwtjes tot het eind van de vliegperiode blijven paren is er geen of weinig selectiedruk op de mannetjes om eerder te vliegen. Beide seksen vliegen gemiddeld tachtig dagen. Overwintert als prepop in de cocon.
Bij mannetjes zijn twee voortplantingstactieken te onderscheiden: 1 grote mannetjes die een territorium bewaken en daarbinnen copuleren; 2 kleine mannetjes die tussen territoria zwerven en paren waar zij de kans krijgen. De territoria zijn slechts 0,1-1,3 m^2 groot en liggen altijd rond de voedselplanten van de vrouwtjes. Ook territoriale mannetjes zijn niet altijd honkvast: ze kunnen na enkele dagen weer nieuwe territoria stichten, tot op 450 m afstand van het vorige. Ze kunnen zich zeer agressief gedragen bij het verjagen van soortgenoten of grote vliegen. Hierbij worden de achterlijfsdoorns als wapen ingezet, die de tegenstanders ernstig kunnen beschadigen. Ook vrouwtjes vallen andere bloembezoekers aan (ZUCCHI 1993).
Paringen duren gemiddeld 57 seconden (spreiding 11-142 seconden). Soms copuleren vrouwtjes binnen een minuut met twee verschillende mannetjes.
Nestelt in spleten tussen metselwerk, in bestaande holten in hout en leem, en in holle stengels. Voor de bouw van de broedcellen worden haren van bladeren en stengels gebruikt, zoals van prikneus, ezelsoor, stinkende ballote, slangenkruid, klit en muizenoor. Het nest ziet eruit als een wattenbol en de 1-16 broedcellen zijn niet zichtbaar. De klierstoffen waarmee de nestwol wordt geïmpregneerd komen van bijvoorbeeld kelkbladeren van klein streepzaad, muizenoor, bloemstelen van geranium, vruchtkapsels van leeuwenbek en uitlopers van braam. De vrouwtjes verzamelen deze in de viltige, sterk vertakte klierharen op de metatarsen (MÜLLER ET AL. 1996). Het nest wordt aan de buitenkant afgesloten met plantenharen, steentjes, zandkorrels of stukjes hout. In het nest ligt een dikke, nauwelijks vloeibare brij, waarop het ei rust. De volgroeide larve leegt zijn darmkanaal en spint een buitencocon waarbij fecaliën en donsharen in de wand worden opgenomen. De bouw van een stevige, zijde-achtige binnencocon met karakteristieke verlenging (nap) aan de voorkant, volgt daarna.
Beperkt polylectisch, met duidelijke voorkeur voor vlinderbloemen, lipbloemen en helmkruidachtigen. Bij planten van de laatste twee families worden de pollenkorrels met speciale haren op het kopschild uit de meeldraden gekamd (MÜLLER 1996B). In ons land is bloembezoek van vrouwtjes waargenomen op vele planten, vooral op andoorn, rolklaver, salie, stalkruid en stinkende ballote. Nestplaats, foerageerplekken en verzamelplaatsen voor nestmateriaal liggen vaak meer dan honderd meter uit elkaar. Vrouwtjes slaan meestal bloemen over die eerder zijn bezocht door soortgenoten. Dit suggereert dat ze in staat zijn om de chemische 'pootafdrukken' van soortgenoten te herkennen (GAWLETA ET AL. 2005).
Waarschijnlijke koekoeksbij is *Stelis punctulatissima*.
Mannetjes slapen graag bij elkaar in holletjes.

Anthidium oblongatum tweelobbige wolbij TP

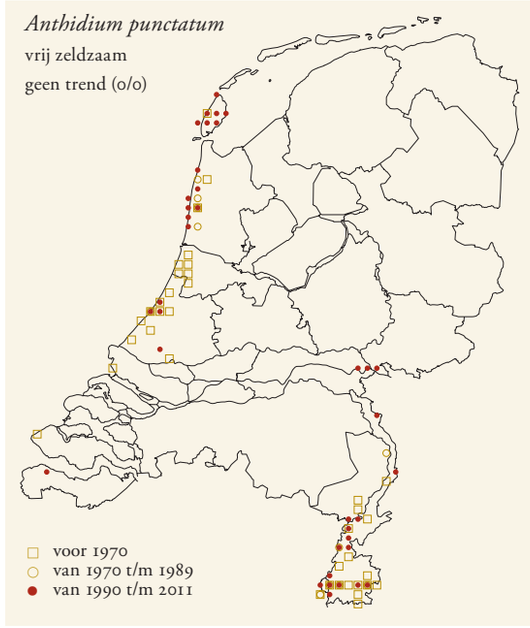
Poten oranje, ogen olijfgroen. Mannetje groter dan vrouwtje, met tweelobbig laatste achterlijfssegment. Lijkt op *Anthidium manicatum*, maar kleiner en bezoekt meestal geen lipbloemen en helmkruiden. Lengte vrouwtje 8-10 mm, mannetje 9-13 mm.

Verspreiding
Europa tot Kaukasus en Turkmenistan, Noord-Afrika (WARNCKE 1980). Geïntroduceerd in Noord-Amerika (MILLER ET AL. 2002). In Europa vooral in Zuid- en Midden-Europa, noordwestelijk tot in Nederland en Noord-Duitsland.
In Nederland bekend van één mannetje, 15 juni 1994 te Maastricht (LEFEBER 1995). Het betreft een zwerver of een dier dat meegekomen is met het Russische circus dat in die tijd daar bivakkeerde. De dichtstbijzijnde populatie vinden we vlak over de grens bij Plombières in het Belgische Geuldal.



Anthidium manicatum



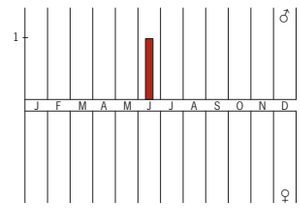




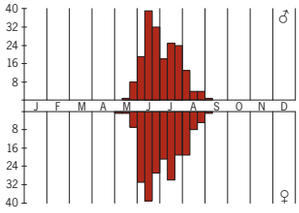
Kleine wolbij
Anthidium punctatum,
mannetje.

Habitat
In ons land alleen bekend van een spoorwegemplacement in Maastricht. In Duitsland ook in tuinen in stedelijke omgeving (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie. Vliegt in Baden-Württemberg van eind mei tot begin september, met een piek tussen half juni en half augustus (WESTRICH 1989B). De larve is door diverse auteurs beschreven (onder andere MCGINLEY 1989). Overwintert als prepop in cocon.
Mannetjes verdedigen kleine territoria als voedselplanten van de vrouwtjes massaal voorkomen. Als de voedselplanten meer verspreid voorkomen, houden de mannetjes patrouillevluchten.
Nestelt in allerlei holle ruimten, veelal in rotsspleten. Het nest is afgeplat draadvormig en bevat tot acht broedcellen. Bouwmaterialen zijn plantenharen. Vaak ligt het nest ver verwijderd van de plekken waar pollen en nestmateriaal verzameld worden.
Beperkt polylectisch, met duidelijke voorkeur voor klokjes, reseda, vetplanten en vlinderbloemen. Het Nederlandse mannetje foerageerde op gewone rolklaver.
Koekoeksbij is waarschijnlijk *Stelis punctulatissima*.



Anthidium oblongatum



Anthidium punctatum

Anthidium punctatum
kleine wolbij

TP

Aan weerszijden van achterlijf dubbele rij witte, ovale dwarsvlekken en kleinere witte stippen. Gemakkelijk in het veld te herkennen. Beide seksen 8-10 mm.

Verspreiding
Europa tot voorbij de Oeral en in Noord-Afrika. In Europa van Noord-Finland tot aan de Middellandse Zee en van Nederland tot in Rusland (WARNCKE 1980).
In Nederland in Limburg, het Rijk van Nijmegen en in de duinstrook van Zeeland tot op Texel.

Habitat
Bloemrijke grazige schraallanden, spoorwegemplacementen, groeven, duingebieden en droge en warme braakliggende terreinen.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als prepop in cocon.
Mannetjes vertonen territoriumgedrag rond pollen- en nectarbronnen van de vrouwtjes. Nestelt tussen stenen, in spleten en oude nestgangen in steile wanden en dergelijke. Nest bestaat uit 1-4 broedcellen, die afhankelijk van de vorm van de ruimte naast of achter elkaar liggen. Bouwmaterialen zijn plantenharen. Evenals bij *Anthidium manicatum* wordt wol van de broedcel met plantaardige klierstof geïmpregneerd. De broedcel lijkt op een holle wattenstaaf en meet 11 × 8 mm. Zoals gebruikelijk bij buikverzamelaars kruipt het vrouwtje bij proviandering eerst met de kop naar binnen en braakt ze nectar uit. Vervolgens keert ze zich om en schuift haar achterlijf in de broedcel om het stuifmeel af te borstelen. Daarna zet ze zich op de opening van de broedcel en drukt ze met haar kaken de randen ervan tegen elkaar totdat slechts een kleine opening over blijft. Dit afsluiten van de broedcel zodat de inhoud tijdens afwezigheid van het vrouwtje onzichtbaar is, komt zelden voor bij bijen. De nestgang wordt aan de buitenkant afgesloten met

plantenharen, aarde, steentjes, houtvezels en dergelijke. De bouw en bevoorrading van een broedcel neemt een dag in beslag (BELLMANN 1981). De cocon is zwartbruin, zeer stevig en draagt aan de voorzijde een 1 mm lange nap met een dun spinsel aan de binnenkant.
Beperkt polylectisch, met duidelijke voorkeur voor gewone rolklaver. Daarnaast zijn vrouwtjes meermaals waargenomen op muurpeper en slangenkruid.
Mannetjes bijten zich om te slapen graag vast aan halmen of bladeren, vrouwtjes rusten in de broedcel.
Mogelijke nestparasiet is de goudwesp *Chrysis analis*, die in ons land alleen uit Limburg bekend is (LEFEBER 1975, WOLF 2000).

Anthophora sachembijen

HN

Grote behaarde bijen, die aan hommels doen denken. Ze onderscheiden zich daarvan door hun snelle, grillige vliegwijze. Voorvleugel telt drie submarginale cellen, marginale cel is aan einde afgerond. Bij veel soorten zien mannetje en vrouwtje er heel verschillend uit. Mannetje heeft vaak geel of wit gezicht, vrouwtje heeft donker gezicht. Bij aantal soorten draagt mannetje aan middenpoot opvallende haarfranjes, die bij vrouwtje ontbreken. Deze franjes doen denken aan wolvenstaarten die een Indiaans opperhoofd – de sachem – als beenversiering draagt. Lengte 8-18 mm.

Taxonomie

De 350 beschreven soorten zijn ondergebracht in 14 subgenera (BROOKS 1988). In Nederland zijn zeven subgenera vertegenwoordigd.

Verspreiding

Wereldwijd, behalve in Australië, Madagascar en de Indo-Maleisische regio. Brooks (1988) vermoedt dat het genus ontstaan is in het mediterrane gebied en dat het zich van daaruit heeft verspreid. In de tropen komt *Anthophora* alleen in bergstreken voor.

Levenswijze

De meeste soorten hebben één generatie per jaar, maar in het zuiden van hun verspreidingsgebied hebben sommige er twee (FRIESE 1923, AJL pers. med.). Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes, al wordt de tijd tussen het verschijnen der seksen soms overdreven (zie bijvoorbeeld soorttekst van *A. plumipes*). De larvale ontwikkeling is het best bestudeerd bij *A. plumipes* (zie daar). Na uitkomen overwintert het imago 7-8 maanden in de cel. Daarna knaagt hij zich uit de cel en uit het nest. Vrouwtjes leven 5-7 (STONE 1994) of circa 10 weken (O'TOOLE & RAW 1991), mannetjes 9-10 weken (STONE ET AL. 1995).
Alle soorten *Anthophora* zijn solitair, maar vrouwtjes van sommige soorten vormen nestaggregaties. De meeste soorten maken hun nest in de grond, enkele in vermolmd hout of in bestaande holten in hout of plantenstengels. Bij de bodemnestelaars gaat de voorkeur vaak uit naar verticale ruimtes, maar ook in horizontale worden nesten aangelegd. Er dient kale bodem aanwezig te zijn. Westrich (1989b) vermoedt dat het verdwijnen van kale grond en leemwanden van oude huizen oorzaak is van de sterke achteruitgang van een aantal soorten. Aangezien bijna alle soorten polylectisch zijn, komen veel biotopen als (voedsel)habitat in aanmerking. Bosranden, groeven, dijken, rivieroevers met steile wanden, ruderale terreinen en parken met open grond en voldoende bloemen zijn habitat voor veel *Anthophora*-soorten. Ze hebben voorkeur voor warme, droge biotopen, met uitzondering van soorten van het subgenus *Clisodon* (in ons land alleen *A. furcata*): zij preferen koele, vochtige bossen.
Mannetjes hebben twee strategieën om te paren met zo veel mogelijk vrouwtjes. Zijn er weinig concurrerende mannetjes dan bezetten ze een territorium, zijn er meer dan gaan ze over op een patrouillestrategie.
Bij de territoriale strategie vliegt een mannetje rond een aantal bloemen en bijt het zich vast aan twijgjes en bladeren in de buurt, waarschijnlijk om feromonen af te zetten. Daartoe veegt het met de tarsi van de middenpoten over zijn rug en over takjes en bladeren. Hij probeert te paren met elk vrouwtje dat in de buurt komt. Jacobi (1997) vermoedt dat vrouwtjes op het feromoon afkomen om te paren en gebruikt daarom de term 'rendez-vous-copulaties'. Bij nadering van een mannetje strekt het vrouwtje de tarsen van de voorpoot loodrecht naar boven en kromt ze het achterlijf omlaag. Het mannetje omvat nu met zijn voortarsen de vleugelbases van het vrouwtje en strekt zijn lange middenpoten, met hun opvallende haarfranjes, naar voren. Deze strelen vervolgens de omhoog gerichte antennen van het vrouwtje. Hij houdt met zijn achterpoten haar achterlijf vast, zodat zij het niet meer omlaag kan krommen, terwijl hij met zijn voortarsen haar voorpoten omklemt. Het mannetje heeft zijn geslachtsorgaan uitgestoken, maar kan de opening van het vrouwtje nog niet bereiken. Wanneer het mannetje een van de middenpoten over de antenne van het vrouwtje heen tilt, kan copulatie plaats vinden. De paring duurt een minuut.
Bij de patrouillestrategie vliegen meerdere mannetjes langs vaste banen, die een grote overlap vertonen. Zodra zij een vrouwtje zien volgen zij haar. Soms krijgt zij drie of vier



Gewone sachembij *Anthophora plumipes*, mannetje.

mannetjes tegelijk achter zich aan. Tijdens de vlucht doen de mannetjes geen paringspogingen, maar zodra het vrouwtje landt, 'valt' het mannetje op haar rug. Vaak proberen andere mannetjes de eerste weg te stoten. Deze 'overvalcopulaties' duren heel kort – een seconde – en hebben waarschijnlijk meestal geen succes. Bij een echte copulatie blijven man en vrouw enige seconden verenigd en vallen vaak op de grond. Mannetjes kunnen met hun paringspogingen het vrouwtje danig hinderen bij het foerageren. Als reactie hierop zoeken vrouwtjes soms hun heil bij bloemen die weliswaar minder nectar leveren, maar waar ze meer met rust worden gelaten (STONE 1995).

Na de paring zoekt het geïnsemineerde vrouwtje langzaam vliegend naar een geschikte nestplaats. Dit kan in de buurt zijn van het nest waarin ze zelf opgroeide. Soms zoekt ze het gezelschap van andere vrouwtjes. Waarschijnlijk trekken de vrouwtjes elkaar aan via een aggregatieferomoon uit de speekselklieren. Zo'n nestaggregatie, met soms honderden vrouwtjes, bestaat vaak jaren achtereen, zoals bij *A. plumipes* en *A. plagiata*. Er zijn aanwijzingen dat ook de nestplaats een bepaalde geur afgeeft die elk jaar vrouwtjes aantrekt (BROOKS 1988).

Het vrouwtje graaft met kaken en poten een korte nestgang. Zij gebruikt daarbij soms water, dat ze op een vaste plek haalt, om de grond los te weken (*A. plagiata*). Soms maakt ze een oud nest geschikt voor nieuwe bewoning. De basitibiale plaat op de achterscheen, aanwezig bij veel in de grond nestelende bijen, vergemakkelijkt het kruipen in de gangen. Afhankelijk van de soort kan het nest enkelvoudig en vertakt zijn, lineair en vertakt, of bestaan uit een hoofdgang met aanliggende cellen. Na het graven van een (zij) gang bouwt het vrouwtje aan het einde daarvan een eivormige cel van circa 10 × 20 mm. Ze verzamelt wat los substraat en vermengt dit met vocht uit de Dufourklier. Dit mengsel, dat de wand van de cel gaat vormen, brengt ze met behulp van haar pygidium aan op de wanden van de uitgegraven ruimte. Als de celwand klaar is, brengt het vrouwtje een dun laagje vloeistof aan, dat verandert in een wasachtige laag. De cel ruikt dan sterk naar kaas, omdat er boterzuur ontstaat door een reactie van enzymen uit het speeksel met de triglyceriden uit de Dufourklier.

Volgens sommige auteurs haalt het vrouwtje per vliegronde afwisselend stuifmeel en nectar (MALYSHEV 1928), maar Stone (1994) zag dat *A. plumipes* 's morgens een paar maal nectar haalt, midden op de dag stuifmeel en later weer nectar. Zij vult de cel half met dit voedsel en legt er middenop een ei, dat op de gelige brij drijft. Ze sluit nu de cel af met een dekseltje, dat ze op dezelfde wijze maakt als de celwand. Door een kleine opening in het midden wordt met de tong ook aan de binnenkant van de deksel een laagje Dufourklierafscheiding aangebracht. Deze als laatste gesloten opening blijft van buiten zichtbaar. De bouw van een cel, vulling ervan, eileg en sluiten kost gemiddeld een dag (STONE 1994). Aansluitend op de voltooide cel bouwt ze vervolgens een nieuwe. Afhankelijk van de soort maakt ze per nest 1-10 cellen. Ze maakt meerdere nesten (STONE 1994).

Het vrouwtje legt in de diepst gelegen cellen bevruchte eieren, waaruit zich vrouwtjes ontwikkelen. In cellen dichter bij de uitgang legt zij onbevruchte eieren, die mannetjes opleveren.

In *Anthophora*-nesten komen regelmatig 'nepcellen' voor (MÜLLER ET AL. 1996). Hiervan is sprake wanneer de laatste cel (de cel het dichtst bij de ingang) wel voedsel maar geen ei bevat. Deze cel zou dienen om parasitoïden, die het op de larve voorzien hebben, te misleiden.

Om stuifmeel te verzamelen heeft de achterpoot van het vrouwtje een sterk ontwikkelde en behaarde metatars en sterk ontwikkeld vierde tarslid. Ze vliegt snel, vaak luid zoemend, van bloem tot bloem. De meeste soorten zijn polylectisch, maar met hun lange tong hebben ze een sterke voorkeur voor plantenfamilies met diepliggende nectar, zoals lipbloemen, vlinderbloemen en ruwbladigen.

Anthophora furcata maakt gebruik van 'buzzing', zoals hommels dat doen (MÜLLER ET AL. 1997). Het vrouwtje trilt dan hevig door samentrekkingen van de vliegspieren en door met haar sterk behaarde clypeus tegen de helmhokken te duwen komt het stuifmeel op haar behaarde kop, waarna ze het op de scopa veegt. Aangezien ook andere *Anthophora*-soorten een behaarde bovenlip en clypeus hebben, is bij hen ook dit gedrag te verwachten.

Bij de meeste soorten komen als broedparasieten rouwbijen *Melecta* voor, soms ook *Thyreus orbatus* en *Ammobates punctatus*, larven van oliekevers en larven van de knotswesp *Sapyga clavicornis.* Parasitoïden van het laatste larvenstadium zijn larven van bronswespen, goudwespen (niet bij Nederlandse soorten) en wolzwevers.

Anthophora aestivalis
mooie sachembij

HN

Vrouwtje met geelbruin behaard borststuk met zwarte dwarsband, achterlijf wit gebandeerd door witte haarbanden op achterranden van tergiet 1-4, scopa wit met enkele zwarte haren aan onderzijde (*Anthophora retusa meridionalis* heeft roodbruine scopa). Mannetje met pygidium op tergiet 7, eerste en laatste tarslid van middenpoot met zwarte haarfranje, zijranden clypeus zwart. Lengte vrouwtje 13-16 mm, mannetje 13-15 mm.

Verspreiding

Zuid- en Midden- Europa (WESTRICH 1989B).

In Nederland voorheen zeldzaam en alleen in Zuid-Limburg, waar enkele dieren op nestplaatsen zijn verzameld, maar daar sinds 1946 (vangst bij Epen) niet meer waargenomen. In 2011 is een mannetje verzameld in de Gelderse Poort bij Lobith (GE). Ook in Duitsland neemt het aantal vindplaatsen sterk af, waarschijnlijk vanwege verdwijnen van geschikte nestplekken (WESTRICH 1989B). Dichtstbijzijnde vliegplaatsen liggen in Westfalen, Luxemburg en Noord-Frankrijk (CHOREIN 2007, FEITZ ET AL. 2003, VENNE 2011).

Habitat

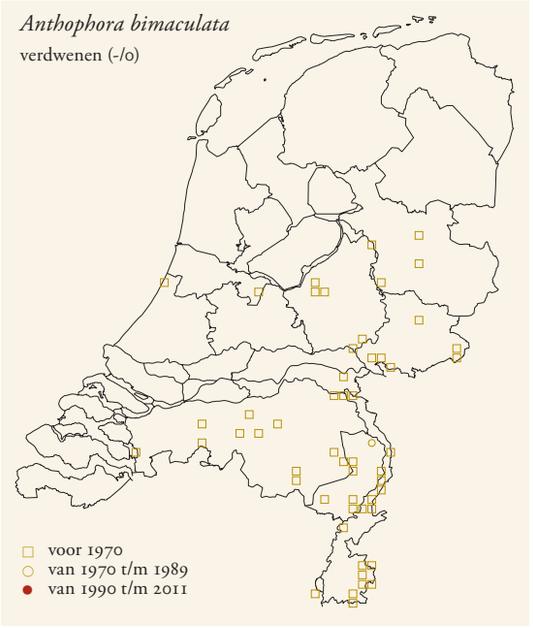
Nederlandse habitat onbekend. In Duitsland gevonden in een groeve, een plaats met oude muren van leem en een op het zuiden liggende bosrand met steile wandjes (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie (WESTRICH 1989).

Na de paring graaft het vrouwtje een nest, vaak in een





verticale wand. Vaak nestelen meerdere vrouwtjes bijeen.
Polylectisch. Stuifmeel wordt verzameld op lipbloemen, vlinderbloemen en zonneroosjes (WESTRICH 1989B). *Melecta luctuosa* is als koekoeksbij aangetroffen (SCHMID-EGGER ET AL. 1995, WESTRICH 1989B).

Anthophora bimaculata kleine sachembij

HN

Tergieten bij beide seksen met duidelijke haarbanden op achterranden. Enige Nederlandse soort waarbij labrum en clypeus van vrouwtje geel zijn. Mannetje met rood behaard borststuk, middenpoot zonder haarfranjes. Lengte 8-9 mm.

Verspreiding

Zuid- en Midden- Europa (SCHEUCHL 1995, WESTRICH 1989B).
In Nederland tot begin jaren 1970 gevangen in de duinen, de hogere zandgronden, het rivierengebied en het heuvelland, maar nadien niet meer waargenomen. Ook in Duitsland sterk achteruitgegaan, waarschijnlijk vanwege het verdwijnen van open zand als nestelgelegenheid (WESTRICH 1989B). De soort was in de oostelijke provincies plaatselijk niet zeldzaam en in Noord- en Midden-Limburg algemeen (VAN DER VECHT 1930). De laatste vangst was in 1973 in Tienray (LI).

Habitat

Anthophora bimaculata was in Nederland vermoedelijk aangewezen op warme plekken, zoals (rivier)duinen, stuifzanden, heiden, ruderale terreinen, bosranden en kapvlakten (BALDOCK 2008, BRECHTEL 1986, MÜLLER ET AL. 1997, WESTRICH 1989B). De laatste Nederlandse vondsten stammen van een spoorwegemplacement.

Levenswijze

Eén generatie (WESTRICH 1989B).
Na de paring zoekt het vrouwtje een open, vlakke plek, waar ze een hoofdgang graaft van 4-5 cm diep. Het aantal cellen aan het einde van de gang is onbekend (WESTRICH 1989B). Vaak in grote nestaggregaties (BALDOCK 2008).
Polylectisch: naast composieten en ruwbladigen verzamelt het vrouwtje ook stuifmeel van onder andere roosachtigen en vlinderbloemen (BRECHTEL 1986, WESTRICH 1989B). Ze is weinig bloemvast: op een verzamelvlucht bezoekt ze drie tot vier verschillende soorten bloemen (WESTRICH 1989B). In Nederland relatief vaak waargenomen op slangenkruid.
Koekoeksbijen zijn *Coelioxys rufescens* (BALDOCK 2008, WESTRICH 1989B) en *Ammobates punctatus* (FRIESE 1923, PEETERS ET AL. 1999).

Anthophora borealis noordelijke sachembij

HN

Vrouwtje met geelwitte, aanliggende haarbanden op tergiet 1-4 (bij *Anthophora quadrimaculata* afstaand behaard). Tarslid 5 van middenpoot bij mannetje opvallend donker en met korte zwarte haarborstel. Lengte 10-11 mm.

Verspreiding

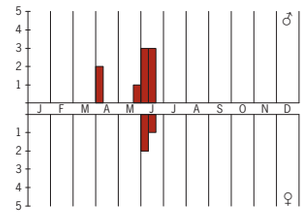
Vanwege zeldzaamheid onvoldoende bekend: Oostenrijk, Duitsland en Nederland (DATHE & SAURE 2000, SCHWARZ & GUSENLEITNER 1997, WESTRICH 1989B).
In Nederland bekend van de zandgronden van Midden- en Zuid-Nederland, maar sinds 1948 (vrouwtje bij Mariaveen (LI)) niet meer waargenomen.

Habitat

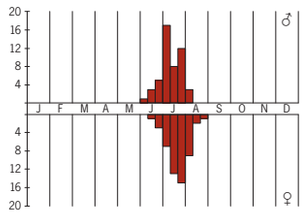
Rand van lichte dennenbossen, kapvlakten en oude leemgroeven (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

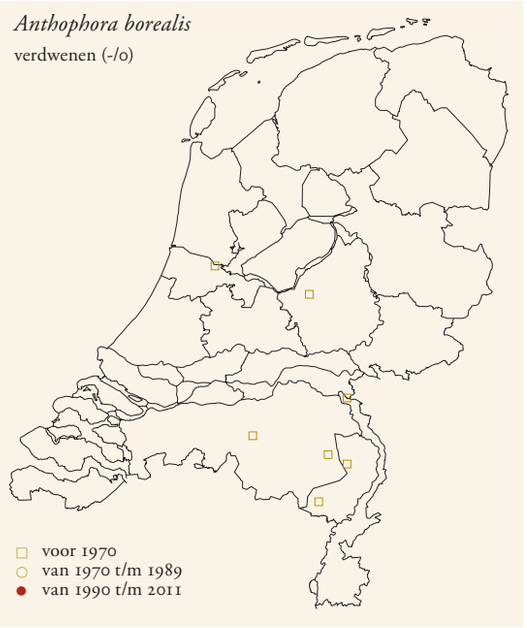
Eén generatie.
Vrouwtje maakt nest op een zonnige, onbegroeide zandplek. Nestelt in kleine aggregaties, tot 12 nesten (WESTRICH 1989B).
Polylectisch: lipbloemen, vlinderbloemen en in Nederland ook kattenstaart en slangenkruid.
Thyreus orbatus is bekend als koekoeksbij (WESTRICH 1989B) en waarschijnlijk ook *Coelioxys rufescens*.



Anthophora aestivalis



Anthophora bimaculata



Levenswijze

In de grootste delen van Nederland een generatie, in het zuiden vaak twee (IR eigen waarneming).

Vrouwtje knaagt vertakt lineair nest, dat bestaat uit twee of drie loodrechte gangen, in vermolmd hout. Ze vult elke gang achteruit werkend met 1-7 cellen. De wand van een cel maakt ze van het losgemaakte houtmolm, dat ze mengt met het vocht uit de klier van Dufour. Ze vult de cel met stuifmeel en nectar.

Stuifmeel wordt verzameld op een beperkt aantal plantensoorten, de soort is dus beperkt polylectisch. In voedselrijkere gebieden bestaat een voorkeur voor bosandoorn en moerasandoorn, in voedselarmere zandige gebieden slangenkruid en valse salie. Vrouwtjes zijn eveneens gezien op basterdwederik en grote kattestaart, terwijl ook helmkruidachtigen stuifmeel leveren (MÜLLER ET AL. 1997). Het vrouwtje maakt gebruik van 'buzzing' om aan stuifmeel te komen.

Zekere koekoeksbij is *Coelioxys conica*, die uit een nest is gekweekt (WESTRICH 1989B). *Coelioxys alata* is een mogelijke (WESTRICH 1989B) en *C. rufescens* een zeer waarschijnlijke nestparasiet (OSTRAUSKAS 2002).

Anthophora furcata
andoornbij

HN

Vrouwtje met bruin behaard achterlijf zonder haarbandjes, achterlijfspunt oranje behaard; bovenkaak drietandig. Mannetje eveneens met bruin behaard achterlijf, maar met smalle, witte haarbandjes. Lengte vrouwtje 11-13 mm, mannetje 10-12 mm.

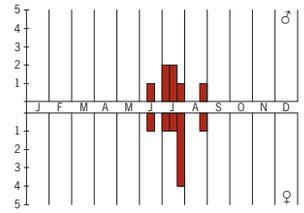
Verspreiding

Heel Europa.

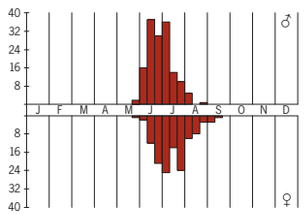
In Nederland verspreid over het hele land.

Habitat

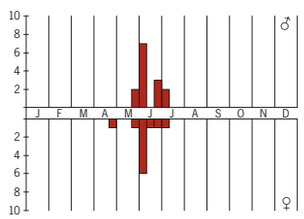
Bos, kleinschalige landbouwgebieden met houtwallen en struwelen, parken en tuinen. Voorwaarde is dat er in het terrein dood hout voor de nestbouw moet zijn.



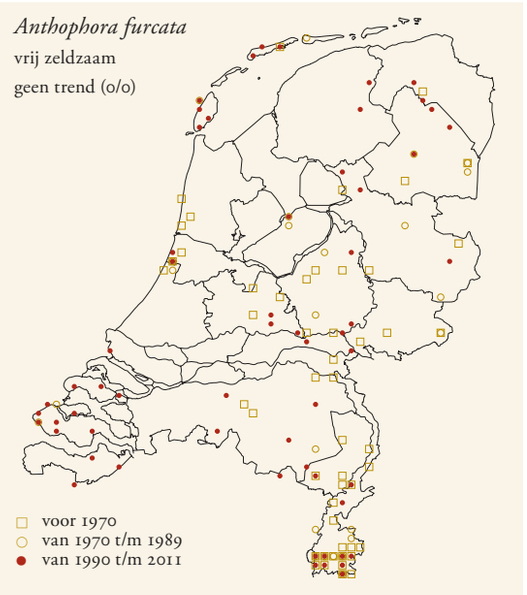
Anthophora borealis



Anthophora furcata



Anthophora plagiata



Anthophora plagiata
schoorsteensachembij

HN

Bij vrouwtje twee kleurvormen: een geheel roodgeel behaarde en een zwart behaarde met bruinrode laatste achterlijfssegmenten. Deze laatste lijkt wat op *Bombus lapidarius*. Vrouwtje met brede wang en zwarte scopa. Mannetje met witte clypeus en labrum, gezicht wittig behaard, borststuk en voorste deel van achterlijf lichtbruin behaard en achterste deel zwart. Lengte 13-15 mm.

Verspreiding

Zuid- en Midden-Europa.

In Nederland voorheen in het zuiden, maar sinds 1961 niet meer waargenomen. De laatste waarneming was bij Herpen (NB).



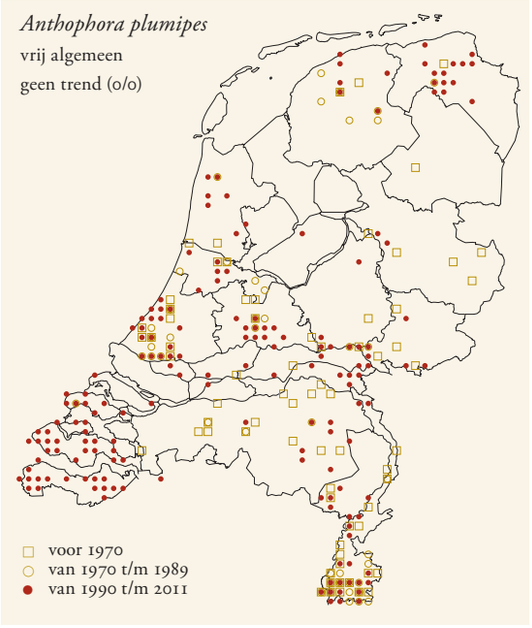
Habitat
Grasland met verticale kale leemwanden, ook in leem- en mergelgroeven. Vroeger in Duitse Thüringen veel in wanden van vakwerkhuizen (BURGER ET AL. 2001).

Levenswijze
Eén generatie. Eistadium duurt 7-8 dagen, larvenstadium 3-4 weken. De prepop overwintert en verpopt in het voorjaar. Popstadium duurt ongeveer 30 dagen (BANASZAK 1971).
Vrouwtje nestelt bij voorkeur in verticale wanden of muren, soms ook in een horizontaal vlak. Soms met wel 10.000 exemplaren bij elkaar (FRIESE 1923). Nest is vertakt en lineair en bestaat meestal uit twee of drie gangen. Tijdens het graven wordt water gehaald om het substraat losser te maken. Van het losse materiaal maakt het vrouwtje balletjes, waarmee ze een nestingang maakt in de vorm van een naar beneden wijzend schoorsteentje (net als schoorsteenwespen *Odynerus*, PEETERS ET AL. 2004). De functie van dit buisje is niet duidelijk. Het kan gemist worden, want als het door regen wordt weggespoeld maakt het vrouwtje geen nieuw schoorsteentje. Norden (1984) vermoedt dat het een warmteregulerende functie heeft: de schoorsteen warmt eerder op dan het nest. Vaak zit het vrouwtje 's morgens in de buis. Wellicht warmt ze zo sneller op en kan ze eerder beginnen met foerageren. In een aggregatie kan de buis ook als visueel of geuroriëntatiepunt dienen: bij het metselen van de schoorsteen voegt het vrouwtje waarschijnlijk geurstoffen toe. Wanneer het buisje circa 3,5 cm is, wordt het uitgegraven materiaal vlak bij het nest gedeponeerd. Per gang maakt ze achteruit werkend 1-4 cellen. Is een cel klaar, dan voert ze eerst stuifmeel aan en daarna nectar, waarop een ei wordt gelegd. Ze sluit het nest met een wandje van leem afkomstig van het schoorsteentje, of, als dit verdwenen is, van het uitgegraven materiaal vlak bij het nest.
Polylectisch. In Nederland gemeld van gele morgenster, maar in het buitenland bekend van vele andere plantensoorten uit diverse families.
Thyreus orbatus is zeker een koekoeksbij, want deze is gekweekt uit de nesten van *Anthophora plagiata*. *Coelioxys conica*, *C. rufescens*, *Melecta albifrons* en *M. luctuosa* zijn bij de nesten waargenomen en ook larven van de oliekevers *Meloe violaceus* en *Sitaris muralis* zijn als broedparasieten gevonden. De larve van de bronswesp *Monodontomerus dentipes* eet de volgroeide bijenlarve op. Banaszak (1971) noemt de goudwespen *Chrysis ignita* en *Chrysura austriaca* als broedparasieten, maar dit wordt door anderen betwijfeld (KIMSEY & BOHART 1990, KUNZ 1994).

Anthophora plumipes gewone sachembij

HN

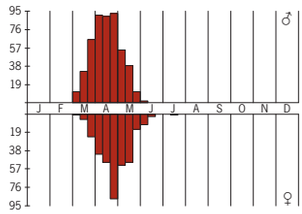
Vrouwtje met twee kleurvormen: lichte vorm is geheel grijsbruin behaard, met roestrode scopa, donkere vorm is helemaal zwart behaard, met rode scopa met donkere haren. Donkere vorm kan verward worden met *Anthophora retusa*, maar die heeft bruinrode scopa. Mannetje onmiskenbaar: eerste vier tarsleden van middenpoot met lange haarfranjes. Lengte 14-16 mm.



Verspreiding
Heel Europa.
In Nederland overal, behalve op de Waddeneilanden.

Habitat
Uiteenlopende biotopen. Veel in tuinen en parken in steden en langs bosranden, maar ook langs rivieroevers, in groeven en op ruderale terreinen.

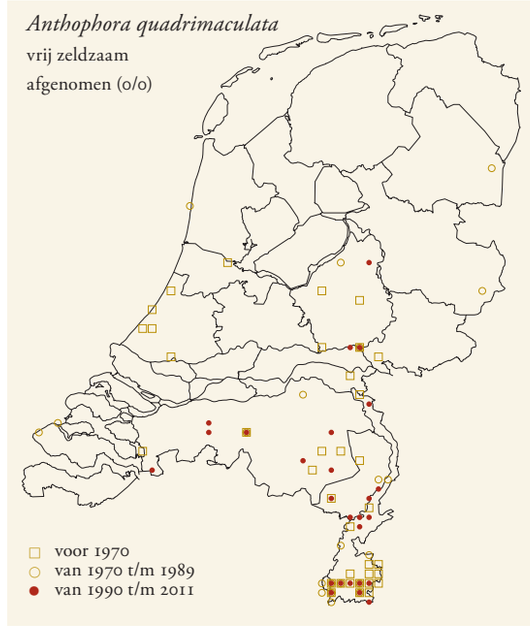
Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes, volgens sommigen 2-3 dagen vroeger (MALYSHEV 1928, STANDFUSS 1997), volgens anderen wel 2-3 weken vroeger (STONE ET AL. 1995, WESTRICH 1989B). Vrouwtjes worden 5-7 weken (STONE 1994) of circa 10 weken oud (O'TOOLE & RAW 1991).
Een mannetje paart met meerdere vrouwtjes, een vrouwtje met slechts één mannetje (STONE ET AL. 1995). Ze nestelt in bijvoorbeeld wanden of muren, soms ook in horizontale vlakken. Vormt graag nestaggregaties van tot 150 nesten en nestelt vaak op eigen geboorteplaats. Sommige nestplaatsen bestaan al vijftig jaar (O'TOOLE & RAW 1991).
Nesttype lineair, soms vertakt. Hoofdgang 4-5 cm lang, de twee of drie zijgangen 3-5 (10) cm. In verticaal nest loopt de hoofdgang horizontaal, de zijgang buigt onder een hoek van bijna 90° naar beneden. In korte gangen maakt het vrouwtje één cel van 11 × 16 mm, in lange gangen drie of vier cellen. Zij maakt de celwand uit materiaal uit de wand van de gang, dat met water wordt bevochtigd. Tijdens het bouwen wordt regelmatig water gehaald. Ten slotte brengt ze met achterlijf en vocht uit de Dufourklier een dunne witte wasachtige laag aan. Ze vult de cel eerst met stuifmeel, dan met nectar en sluit uiteindelijk het nest. Het hele proces duurt 3-4 uur (MALYSHEV 1928). Een vrouwtje maakt 3-8 nesten. Zie Stone (1994) voor activiteitspatroon, temperatuursinvloed, nectarbronnen en lichaamsgrootte van nestelende vrouwtjes.
Van Lith (1947) deed de volgende waarnemingen aan een groep nesten. Begin mei lagen de eieren (0,8-4,2 mm) op



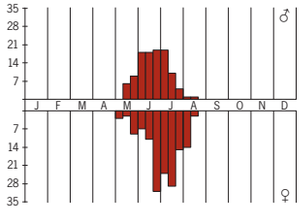
Anthophora plumipes



Kattenkruidbij
Anthophora quadrimaculata,
vrouwtje op stinkende ballote.



het voedsel, begin juni waren de meeste larven volgroeid. In dit laatste stadium aten ze niet meer en poepten ze hun ingewanden leeg. Ze veranderden van groot, glad en glimmend in klein en rimpelig. Begin juli begon het verpoppen. Het popstadium duurt ongeveer een maand, het prepopstadium bij mannetjes 48 dagen (LOONSTRA 2009). Op 12 augustus kwam een volwassen vrouwtje uit de pophuid. Het imago bewoog niet, alleen bij aanraking, en overwinterde in de cel.
Polylectisch. Herkent bloemen waarschijnlijk op geur, niet op vorm of kleur (STACE 1994). Haalt met behaarde tong stuifmeel uit smalle bloembuis van ruwbladigen als longkruid en sleutelbloemachtigen, maar bezoekt ook lip- en vlinderbloemen. Er zijn ook waarnemingen op narcis, leeuwenbek, paardenkastanje en vingerhelmbloem. Het vrouwtje laat twee soorten geursporen op de door haar bezochte bloemen achter, vermoedelijk om deze te kunnen terugvinden. Een snel verdwijnend spoor wordt aangebracht bij frequent bezoek, een langdurend geurspoor bij meer gespreid bezoek, zodat de bloem tussentijds weer nectar kan hebben aangemaakt (GILBERT ET AL. 2001). *Anthophora plumipes* is een belangrijke bestuiver van commercieel verbouwde tuinbonen (BOND & KIRBY 1999).
Als broedparasieten zijn *Melecta albifrons* en de oliekevers *Sitaris muralis* en *Meloe rugosus* bekend. Beide kevers lijken in staat een *Anthophora*-aggregatie uit te roeien (WHITEHEAD 1987, 1992). Warncke (1992b) noemt *Coelioxys rufescens*. De bronswesp *Monodontomerus obscurus* parasiteert de larve (WHITEHEAD 1992). De spinnen *Amaurobius fenestralis* en *Tegenaria*-soorten zijn bekend als predatoren van de volwassen dieren (STONE 1994).



Anthophora quadrimaculata

Anthophora quadrimaculata kattenkruidbij

HN

Achterlijf met duidelijke lichtbruine haarbanden, bij vrouwtje afstaand (bij *Anthophora borealis* aanliggend behaard). Mannetje met clypeus en labrum geel, bovenkaak zonder zijtand. Lengte 11-12 mm.

Verspreiding
In Europa vooral in het zuiden, noordwaarts tot in Engeland en Zweden.
In Nederland voorheen op de hogere zandgronden, in de duinen, in het rivierengebied en in het heuvelland, maar tegenwoordig beperkt tot de hogere zandgronden van Zuid-Nederland, het oostelijke rivierengebied en het heuvelland.

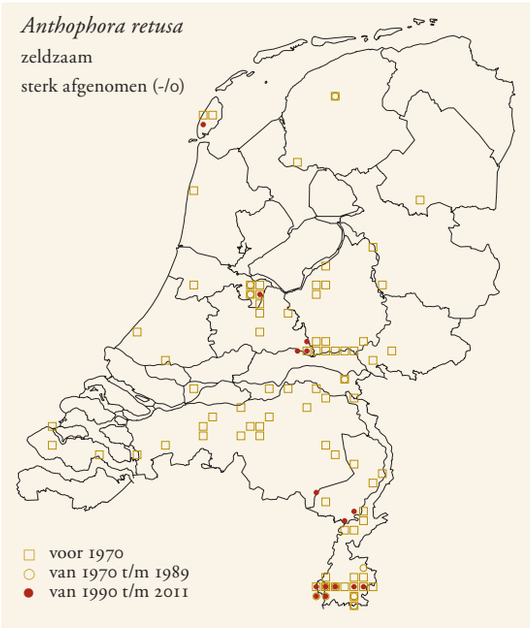
Habitat
Warme, beschut gelegen open plekken met verticale leem- of zandwanden, zoals groeven. Ook in parken, tuinen en ruderale terreinen.

Levenswijze
Eén generatie.
Vrouwtje heeft voorkeur voor verticale wanden. Ze graaft daarin een enkelvoudig lineair nest van 5 cm lang. Daarin maakt ze achteruit werkend twee cellen van 1 × 1 cm. Na de laatste cel laat ze enige ruimte voordat ze de afsluiting maakt (FRIESE 1923).
Polylectisch op ruwbladigen, vlinderbloemen, lipbloemen en nachtschades. Vliegt in tuinen graag op lavendel en gamander.
Broedparasieten zijn *Thyreus orbatus* (zeer waarschijnlijk) en *Coelioxys rufescens* (waarschijnlijk) (WESTRICH 1989B).

Anthophora retusa zwarte sachembij

HN

Vrouwtje herkenbaar aan combinatie van geheel zwarte beharing en rode scopa (*Anthophora plagiata* heeft gekleurd achterlijf, donkere *A. plumipes* heeft naast rode ook zwarte haren op scopa). Mannetje met borststuk en tergiet 1 roodbruin behaard; clypeus geel met donkere onderrand. Elders in Europa soms vrouwtjes met kleuren als *A. aestivalis*, maar deze kleurvorm in ons land nog niet waargenomen. Lengte 15-16 mm.



Verspreiding
Heel Europa. Gaat in Duitsland achteruit (WESTRICH 1989B). In Nederland vroeger verspreid over het land, recent alleen nog gevonden op Texel, in het Gooi, op zuidelijke Utrechtse Heuvelrug en in Limburg.

Habitat
In Nederland bekend van zonnige bosranden, ruderale terreinen en groeven.

Levenswijze
Eén generatie. Gezien het vroege verschijnen overwintert de soort waarschijnlijk als imago in de nestcel.
Vrouwtje nestelt graag nabij soortgenoten; aggregaties tellen 5-90 vrouwtjes (LITT 1996). Heeft voorkeur voor leemwanden, maar graaft ook nesten in vlakke, weinig begroeide plekken op zand. Een nest in een wand loopt eerst enige centimeters horizontaal, buigt dan naar beneden en splitst in een paar gangen. Per nest maakt ze 6-10 cellen. Een cel meet 1 × 1 cm en is van binnen bedekt met een glanzende witte laag. Nestaggregaties zijn 63-116 dagen actief (LITT 1996).
Polylectisch op onder andere kruisbloemen en lipbloemen. In Zuid-Limburg is ook heggenwikke geliefd.
Melecta luctuosa wordt genoemd als koekoeksbij. Ook de oliekever *Meloe proscarabaeus* is in een nestaggregatie gevonden (KNIGHT 1995). De larve van de wolzwever *Anthrax anthrax* is bekend als parasitoïd (LITT 1996).

Apis mellifera honingbij

TP

De honingbij wordt in dit boek apart behandeld in hoofdstuk 6. Van deze gedomesticeerde soort is nauwelijks verspreidingsinformatie opgenomen in het databestand, dus een verspreidingskaart kan niet gegeven worden. Omdat overal in het land bijenkasten staan, komt deze soort in geheel Nederland algemeen voor.



Zwarte sachembij *Anthophora retusa*, vrouwtje.

Biastes pantserbijen

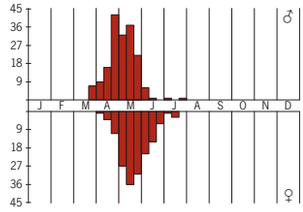
TP

Compact gebouwde zwarte of zwartrode, vrijwel onbehaarde bijen, meestal met witte, viltige haarvlekken op borststuk en achterlijf. Achterrand van sterniet 6 bij vrouwtje concaaf met twee lobben die stevige, korte borstels dragen. Bij sommige soorten hebben mannetjes antennen met 12 in plaats van 13 leden. Lengte 5-9 mm.

Taxonomie
Het genus behoort, samen met de niet in Nederland voorkomende genera *Neopasites* Ashmead, 1898, *Rhopalolemma* Roig-Alsina, 1991 en *Schwarzia* Eardley, 2009, tot het tribus Biastini (EARDLEY 2009). Bij deze vier genera is de angel gereduceerd en bij *Neopasites* en bij sommige soorten *Biastes* aan het uiteinde gevorkt (niet bij *B. truncatus*). Dit opmerkelijke kenmerk duidt mogelijk op een verschillende oorsprong van de soorten die nu tot *Biastes* worden gerekend (ROIG-ALSINA 1991) en een verwantschapanalyse van de genera is gewenst. Popov (1933) onderscheidt binnen *Biastes* twee subgenera: *Biastoides* Schenck, 1874 en *Melittoxena* Morawitz, 1873. *Biastes truncatus* behoort in deze indeling tot *Melittoxena*. Michener (2007) onderscheidt geen subgenera binnen *Biastes*.

Verspreiding
Europa en China, Japan en Oost-Rusland. Wereldwijd zijn slechts vijf soorten beschreven (PROSHCHALYKIN & LELEJ 2004, WARNCKE 1982). In Europa komen drie soorten voor, waarvan een in Nederland.

Levenswijze
Eén generatie.
Biastes-soorten zijn koekoeksbijen die parasiteren bij bijen van de genera *Dufourea*, *Protodufourea* Timberlake, 1955, *Rophites* en *Systropha* Illiger, 1806, die allemaal tot de Rophitinae worden gerekend (EARDLEY 2009, MICHENER 2007).



Anthophora retusa

Het vrouwtje van *Biastes emarginatus* (Schenck, 1853) (niet in Nederland) vliegt dicht bij haar gastheer bij het bloembezoek, hetgeen doet denken aan het gedrag van blaaskopvliegen en bochelvliegen (BOGUSCH 2003). Westrich et al. (1992) beschrijven het slaapgedrag van *B. emarginatus*. Deze bijtjes bijten zich op het eind van de dag of bij slecht weer met hun kaken aan plantendelen vast op een hoogte van meestal 20-30 cm; in deze studie waren dat vooral stengels van zwenkgras. De dieren rusten, horizontaal of verticaal, met de poten tegen het lijf en met gestrekte antennen. Slaapgezelschappen bevatten 4-14 individuen van beide seksen op 3-5 m² op twee plekken nabij nesten van de gastheer *Rophites algirus* Pérez, 1895.
Het kleine ei wordt, tijdens de bevoorrading van de broedcellen door de gastheer, in een groeve in de lengte van de broedcelwand gelegd. Soms worden twee eieren van de koekoeksbij in de broedcel van een gastheer gevonden, maar of deze van hetzelfde vrouwtje zijn is onbekend. Vrouwtjes *Biastes brevicornis* (Panzer, 1798) en *B. emarginatus* hadden gemiddeld respectievelijk 32 en 14,5 volgroeide eieren in hun lichaam (ROZEN & ÖZBEK 2003, ROZEN ET AL. 2009). Zie Rozen (1993) en Rozen et al. (2009) voor beschrijving van larven van *B. emarginatus*. De larven spinnen geen cocon. Poppen van *Biastes*-soorten zijn nog niet beschreven, maar wel die van de verwante *Neopasites cressoni* Crawford, 1916 (ROZEN 1997).
Vliegactiviteit van *B. emarginatus* is beperkt tot warme, zonnige, windstille dagen. Gastheernesten die in de zon liggen genieten de voorkeur. Vrouwtjes besteden veel tijd aan het vinden van gastheernesten en zijn zeer alert op het ontwijken van gastheren (ROZEN ET AL. 2009).

Biastes truncatus
gewone pantserbij

TP

Kaal, klein bijtje met zwarte kop en borststuk en zwart tot bruinrood achterlijf met witte viltvlekken. Mannetje en vrouwtje beide met 12 antenneleden. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding

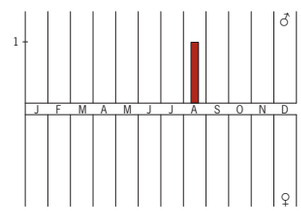
Europa en het verre oosten van Rusland. In Europa van Zweden en Finland zuidelijk tot Bulgarije en van Nederland tot in Rusland (PROSHCHALYKIN & LELEJ 2004).
In Nederland alleen bekend uit Echt (LI). de soort is verzameld in augustus 1949 (GEURTS 1949) en augustus 1952. Zeer waarschijnlijk uit ons land verdwenen maar kan, evenals haar gastheer, door haar geringe grootte en wellicht zeer lokale voorkomen ook over het hoofd worden gezien.

Habitat

Over de habitat in ons land is weinig bekend. Waarschijnlijk vloog de soort in warme, droge en klokjesrijke biotopen. In Duitsland gevonden in afgravingen (CÖLLN & JAKUBZIK 2009).

Levenswijze

Eén generatie. In Nederland alleen gevonden in augustus. Vliegt in Baden-Württemberg en Hessen in juli en augustus. Broedparasiet van *Dufourea dentiventris* en *D. inermis* (JANZON & SVENSSON 1984, STÖCKHERT 1933, 1954). Wellicht komen ook andere glansbijen in aanmerking als gastheer (SCHMALZ 2002). In ons land verzameld in nabijheid van *Dufourea inermis*. Bloembezoek is in ons land alleen bij mannetjes waargenomen op jacobskruiskruid (GEURTS 1949). Stöckhert (1954) vond de soort op havikskruid, tijm en vederdistel.



Biastes truncatus



Bombus
hommels

TP

Robuuste en sterk behaarde bijen met meestal opvallende, maar variabele, kleurpatronen (zie kader 'Kleurpatronen bij hommels'). Door kopvorm met meestal lange wangen en corbicula aan achterscheen van vrouwtjes goed te onderscheiden van andere grote, behaarde bijen.
Naast een koningin komen bij de meeste soorten ook werksters voor, die meestal kleiner zijn. Alleen koekoekshommels hebben geen werksterkaste. Koekoekshommels hebben getinte vleugels en ijlere beharing op het achterlijf, waardoor de tergieten beter zichtbaar zijn. Daarnaast zijn de achterschenen van koekoekshommels nooit glad maar steeds behaard. Vrouwelijke koekoekshommels hebben geen corbicula en dragen kenmerkende kielen op het laatste buiksegment. De vlucht van koekoekshommels is langzamer en logger. Koekoekshommels en hun gastheren komen in Europa sterk in kleur overeen (WILLIAMS 2008). Lengte 9-22 mm.

Taxonomie, naamgeving

De opvattingen over de systematische plaats van hommels binnen de bijen en de afgrenzing van de (sub-)genera zijn nogal eens veranderd. Recent nog zijn verschillende subgenera tot genus verheven, zoals *Megabombus* en *Pyrobombus* (RASMONT 1983, REINIG 1981). Wereldwijd zijn in loop van de tijd 38 van dergelijke eenheden in het genus *Bombus* onderscheiden (MICHENER 1990A, 2007, RICHARDS 1968, WILLIAMS 1998). Een fylogenetische studie wees uit dat alle hommelsoorten tot het genus *Bombus* behoren, ook de koe-

KLEURPATRONEN BIJ HOMMELS

Hommels hebben een 'pels' van opvallend gekleurde haren in duidelijke kleurpatronen. Deze patronen kunnen bij verschillende soorten ongeveer hetzelfde zijn, waardoor ze moeilijk te onderscheiden zijn. Den Boer (1954) noemde dit 'dubbelsoorten'. Voorbeelden zijn de 'aardhommels' uit de *Bombus terrestris*-groep (*B. cryptarum, B. lucorum*, *B. magnus*, *B. terrestris*) en tuin- en grote tuinhommel (*B. hortorum* en *B. ruderatus*). Binnen eenzelfde soort kunnen de kleurpatronen echter ook sterk variëren (REINIG 1935, 1939, WILLIAMS 1991). In West-Nederland is de akkerhommel bijvoorbeeld meestal veel donkerder dan in het oosten (DE RUIJTER & WIEBES 1975).
Jonge hommels die net uit de cocon kruipen hebben een vuilwit haarkleed. De uitkleuring begint midden op het borststuk, waarbij de haren van wortel naar uiteinde uitkleuren. Het uitkleuringsproces bij gezonde dieren duurt vier dagen (DEN BOER 1948).

Aangenomen wordt dat de verschillende kleurpatronen de overlevingskansen onder verschillende omstandigheden vergroten en bijvoorbeeld een functie hebben bij thermoregulatie, camouflage en als waarschuwingssignaal voor predatoren. De donkerste kleurpatronen (zwart) vinden we in de tropen (WILLIAMS 2007), dus niet zoals verwacht in het hoge noorden, waar de grotere absorptie van licht door donkere kleuren voordelig zou zijn voor het sneller opwarmen in deze koele habitats (PEKKARINEN 1979). Naast thermoregulatie zou ook camouflage in de tropen een belangrijke rol kunnen spelen. De lichtste kleurvormen komen het meest voor halverwege het noordelijk halfrond in zand- en steppegebieden, waar ze als camouflage zouden kunnen dienen. Het meest algemene kleurpatroon bij hommels is zwart-geel en wordt vooral in verband gebracht met waarschuwingssignalen.

koekshommels, die ervoor tot het genus *Psithyrus* werden gerekend (WILLIAMS 1994). Anderen houden om praktische redenen vast aan deze twee genera, die sterk verschillen in morfologie en levenswijze (onder anderen AMIET 1996, SÁROSPATAKI ET AL. 2005). Michener (1990a, 2007) schrijft dat de 38 subgenera morfologisch minder goed van elkaar te onderscheiden zijn dan bij andere bijengroepen en wijst op het ontbreken van biologische studies die behulpzaam zouden kunnen zijn bij het definiëren van een beperkter aantal taxonomische eenheden binnen het genus *Bombus*. In 2008 publiceerden Williams et al. een vereenvoudigde classificatie van de subgenera gebaseerd op de fylogenetische studie van Cameron et al. (2007), waarin 15 subgenera onderscheiden worden. Volgens deze recente classificatie zijn de 29 hommelsoorten in ons land te verdelen over tien subgenera (CAMERON ET AL. 2007, WILLIAMS ET AL. 2008; zie de systematische naamlijst in hoofdstuk 17).

Verspreiding

Wereldwijd is het genus *Bombus* vertegenwoordigd door circa 250 soorten (WILLIAMS ET AL. 2008). Hommels komen van oorsprong niet voor in Afrika ten zuiden van de Sahara en Australië, maar in Zuid-Afrika, Australië, Nieuw-Zeeland en de Filippijnen zijn ze geïmporteerd voor gewasbestuiving. Ze hebben een voorkeur voor koelere klimaten.
In Nederland zijn 29 soorten aangetroffen, waaronder zeven koekoekshommels.

Levenswijze

Hommels zijn te verdelen in sociale en parasitaire soorten. De parasitaire soorten worden koekoekshommels genoemd. Hun levenswijze wordt hieronder apart behandeld.

Sociale hommels

De meeste hommels hebben een generatie per jaar. In februari-april vliegen meestal alleen koninginnen, later in het jaar werksters en mannetjes. De jaarcyclus wordt sterk beïnvloed door weersomstandigheden, maar er zijn ook soortspecifieke verschillen. *Bombus pratorum* en *B. hypnorum* hebben opvallend korte jaarcycli (HAESELER 1974, POSTNER 1951), *B. pascuorum* en *B. sylvarum* juist een lange.
Alleen koninginnen overwinteren. Dit doen ze in een zelfgegraven holletje in de grond, bij voorkeur in noord- en westhellingen. De vroegvliegende soorten *B. lucorum*, *B. terrestris* en *B. pratorum* hebben een voorkeur voor ondiepe overwinteringsplekken aan de voet van bomen. Laatvliegende soorten als *B. hortorum* en *B. lapidarius* overwinteren dieper onder de grond (ALFORD 1969). *Bombus hypnorum* overwintert soms in stenen muren of in rotte boomstronken. Van soorten uit het subgenus *Thoracobombus* is de overwinteringsplek slecht bekend; van *B. pascuorum* zijn drie overwinterende koninginnen gevonden onder kruiden. Een opmerkelijk verschijnsel bij hommelkoninginnen is de lokaal optredende voorjaarstrek (MIKKOLA 1978, ROOS 2011).
De eerste nakomelingen van een koningin zijn allemaal werksters, die kleiner zijn dan de koningin maar morfologisch nagenoeg hetzelfde. Mannetjes en jonge koninginnen worden later geboren. Deze paren, de mannetjes gaan voor de winter dood en het volk zal uitsterven. In de tropen wijkt de levenscyclus zoals die bij ons verloopt soms sterk af (CAMERON & JOST 1998, SAKAGAMI ET AL. 1967).
De kolonieontwikkeling van hommels kan opgedeeld worden in drie fasen (DUCHATEAU & VELTHUIS 1988): **1** koloniestichting (groeifase) – de koningin start met de productie van de eerste werksters door het leggen van diploïde eieren; **2** reproductieve fase – de koningin legt haploïde eieren, waaruit mannetjes komen. In dezelfde periode beginnen de werksters met het opkweken van nieuwe koninginnen uit eerder gelegde diploïde eieren. De productie van werksters stopt meestal. Dit 'omslagpunt' kan bij *B. terrestris* zowel vroeg als laat in het seizoen plaatsvinden. Kolonies met een vroeg omslagpunt produceren relatief veel mannetjes, die met een laat omslagpunt relatief veel koninginnen. Een larve die zich tot koningin ontwikkelt heeft meer dan drie keer zoveel voedsel nodig als een larve die tot werkster opgroeit. De productie van koninginnen is dan ook alleen succesvol bij voldoende voedsel en werksters om hen te voeden.





▲
Een nest van de akkerhommel *Bombus pascuorum*, een voorbeeld van een 'pollen-primer' of 'pocket-maker': de larven voeden zich gezamenlijk op een grote klomp stuifmeel, die in een zakvormige structuur is opgeslagen.

►►
Een nest van de weidehommel *Bombus pratorum*, een voorbeeld van een 'pollen-storer': de larven vormen individuele broedcellen tussen de klompen stuifmeel, die opgeslagen zijn in speciale waspotten en lege cocons.

Mannetjes kosten ongeveer tweemaal zoveel als de opgroei van koninginnen (HOBBS 1964, KATAYAMA 1989, SAKAGAMI 1976); 3 competitiepunt – in de eindfase van de kolonie leggen ook werksters (haploïde) eieren. Er is agressie tussen werksters onderling en tussen werksters en koningin. De koningin verliest de dominantie.

De volkgrootte is deels gerelateerd aan de levensduur van het volk. Langtongige hommels hebben meestal kleine, korttongige soorten meestal grote volken. Voor de Nederlandse soorten worden hier de volgende categorieën gehanteerd: klein (≤50 individuen), middelgroot (51-150 individuen), groot (151-400 individuen) en zeer groot (>400 individuen).

Vrouwelijke hommels paren waarschijnlijk maar eenmaal. Alleen bij kweek van *B. hypnorum*, *B. terrestris* en enkele Noord-Amerikaanse soorten zijn meerdere paringen waargenomen (BROWN ET AL. 2003). De duur van de paring varieert van 24 (*B. hypnorum*) tot 180 minuten (*B. lapidarius*; BROWN & BEAR 2005), maar bij Noord-Amerikaanse soorten duurt de paring korter (FOSTER 1992). Mannetjes kunnen meerdere malen copuleren. Bij *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. hypnorum* en waarschijnlijk ook andere soorten laten mannetjes na de paring een 'kurk' achter, om te voorkomen dat andere mannetjes met hetzelfde vrouwtje paren.

▼
Parende veldhommels *Bombus lucorum.*



Paring in het nest komt voor, maar is bij geen enkele soort regel. Meestal vindt de paring dus buiten het nest plaats, al worden copula's weinig waargenomen. Het gedrag van mannetjes voorafgaand aan de paring wordt wel vaak gezien. Schremmer (1972b) en Goulson (2003, 2010) noemen drie vormen van mannetjesgedrag die aan de paring vooraf kunnen gaan: 1 ze vliegen langs 'geurbanen', waarbij ze kort pauzeren op plaatsen die door hen gemerkt zijn met feromonen uit hun kaakklieren. De opvallende beharing aan de kaken van de mannetjes zou daarbij als uitsmeerborstel fungeren. Dit is de meest algemene vorm van pre-copulatiegedrag en komt in ons land bijvoorbeeld bij *B. humilis* en *B. muscorum* voor (HAAS 1967; TP eigen waarneming); 2 ze wachten voor het nest, druk heen en weer vliegend, op jonge koninginnen die naar buiten komen. Dit komt bijvoorbeeld voor bij *B. ruderarius* (BISCHOFF 1927, KRÜGER 1951), *B. subterraneus* (REINIG 1960) en *B. hypnorum* (TP eigen waarneming); 3 ze wachten op een uitkijkpost en hebben een soort territorium, zoals bij *B. confusus*. De mannetjes van *B. confusus* hebben opvallend grote ogen in vergelijking met andere hommelmannetjes en markeren hun uitkijkpost met feromonen uit hun kaakklieren (HOVORKA ET AL. 1998).

Hommels nestelen, afhankelijk van de soort, onder, op of boven de grond. Vaak worden de nesten gemaakt in graspollen, verlaten muizenholen of vogelnesten. Ze zijn meestal moeilijk te vinden en er zijn dan ook weinig studies over dichtheden. Cumber (1953) vond 39 nesten op 0,8 ha stortplaats in Nieuw-Zeeland, Harder (1986) vond 35 nesten in een veld van 3,2 ha in Canada. Een grote groep vrijwilligers in Engeland vond de hoogste nestdichtheden in juni en begin juli in tuinen en rechtlijnige landschapselementen, respectievelijk 36 en 20-37 nesten per ha, en de laagste in graslanden en bossen, met 11-15 nesten per ha. De dichtheden omgerekend naar landschapsschaal lagen echter een stuk lager en werden geschat op 2,4-7 nesten per ha (KNIGHT ET AL. 2005, OSBORNE ET AL. 2008). Berekeningen met dezelfde methoden van nestdichtheden van bijvoorbeeld *Bombus pascuorum* variëren sterk, met gemiddelden van 8 en 35 nesten per km² (respectievelijk HERRMANN ET AL. 2007, KNIGHT ET AL. 2009).

Een hommelkoningin gebruikt fijn materiaal zoals grasstengels, haren, smalle bladeren of mos om een nest te bouwen. Het nest kan bedekt zijn met een dunne waslaag, soms gemengd met pollen. De koningin begint na de nestbouw overigens als eerste met de bouw van een pot van was die

gevuld wordt met nectar ('honingpot'). Daarna gaat ze stuifmeel verzamelen, waarvan ze een broodje vormt en waarop ze het eerste eipakket in een van was gebouwde eibeker legt. Ze broedt de eerste eieren uit, zittend als een kip op haar eieren.

Broedcellen van hommels zijn totaal anders dan die van andere bijen. Hommelkoninginnen leggen hun eieren in groepjes in een eibeker van weke was gevuld met pollen en deze broedbekers 'groeien' mee met de groei van de larven. De larven worden gedurende hun ontwikkeling door de werksters gevoed met voedsel dat door de top van de broedbeker wordt afgegeven of door voedsel dat in waspakketjes aan de basis van de broedbeker wordt aangebouwd. Bij deze laatste manier van voeden eten de larven zich zijdelings door de weke waswandjes heen naar de pollen. Beide methoden kunnen bij eenzelfde soort optreden, gewoonlijk tijdens verschillende seizoenen of voor de verschillende kasten. Pas wanneer de larven volgroeid zijn spinnen ze een eigen cocon in de broedbeker, waarin ze verpoppen. De was van de broedcellen wordt door de werksters hergebruikt voor nieuwe cellen. De cocons staan in groepjes bij elkaar en bij een ouder nest worden de nieuwe broedcellen vaak boven op de oude cocons gebouwd. Nectar en pollen worden in aparte 'waspotten' opgeslagen, deels ook in lege cocons.

De eieren zijn wit en worstvormig en omgeven door een transparant membraan, het chorion. Ze komen uit in ongeveer vier dagen. De kale larve heeft een duidelijke kop zonder ogen en mist poten en vleugels. De larve doorloopt vier stadia en alleen voorafgaand aan de verpopping vindt ontlasting plaats. De pop is week en wit, maar wordt gedurende de ontwikkeling donkerder. De ontwikkeling van ei tot imago duurt 4-5 weken, afhankelijk van de nesttemperatuur en de hoeveelheid voedsel.

Tot op heden zijn van circa 35 hommelsoorten de larven beschreven, waaronder tien Nederlandse soorten (CUMBER 1949A, MCGINLEY 1989, WHEELER & WHEELER 1979). Voor het bepalen van de sekse van hommellarven zie Duchateau & Van Leeuwen (1990).

Bij *B. terrestris* duurt de periode tot de ontwikkeling van de eerste werksters 19-35 dagen (gemiddeld 22). Mannetjes hebben ongeveer 26 dagen nodig voor hun ontwikkeling, koninginnen ongeveer 30.

Naar de wijze waarop ze hun larven voeden kunnen hommels grofweg in twee groepen worden verdeeld: 'pollen-primers' (ook wel 'pocket-makers' genoemd) en 'pollen-storers' (SLADEN 1912). Over het algemeen zijn 'pollen-primers' langtongig en 'pollen-storers' korttongig. De 'pollen-primers' doen aan een soort massaprovisie door het stuifmeel op te slaan in een of twee zakachtige structuren ('pockets') aan de onderzijde van de groeiende broedklomp die een kussen vormen onder de larven, waarop ze als het ware gezamenlijk grazen. In latere stadia van de larvale ontwikkeling maakt de koningin gaatjes in de waslaag die over het broed ligt en braakt zij een mengsel van pollen en nectar over de larven.

'Pollen-storers' doen grotendeels aan 'progressieve voeding'. Ze slaan stuifmeel en nectar op in lege cocons en waspotten. De larven vormen zelf in de broedklomp losse individuele cellen van was en spinsel, waarin ze leven tot ze verpoppen en waarin ze individueel gevoed worden met een mengsel van opgebraakte pollen, nectar en klierafscheidingen (DEN BOER & DUCHATEAU 2006).

De indeling van hommels in 'pollen-primers' en 'pollen-storers' is overigens een vereenvoudigde weergave van de werkelijkheid. Zo vertonen de eerste in de vroege stadia van de ontwikkeling van het volk kenmerken van 'pollen-primers', terwijl ze in latere stadia kenmerken vertonen van 'pollen-storers' (PLOWRIGHT 1977, WILLIAMS ET AL. 2008).

De meeste hommelsoorten verzamelen stuifmeel en nectar op allerlei bloemen. Vier plantenfamilies zijn echter van bijzonder belang: vlinderbloemen, lipbloemen, ruwbladigen en bremraapachtigen. Elders in Europa komen ook oligolectische hommelsoorten voor (LØKEN 1961, PONCHAU ET AL. 2006). Hommelsoorten kunnen sterk in tonglengte verschillen, waardoor sommige dieper liggende nectar kunnen bereiken dan andere.

Over relaties tussen hommels en bloemen is veel bekend (zie ook hoofdstuk 4). Zowel tussen als binnen soorten kunnen grote verschillen bestaan in bloembezoek. Sommige zijn bloemtrouw, andere bezoeken meerdere plantensoorten tijdens hun foerageervluchten. Elk individu moet zelf leren hoe en waar nectar en stuifmeel te verzamelen is. Individuele hommels kunnen leren en daarbij keuzes maken die leiden tot bezoek aan een of enkele favoriete plantensoorten. Meestal vliegen ze op één soort, maar af en toe maken ze een uitstapje naar een andere, waardoor ze op de hoogte blijven van het aanbod in een bepaald gebied (HEINRICH 1979). In Nederland is een aantal studies verschenen over relaties tussen hommels en bloemen. Vuyck (1923c) schreef een uitgebreid artikel over bloembezoek van 24 hommelsoorten. Kwak (1979, 2002) bestudeerde hommels in samenhang met de bloembiologie van een aantal soorten van de bremraapfamilie. Kleijn & Raemakers (2008) vergeleken bloembezoek van bedreigde en algemene hommelsoorten uit verleden en heden aan de hand van pollen aan museumexemplaren.

Hommels hebben creatieve methoden ontwikkeld om stuifmeel en nectar te verkrijgen. Van aardhommels is bekend dat ze in lange bloembuizen of in de kelk gaatjes kunnen bijten om bij de diepliggende nectar te komen. We noemen dit 'diefstal met inbraak'. De gaatjes zijn goed te zien bij bijvoorbeeld akelei, dophei, ratelaar, smeerwortel en vlasbekje. Deze inbraakgaatjes worden vervolgens ook gebruikt door andere hommelsoorten, andere bijen en andere bloembezoekende insecten. Dankzij hun gewicht zijn hommels ook in staat bloemen te openen die voor de meeste andere insecten gesloten blijven, zoals leeuwenbekachtigen en brem.

Een aparte manier van stuifmeel verzamelen is door middel van het trillen van de vliegspieren ('buzzing'), dat gepaard gaat met een zoemend geluid. Dit gedrag komt voor bij bloembezoek op bijvoorbeeld geitenbaard, klaprozen, roosachtigen, tamme kastanje en tomaat.

Het stuifmeel verzamelen de vrouwelijke hommels in de corbicula (zie hoofdstuk 15). Ze kunnen tot 60% van hun lichaamsgewicht aan stuifmeel transporteren. De nectarmaag in het achterlijf heeft een volume van 60-200 microliter en om deze maag te vullen zouden 170-500 bloemen van hondsdraf bezocht moeten worden. Dat kost een hommel 43-141 minuten (KWAK 1994A, 2002).

HOMMELTROMPETTER

De toonhoogte van het hommelgezoem verschilt per soort. Het geluid wordt gemaakt doordat lucht over de vliezen in de twee ademhalingsopeningen onder de vleugelinplanting stroomt. De trillende vleugels maken ook geluid, maar een hommel produceert evengoed een gebrom als de vleugels zijn afgeknipt. Als beide ademhalingsopeningen worden afgedekt zijn de dieren niet meer in staat geluid voort te brengen. De grootste soorten maken in het algemeen het diepste geluid. *Bombus ruderatus* en *B. hortorum* zijn de bassen onder de hommels. In een klaverveld kun je *B. sylvarum* en *B. veteranus* vaak eerder door hun hoge geluid dan op zicht waarnemen. Soms verraden hommels door hun gebrom hun nestplaats. Het 'musiceren' van hommelwerksters bij de ingang van een nest of in de buurt daarvan gaf aanleiding tot allerlei anekdotes. Zo dacht men dat het hommelvolk er een eigen trompetter op nahield, die in de vroege ochtenduren dat geluid voortbracht bij wijze van wekker (VUYCK 1921B). Inmiddels is dit verklaard als ventilatiegedrag bij nesten waarvan de luchtverversing onvoldoende is. Het geluid is het bijproduct van de snelle vleugelbeweging.

Een opvallend verschijnsel is de jaarlijkse dood van vele insecten onder bloeiende lindebomen, waaronder een hoog percentage hommels (MOLENGRAAF 1995, THIJSSE 1928). Vooral onder de uitheemse, aangeplante zilver- en krimlindes vallen jaarlijks vele doden. Over de oorzaak hiervan zijn de meningen verdeeld. Voor meer informatie, zie Kleefsman (2002) en Zucchi (1996).

Hommels vliegen meer dan 15 uur per dag, van voor zonsopgang tot na zonsondergang. Ze zijn al actief bij een luchttemperatuur van 5°C, en ook wind en regen hebben minder invloed op hun vlieggedrag dan bij andere bijen. Toch is het aantal tochten dat elk dier op een dag maakt beperkt. Ook overnachten er werksters buiten het nest, zelfs met stuifmeel.

De foerageerafstand van werksters verschilt sterk per hommelsoort, bijvoorbeeld 450 m voor *B. lapidarius* en bijna 3 km voor *B. terrestris* (CHAPMAN ET AL. 2003, KNIGHT ET AL. 2005). Hij heeft geen eenduidige relatie met lichaamsgrootte. Tevens kan de afstand verschillen per habitat en per seizoen, afhankelijk van de specifieke noden van het volk.

Hommels hebben slechts primitieve onderlinge communicatie vergeleken met honingbijen, met hun bijendans. Recent is ontdekt hoe hommels elkaar op de hoogte stellen van een goede voedselbron. Door opgewonden door de kolonie te lopen en tegen andere werksters aan te botsen, weet een enkele werkster de hele kolonie te mobiliseren, mogelijk door de geur van het gevonden voedsel te verspreiden (DORNHAUS & CHITTKA 1999). Ook de geur van de nectar in de honingpotten kan een signaal zijn (DORNHAUS & CHITTKA 2001). In tegenstelling tot honingbijen worden hommelwerksters niet geïnformeerd over de locatie van het voedsel. Het zoemen van hommels heeft voor zover bekend geen communicatiefunctie (zie kader 'Hommeltrompetter').

Vele micro-organismen belagen hommels, zoals virussen, Spiroplasmaceae, bacteriën en schimmels. Twee protozoën, *Apicystis bombi* en *Crithidia bombi*, en een schimmel *Nosema bombi*, verwijzen in hun naam al naar hun slachtoffers, net als de nematode *Sphaerularia bombi*, die alleen koninginnen en vrouwtjes van koekoekshommels belaagt (ALFORD 1975).

Predatoren van imago's zijn er niet veel. Voorbeelden zijn roofvliegen, spinnen, en vogels zoals klauwieren en bijeneters. Hommelnesten vallen vaker ten prooi aan bijvoorbeeld egels, dassen, mollen en (spits)muizen. Zelfs oorwormen kunnen forse schade berokkenen in hommelnesten. De rupsen van de wasmot *Aphomia sociella* vreten vooral aan voorraadcellen en broedcellen. Soms worden hommelnesten ook door de vooral bij honingbijen actieve wasmot *Galleria mellonella* belaagd.

Parasitoïden van volwassen hommels zijn onder andere de schildwesp *Syntretus splendidus*, blaaskopvliegen en bochelvliegen. Ook in nesten worden diverse parasitoïden aangetroffen, zoals de vlieg *Brachicoma devia*, de mierwesp *Mutilla europaea* en bronswespen *Melittobia*.

Als commensalen in de nesten treffen we onder andere aan dwergschimmelkevers *Antherophagus*, vliegen uit het genus *Fannia*, de zweefvlieg *Volucella bombylans*, mieren, springstaarten en mijten. Voor meer informatie over vijanden van hommels en medebewoners van hun nesten, zie hoofdstuk 8, evenals Alford (1975), Macfarlane et al. (1995), Schmid-Hempel (1998), Otterstatter et al. (2002) en Goulson (2003, 2010).

Tabel 1
Gastheren van de zeven koekoekshommels in Nederland, grotendeels naar Løken (1984) en verder gebaseerd op Alford (1975), Cumber (1949b), Haeseler (1970), Lhomme (2009), Peeters et al. (1999), Pouvreau (1973), Sladen (1912) en Westrich (1989b).
Een asterisk (*) duidt op een incidenteel waargenomen gastheerrelatie.

Soort koekoekshommel	Nederlandse naam	Gastheren
B. barbutellus	lichte koekoekshommel	*B. hortorum*
		*B. ruderatus**
		*B. hypnorum**
B. bohemicus	tweekleurige koekoekshommel	*B. lucorum*
B. campestris	gewone koekoekshommel	*B. pascuorum*
		B. humilis
		B. pratorum
		B. pomorum
B. norvegicus	boomkoekoekshommel	*B. hypnorum*
		*B. jonellus**
B. rupestris	rode koekoekshommel	*B. lapidarius*
		*B. sylvarum**
		*B. pascuorum**
B. sylvestris	vierkleurige koekoekshommel	*B. pratorum*
		*B. jonellus**
B. vestalis	grote koekoekshommel	*B. terrestris*

Koekoekshommels

Koekoekshommels leggen hun eieren in het nest van sociale hommelsoorten, die vervolgens opdraaien voor het grootbrengen van de 'koekoeksjongen'. Toch vertonen ook sociale hommelsoorten soms parasitair gedrag. In hommelnesten worden soms een of meerdere dode koninginnen aangetroffen, die waarschijnlijk gedood zijn bij de overname van het nest door een andere koningin van dezelfde soort. Ook overname van nesten door andere (sociale) hommelsoorten komt voor (facultatief sociaal-parasitisme). Nestovername is vrij algemeen bij hommels en werd bij ongeveer 10% van de door Richards (1975) bestudeerde nesten waargenomen.

Bij koekoekshommels is de overname van het nest van een andere soort normaal onderdeel van hun levenswijze (obligaat sociaal-parasitisme). Wereldwijd zijn zo'n 30 soorten koekoekshommels van het subgenus *Psithyrus* bekend, in Nederland zeven. De meeste koekoekshommels in ons land zijn aangetroffen bij enkele (twee tot vier)

gastheersoorten, maar er zijn ook diverse soorten waarvan slechts één gastheer bekend is (acht van 16 bestudeerde soorten wereldwijd). Alle hier opgegeven relaties van Nederlandse soorten zijn gebaseerd op succesvolle voortplanting in een nest van een gastheer (tabel 1). Lhomme (2009) geeft een soortgelijk overzicht van de levenswijzen en gastheren van 11 soorten koekoekshommels in Frankrijk; Williams (2008) geeft een gastheerlijst van alle koekoekshommels waarvan de gastheerrelaties in Europa (11 soorten) en Noord-Amerika (vijf soorten) bekend zijn.

Vrouwelijke koekoekshommels zijn morfologisch aangepast aan hun parasitaire levenswijze. Een verzamelapparaat voor stuifmeel ontbreekt, ze hebben een gekromd achterlijf en een langere, kromme angel. De chitinelaag en de intersegmentale membranen zijn dikker dan die van sociale hommels, de kaken scherper en krachtiger, en de gifblaas en Dufourklier groter dan van hun gastheren.

Mannetjes van koekoekshommels patrouilleren evenals diverse sociale hommels langs zelf uitgelegde geurvlaggen (en vallen hiermee onder type 1 van het mannetjesgedrag dat voorafgaat aan de paring van hommels; zie boven), die een gesloten baan vormen, vaak met een gezamenlijke zonplek. De specifieke punten in de vliegbaan, zoals we die bij sociale hommelmannetjes vinden, zijn bij koekoekshommels grotere velden. Ook bij koekoekshommels zijn de vliegbanen soortspecifiek (CEDERBERG ET AL. 1984, HAAS 1949, KRÜGER 1951).

Tussen april en midden juli dringen de vrouwtjes een volk van hun gastheer binnen, gewoonlijk nadat deze een eerste generatie van werksters heeft geproduceerd. Ze sporen het nest op aan de hand van chemische sporen die door werksters van de gastheer bij de nestingang worden achtergelaten (BUNK ET AL. 2010). Het binnendringen in het gastheervolk kan op min of meer vreedzame, maar ook op zeer agressieve wijze plaatsvinden (MARTIN ET AL. 2010).

De koekoekshommel kan de koningin van de gastheer wegjagen of doodsteken (FISCHER 1988, FREHN & SCHWAMMBERGER 2001, VAN HONK ET AL. 1981, SLADEN 1912), dan wel vreedzaam met haar samenleven (KÜPPER & SCHWAMMBERGER 1995). Nadat de koekoekshommel zich in het nest heeft gevestigd, start ze met het leggen van haar eigen eieren. Ze bouwt wascellen voor haar eieren van de was die in het nest voorradig is, want haar eigen wasklieren zijn gedegenereerd (SRAMKOVA & AYASSE 2008). De werksters van de gastheer verzorgen zowel de overgebleven nakomelingen van hun koningin als die van de koekoekshommel. Schattingen van het aantal hommelvolken in een gebied dat geparasiteerd wordt variëren van 30-100% (CARVELL ET AL. 2008, MÜLLER & SCHMID-HEMPEL 1992, ERLER & LATTORFF 2010).

Voor meer informatie over het gedrag van koekoekshommels, zie Hoffer (1889), Sladen (1912), Plath (1934), Alford (1975), Van Honk et al. (1981), Fischer (1987, 1988), Küpper & Schwammberger (1995) en Lhomme (2009).

Koekoekshommelvrouwtjes komen later dan de gewone hommels tevoorschijn en gaan pas een hommelnest binnen als al een werksterklasse aanwezig is. In de nazomer zijn de mannetjes van koekoekshommels vaak vrij talrijk te vinden op grote distels en andere composieten. Evenals bij andere hommels overwinteren alleen de geïnsemineerde vrouwtjes.

Bombus barbutellus
lichte koekoekshommel

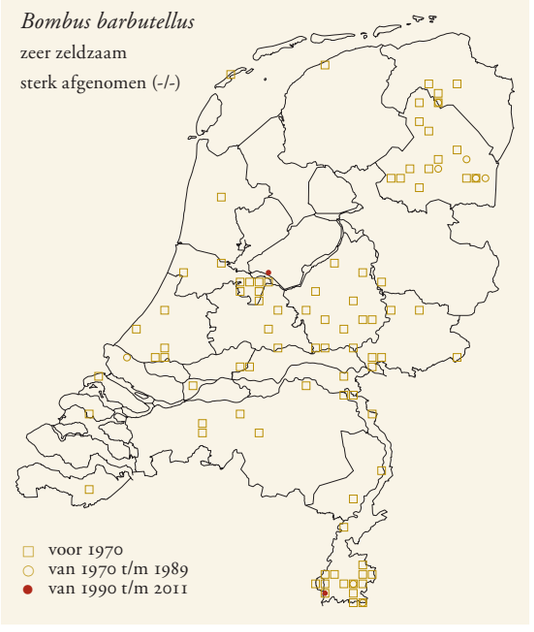
MRO

Zwart behaarde hommel met gele banden langs voor- en achterrand van borststuk en aan basis van achterlijf, achterlijfspunt wit behaard. Vrouwtje lijkt sterk op *Bombus campestris* maar verschilt door bezit van duidelijke kiel op laatste rugsegment. Mannetje te onderscheiden van andere koekoekshommels door een paar knobbels op laatste buiksegment, gescheiden door smalle gleuf. Lijkt verder op *B. hortorum*, maar kop ronder en vleugels donker getint. Lengte vrouwtje 17-23 mm, mannetje 15-16 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië. In Europa van Ierland tot Mongolië en van Zuid-Scandinavië tot aan de Middellandse Zee.

Vroeger verspreid over heel Nederland, zij het algemener op de hoge zandgronden. Vanaf eind jaren 1960 plotseling verdwenen. De meest recente vondst betreft een vrouwtje op beemdkroon in een tuin te Gronsveld (LI) op 4 juli 2007 (RAEMAKERS 2008).

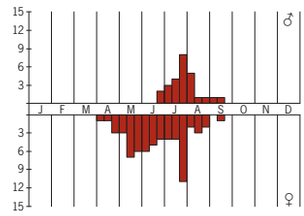


Habitat

Open tot halfopen landschappen, soms ook in stedelijk gebied. Voorkeur voor bloemrijke graslanden. Komt in kleien natte veengebieden nauwelijks voor.

Levenswijze

Overwinterende vrouwtjes verschijnen rond half april, circa vier weken na het verschijnen van de eerste koninginnen van *Bombus hortorum*. Jonge vrouwtjes verlaten de geparasiteerde nesten vanaf half juli tot eind augustus. Hoewel de meeste mannetjes vanaf half juli vliegen, kunnen de vroegste dankzij het vroege vliegseizoen van de gastheer al in mei rondvliegen. Half september is het einde van het vliegseizoen. Ontwikkelingsduur van een ei is 3-5 dagen, van de larve 7-8 dagen, van de pop 1,5-2 weken.



Bombus barbutellus

Parasiteert bij andere hommelsoorten. Belangrijkste gastheer is *B. hortorum*, andere zijn *B. hypnorum* en *B. ruderatus*.
Vrouwtjes foerageren in het voorjaar op havikskruid, hondsdraf en paardenbloem. Vers uitgevlogen vrouwtjes zijn in de zomer vooral aangetroffen op rode klaver en verschillende soorten distels, zoals knikkende distel en speerdistel, maar ook op soorten tuinplanten zoals chrysant, dahlia, jasmijn en zonneroosje. Mannetjes foerageren voornamelijk op composieten; knoopkruid en verschillende soorten distels zijn daarbij favoriet.

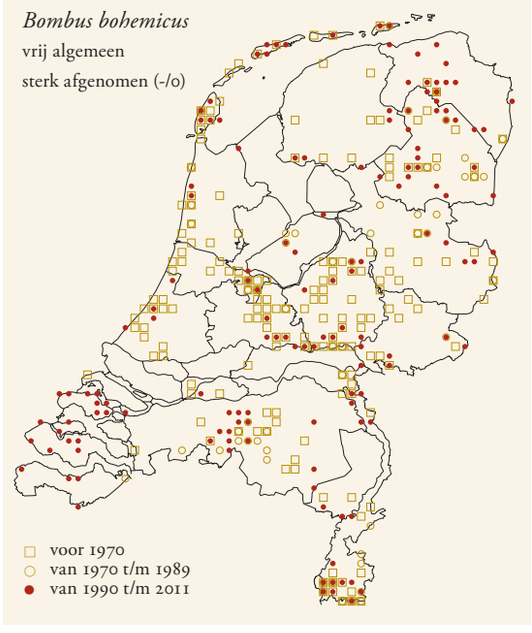
Bombus bohemicus
tweekleurige koekoekshommel

MRO

Forse soort met donkere vleugels. Voorzijde borststuk met brede lichtgele band, achterhelft van achterlijf wit behaard. Aan voorzijde van witte beharing soms kleine gele haarbosjes. Lijkt sterk op *Bombus vestalis*, maar geel is veel bleker en beharing langer. Lengte vrouwtje 18-26 mm, mannetje 15-18 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot aan de Stille Oceaan. In Europa overal, van Noord-Scandinavië tot aan de Middellandse Zee.
In Nederland een van de meest algemene en wijdverspreide koekoekshommels.



Habitat

Vrijwel alle Nederlandse landschappen. Op kleigronden is de soort over het algemeen iets minder talrijk. In stedelijk gebied een van de meest algemene koekoekshommels.

Levenswijze

Een van de weinige koekoekshommelsoorten waarvan de vrouwtjes vrijwel de gehele vliegperiode kunnen worden aangetroffen. Overwinterende vrouwtjes verschijnen in het voorjaar gemiddeld 3-6 weken na het ontwaken van koninginnen van *Bombus lucorum*, dus ongeveer wanneer deze hun eerste werksters hebben geproduceerd. Vrouwtjes worden nog tot eind juni waargenomen. Jonge vrouwtjes vliegen van eind juli tot begin september, maar worden relatief weinig waargenomen, waarschijnlijk doordat zij al snel na uitvliegen en paren hun overwinteringsplek opzoeken. Mannetjes verschijnen gemiddeld twee maanden eerder dan jonge vrouwtjes. Het eind van het vliegseizoen wordt bereikt als half september de mannetjes dood gaan. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *B. barbutellus*.
Mannetjes markeren hun vliegbanen met feromonen om vrouwtjes te lokken. Tussen het afvliegen van hun vliegbanen door rusten ze regelmatig gezamenlijk met andere mannetjes op een bloem.
De belangrijkste gastheer is *B. lucorum*, maar mogelijk zijn de zeer verwante *B. cryptarum* en *B. magnus* eveneens gastheer.
Polylectisch. Vrouwtjes foerageren in het voorjaar veelvuldig op paardenbloem, wilg en hondsdraf. In bossen op zandgrond foerageren zij talrijk op blauwe bosbes, op matig voedselrijke grond in vochtige graslanden, bermen en langs bospaden zijn gewone brunel en kruipend zenegroen veelbezochte bloemen. In tuinen vliegen ze op allerlei tuinkruiden zoals wilde marjolein, echte tijm en blauw kattenkruid. Vrouwtjes foerageren vaak ver van de beschutting van bomen of andere hoog opgaande begroeiing, maar mannetjes verlaten deze beschermende zone slechts af en toe. Evenals andere koekoekshommels foerageren mannetjes graag op distels, maar veel meer dan de andere op andere composieten, zoals groot streepzaad, jacobskruiskruid, schermhavikskruid en vertakte leeuwentand. Op heideterreinen bezoeken mannetjes ook gewone dophei en struikhei, maar steeds op geringe afstand van de bosrand.

Bombus campestris
gewone koekoekshommel

MRO

Variabel van kleur, van overwegend zwart met weinig geel tot bijna geheel geel behaard. Vrouwtje lijkt sterk op *Bombus barbutellus* maar verschilt door ontbreken van duidelijke kiel op laatste achterlijfssegment. Zeer licht gekleurde mannetjes te verwarren met *B. distinguendus*, maar tweede achterlijfssegment steeds met zwarte haren. Lengte vrouwtje 17-22 mm, mannetje 15-17 mm.

Verspreiding

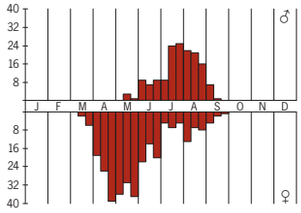
Europa tot aan de Stille Oceaan. In Europa van Zuid-Scandinavië tot aan de Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland algemeen en wijdverspreid.

Habitat

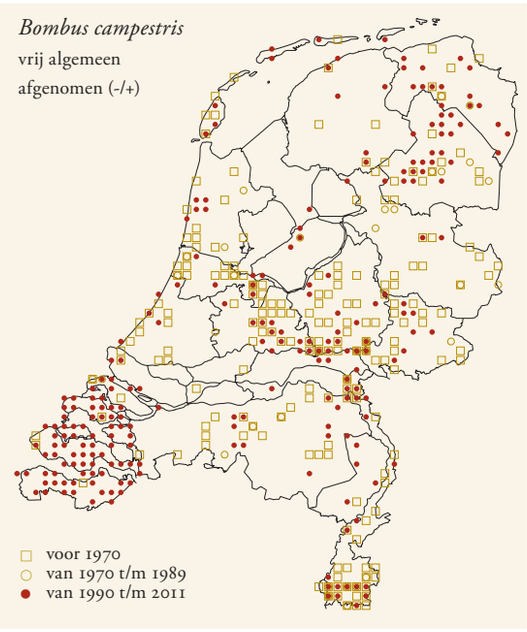
Komt in vrijwel alle landschapstypen voor, zo lang er bomen of ander hoog opgaande begroeiing zijn. Beide seksen blijven in de nabijheid van deze dekking. Ook in stedelijk gebied algemeen. Open zilte gebieden worden gemeden.

Levenswijze

Begin april verschijnen de eerste vrouwtjes, ongeveer vier weken nadat de eerste koninginnen van *Bombus pascuorum*



Bombus bohemicus





Gewone koekoekshommel *Bombus campestris*, mannetje.

uit hun winterslaap zijn ontwaakt. De meeste vrouwtjes verschijnen echter in mei en juni. Deze topperiode volgt wederom circa vier weken na die van *B. pascuorum*. Dit verschil in tijd komt overeen met het volgroeien van de eerste werksters van de gastheer. Het volk is dan nog relatief klein en daarom is dit het optimale moment om het nest te parasiteren. De meeste mannetjes verschijnen in augustus, maar worden soms al vanaf begin mei waargenomen. Jonge vrouwtjes vliegen vanaf eind juli, maar zoeken na de paring al snel een overwinteringsplek en worden dan nog nauwelijks gezien. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *B. barbutellus.*

Parasiteert bij andere hommelsoorten. De belangrijkste gastheer is *B. pascuorum*, maar parasiteert ook bij *B. humilis*, *B. pomorum* en *B. pratorum*. Op grond van het samen voorkomen treedt *B. campestris* waarschijnlijk ook als broedparasiet op bij *B. muscorum* en *B. ruderarius* (MRO eigen waarneming).

In het vroege voorjaar zijn vrouwtjes vaak te vinden op paardenbloem en hondsdraf. Opvallend is dat *B. campestris*, in tegenstelling tot veel andere hommelsoorten, slechts zelden op wilg wordt aangetroffen. Later in het jaar foerageren de jonge vrouwtjes op allerlei soorten bloemen, zoals beemdkroon, haagwinde, koninginnenkruid en witte klaver. Mannetjes hebben een sterke voorkeur voor allerlei soorten distels en, langs bosranden, gewone braam, maar ze worden ook regelmatig op het in Nederland relatief zeldzame duifkruid gezien.

Bombus confusus boloog

MRO

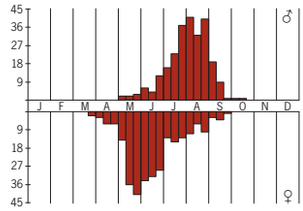
Koningin en werkster met fluweelachtige korte beharing en opvallend breed achterlijf. Borststuk en eerste helft achterlijf zwart, laatste drie achterlijfssegmenten rood. Mannetje eender gekleurd, maar tevens met zeer smalle gele band aan voorzijde borststuk en daarnaast met opvallend grote facetogen en zeer korte antennen. Tong kort. Te onderscheiden van *Bombus lapidarius* en *B. ruderarius* door respectievelijk lengte van antenneleden (bij *B. confusus* korter) en kleur van korfjesharen (bij *B. confusus* altijd zwart). Lengte koningin 19-22 mm, werkster 12-17 mm, mannetje 13-17 mm.

Verspreiding

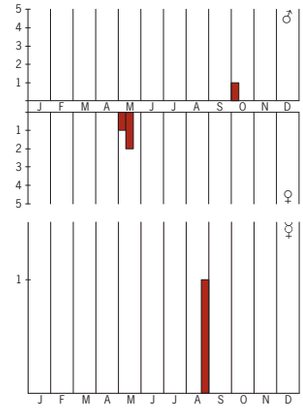
Van West-Europa tot in Centraal-Azië. In Europa van Polen tot in Noord-Spanje en van Frankrijk tot aan de Zwarte Zee. Gaat in het gehele verspreidingsgebied zeer sterk achteruit.

Was in Nederland voornamelijk beperkt tot zuidoosten, met sporadische vangsten elders. Laatste waarneming in Tegelen (LI) in 1942.





Bombus campestris



Bombus confusus

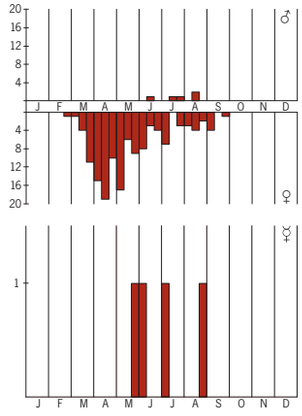
Habitat
Hoewel de soort elders in Europa een voorkeur schijnt te hebben voor warme open gebieden, droge hellingen en open bossen, is hij in Nederland overwegend in vochtige kalkgraslanden aangetroffen.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Mannetjes vertonen een zweefvliegachtig gedrag en schieten bij de minste verstoring zenuwachtig heen en weer. Tijdens de paartijd zoeken de mannetjes vanaf een uitkijkpost naar een koningin om mee te paren. Daarnaast markeren zij met geurstoffen ook opvallende objecten langs vaste vliegbanen om koninginnen te lokken.
Nestelt zowel boven- als ondergronds. Bouwt bovengrondse nesten van gras en mos in de kruidlaag. Ondergronds worden vaak oude nesten van kleine zoogdieren betrokken. Over de volkgrootte is niets bekend. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. Koninginnen foerageren onder andere op beemdkroon en harige ratelaar, werksters op wondklaver en kale jonker. Daarnaast worden beide regelmatig aangetroffen op rode klaver, betonie, heggenwikke, guldenroede en ribessoorten. Foeragerende mannetjes zijn bekend van grote centaurie en verschillende soorten distels.
Er is geen koekoekshommel van deze soort bekend.

Bombus cryptarum wilgenhommel

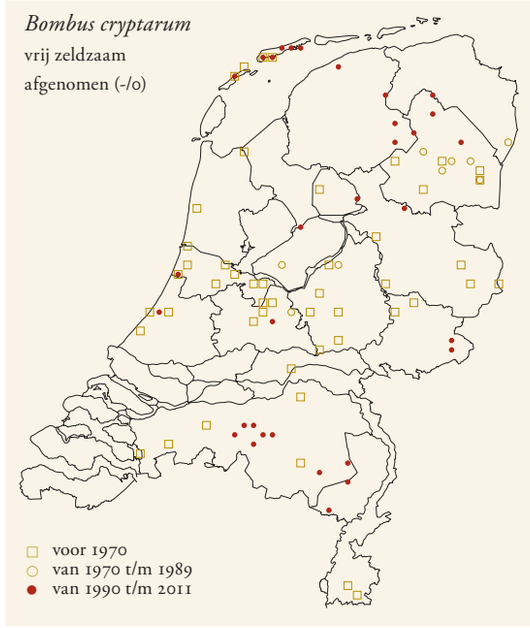
MRO

Zwart behaarde soort met gele banden op borststuk en achterlijf en wit behaarde achterlijfspunt. Lijkt sterk op *Bombus lucorum* maar bij koninginnen vormt bleekgele borstband ter hoogte van vleugelinplant een komma, vanwege zwarte beharing die doorloopt in deze gele band. Vaak ook twee smalle rijtjes zwarte haren in midden van borstband. Soms ontbreekt borstband vrijwel geheel. Tong zeer kort. Werksters en mannetjes zeer moeilijk te onderscheiden van die van *B. lucorum* en *B. magnus*: borstband bij werksters tot duidelijk voorbij vleugelinplant (stopt daar bij *B. terrestris*), mannetjes met zwarte haren op voorhoofd (geel bij *B. lucorum*). Lengte koningin 18-20 mm, werkster 9-16 mm, mannetje 13-16 mm.
Lange tijd is *B. cryptarum* als kleurvorm of ondersoort van *B. lucorum* beschouwd maar DNA- en feromonenonderzoek tonen echter aan dat *B. cryptarum* als aparte soort kan worden beschouwd (BERTSCH ET AL. 2004, MURRAY ET AL. 2008). Ook het Nederlandse verspreidingspatroon en de Nederlandse habitat wijzen hierop.



Bombus cryptarum

Verspreiding
Europa en Midden-Oosten. In Europa van Scandinavië tot in Zuid-Frankrijk en van Ierland tot aan Kaukasus.
In Nederland bekend van de hoge zandgronden en de duinstreek. In de zeeklei- en laagveengebieden lijkt de soort nagenoeg te ontbreken. Het verspreidingsbeeld is echter incompleet vanwege moeilijke herkenbaarheid. Vermoedelijk algemener dan nu bekend, daar alleen koninginnen goed te herkennen zijn. Recent onderzoek aan museumcollecties leverde veel nieuwe locaties op.



Habitat
Vrijwel alle waarnemingen komen uit natte heidegebieden en kustduinen.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *B. barbutellus*. Nestelt overwegend ondergronds in oude muizennesten, soms ook bovengronds in boomholten en vogelnestkasten. Kolonies 70-150 individuen. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. Bezoekt overwegend ondiepe bloemen, maar breekt ook regelmatig in bij bloemen met langere bloembuis. Koninginnen in het voorjaar vooral op wilgen en paardenbloem. In de duinen regelmatig op gewone ossentong en kruipwilg. In heidegebieden eerst op wilde lijsterbes en blauwe bosbes, later in het jaar op gewone dophei. Werksters en mannetjes zouden ook veel op struikhei foerageren. Op de Waddeneilanden soms ook op zulte.
Koekoekshommel onbekend. Indien de soort wordt geparasiteerd, dan is *B. bohemicus* de meest waarschijnlijke kandidaat, vanwege veelvuldig samen voorkomen.

Bombus cullumanus waddenhommel

MRO

Kop vrij rond, beharing kort en fluweelachtig. Koningin en werkster zwart, laatste twee achterlijfssegmenten oranjerood, meestal met zeer korte gele borstband. Tong kort. Te onderscheiden van donkere vormen van *Bombus pomorum* en *B. sylvarum* door ontbreken van scherp, puntig uiteinde van metatars 2, van *B. lapidarius* door de kortere beharing van deze metatars. Mannetje verschilt van *B. ruderarius* en *B. pratorum* door zwarte haren op kop en ontbreken van lichte banden op achterlijf. Lengte koningin 16-19 mm, werkster 12-14 mm, mannetje 12-15 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië. In Europa van Zuid-Zweden tot Noord-Spanje en van Frankrijk tot in Rusland.

Meest bedreigde hommelsoort in Noordwest-Europa en uit veel landen inmiddels verdwenen. Over de oorzaak van de achteruitgang is weinig bekend. In delen van Zweden verdwenen door intensieve begrazing van schapen en mogelijk ook door concurrentie met honingbijen (CEDERBERG 2006A).
In Nederland bekend van oude vondsten in Gulpen (LI), Terschelling en Ameland. De laatste waarneming is van 1953 op Terschelling.



Habitat
Heeft voorkeur voor kuststreken en kalkgraslanden, is niet bekend van bossen en stedelijk gebied.

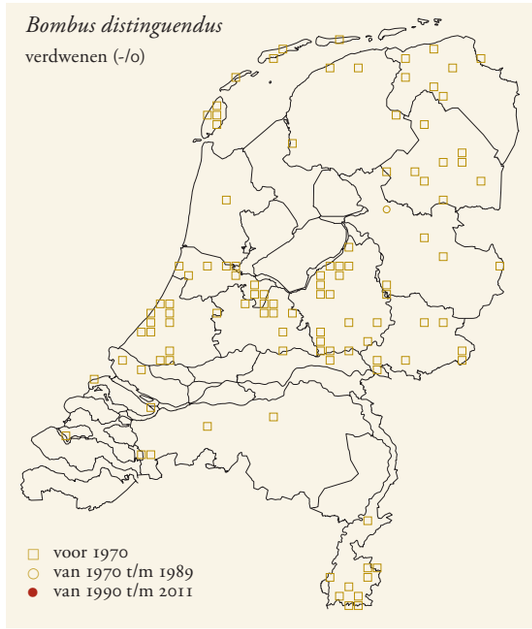
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*. De opvallend grote ogen van het mannetje duiden erop dat hij een koningin waarschijnlijk op zicht vindt.
Het nest is niet bekend. Het bevindt zich waarschijnlijk ondergronds. 'Pollen-storer'.
In kalkgraslanden is de soort aangetroffen op wilde marjolein, knikkende distel en aarddistel. Ondanks de vrij korte tong foerageren vrouwtjes regelmatig op inkarnaatklaver en rode klaver. Werksters hebben een voorkeur voor lipbloemen, zoals smalle raai en zomerandoorn. Ook braam is als voedselplant voor werksters gemeld (RASMONT 1988, SELANDER & BRYANT-MEISNER 1909). Van mannetjes zijn slechts knoopkruid en grote centaurie als voedselplanten bekend.
Er is geen koekoekshommel van deze soort bekend.

Bombus distinguendus gele hommel

MRO

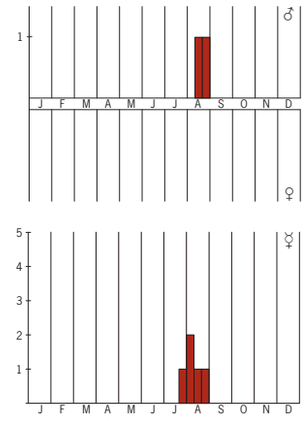
Koningin, werkster en mannetje geheel goudgeel tot bruinachtig geel behaard, met brede zwarte band op borststuk. Kop lang, tong zeer lang. Zeer gele mannetjes van *Bombus campestris* worden vaak voor *B. distinguendus* aangezien, maar die hebben steeds zwarte beharing op tergiet 2. Lijkt verder veel op *B. veteranus*, maar die is nooit zo geel. Lengte koningin 19-22 mm, werkster 11-18 mm, mannetje 14-16 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot aan de Stille Oceaan. In 2002 voor het eerst in Noord-Amerika vastgesteld (op het meest westelijke eiland van de Aleoeten; WILLIAMS & THOMAS 2005). In Europa van de Alpen tot iets boven de poolcirkel en van Ierland tot in Rusland. Is in grote delen van Europa hard achteruitgegaan vanwege habitatverlies door een sterk veranderd agrarisch beheer, waarbij vooral de rode klaverweiden en bloemrijke graslanden zijn verdwenen. Heeft ook sterk te lijden gehad van habitatversnippering, waardoor de leefgebieden te klein worden om in te overleven (SCOTTISH NATURAL HERITAGE 2012).
In Nederland vroeger verspreid door het gehele land. De meest recente vondsten zijn van Kotten (GE) in 1975 en Staphorst (OV) in 1984.

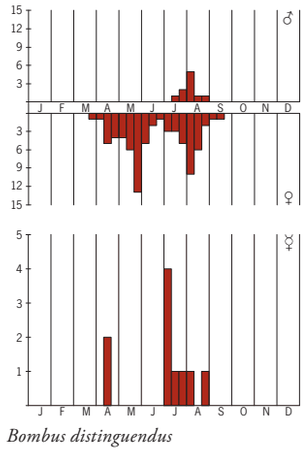


Habitat
Vochtige bloemrijke hooi- en graslanden en bosranden, soms ook dieper in bos. Niet in stedelijk gebied. In Nederland vermoedelijk uit de bossen verdwenen vanwege verdroging.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*. Nestelt zowel boven- als ondergronds, vaak in oude muizennesten of in zelfgebouwde nesten van gras onder graspollen. Een enkele keer ook in gebouwen en verlaten vogelnesten. Kolonies zeer klein tot middelgroot, met 30-120 individuen. 'Pocket-maker'.
Opvallend sterke voorkeur voor rode klaver. Daarnaast zijn koninginnen en werksters foeragerend aangetroffen op wondklaver, knoopkruid, speerdistel, vogelwikke, slangenkruid, hondsdraf en gewone brunel en op vochtige gronden



Bombus cullumanus

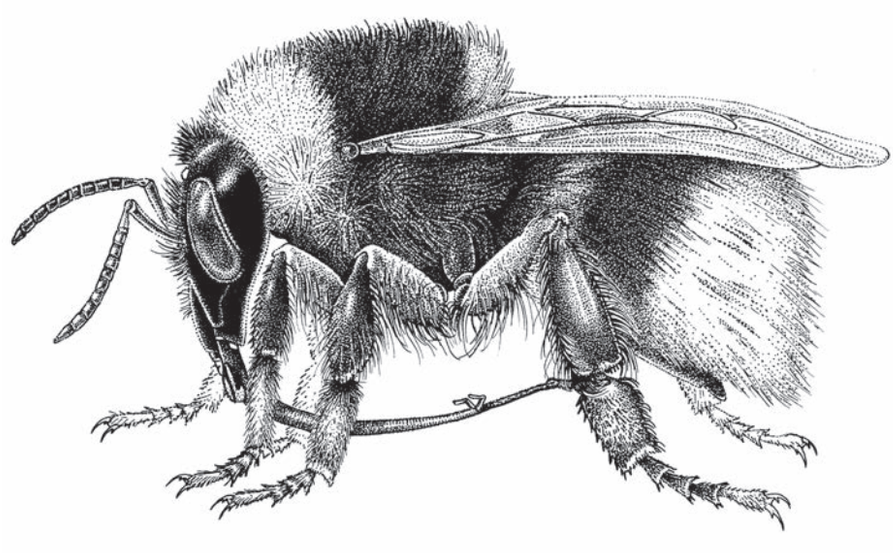


Bombus distinguendus



▶▶ Tuinhommel *Bombus hortorum*, met de lange tong goed zichtbaar.

langs de kust ook op heidekartelblad. Hoewel mannetjes een veel kortere tong hebben, bezoeken ook zij bloemen van rode klaver. Veel vaker worden zij echter aangetroffen op verschillende soorten distels en knoopkruid.
Er zijn enkele waarnemingen van mineralenlikkende koninginnen op de grond, maar waarom zij dit doen is onbekend (MRO eigen waarneming).
Er is geen zekere koekoekshommel van deze soort bekend. Soms wordt *B. barbutellus* als mogelijke nestparasiet genoemd.

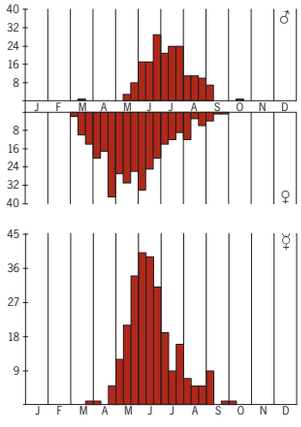


▲ Tuinhommel *Bombus hortorum*, koningin.

Bombus hortorum tuinhommel

MRO

Zwart behaarde soort met twee heldergele banden op borststuk en één op eerste achterlijfssegment. Achterlijfspunt wit behaard. Melanisme komt regelmatig voor, waarbij vooral de gele banden grotendeels tot geheel verdwijnen. Tong vrijwel even lang als totale lichaamslengte. Naast tonglengte van *Bombus jonellus* te onderscheiden door langere wangen en van *B. ruderatus* door vrijwel ongestippeld voorhoofdschild. Lengte koningin 17-22 mm, werkster 11-16 mm, mannetje 13-15 mm.



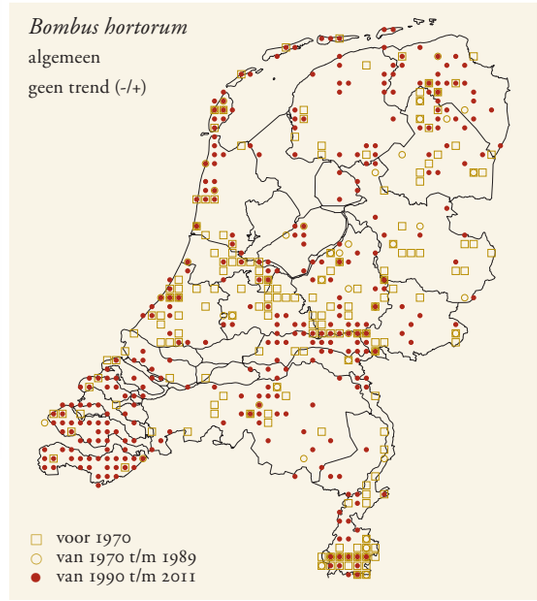
Bombus hortorum

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië tot aan Stille Oceaan, en in Noord-Amerika. In Europa van boven de poolcirkel tot aan de Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland. In 1906 geïntroduceerd in Nieuw-Zeeland voor bestuiven van rode klaver. Vermoedelijk ook op IJsland geïntroduceerd (GURR 1957, PRŶS-JONES ET AL. 1981).
In Nederland overal, maar nergens zeer talrijk.

Habitat

Vrijwel alle landschapstypen, maar heeft voorkeur voor iets vochtigere gebieden. Een van de weinige hommelsoorten die ook in vochtige, donkere bossen leeft. Komt ook veelvuldig in tuinen voor.



Levenswijze

Meestal één generatie, maar soms met partiële tweede. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Pas uitgevlogen mannetjes op zoek naar jonge koninginnen om mee te paren, hebben vaste vliegbanen laag bij de grond, van soms enkele honderden meters lang. Ze strijken geregeld neer aan de voet van bomen.
Nestelt op of net onder de grond. Kolonies klein tot middelgroot, met 50-120 individuen. 'Pocket-maker'.
Polylectisch, maar heeft vanwege zeer lange tong sterke voorkeur voor plantensoorten met lange bloembuizen. Wilde kamperfoelie wordt vrijwel uitsluitend door deze hommelsoort bezocht. In agrarische gebieden vooral op witte dovenetel en gewone smeerwortel, in moerasgebieden op gele lis, in bossen op gewoon vingerhoedskruid en in stedelijk gebied voornamelijk op lipbloemen. Foerageert graag op rode klaver, maar moet daarbij veelal het middelste paar poten gebruiken om hun lichaam omhoog te drukken om de lange tong in de bloembuizen te kunnen, soms zelfs zover dat het voorste paar poten de bloem niet langer vasthoudt.
Koekoekshommel is *B. barbutellus*.



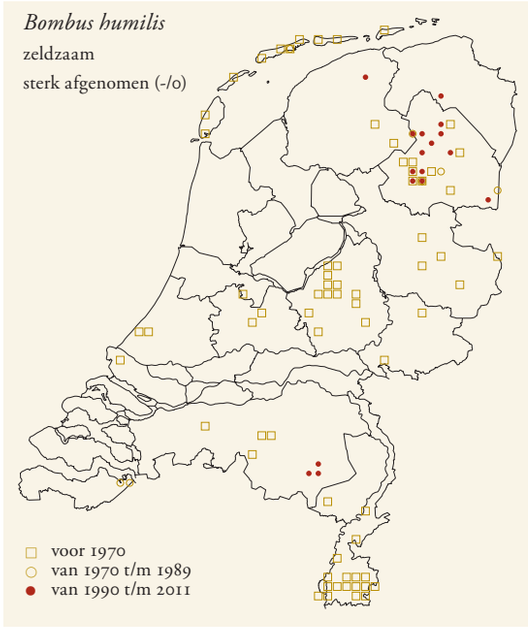


Drie kleurvormen van de heidehommel *Bombus humilis*.

Bombus humilis heidehommel

MRO

Uiterst variabel gekleurde soort. In Nederland komen twee kleurvormen het meest voor: geheel lichtbruine vorm met donkerbruine band op tergiet 2, en donkere vorm met zwarte beharing op centrale deel van borststuk en eerste achterlijfssegmenten. Tong middellang tot lang. Lengte koningin 16-18 mm, werkster 9-15 mm, mannetje 12-14 mm.



Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot aan de Stille Oceaan. In Europa van Midden-Scandinavië tot Noordwest-Spanje en van Engeland tot in Rusland.

In Nederland tamelijk schaars en vrijwel beperkt tot de hoge zandgronden. Op de Wadden en in de kuststreek verdwenen.

Habitat

Talrijk in vochtige tot natte half open landschapstypen. Sterk gebonden aan hoogveen en vochtige heidevelden. Komt wel aan bosranden voor, maar niet in bossen. Niet in stedelijk gebied.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.

Nestelt gewoonlijk bovengronds in de kruidlaag. Bouwt meestal zelf een nest van gras en/of mos, maar betrekt af en toe ook ondergrondse nesten van muizen, of nestelt in boomholten of vogelnestkasten. Opvallend is de roosachtige geur van het nest. Kolonies klein tot middelgroot, met 50-120 individuen. 'Pocket-maker'.

Polylectisch. Foerageert overwegend tot op 200 m van het nest. Kleine bloemrijke gebiedjes worden daarbij intensiever bezocht dan grote velden in meer open landschap. In vochtige heidegebieden foerageren koninginnen en werksters hoofdzakelijk op gewone dophei, klokjesgentiaan en moeraskartelblad. Langs bosranden is de soort soms ook op gewone braam te vinden. In beekdalgraslanden zoeken heidehommels voedsel op lip- en vlinderbloemen, zoals gewone rolklaver, kruipend zenegroen, moerasrolklaver of rode klaver, maar ook op bloemen van de bremraapfamilie, zoals rode ogentroost en grote ratelaar. In de natste delen is moerasereprijs een veel bezochte plant. Mannetjes halen nectar in bloemen met minder lange bloembuizen. Met name kale jonker, knoopkruid en moesdistel zijn erg in trek. Op drogere plekken wordt ook witte klaver bezocht.

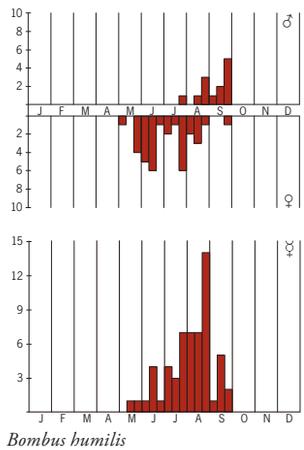
Bombus campestris parasiteert regelmatig bij heidehommels. Nesten worden waarschijnlijk ook door de grote mierwesp *Mutilla europaea* geparasiteerd (PEETERS ET AL. 1999).

Bombus hypnorum boomhommel

MRO

Zwart, met witte achterlijfspunt. Vrouwtje en werkster met borststuk, en soms ook eerste achterlijfssegment, lichtbruin tot kastanjebruin, mannetje met borststuk, en meestal ook tergiet 1-2, helder oranjebruin. Melanisme komt regelmatig voor, waarbij het bruin grotendeels tot geheel door zwart wordt vervangen. Tong kort. Van *Bombus pascuorum* steeds te onderscheiden door witte achterlijfspunt. Lengte koningin 17-20 mm, werkster 8-18 mm, mannetje 14-16 mm.

In ons land komt *B. h. ericetorum* voor, waarbij de beharing



Bombus humilis



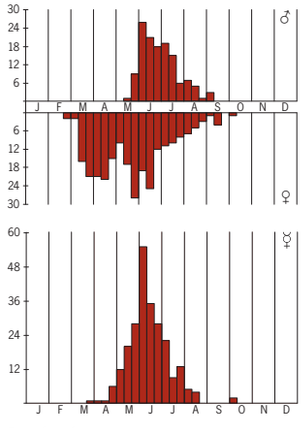
Boomhommel
Bombus hypnorum,
werkster.

van de vrouwelijke dieren veel donkerder bruin is dan bij andere ondersoorten.

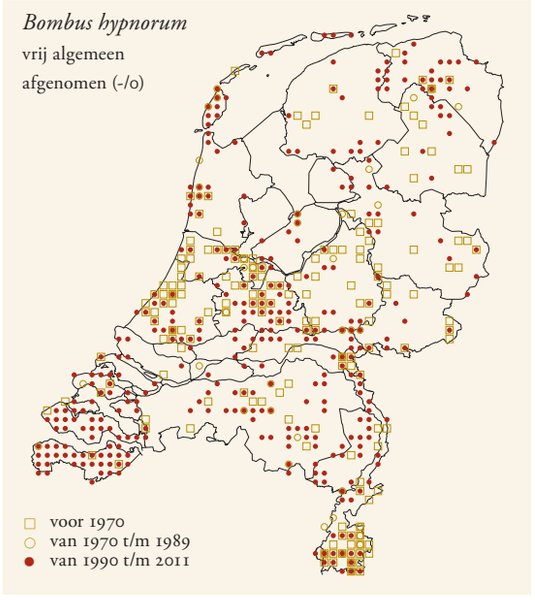
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot aan de Stille Oceaan. In Europa van Noord-Scandinavië tot de Pyreneeën en van Engeland tot in Rusland.
Algemeen in heel Nederland. Op zandgronden algemener dan in klei- en veengebieden.

Habitat
In stedelijk gebied en bossen het meest talrijk, daarbuiten zijn de dichtheden doorgaans lager.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.



Bombus hypnorum



Mannetjes wachten veelal rondom de nestopening op uitvliegende jonge koninginnen om daarmee te paren. Soms vergrijpen ze zich echter ook aan koninginnen van andere soorten (MRO eigen waarneming).
Nestelt in boomholten, maar betrekt in bebouwde omgeving echter vaak ook allerlei kunstmatige nestplaatsen zoals vogelnestkasten, spouwmuren, schuren en stallen. Kolonies middelgroot tot groot, met 80-400 individuen. 'Pollen-storer'.
In bossen en aan bosranden foerageert de soort vaak op aalbes, blauwe bosbes, gewone braam, vingerhelmbloem en voorjaarshelmkruid. Op kapvlakten, brandplekken en langs slootranden (in de buurt van bomen) talrijk op wilgenroosje. In agrarisch landschap en in wegbermen is de soort regelmatig op verschillende soorten distels, rode klaver en vogelwikke aan te treffen. Op droge heideterreinen zijn struikhei, sporkehout en brem favoriet. In vochtige gebieden zoals moerassen en moerasbossen zijn haagwinde, moerasandijvie en wilgen de belangrijkste voedselplanten. In het voorjaar foerageren koninginnen in tuinen graag op dwergmispel en rode ribes. In parken en plantsoenen vaak bijzonder talrijk op linde en sneeuwbes. Af en toe foerageert de soort ook vrij ver van bomen, bijvoorbeeld in de duinen op slangenkruid, zelfs in de zeereep op blauwe zeedistel. Werksters zijn ook regelmatig op bladeren van fruitbomen aan te treffen, waar zij de zoete afscheiding van bladluizen (honingdauw) oplikken. De soort likt ook regelmatig extrafloriale nectar van bladeren van laurierkers.
Bombus barbutellus en *B. norvegicus* parasiteren de nesten van deze soort.

Bombus jonellus
veenhommel

MRO

Een van de kleinste hommelsoorten van ons land. Heeft net als *Bombus hortorum* twee gele banden op borststuk en gele band op eerste achterlijfssegment, maar verschilt door korte wangen en korte tong. Lengte koningin 15-18 mm, werkster 9-14 mm, mannetje 11-14 mm.
In Nederland komt de ondersoort *B. j. jonellus* voor. Hierbij zijn de korfjesharen van koninginnen en werksters bleek roodachtig, soms iets donkerder, maar nooit zwart.

Verspreiding
Europa, Noord-Azië, Alaska en Canada. In Europa vooral in gematigde en koude streken, van ver boven de poolcirkel tot Midden-Europa.
In heel Nederland algemeen, maar zeer schaars in de kleigebieden.

Habitat
Zowel in zeer open als zeer gesloten vegetatietypen. Het meest talrijk in moerassen, veenachtige en zandige gebieden. Mijdt agrarische graslanden en stedelijk gebied. Op schorren af en toe rondzwervende exemplaren, meest mannetjes, maar nestelt daar niet.

Levenswijze
Samen met *Bombus pratorum* de enige soort in ons land met twee (partiële) generaties. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *B. barbutellus*.



◀◀ Veenhommel *Bombus jonellus*, koningin op bloem van blauwe knoop.

Nestelt zowel onder- als bovengronds. Bouwt soms zelf een nieuw nest, maar betrekt vaker oude nesten van muizen en vogels. Kolonies klein tot middelgroot, met 50-150 individuen. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. Foerageert voornamelijk op kleine bloemen, maar breekt regelmatig in bij bloemen met lange bloembuizen (NAVARRO 2000). In heidegebieden heeft de soort een sterke voorkeur voor nattere delen. Voor de bloei van gewone dophei is sporkehout, met name voor de koninginnen, een van de belangrijkste voedselbronnen. Foerageert in bossen vooral op blauwe bosbes en hengel, in moerassen op moerasandijvie en in veengebieden op moerasspirea en wateraardbei.
Uit het buitenland is *B. sylvestris* als nestparasiet bekend, naast de in ons land niet voorkomende *B. flavidus* Eversmann, 1852 (AMIET 1996). Gezien de vliegtijd van de vrouwtjes van *B. sylvestris* zullen de nesten van de eerste generatie mogelijk wel worden geparasiteerd, maar de nesten van de tweede generatie waarschijnlijk niet.

Bombus lapidarius steenhommel

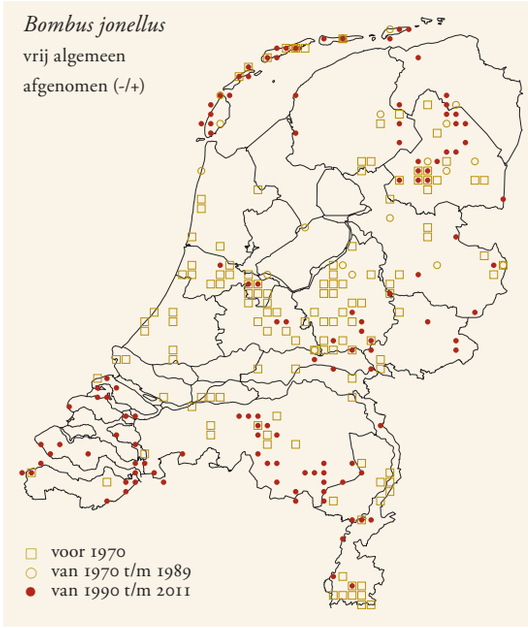
MRO

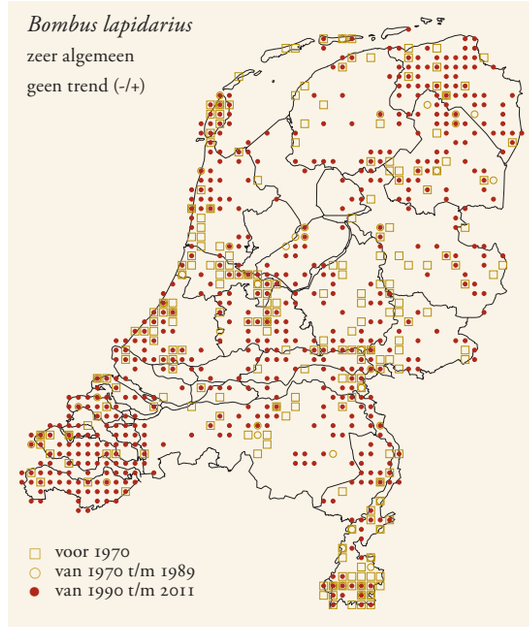
Glimmend zwart behaard met steenrode achterlijfspunt, mannetjes met opvallende bos gele haren op gezicht en gele kraag. Koningin en werkster vrij kleurvast, maar soms ook met volledige gele banden op borststuk. De haren verbleken vrij snel. Tong kort. Verschilt van *B. ruderarius* door ontbreken van scherpe doorn aan uiteinde van metatars 2, en door zwarte in plaats van rode korfjesharen. Lengte koningin 20-22 mm, werkster 12-16 mm, mannetje 14-16 mm.

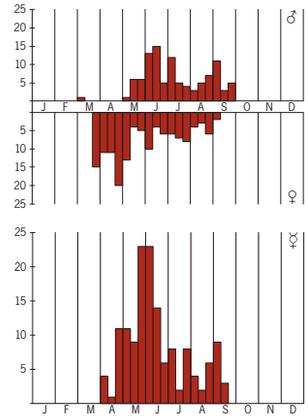
Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en West-Azië. In Europa overal beneden de poolcirkel.
In heel Nederland algemeen en talrijk.

Habitat
Komt in nagenoeg alle halfopen tot zeer open landschapstypen voor. Vrij talrijk in rivierengebied en in steden.

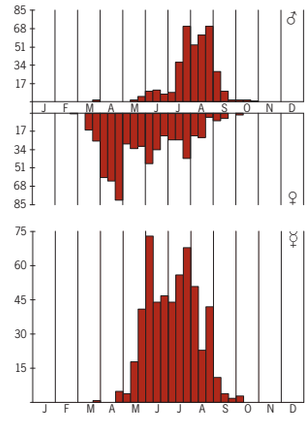
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nestelt zowel boven- als ondergronds, regelmatig onder stenen, in oude muizennesten, nestkasten en spouwmuren. Kolonies middelgroot tot groot, met 100-300 individuen. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. Heeft vanwege zeer korte tong sterke voorkeur voor bloemen met korte bloembuizen. Krachtige vlieger die ook bij zeer harde wind het open landschap niet schuwt. In schrale gebieden met enkel witte klaver vaak de enige hommelsoort. Prefereert ook in rijke graslanden en bermen







Bombus jonellus



Bombus lapidarius





▲ Steenhommel
Bombus lapidarius,
koningin op rode klaver.

▶▶ Veldhommel
Bombus lucorum,
mannetje op bloem van
blauwe knoop.

witte klaver boven rode klaver, vanwege de kortere bloembuizen. Meestal bezoeken alleen grotere exemplaren rode klaver. In het voorjaar regelmatig op fruitbomen, paardenbloem, sleedoorn en wilgen. In ruderale terreinen en langs oevers vaak op bieslook, dauwbraam, honingklaver en rolklaver, in droge zandige gebieden op blauwe zeedistel en streepzaad, op buitendijkse gronden en kwelders op grote kattenstaart, heemst, rode ogentroost en watermunt, in sterk door ganzen begraasde gebieden vaak op zilverschoon. Mannetjes hebben sterke voorkeur voor verschillende soorten distels en schermbloemen als reuzenberenklauw. In stedelijk gebied vaak op de onderzijde van bladeren van laurierkers waar ze, vooral na regen, de extraflorale nectar oplikken. In tuinen vaak talrijk op guldenroede.
Bombus rupestris parasiteert de nesten van deze soort.

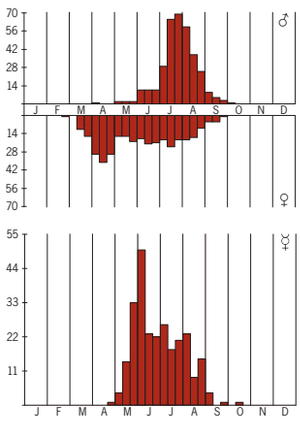
Bombus lucorum veldhommel

MRO

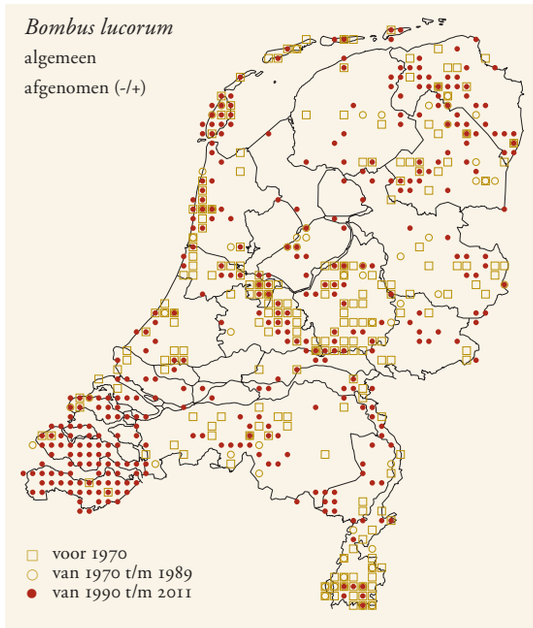
Koningin en werkster met heldergele banden op voorzijde borststuk en tweede achterlijfssegment en witte achterlijfspunt. Mannetje uitgebreider geel behaard en altijd met gele haren op kop. Tong zeer kort. Verschilt van *B. terrestris* door microsculptuur tussen punctering op tergiet 2. Wat voorheen als *Bombus lucorum* bekend stond, wordt tegenwoordig opgesplitst in *B. cryptarum*, *B. lucorum* en *B. magnus*. Lengte koningin 18-21 mm, werkster 9-16 mm, mannetje 14-16 mm.

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië tot in Japan, Alaska en West-Canada. Geïntroduceerd in Nieuw-Zeeland en Australië. Het hier aangegeven areaal omvat dat van het gehele *B. lucorum*-complex. Van de drie afzonderlijke soorten binnen het complex is het areaal vanwege de recente opsplitsing slecht bekend, maar beperkter. In Europa van Scandinavië tot in Zuid-Frankrijk en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland een algemene en talrijke soort.



Bombus lucorum



Habitat

Alle landschapstypen, maar minder talrijk in venen en moerassen, omdat de grond daar vaak te vochtig is om in te nestelen. Wel hebben de bloeiende wilgen in die gebieden grote aantrekkingskracht op koninginnen uit de omgeving.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Mannetjes patrouilleren langs vaste vliegbanen voor het vinden van een koningin. De vliegbaan kan honderden meters lang zijn. Op deze baan zet hij op een groot aantal plekken zijn geur af, om daarmee een koningin te lokken. Daarna zoekt hij deze vliegbaan meerdere keren per uur stelselmatig af. De vliegbanen kunnen zowel laag bij de grond als hoog in de boomtoppen liggen.

Nestelt ondergronds tot circa 30 cm diep. Betrekt vrijwel altijd oude nesten van muizen en andere zoogdieren en bekleedt die met gras, bladeren of mos. Kolonies middelgroot tot groot, met 100-400 individuen. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. In het vroege voorjaar foerageren koninginnen veelvuldig op hondsdraf, paardenbloem en (meest mannelijke) wilgenkatjes. Onder of in de buurt van wilgen zitten vaak meerdere koninginnen op de grond om zich in de voorjaarszon op te warmen, soms samen met *B. pratorum en B. terrestris*. In agrarisch gebied foerageren koninginnen en werksters vooral op gewone rolklaver, gewone smeerwortel en witte klaver. Aan waterkanten en in rietlanden foerageren mannetjes talrijk op akkerdistel en koninginnenkruid, in stedelijk gebied op Canadese guldenroede, sneeuwbes en cultivars van hemelsleutel. Ook op (zoute) kwelders foerageert de soort regelmatig; lamsoor en zulte zijn daar favoriet. Dit is een van de weinige hommelsoorten in ons land die ook regelmatig bloemen van schapenzuring en smalle weegbree bezoekt. Hij breekt regelmatig in bij bloemen met langere bloembuizen, of maakt gebruik van al bestaande gaatjes aan de bloembasis om de nectar te bereiken. Grotere werksters bezoeken ook wel ijle bloeiwijzen, zoals die van tamme kastanje. Ze trillen snel met hun vliegspieren en vangen het opdwarrelende stuifmeel in hun vacht, waarna ze het met hun poten bijeen vegen ('buzz pollination'). In de glastuinbouw wordt *B. lucorum*, naast *B. terrestris*, veelvuldig ingezet voor het bestuiven van gewassen, zoals tomaten en paprika's (VELTHUIS & VAN DOORN 2006). Werksters zijn ook regelmatig op bladeren van fruitbomen aan te treffen, waar zij de zoete afscheiding van bladluizen (honingdauw) oplikken.
Bombus bohemicus parasiteert regelmatig de nesten van deze soort.

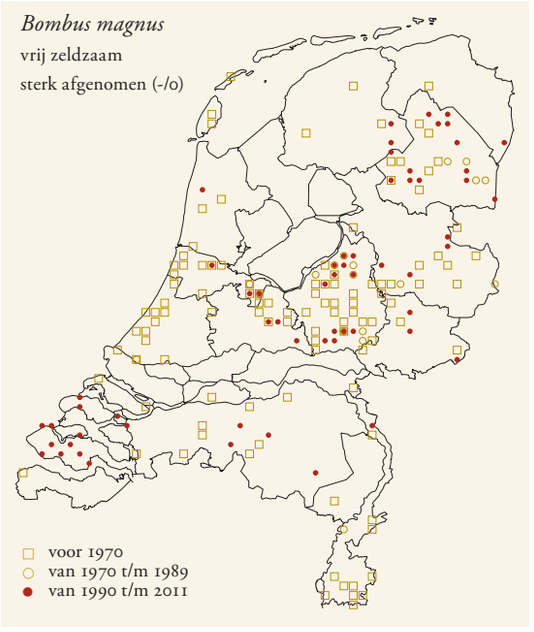
Bombus magnus
grote veldhommel

MRO

Vrij grote hommel met korte tong. Borststuk en tweede achterlijfssegment met heldergele band, achterlijfspunt wit. Koningin heeft gele borstband die tot ver onder vleugelinplant doorloopt. Mannetje mist gele haren op kop. Kleiner dan *Bombus terrestris*. Lengte koningin 19-22 mm, werkster 11-17 mm, mannetje 14-16 mm.
Volgens sommige auteurs (onder andere WILLIAMS 2000) vormen de uiterlijke kenmerken een continuüm met *B. lucorum* en moet *B. magnus* daarom als synoniem van dat taxon beschouwd worden. Kruisingsexperimenten, feromonenonderzoek en DNA-onderzoek tonen echter aan dat *B. magnus* een aparte soort is (BERTSCH ET AL. 2004, DE JONGHE & RASMONT 1983, MURRAY ET AL. 2008). Ook de opvallende habitatvoorkeur in Nederland wijst hier op.

Verspreiding

Europa. Van West-Europa tot in Polen en van boven de poolcirkel tot in Noord-Spanje.
In Nederland overwegend beperkt tot de zandgronden. De afgelopen decennia achteruitgegaan, maar plaatselijk nog vrij talrijk. Verspreidingskaart voornamelijk gebaseerd op koninginnen met typische borstbandtekening.



Habitat

Meest talrijk in half open tot zeer open landschapstypen op zandgrond. Wordt slechts zelden ver van heideterreinen waargenomen. Natte heidevelden met gewone dophei vormen de voorkeursbiotoop. Komt niet in stedelijk gebied voor.

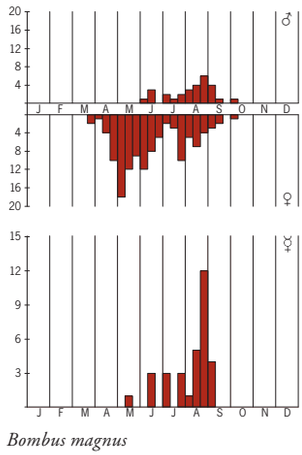
Levenswijze

Eén generatie. In het algemeen beschouwd als een late hommelsoort, al tonen recente waarnemingen aan dat *B. magnus* al vanaf de tweede helft van maart vliegt (ROOS 2005). Of dit te maken heeft met de lastige herkenning en/of klimaatverandering is nog niet duidelijk. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *B. barbutellus*. Nestelt ondergronds in kleine tot grote kolonies van 50-300 individuen. Wordt beschouwd als 'pollen-storer'.
Pas ontwaakte koninginnen zitten in het voorjaar vaak op de grond, samen met aardhommels, in of aan de rand van droge dennenbossen in stuifzanden, om daar in de zon op te warmen.
Voedselplanten van koninginnen in het vroege voorjaar zijn onbekend. 's Zomers foerageren ze vrijwel uitsluitend op gewone dophei. Meestal bereiken ze de nectar via de voorkant van de bloem, maar soms breken ze in. Werksters en mannetjes foerageren daarnaast vaak op de veel kleinere bloemen van struikhei. Aan de rand van heidevelden foerageert de soort soms ook op valse salie en gewone braam, in bossen ook regelmatig op blauwe bosbes.
Koekoekshommel onbekend. Indien de soort wordt geparasiteerd, dan is *B. bohemicus* vanwege het veelvuldig samen voorkomen de meest waarschijnlijke kandidaat.

Bombus muscorum
moshommel

MRO

Borststuk oranjebruin behaard, verder honinggeel met iets bruinere band op tergiet 2. Tong lang. Van lichtste vormen van *Bombus pascuorum* en *B. humilis* te onderscheiden door



Bombus magnus



Moshommel
Bombus muscorum,
werkster op bloem van braam.

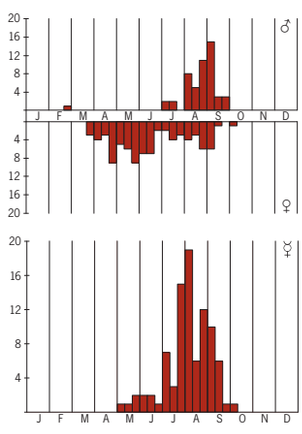
afwezigheid van enige zwarte beharing en van laatstgenoemde tevens door onbestippeld gebied rond middengroef op gezicht. Lengte koningin 17-19 mm, werkster 10-16 mm, mannetje 13-15 mm.

Verspreiding

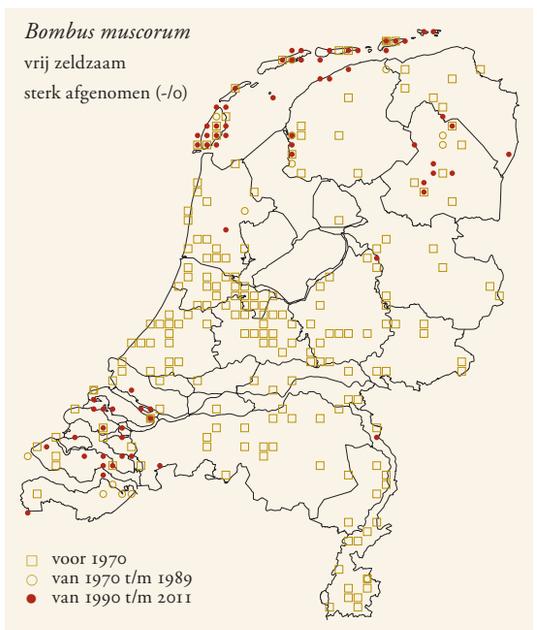
Europa en Noord-Azië tot aan Stille Oceaan, vooral in gematigde streken. In Europa van boven de poolcirkel tot Midden-Europa en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland zeer schaars en gedurende de laatste decennia vrijwel uit gehele binnenland verdwenen. Voorkomen momenteel grotendeels beperkt tot kustgebieden.

Habitat

Heeft sterke voorkeur voor vochtige half open tot zeer open landschapstypen. Meest talrijk in bloemrijke graslanden en bermen, mijdt echter te gesloten en te hoog opgaande vegetaties. Niet in stedelijk gebied. Langs de kust voornamelijk langs zeedijken en op buitendijkse gronden, in het binnenland alleen nog in enkele natte heideterreinen. In de Overijsselse veengebieden bevindt zich nog een kleine populatie.



Bombus muscorum



Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Mannetjes patrouilleren op vaste vliegbanen langs taluds en dijken teneinde een koningin te vinden. Ze vliegen daarbij laag over de vegetatie.
Nestelt bovengronds. Gebruikt droog gras en mos om het nest te maken, maar nestelt soms in oude vogelnesten. Het schonen van slootkanten, maaien en intensieve begrazing vormen een sterke bedreiging, met name voor de nesten. Kolonies klein tot middelgroot, met 40-120 individuen. 'Pocket-maker'.
Polylectisch, foerageert gewoonlijk op korte afstand van het nest (<500 m). Koninginnen foerageren graag op grote ratelaar, hondsdraf en rode klaver. Werksters foerageren veelvuldig op gewone ossetong, moerasandoorn, rode ogentroost, veldlathyrus en vogelwikke. Mannetjes zijn aangetroffen op dophei, grote kattenstaart, lamsoor, wilgenroosje, witte klaver en zulte.
Op basis van gezamenlijk voorkomen komt *B. campestris* waarschijnlijk in aanmerking als koekoekshommel (MRO eigen waarneming). Nesten worden soms geparasiteerd door de grote mierwesp *Mutilla europaea* en de vlieg *Brachicoma devia*.

Bombus norvegicus
boomkoekoekshommel

MRO

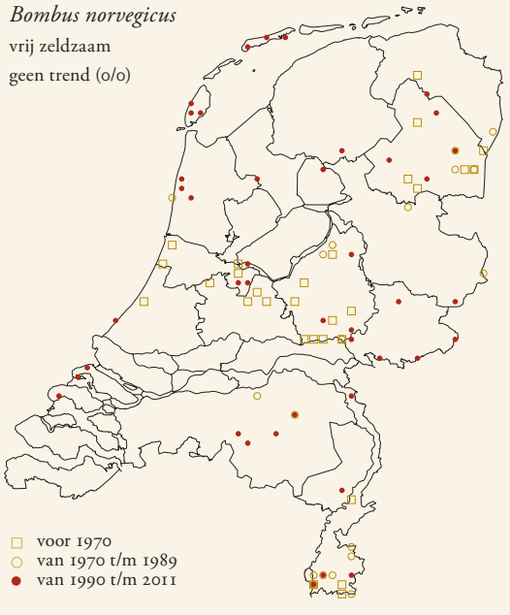
Voorzijde borststuk met brede gele band. Achterlijf zwart behaard, met brede witte band over midden, met daarachter smal zwart bandje gevolgd door rossig uiteinde. Vrouwtje tevens met donker getinte vleugels, achterlijfspunt naar voren gekromd onder achterlijf. Kleur beharing identiek aan *B. sylvestris*. Vrouwtje te onderscheiden door vorm en beharing van metatars van achterpoot en door overlangse kiel op laatste tergiet. Antenneschacht bij mannetje dicht bezet met lange haren. Lengte vrouwtje 18-22 mm, mannetje 15 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Japan. In Europa van ruim boven de poolcirkel tot Midden-Frankrijk en van Nederland tot in Rusland.
Pas in 1942 voor het eerst uit ons land gemeld. Tot op heden vooral bekend van de hoge zandgronden en de kuststreek. Daar de soort sterk lijkt op de veel algemenere *Bombus sylvestris* wordt hij waarschijnlijk makkelijk over het hoofd gezien.

Habitat

Voorkeur voor dennenbossen met ondergroei van bosbes. Verder langs bosranden, in mindere mate op ruderale terreinen. Hoewel de gastheer de laatste decennia in stedelijk gebied sterk uitbreidt, zijn er daarvandaan nog nauwelijks waarnemingen van deze koekoekshommel bekend.



Levenswijze

Eén generatie. Vliegdiagram niet geheel duidelijk vanwege het geringe aantal waarnemingen, met name die van vrouwtjes. Vrouwtjes die overwinterd hebben vliegen vanaf eind april, maar waarschijnlijk al iets eerder gezien het relatief grote aantal waarnemingen van mannetjes begin juni en gezien de vliegtijd van de eerste vrouwtjes van de gastheer. Vanaf half juni verschijnen de jonge vrouwtjes, de laatste waarnemingen van mannetjes dateren van begin augustus, maar zij vliegen waarschijnlijk tot het eind van die maand. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.

Deze koekoekshommel parasiteert bij *B. hypnorum*, buiten Nederland wordt de soort af en toe ook bij *B. jonellus* in het nest aangetroffen.

Van de vrouwtjes is slechts een gering aantal voedselplanten bekend, maar zij zijn in ieder geval bekend van braam, tijm en wilgenroosje. Mannetjes worden meestal aangetroffen op composieten. Distels en centauriesoorten zijn daaronder waarschijnlijk het belangrijkst. Daarnaast zijn zij ook aangetroffen op braam en smeerwortel.

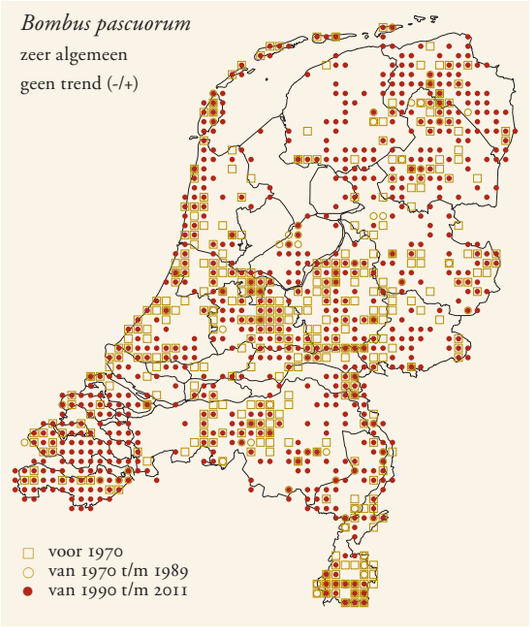
Bombus pascuorum akkerhommel

MRO

Overwegend bruin behaard met variabele hoeveelheid zwarte haren op eerste segmenten van achterlijf. Tong middellang tot lang. Van *Bombus muscorum* te onderscheiden door aanwezigheid van zwarte haren op lichaam. Lengte koningin 15-18 mm, werkster 9-15 mm, mannetje 12-14 mm.

In Nederland twee kleurvormen, met alle variaties ertussenin. De ondersoort *B. p. floralis* (Gmelin, 1790) komt in het gehele land voor en heeft variabele hoeveelheid lichte haren op onderzijde, zijkant borst, gezicht en poten. De ondersoort *B. p. moorselensis* Ball, 1914 (voorheen *romanioides* genoemd) komt vooral voor in de westelijke helft van Nederland en heeft vrijwel geen lichte haren; borststuk en laatste drie rugsegmenten warmer bruin gekleurd.

Bij veel hommelsoorten komt melanisme regelmatig voor, waarbij lichte of gekleurde haren op het lichaam door zwarte worden vervangen. Bij de ondersoort *floralis* gebeurt dit vaak op het borststuk, waarbij de zwarte haren in een driehoekige vorm tussen de vleugels en de achterkant van het borststuk staan (variëteit *tricuspis* Kirby).



Verspreiding

Europa en Noord-Azië tot aan de Stille Oceaan. Heel Europa.

In Nederland de meeste algemene en wijdverspreide bijensoort.

Habitat

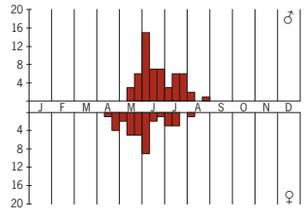
Komt in alle landschapstypen voor.

Levenswijze

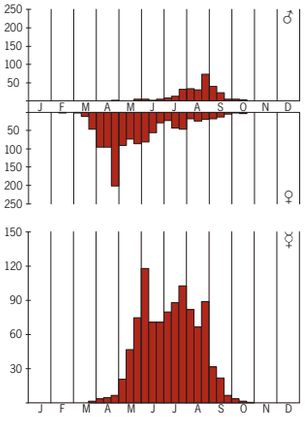
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.

Nestelt zowel boven als onder de grond, in graspollen, oude muizennesten en schuren. Kolonies middelgroot, 60-150 individuen. 'Pocket-maker'.

Polylectisch. De middellange tot lange tong maakt dat de soort op vrijwel alle typen bloemen kan foerageren. De kleinste werksters foerageren regelmatig op zeer kleine bloemen waarop andere hommelsoorten weinig of nooit worden aangetroffen, zoals fluitenkruid, gewone spurrie, kleine veldkers, klein vogelpootje, look-zonder-look en struikhei, doch nooit in groot aantal. Koninginnen en werksters hebben sterke voorkeur voor vlinderbloemen en lipbloemen. Mannetjes en werksters zijn op vrijwel alle soorten composieten aan te treffen. In ondergroei van naaldbossen talrijk op blauwe bosbes, hengel en rankende helmbloem, in loofbossen veelal op bosandoorn en vingerhelmbloem, in tuinen talrijk op blauw kattenkruid, lavendel en vlinderstruik. In agrarisch gebied is witte dovenetel een van de belangrijkste voedselplanten gedurende de nestelperiode van de koningin. In fruitboomgebieden treedt in deze periode regelmatig forse voedselconcurrentie op met honingbij (MRO & TP



Bombus norvegicus



Bombus pascuorum

eigen waarneming). De fruitbloemen kunnen de nectarconsumptie door honingbijen niet bijhouden, waardoor er voor de grotere akkerhommels onvoldoende overblijft. De soort breekt zelden in, maar maakt wel regelmatig gebruik van oude bijtgaatjes aan de bloembasis. Nog niet geopende bloemen worden vaak al bezocht door de tong/kop met kracht tussen de kroonbladeren te drukken, bijvoorbeeld bij distels en gele lis.
Bombus campestris en *B. rupestris* parasiteren bij deze soort.

Bombus pomorum
Limburgse hommel

MRO

Koningin en werkster zwart met zeer uitgebreide oranjerode achterlijfsbeharing op tergiet (2)3-6, vaak ook met grijswitte borstband. Mannetje eveneens met oranjerode beharing, maar borststuk geel met zwart midden. Tong lang. Verschilt van *Bombus lapidarius* door lange kop en uitgebreidere oranjerode beharing. Lengte koningin 20-22 mm, werkster 14 mm, mannetje 14-16 mm.

Verspreiding

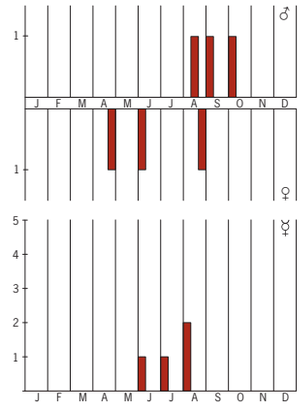
Europa en Zuidwest-Azië. In Europa van de Oostzee tot in de Alpen en van Frankrijk tot aan de Oeral. Bereikt in ons land de noordwestrand van het areaal. Door een sterk veranderd agrarisch beheer is de soort in grote delen van West-Europa verdwenen of sterk achteruitgegaan (CEDERBERG 2006B). In Nederland van oudsher een schaarse soort en vooral aangetroffen in de zuidelijke helft, met name in Limburg. Sinds de vondst in Nijmegen (1948) niet meer waargenomen.

Habitat

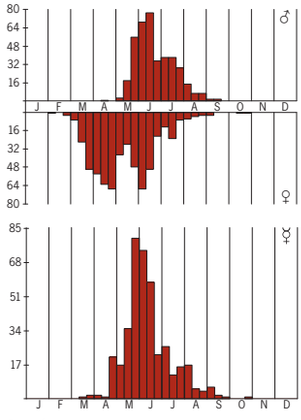
Open, niet te vochtige, bloemrijke graslanden in heuvel- en bergachtig landschap.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.



Bombus pomorum



Bombus pratorum

Het nest ligt vaak vlak onder de grond en heeft een vrij lange kronkelende toegangsbuis. Kolonies klein tot groot met tot circa 300 werksters. 'Pocket-maker'.
Foerageert veelal op bloemen met diepliggende nectar zoals vlinder- en lipbloemen. Volgens (VUYCK 1921D) zou de soort bijna uitsluitend op rode klaver foerageren. Werksters zijn daarnaast aangetroffen op slangenkruid. In omringende landen is de soort ook aangetroffen op betonie, kattendoorn, knoopkruid, valse salie, wilde lijsterbes en wondklaver. Het is onduidelijk of de soort een bijzondere relatie met fruitbomen onderhoudt.
Bombus campestris parasiteert bij deze soort.

Bombus pratorum
weidehommel

MRO

Vrouwelijke dieren met gele borstband, al of niet in midden sterk onderbroken. Achterlijf vaak met brede gele band. Mannetje met opvallend geel behaarde kop en zeer uitgebreide gele beharing op rest van lichaam. Achterlijfspunt bleek oranje. Tong kort. Koningin en werkster te onderscheiden van *Bombus soroeensis* door lange haren aan buitenkant van metatars 2. Lengte koningin 15-17 mm, werkster 9-14 mm, mannetje 11-13 mm.

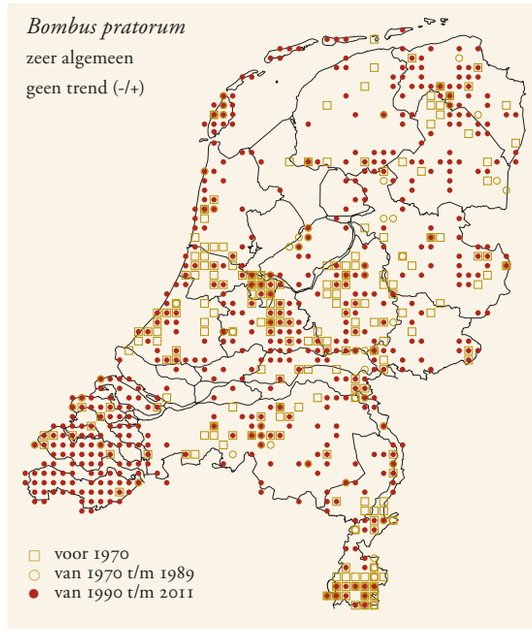
Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië. In Europa van Noord-Scandinavië tot Noordwest-Spanje en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland overal algemeen en talrijk. Het beperkte aantal oude waarnemingen op de Waddeneilanden duidt mogelijk op recente uitbreiding.

Habitat

Vrijwel alle landschapstypen, maar minder algemeen in zeer open landschap met lage vegetatie. In stedelijk gebied een van de algemeenste hommelsoorten.



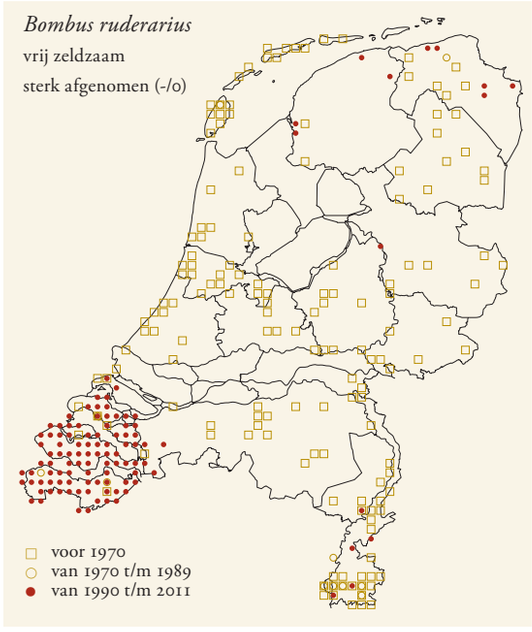


Levenswijze
Eén generatie, maar soms een tweede (partiële) generatie. Een van de vroegst vliegende hommels. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nestelt zowel op als onder de grond, in boomholten en in oude vogel- en zoogdiernesten. Kolonies klein tot middelgroot, met 50-120 individuen. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. Bloemen met lange bloembuizen zijn alleen voor deze soort bereikbaar door in te breken of gebruik te maken van reeds bestaande bijtgaten aan de basis van de bloembuis. In het vroege voorjaar veelal te vinden op mannelijke wilgenkatjes. In agrarisch gebied vooral in slootranden en bermen met gewone smeerwortel en rode klaver. Langs oevers van rivieren, kanalen en meren talrijk op dauwbraam, knopig helmkruid en wilgenroosje, in lage grasvegetaties langs randen van struiken en singels vaak op hondsdraf en gewone brunel, in bossen bijzonder talrijk op blauwe bosbes en gewone braam. In bebouwd gebied vormen plantsoenen met rode ribes en sneeuwbes een belangrijke voedselbron. Verder foerageert de soort op vrijwel alle soorten tuinplanten. In het vroege voorjaar likken koninginnen vaak het suikerrijke sap van berken, dat na beschadiging van een twijg of stam vrijkomt. Daarnaast likken zowel de vrouwelijke als mannelijke dieren de extraflorale nectar van de bladeren van laurierkers. Werksters zijn ook regelmatig op bladeren van fruitbomen aan te treffen, waar zij de zoete afscheiding van bladluizen (honingdauw) oplikken.
Bombus sylvestris en *B. campestris* parasiteren bij deze soort.

Bombus ruderarius grashommel

MRO

Beharing grijszwart met oranjerode achterlijfspunt, mannetjes tevens met grijsgele banden op borststuk en achterlijf. Tong middellang tot lang. Vrouwelijke dieren verschillen van die van *Bombus lapidarius* door oranjerode korfjesharen. Lengte koningin 16-18 mm, werkster 9-16 mm, mannetje 12-14 mm.



Verspreiding
Europa tot Kazachstan en het Tiensjangebergte. In Europa van ruim beneden de poolcirkel tot aan de Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland vroeger een algemeen verspreide soort, maar de laatste decennia sterk achteruitgegaan. Voorkomen nu hoofdzakelijk beperkt tot de Zeeuwse en Zuid-Hollandse delta en de Fries-Groningse zeekleigebieden.

Habitat
Echte graslandspecialist, met grote voorkeur voor vette kleigraslanden. Daar de meeste kleigraslanden tegenwoordig raaigrasmonoculturen zijn, foerageert de soort voornamelijk in bermen, slootranden en op dijken. Op de Waddeneilanden komt hij vrijwel alleen in agrarisch gebied voor, in graslanden langs de rivieren is *Bombus ruderarius* inmiddels zo goed als verdwenen. Droge zandgronden, veengebieden en bossen behoren niet tot de favoriete habitats en ook stedelijk gebied wordt gemeden.

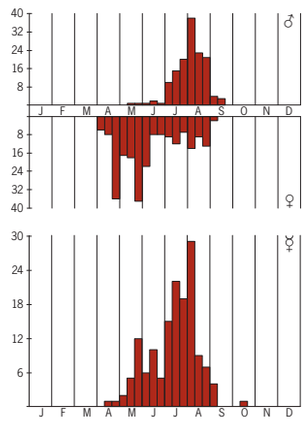
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nest bovengronds. De koningin bouwt zelf een nest van gras en/of mos in hoge grasachtige vegetaties, soms ook in oude muizennesten. Kolonies klein tot middelgroot, met 50-100 individuen. 'Pocket-maker'.
Polylectisch, maar foerageert voornamelijk op lip- en vlinderbloemen. Koninginnen foerageren in het voorjaar op gewone rolklaver, gewone smeerwortel en witte dovenetel. Later in het jaar foerageren ze net als de werksters op rode klaver, veldlathyrus en vogelwikke. Mannetjes bezoeken doorgaans bloemen met minder lange bloembuizen zoals akkerdistel, kruldistel en witte klaver. Er zijn duidelijke aanwijzingen dat de soort in fruitboomgebieden voedselconcurrentie ondervindt van honingbijen tijdens de nestbouwfase (MRO & TP eigen waarneming), waardoor hij op den duur zelfs uit die gebieden zou kunnen verdwijnen.
Omdat hoge dijken vaak ideale nestel- en voedselgebieden zijn voor *B. ruderarius*, hebben hoge begrazingsdruk en intensieve maairegimes een sterk negatieve invloed op het voorkomen.
Bombus campestris parasiteert waarschijnlijk de nesten van deze soort.

Bombus ruderatus grote tuinhommel

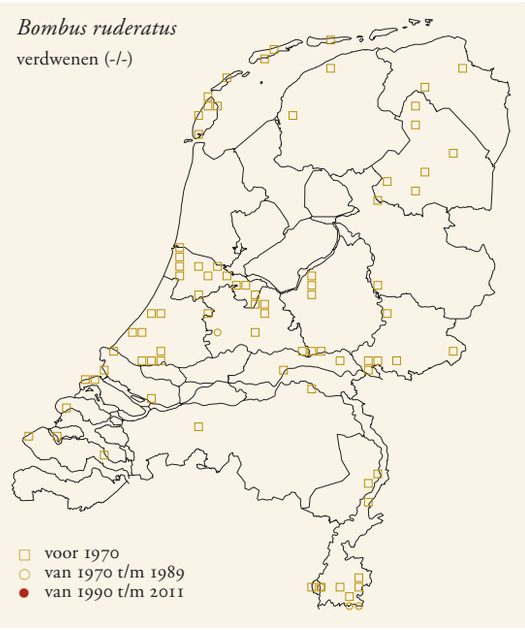
MRO

Kort behaarde soort met op borststuk twee zeer brede en op eerste achterlijfssegment een bruingele band. Laatste 2-3 achterlijfssegmenten wit behaard. Lijkt sterk op *Bombus hortorum*, maar maakt minder langgerekte indruk. Tong zeer lang. Werksters en mannetjes veel geler en moeilijk van die van *B. hortorum* te onderscheiden. Melanisme komt regelmatig voor. Lengte koningin 21-24 mm, werkster 11-18 mm, mannetje 15-17 mm.

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika. Geïntroduceerd in Nieuw-Zeeland en Chili (ARRETZ & MACFARLANE 1982, GURR 1957). In Europa



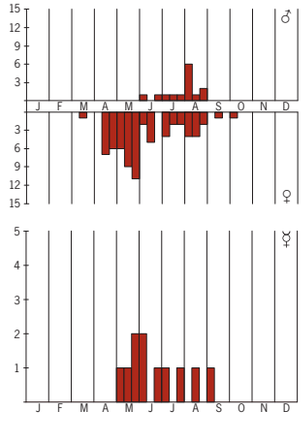
Bombus ruderarius



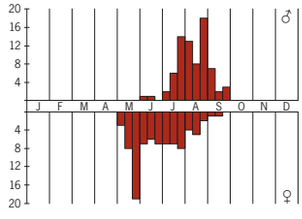
van Zuid-Zweden tot de Middellandse Zee en van Zuid-oost-Engeland tot aan de Oeral. Ook op Madeira en Azoren. In grote delen van Europa sterk achteruitgegaan.
In Nederland vroeger verspreid door vrijwel het gehele land. Laatste waarneming in Zuid-Limburg in 1975.

Habitat
Voorkeur voor vrij droge en open landschapstypen. Bloemrijke gras- en hooilanden zijn de belangrijkste habitats.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Tijdens de paartijd hebben mannetjes vliegbanen hoog rondom bomen. Van daaruit zoeken zij naar koninginnen. Tijdens deze patrouillevluchten zweven zij langs het gebladerte.
Nestelt onder- en bovengronds en betrekt vaak verlaten muizennesten onder de grond. De toegangstunnel naar het nest is vaak zeer lang (1,5 m). Bovengrondse nesten liggen gewoonlijk vlak boven de grond onder dichte vegetatie. Kolonies klein tot middelgroot, met 50-150 individuen. 'Pocket-maker'.
Polylectisch, met sterke voorkeur voor bloemen met lange bloembuizen. Koninginnen in het voorjaar op gewone smeerwortel en witte dovenetel, werksters en koninginnen later in het jaar op rode klaver en stinkende ballote. Als de grond iets vochtiger is, veelvuldig op verschillende soorten andoorn, gele lis en gevlekte dovenetel. Langs bosranden of op dijkhellingen wordt ook vingerhoedskruid zeer goed bezocht. Mannetjes bezoeken eveneens planten met diepe bloembuizen, zoals rode klaver, maar vaker zijn ze te vinden op bloemen met wat kortere bloembuizen, zoals beemdkroon en knoopkruid. Af en toe foerageren ze op schermbloemen zoals peen.
Bombus barbutellus parasiteert de nesten van deze soort.



Bombus ruderatus



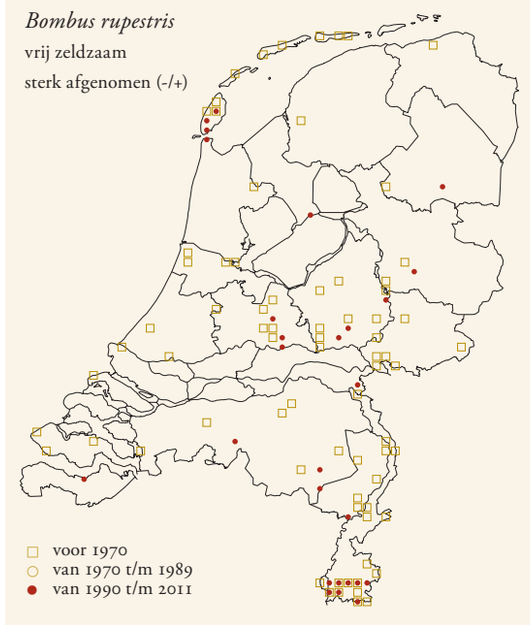
Bombus rupestris

Bombus rupestris rode koekoekshommel

MRO

Vrouwtje glimmend zwart behaard met rode achterlijfspunt en donkere vleugels. Sommige exemplaren met duidelijke gele borstband. Mannetje lijkt sterk op veel algemenere *Bombus lapidarius*, maar heeft nooit gele haren op gezicht. Lengte vrouwtje 20-24 mm, mannetje 15-17 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot aan Stille Oceaan. In Europa van Midden-Scandinavië tot aan Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland wijdverspreid. Vroeger vrij algemeen, maar na circa 1950 weinig vondsten. Sinds halverwege de jaren 1990 wordt de soort weer wat vaker waargenomen.



Habitat
Komt in de meeste Nederlandse landschappen voor, maar niet in veen- en moerasachtige gebieden. Heeft een voorkeur voor halfopen landschapstypen.

Levenswijze
Dit is de laatst verschijnende koekoekshommelsoort van ons land: vrouwtjes verschijnen niet voor begin mei, mannetjes niet voor juli. Dit is opmerkelijk, omdat de belangrijkste gastheer al vanaf half maart vliegt. Mogelijk wordt een nest pas geparasiteerd als het gastheervolk wat groter is. Jonge vrouwtjes verschijnen eind juli en in augustus. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Belangrijkste gastheer is *B. lapidarius*, maar de soort is ook gemeld van nesten van *B. sylvarum* en *B. pascuorum*. In het buitenland is hij ook gekweekt uit nesten van *B. sichelii* Radoszkowski, 1859 (MÓCZÁR 1977).
In het voorjaar is in graslanden paardenbloem een van de belangrijkste voedselplanten voor de vrouwtjes, in zandige bermen en op dijken zijn later verschijnende exemplaren

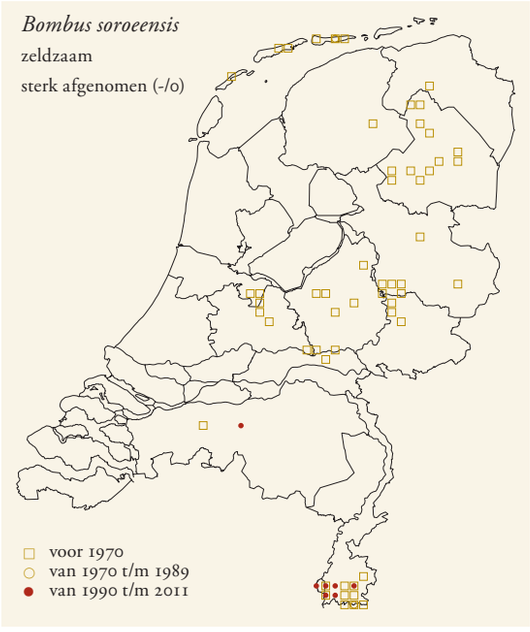
vaak aan te treffen op beemdkroon. Op wat voedselrijkere gronden worden vogelwikke en rode klaver door zowel oude als jonge vrouwtjes veel bezocht. Langs randen van loofbossen is kruipend zenegroen een rijke nectarbron voor de vrouwtjes. Mannetjes foerageren veelvuldig op kruldistel en speerdistel langs bosranden en struikgewas. Veelal verblijven zij geruime tijd op deze planten, vaak in gezelschap van mannetjes van andere koekoekshommels. Daarnaast foerageren zij regelmatig, maar doorgaans kortstondiger, op gewone braam, valse salie en witte klaver. Ook in tuinen is de soort op allerlei cultuurvariëteiten van vetkruiden of composieten zoals asters te verwachten.

Bombus soroeensis late hommel

MRO

In ons land geheel zwart met rode achterlijfspunt en soms ook met smalle gele borstband. Melanisme komt regelmatig voor. Tong kort. Te verwarren met *Bombus lapidarius*, *B. pratorum* en *B. ruderarius*, verschilt onder andere door ontbreken van scherp uiteinde aan metatars 2 en door langere haren op buitenzijde aan basis van deze metatars. Lengte koningin 15-17 mm, werkster 10-14 mm, mannetje 12-14 mm.
In West-Europa twee sterk verschillende ondersoorten (kleurvormen), waarvan in Nederland *B. s. proteus* voorkomt.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië, oostelijk tot Mongolië. In Europa van Noord-Noorwegen tot in Spanje en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland beperkt tot de hoge zandgronden, hoogveengebieden en Zuid-Limburg. In de laatste decennia sterk achteruitgegaan, alleen in Zuid-Limburg lijkt de soort zich nog enigszins te handhaven.



Habitat
Voorkeur voor open tot halfopen landschapstypen, zoals heide- en hoogveengebieden, kalkgraslanden en hellingbossen.

Levenswijze
Eén generatie. Een laat in het voorjaar verschijnende soort. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nestelt ondergronds. Bouwt voor zover bekend zelf geen nest, maar betrekt oude nesten van kleine zoogdieren. Kolonies middelgroot, met 80-150 individuen. 'Pollen-storer'. Polylectisch. In heidegebieden foerageren koninginnen en werksters vooral op grasklokje en struikhei, in hoogveengebieden zijn blauwe bosbes en blauwe knoop favoriet. In bloemrijke kalkgraslanden worden zij veelvuldig aangetroffen op blaassilene, blauwe monnikskap en verschillende soorten klokjes. In parkachtige hellingbossen zijn koninginnen in het voorjaar vaak op appel, wilde hyacint en zoete kers aan te treffen. Mannetjes met hun kortere tong foerageren voornamelijk op bloemen met ondiepe bloembuizen, zoals kaardebol, grote centaurie, wilde marjolein en verschillende soorten distels.
De koekoekshommel *B. quadricolor* (Lepeletier, 1832) (niet in Nederland) parasiteert bij deze soort.

Bombus subterraneus donkere tuinhommel

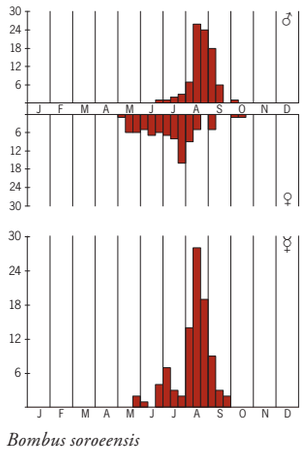
MRO

Beharing opvallend kort. Vrouwtje en mannetje met op borststuk brede en op achterlijf zeer smalle geelbruine banden. Achterlijfspunt groenachtig wit behaard. Lijkt sterk op *Bombus hortorum*, maar kop beduidend korter. Tong zeer lang. Soms achterlijf vrijwel geheel geel, lijkt dan op *B. distinguendus* of *B. campestris*. Lengte koningin 20-22 mm, werkster 12-18 mm, mannetje 13-16 mm.

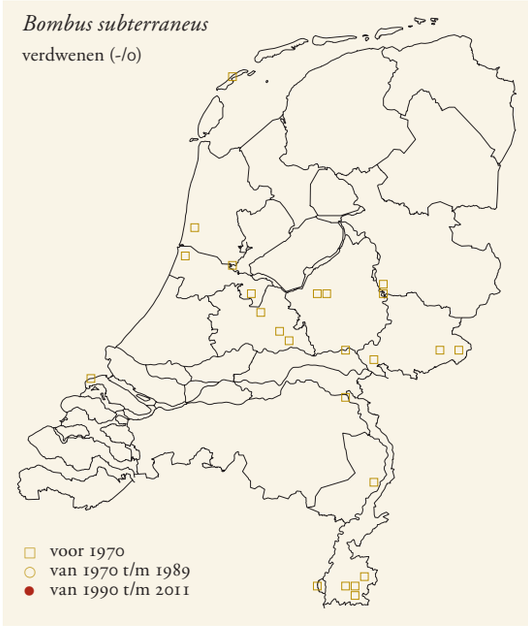
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa van Zuid-Scandinavië tot in de Pyreneeën en van Engeland tot in Rusland. Geïntroduceerd in Nieuw-Zeeland.
In Nederland alleen bekend van een beperkt aantal waarnemingen uit het zuiden en midden van het land. Sinds de vondst op de Kunderberg (LI) in 1958 niet meer waargenomen.

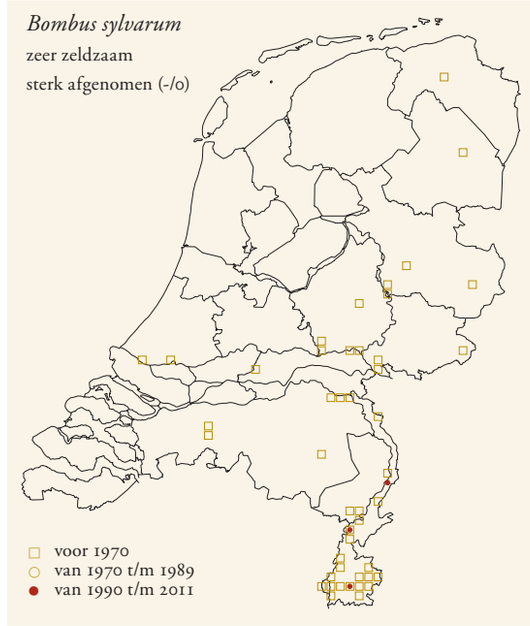
Habitat
Een soort van open bloemrijke graslanden met heggen, houtwallen en bosranden, mijdt echter vochtige en zilte gebieden. Ook in agrarisch gebied, mits er brede bloemrijke akkerranden en bermen zijn. Niet in naaldbossen en stedelijk gebied.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Mannetjes pendelen regelmatig heen en weer tussen verschillende nesten en wachten daar bij de ingang op een jonge koningin om daarmee te paren. Nestelt ondergronds. Het nest zit over het algemeen vrij diep, tot wel twee meter diepte. Betrekt gewoonlijk oude zoogdiernesten, maar

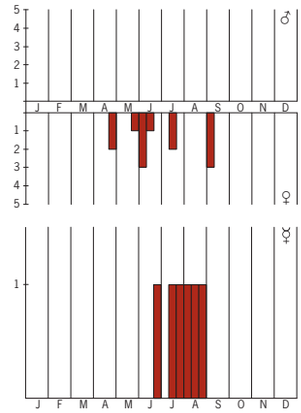


Bombus soroeensis

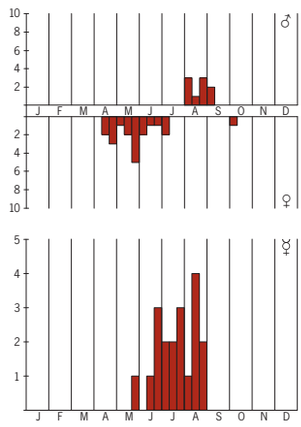




bouwt zelf ook nesten. Kolonies middelgroot tot groot, met 100-300 individuen. 'Pocket-maker'.
Over bloembezoek in Nederland bestaat zeer weinig informatie. Van andere landen is bekend dat de soort een sterke voorkeur heeft voor lip- en vlinderbloemen. Koninginnen foerageren in het voorjaar graag op boswilg, gewone brunel en hondsdraf. Later in het seizoen foerageren koninginnen en werksters talrijk op verschillende soorten andoorn, rode klaver, veldlathyrus en vogelwikke. Mannetjes hebben voorkeur voor composieten zoals verschillende distelsoorten en knoopkruid. Daarnaast is *B. subterraneus* aangetroffen op kamperfoelieachtigen als kaardebol en beemdkroon.
Er is geen koekoekshommel van deze soort bekend.



Bombus subterraneus



Bombus sylvarum

Bombus sylvarum boshommel

MRO

Borststuk grijsgeel met brede zwarte band, eerste achterlijfssegment bruingeel behaard, tweede en derde zwart met smalle grijsgele bandjes en laatste achterlijfssegmenten oranjeroze. Gezicht bleekgeel behaard. Tong middellang tot lang, kop lang. Te verwarren met *Bombus veteranus* omdat rossige achterlijfspunt in het veld soms moeilijk te zien is. Lengte koningin 16-18 mm, werkster 10-15 mm, mannetje 12-14 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië oostwaarts tot aan de rivier de Ob. Van Zuid-Scandinavië tot Noordwest-Spanje en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland vroeger voornamelijk verspreid in oostelijke en zuidelijke helft. Sterk achteruitgegaan, maar recent zijn er weer enkele waarnemingen van werksters en mannetjes in Midden- en Zuid-Limburg.

Habitat

Sterke voorkeur voor open bloemrijke graslanden, hagen en bosranden, maar vliegt ook in wegbermen, slootranden en boomgaarden. Soms ook in tuinen, maar niet in sterk verstedelijkt gebied. Ondanks de naam komt de soort niet in bossen voor.

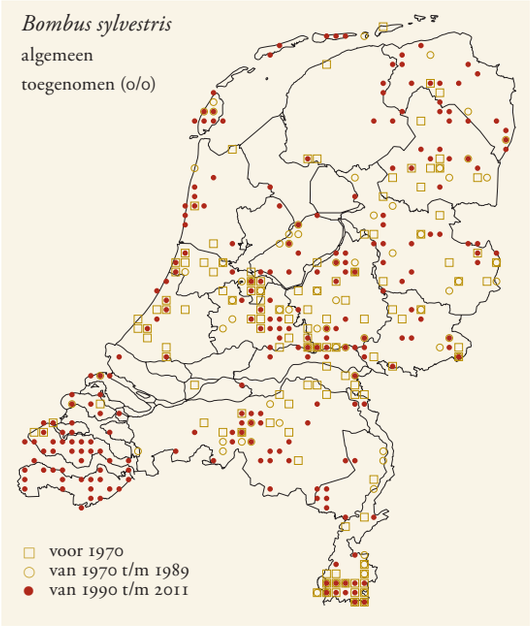
Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nestelt zowel boven- als ondergronds. Bovengrondse nesten worden gemaakt in de kruidlaag of onder graspollen en worden geweven van gras, mos en bladeren. De ondiepe ondergrondse nesten zijn vaak oude nesten van muizen en hebben een korte tunnel. Kolonies middelgroot, met 80-150 individuen. 'Pocket-maker'.
Polylectisch, foerageert doorgaans op korte afstand van het nest (<500 m). Koninginnen en werksters foerageren op vele soorten lip- en vlinderbloemen. Akkermunt, moerasrolklaver, kattendoorn, paarse en witte dovenetel, rode klaver, veldlathyrus en vogelwikke zijn daarbij favoriet. Daarnaast worden bloemen uit andere families veelvuldig bezocht, zoals rode ogentroost, slangenkruid en verschillende soorten fruitbomen. Mannetjes worden af en toe ook op rode klaver foeragerend aangetroffen, maar veel vaker op bloemen met kortere kelkkroonbuizen, zoals knoopkruid en verschillende soorten distels van de genera *Cirsium* en *Carduus*.
Bombus rupestris parasiteert in de nesten van deze soort.

Bombus sylvestris vierkleurige koekoekshommel

MRO

Achterlijf opvallend gekleurd: eerste helft zwart, gevolgd door brede witte band, smal zwart bandje en rossig uiteinde. Op voorzijde van borststuk brede gele band. Vleugels iets getint. Achterlijfspunt van vrouwtje naar voren gekromd onder achterlijf. Van sterk gelijkende maar zeldzame *Bombus norvegicus* zijn mannetjes alleen te onderscheiden op genitaal en beharing van antenneschacht, vrouwtjes door ontbreken van kiel op laatste tergiet. Lengte vrouwtje 14-16 mm, mannetje 13-15 mm.



Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot aan Stille Oceaan. In Europa van ruim boven de poolcirkel tot aan Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland een van de meest algemene en meest verspreide koekoekshommels.

Habitat
Komt in vrijwel alle Nederlandse landschappen voor, echter zelden ver van beschutting van bosranden, singels of hagen. In het stedelijk gebied is het een van de meest algemene koekoekshommels.

Levenswijze
Een van de koekoekshommelsoorten waarvan overwinterende koninginnen het vroegst in het jaar verschijnen en hun cyclus ook het snelst voltooien. Dit heeft te maken met het vroege vliegseizoen van de belangrijkste gastheren. Ook mannetjes verschijnen gemiddeld vroeger dan andere koekoekshommelmannetjes: begin mei. Jonge koninginnen worden 's zomers relatief weinig gezien, omdat zij na de paring al snel hun overwinteringsplek betrekken. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Vliegbanen van patrouillerende mannetjes van vlak boven de grond tot op circa 2 m hoogte. Langs bosranden kunnen mannetjes daarbij ook vaak zonnend op bladeren worden aangetroffen.
De soort parasiteert bij *B. pratorum* en *B. jonellus*.
In het vroege voorjaar foerageren vrouwtjes het talrijkst op paardenbloem en wilg. Hoewel de meeste op mannelijke wilgenkatjes worden aangetroffen, bezoeken zij ook regelmatig vrouwelijke katjes voor nectar. In bossen op zandgrond hebben ze een sterke voorkeur voor bloemen van blauwe bosbes en sporkehout, in tuinen zijn zij aan te treffen op rode ribes. Mannetjes verblijven vaak met meerdere bij elkaar, soms vele tientallen. Vrijwel altijd blijven zij net als de vrouwtjes in de beschutting van bomen en struiken. Gewone braam is waarschijnlijk hun meest favoriete plant. Slechts zelden lukt het om de soort daarop niet aan te treffen; zelfs tijdens zware regen zijn zij hierop te vinden, maar dan doorweekt en hangend aan de onderkant van de bladeren. Ook bezoeken zij vaak distelbloemen. In straatgroen en plantsoenen foerageren ze talrijk op sneeuwbes. In goed ontwikkelde slootranden is de soort regelmatig te vinden op gewone smeerwortel, koninginnenkruid en wilgenroosje. In moerasachtige gebieden zijn kale jonker en echte valeriaan de belangrijkste voedselplanten. Op heideterreinen foerageren ze af en toe op gewone dophei, steeds op minder dan enkele tientallen meters van de bosrand.



▲ Aardhommel *Bombus terrestris*, koningin.

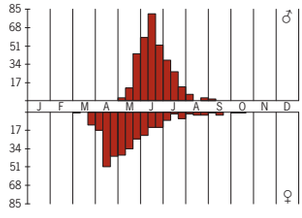
Bombus terrestris aardhommel

MRO

Borststuk en tweede achterlijfssegment met gele band, achterlijfspunt wit. Borstband bij koningin meestal okerkleurig. Mannetjes zonder gele haren op voorhoofd. Tong zeer kort. Te verwarren met *Bombus lucorum*, *B. magnus* en *B. cryptarum*. Kleuren van lichaam en beharing enigszins variabel. Zo worden geregeld exemplaren waargenomen met rode haren op achterpoten, of met rode in plaats van zwarte chitine, of zelfs geheel zwart behaarde dieren met alleen rode achterlijfspunt. Deze kenmerken komen in Zuid-Europa veel vaker voor. Lengte koningin 20-23, werkster 11-17, mannetje 14-16 mm.

Verspreiding
Europa, gematigde delen van Azië en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Scandinavië tot aan Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland. Ook op Madeira en Canarische Eilanden. Geïntroduceerd in Mexico, Zuid-Amerika, Nieuw-Zeeland, Tasmanië en Japan.
In Nederland een van de algemeenste en talrijkste hommels.

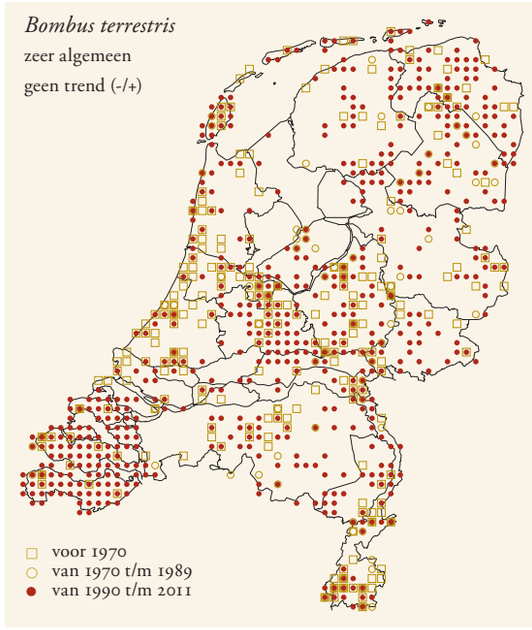
Habitat
Komt in alle landschapstypen voor, minder talrijk in venen en moerassen omdat de grond daar vaak te vochtig is om te

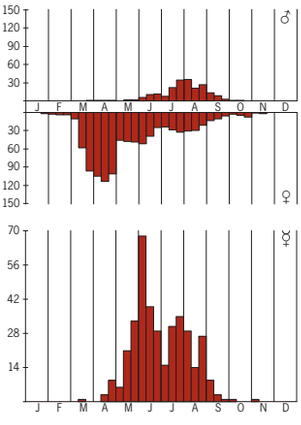


Bombus sylvestris



Aardhommel
Bombus terrestris, mannetje
op reuzenberenklauw.





Bombus terrestris

nestelen en ook wat minder algemeen in zeer gesloten landschapstypen. In stedelijk gebied een van de algemeenste en talrijkste hommelsoorten.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nestelt gewoonlijk ondergronds, soms ook in spouwmuren en schuren. Ondergrondse nesten worden tot op anderhalve meter diepte gevonden. Betrekt vrijwel altijd oude nesten van muizen en andere zoogdieren. Kolonies middelgroot tot zeer groot, met 100-1000 individuen. 'Pollen-storer'.
Polylectisch. In het vroege voorjaar foerageren koninginnen massaal op (meest mannelijke) wilgenkatjes, vaak met tientallen tot meer dan honderd op één boom. In graslanden en wegbermen bezoeken zij in deze periode ook hondsdraf en paardenbloem veelvuldig. In tuinen en parken foerageren zij dan soms ook op vroeg bloeiende tuinplanten als krokus of vroege sterhyacint, al duurt het bezoek aan deze bloemen vaak erg kort. Koninginnen en werksters breken regelmatig in bij bloemen met langere bloembuizen. Vaak maken ze ook gebruik van al bestaande bijtgaatjes aan de bloembasis om de nectar te bereiken. In slootranden valt deze eer vaak te beurt aan gewone smeerwortel. Mede door dit sterke aanpassingsvermogen kunnen koninginnen en werksters op tal van planten worden aangetroffen en lijken zij geen uitgesproken voorkeur te hebben. Toch bezoeken zij sommige planten vaker dan andere hommelsoorten. In duinen en heidegebieden is dat bijvoorbeeld brem, op ruderale terreinen grote klaproos en in tuinen stokroos. Werksters zijn ook regelmatig op bladeren van fruitbomen aan te treffen, waar zij de zoete afscheiding van bladluizen (honingdauw) oplikken. Mannetjes foerageren langs oevers en waterkanten talrijk op grote engelwortel, watermunt, wolfspoot en zwart tandzaad, in ruigten op allerlei soorten distels en andere composieten en langs singels en bosranden op diverse soorten braam.
Hoewel tegenwoordig in boomgaarden veelal de honingbij voor de bestuiving wordt ingezet, staat *B. terrestris* van oudsher bekend als een goede bestuiver van appel en peer. In de glastuinbouw wordt de soort sinds 1987 veelvuldig ingezet voor het bestuiven van gewassen als aubergine, komkommer, paprika en tomaat.
In de vroege voorjaarszon zijn koninginnen vaak met meerdere bij elkaar op de grond onder wilgen of aan randen van stuifzandgebieden aan te treffen waar zij zich met hun achterlijf richting de zon zitten op te warmen.
Bombus vestalis parasiteert de nesten van deze soort.

Bombus vestalis
grote koekoekshommel

MRO

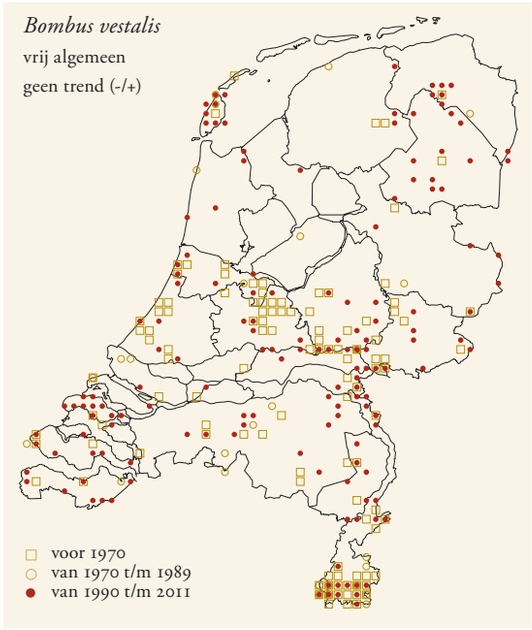
Vrouwtje met brede bruingele borstband en aan voorzijde van witte beharing van achterlijf opvallende gele haarvlekken. Vleugels donker getint. Mannetje met heldergele borstband en een of twee achterlijfsbanden. Achterlijfspunt wit, laatste segment zwart behaard. Lijkt sterk op *Bombus bohemicus*, maar gele beharing intenser gekleurd en korter. Vrouwtje verschilt verder doordat diepgele borstband slechts tot iets voorbij vleugelinplant loopt. Mannetjes behalve aan genitaal ook aan kortere beharing van metatars 3 te onderscheiden. Lengte vrouwtje 20-23 mm, mannetje 15-17 mm.

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië, Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Scandinavië tot aan Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland een algemene en wijdverspreide soort, maar beduidend minder talrijk in de noordelijke helft van het land.

Habitat

Heeft voorkeur voor open tot half open landschapstypen. In het stedelijk gebied vooral in parken, maar minder fre-



quent in tuinen. Gesloten bossen behoren niet tot het leefgebied. In tegenstelling tot *B. bohemicus* heeft de soort een voorkeur voor wat minder droge gebieden.

Levenswijze

De eerste overwinterende vrouwtjes verschijnen gemiddeld 3-4 weken na het ontwaken van de eerste *Bombus terrestris*, de meeste echter pas zo'n 6-8 weken later, waarna hun aantal snel afneemt. Jonge vrouwtjes verlaten de geparasiteerde nesten vanaf eind juli en zoeken al vrij snel daarna naar een geschikte overwinteringsplek. De eerste mannetjes verschijnen ruim voor de jonge vrouwtjes, en moeten dan nog lang wachten alvorens te kunnen paren. Half september is dan ook voor de mannetjes het vliegseizoen over. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *B. barbutellus*.

In het vroege voorjaar zijn vrouwtjes vooral te vinden op paardenbloem en wilg. In akkerranden en wegbermen in agrarisch gebied vliegen ze op goed ontwikkelde pollen hondsdraf, hoenderbeet en paarse dovenetel. Soms wordt ook witte dovenetel bezocht, maar deze heeft over het algemeen niet de voorkeur vanwege de langere bloembuis. Bezoekt in slootranden gewone smeerwortel en maakt regelmatig gebruik van bijtgaatjes van andere hommels in de basis van de bloembuis. In stedelijk gebied zijn rode ribes en later in het jaar cultivars van hemelsleutel belangrijke voedselplanten. In open of parkachtig landschap worden bloeiende linden graag door vrouwtjes bezocht. Op de bloemhoofdjes van distels en grote kaardebol langs bosranden en singels zitten vaak een of enkele mannetjes in gezelschap van mannetjes van andere koekoekshommels en hommels bij elkaar. Hoewel mannetjes op een groot aantal verschillende plantensoorten kunnen worden aangetroffen, worden gewone braam, kruldistel en speerdistel het meest bezocht. Op vochtige plaatsen en langs slootranden vliegen ze ook op koninginnenkruid, maar nooit talrijk.

De soort parasiteert bij *B. terrestris*.



▲ Werkster van de zandhommel *Bombus veteranus* op een bloem van harig wilgenroosje. Het groene stuifmeel op de achterpoten wijst erop dat deze hommel ook bloemen van kattenstaart heeft bezocht.

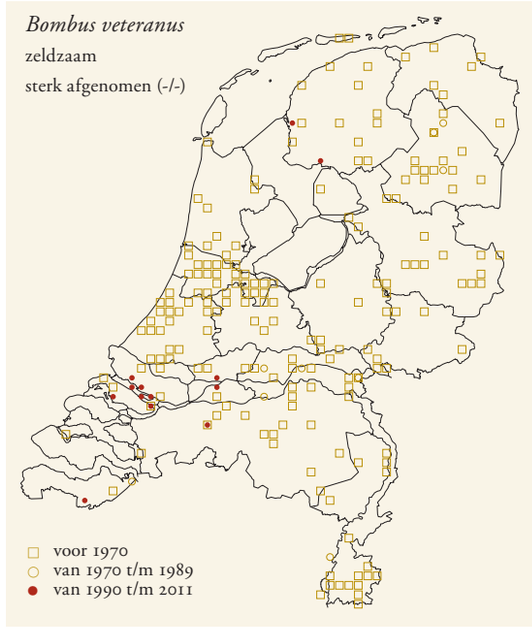
Bombus veteranus zandhommel

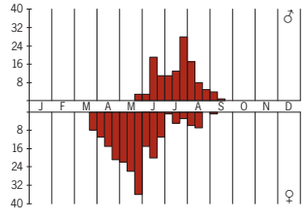
MRO

Koningin, werkster en mannetje overwegend geelgrijs behaard met brede zwarte band op borststuk. Beharing op tergiet 1-2 met bruine gloed. Voorrand van overige tergieten met smalle rij zwarte haren. Kleurpatroon zeer stabiel, maar oude exemplaren verkleuren geheel bruinachtig. Tong lang. In het veld te verwarren met *Bombus sylvarum* omdat bij die soort rossige achterlijfspunt niet altijd zichtbaar is. Lengte koningin 16-19 mm, werkster 10-16 mm, mannetje 12-15 mm.

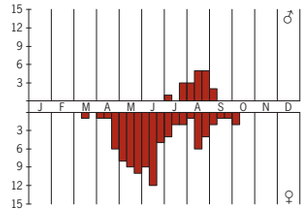
Verspreiding

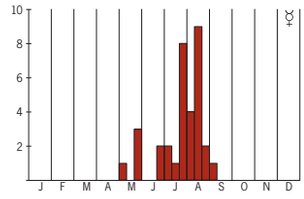
Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa van Midden-Scandinavië tot in de Alpen en van





Bombus vestalis





Bombus veteranus

Frankrijk tot in Rusland boven 65°NB (ROOS 2002).
In Nederland vroeger door vrijwel het gehele land, thans alleen nog een redelijke populatie in de Zuid-Hollandse delta en een vrij kleine populatie langs de Friese IJsselmeerkust. Sterk achteruitgegaan, onder andere door habitatversnippering (GOVERDE ET AL. 2002).

Habitat
Vrij open landschappen, zoals buitendijkse gronden en uiterwaarden. Prefereert kruidenrijke vochtige grasvegetaties, maar verdwijnt zodra de vegetatie te hoog en te dicht wordt. Soms op ruderale terreinen, maar niet in bossen en stedelijk gebied.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkelingsduur van onvolwassen stadia als *Bombus barbutellus*.
Nestelt bovengronds onder graspollen en mos of, in hoge grasvegetaties, net onder de grond. Kolonies middelgroot, met 60-130 individuen. 'Pocket-maker'.
Koninginnen foerageren in het voorjaar graag op dovenetel, gewone smeerwortel, hondsdraf en paardenbloem. Werksters en koninginnen foerageren later in het jaar veelvuldig op blauw glidkruid, grote kattenstaart, heemst, moerasandoorn en rode klaver. Mannetjes zijn foeragerend aangetroffen op grote klit en rode klaver. Doorgaans foerageert *B. veteranus* op geringe afstand van het nest, maar in tijden van voedselschaarste vliegt hij soms naar rijke voedselbronnen op grotere afstand, bijvoorbeeld velden met veel rode klaver. Naast het aanbod van veel drachtplanten op korte afstand is ook de continuïteit daarvan gedurende het gehele vliegseizoen essentieel. De soort verdraagt begrazing en intensief maaien dan ook slecht.
Er is geen koekoekshommel van deze soort bekend.

Ceratina ertsbijen

TP

Meestal vrij kleine, glanzende bijen zonder opvallende beharing. Zwart of metaalkleurig blauw of groen, zelden met roodkleurig achterlijf. Meeste soorten met gele of witte vlekken op gezicht of andere delen van lichaam. Bij diverse soorten hebben vrouwtjes wasplaten, vergelijkbaar met die van honingbijen, op onderzijde van één of meer sternieten. Lengte 3-13 mm.

Taxonomie
De enige verwantschapsanalyse op wereldniveau van het tribus Ceratinini is het niet gepubliceerde proefschrift van Terzo (2000). Het tribus bestaat uit een groot aantal groepen die als subgenera van *Ceratina* worden opgevat en groepen die soms als genera worden opgevat, zoals *Ctenoceratina* Daly & Moure, 1988, *Megaceratina* Hirashima, 1971 en *Pithitis* Klug, 1807. Michener (2007) onderscheidt in navolging van Terzo (2000) alleen het genus *Ceratina* en geeft tabellen tot 21 subgenera, waarvan de monofylie voor een groot deel wordt bevestigd door een recente moleculaire studie (REHAN ET AL. 2010). De enige soort in Nederland wordt gerekend tot het subgenus *Euceratina* Hirashima, Moure & Daly, 1971.

Verspreiding
Alle continenten behalve Antartica. In Australië slechts één soort (MICHENER 1979). Wereldwijd zijn meer dan 200 soorten beschreven (MICHENER 2007). De hoogste soortendiversiteit treffen we in de tropische regio's. In Europa vooral naar het zuiden toe meer soorten. Daly (1983) trof 16 soorten aan in Noord-Afrika en op het Iberisch Schiereiland. Terzo et al. (2007) melden 11 soorten voor Frankrijk. De enige soort die tot in Noordwest-Europa, inclusief Nederland, doordringt is *Ceratina cyanea*.

Levenswijze
Eén generatie. Ertsbijen zijn een groot deel van het jaar aan te treffen. De ontwikkeling van ei tot imago duurt een tot twee maanden. Mannetjes en vrouwtjes worden geboren in de loop van de zomer. Ze vliegen uit maar overwinteren alleen of in groepjes in bijvoorbeeld holle stengels. Pas na overwintering verlaten ze, in de loop van de lente, hun winterkwartieren om te paren. Nestactiviteiten vinden plaats in de late lente en zomer.
Vrouwtjes nestelen in droge, dode stengels of afgebroken takken. Ze knagen zelf onvertakte lineaire gangen waarin met behulp van tussenschotten cylindrische broedcellen worden aangelegd. De tussenschotten zijn gemaakt van merg en/of losse delen van de kruid- of houtachtige planten waarin ze nestelen. Meer gedetailleerde informatie over de nestbiologie geven Maeta et al. (1997a).
Ceratina-soorten leven veelal solitair. Michener (1988) en Maeta & Sakagami (1995) vatten echter ook andere levenswijzen samen, zoals samenwerking tussen vrouwtjes, voedseluitwisseling tussen nestbewoners en primitief sociale samenlevingsvormen. Ook recente studies duiden op semisociale (imago's van dezelfde generatie) of eusociale (moeder-dochter) nesten bij tropische soorten van het genus (REHAN ET AL. 2009). Bij *Ceratina acantha* Provancher, 1895, *C. dallatorreana* Friese, 1896 en *C. parvula* Smith, 1854 is ongeslachtelijke (parthenogenetische) voortplanting ontdekt, een verschijnsel dat bij bijen zeer zeldzaam is (DALY 1966, 1973, TERZO ET AL. 2007).
Ceratina-soorten zijn polylectisch. Ze hebben slechts spaarzaam ontwikkelde haarborstels op de achterschenen en metatarsen. Het merendeel van het stuifmeel wordt in de krop naar het nest gedragen. Het stuifmeel wordt, zoals bij maskerbijen *Hylaeus*, meestal met de bovenkaken en voorpoten van de helmknoppen gekrabt. Door hun lange tong kunnen ze ook nectar oogsten uit lange buisbloemen.
Het ei wordt op het basale eind van de langwerpige, halfvloeibare pollenmassa gelegd. De pollenmassa wordt aan een zijde van de broedcel gelegd. McGinley (1989) noemt een vijftal soorten van het genus *Ceratina* waarvan larven zijn beschreven. De larven spinnen geen cocon.
Daly (1983) en Daly et al. (1966) geven een overzicht van onder andere sluipwespen, bronswespen, hongerwespen en mijten die geassocieerd worden met *Ceratina*. Vooral door de bewaking van de nestingang door de vrouwtjes en de relatief korte periode van ontwikkeling is het aandeel geparasiteerde nesten klein.

Ceratina cyanea
blauwe ertsbij

TP

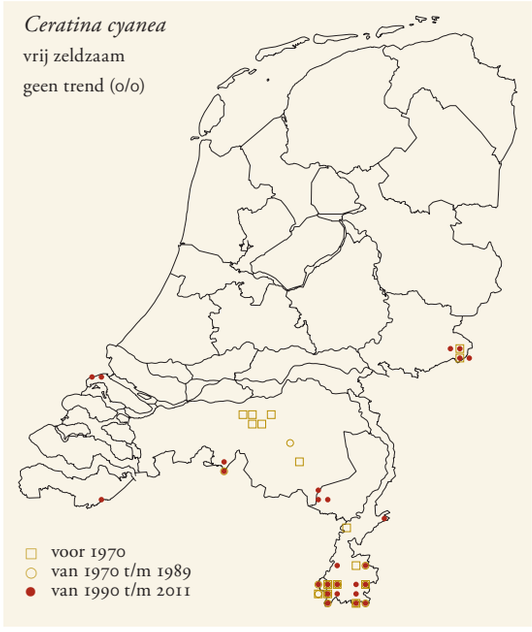
Klein metaalblauw, kaal bijtje met witte vlekken op bovenlip, clypeus, schouderbulten en aan basis van schenen. Bij vrouwtje ontbreekt witte vlek op clypeus meestal. Lengte 5-7 mm. Behoort samen met twintigtal verwante soorten tot metaalkleurige soorten van het subgenus *Euceratina* Hirashima, Moure & Daly, 1971, die overwegend in Zuid-Europa voorkomen.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika (zeldzaam in Algerije en Tunesië), oostwaarts tot in Centraal-Azië. In Europa van Zuid-Noorwegen en Zuid-Zweden tot in Spanje en van Zuidoost-Engeland tot Rusland (TERZO 1998, TERZO & RASMONT 2004). Een verspreidingskaartje voor Frankrijk en België is opgenomen in Terzo et al. (2007).
In Nederland alleen in zuidelijke deel, lokaal soms talrijk. Buiten Zuid-Limburg worden populaties van deze soort vaak aangetroffen langs (spoor)dijkbermen zoals te Weelde-station (NB), Weert (LI), Borkense Baan (GE) en de IJzeren Rijn in de Meinweg (LI); recent ook in een waterwingebied bij Ouddorp (ZE) (ANONYMUS 2006) en in het zuidoosten van Zeeuws-Vlaanderen.
In 1881 werd de soort voor het eerst gemeld uit de omgeving van Maastricht (LI) (RITSEMA 1882). Pas in 1933 weer gevonden bij Kotten (GE) (VAN DER VECHT 1934) en in 1938 in Haaren (NB) (TEUNISSEN 1939). In de jaren 1950 in aantal waargenomen in Midden-Brabant en in deze tijd ook gevonden in de omgeving van Eindhoven. Daarna tot eind jaren 1980 alleen nog gemeld van Best (NB) en diverse plekken in Zuid-Limburg. Gelukkig duikt dit prachtig blauwe bijtje recent weer op meerdere plekken op.

Habitat

Een van de karakteristieke braamminnende ('rubicole') bijen in ons land. Vroeger langs allerlei bosjes en houtwallen in cultuurlandschap. Tegenwoordig in Nederland bij voorkeur nestelend in afgebroken, holle braam- of rozenstengels op zonnige, droge terreinen, zoals oude spoordijkbermen.

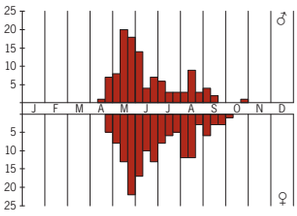




Blauwe ertsbij *Ceratina cyanea*, vrouwtje.

Levenswijze

Eén generatie, die in het volwassen stadium overwintert. Vanaf augustus, wanneer de vrouwtjes uit het voorgaande jaar waarschijnlijk vaak nog in leven zijn, verschijnen de jonge mannetjes en vrouwtjes. Deze nieuwe generatie zoekt, al naar gelang de weersomstandigheden, in september en oktober naar geschikte plekken om te overwinteren, meestal holle stengels. Teunissen (1939) meldt een overwinterend vrouwtje in een rozentakje en Benno (1952a) vond overwinterende vrouwtjes in vers uitgeknaagde braamstengels en riet. Vaak overwinteren meerdere exemplaren in dezelfde stengel. In de holle stengels of takken die als overwinteringsplek dienen ontbreken tussenwanden. Vanaf half april vliegen de dieren uit om te paren. Daarna begint het vrouwtje aan de bouw en bevoorrading van het nest.
Nesten zijn onder andere gevonden in holle stengels van braam, vlier en wijnstok (BENNO 1952A, TERZO ET AL. 2007). De diameter van de nestgang is 2-3,5 mm. De vrouwtjes knagen meestal zelf hun nestgangen uit in afgebroken, merghoudende stengels en leggen daarin meerdere broedcellen aan, gescheiden door tussenwandjes van stukjes merg en houtvezels uit de binnenkant van de stengels. Friese (1923) zag in de onbehaarde lichaamsvorm en de bouw van de poten (stekels, dorens) een aanpassing aan het leven in braamstengels.
Ei en larve worden beschreven door Else (1995). Benno (1952a) vond op 20 juni een nest in braam dat drie broedcellen bevatte met in de onderste broedcel een volwassen larve. Deze verpopte twee weken later en kwam in de eerste dagen van augustus uit. De larven spinnen geen cocon. De ontwikkeling van ei tot imago duurt 6-8 weken (FRIESE 1923). Polylectisch. Westrich (1989b) noemt acht plantenfamilies. In ons land zijn vrouwtjes waargenomen op 15 plantensoorten, met meerdere waarnemingen op muizenoor, slangenkruid en zandblauwtje. Volgens Benno (1952a) vooral



Ceratina cyanea



Lathyrusbij
Chalicodoma ericetorum,
vrouwtje met hars in de kaken
voor het nest.

op lage gele composieten zoals havikskruid en leeuwentand.
Als parasieten van de larven zijn sluipwespen van het genus *Aritranis* bekend (ELSE 1995, MALYSHEV 1968). Ook de hongerwesp *Gasteruption erythrostomum* is gemeld als parasiet (MALYSHEV 1965, onder de naam *Trichofoenus pyrenaicus*).

Chalicodoma
mortelbijen

HN

Gewoonlijk grote, sterk behaarde bijen met vrij slanke kaken, die twee duidelijke tanden dragen. Lengte 11-20 mm.

Taxonomie

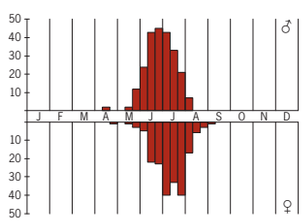
Van der Zanden (1982) beschouwt *Chalicodoma* als een genus, terwijl Michener (2007) het als een subgenus van *Megachile* opvat. Gonzalez (2008) maakt van *Chalicodoma* weer een apart genus. Voor deze laatste opvatting wordt in dit boek gekozen.

Verspreiding

Europa, Afrika, Zuidwest-Azië, Mongolië, China en Pakistan. In Europa vooral in Midden-Europa en het Middellandse Zeegebied. In het Palearctische gebied 11 soorten, waarvan een in Nederland.

Levenswijze

Chalicodoma parietina is een Zuid-Europese soort, die tot in Duitsland voorkomt. In de negentiende eeuw trok de levenswijze van deze bij al de aandacht van natuuronderzoekers zoals Jean-Henri Fabre. Na hem hebben vele anderen deze soort bestudeerd. Hun gegevens, samengevat door Westrich (1989b), worden hier gebruikt om een indruk te geven van de levenswijze van veel soorten uit dit genus.
De soort overwintert als imago. In het voorjaar vindt de paring plaats en hierna begint het vrouwtje aan de nestbouw. Zij schraapt op open terrein wat zand, leem of gruis bijeen, voegt speeksel toe en vliegt met dit bolletje bouwmateriaal naar een kuiltje of oneffenheid in een harde ondergrond, bijvoorbeeld een steen, een rotswand of een muur. Hierop metselt zij een broedcel, soms met toevoeging van hars. Na elke foerageervlucht spuwt ze eerst de nectar in de cel en poetst daarna het stuifmeel uit haar buikschuier. Als de cel halfvol is haalt ze een laatste lading bouwmateriaal, legt een ei en sluit de cel af. Zij bouwt nog enkele cellen naast de eerste en metselt ze vervolgens in met een laag leem, die keihard wordt. Vaak nestelen meerdere vrouwtjes bij elkaar en jaar na jaar worden op dezelfde plek oude cellen hergebruikt en nieuwe gebouwd. Op deze wijze zijn op gebouwen hele inscripties verdwenen. Een foto in Friese (1923) toont de sphinx bij de piramide van Cheops in Egypte waarvan inscripties verdwenen zijn onder de nesten van deze bij.
Bij *Chalicodoma*-soorten parasiteren koekoeksbijen van de genera *Coelioxys*, *Dioxys* Lepeletier & Serville, 1825 (niet in Nederland) en *Stelis*.



Chalicodoma ericetorum

Chalicodoma ericetorum
lathyrusbij

HN

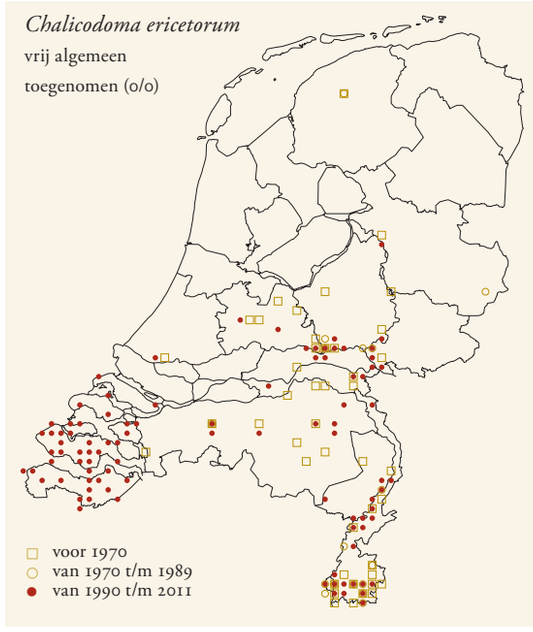
Achterlijf met brede haarbanden. Vrouwtje met geelbruine buikschuier; kaak met twee tanden.
Mannetje met normale voortars; achterrand van tergiet 6 met diepe uitronding. Lengte vrouwtje 12-14 mm, mannetje 10-13 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, oostelijk tot in Centraal-Azië.
In Nederland aangetroffen in het heuvelland, de zuidelijke hogere zandgronden, het rivierengebied en het Zeeuwse zeekleigebied.

Habitat

Droge, open, structuurrijke biotopen, zoals stroomdalgraslanden, dijkhellingen, zandgroeven, ruderale terreinen, tuinen en plantsoenen.



Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Indien de voedselplanten van de vrouwtjes dicht bijeen staan, verdedigen mannetjes in de buurt ervan kleine territoria. Staan de planten verder uiteen dan gaan de mannetjes langs de planten patrouilleren (MÜLLER ET AL. 1997).
Nestelt solitair. Het nest wordt aangelegd in bestaande onder- en bovengrondse holten. Het vrouwtje maakt cellen van leem en hars. Verhoeff (1943) beschrijft de nestbouw in opgehangen bamboestokken van 9 mm doorsnede. Het vrouwtje maakt een lineair nest met vier broedcellen. Een cel wordt gemetseld van klei en aan de binnenkant met hars bestreken. Een broedcel is 15 mm lang. Tussen de laatst gemaakte cel en de afsluitprop van het nest bestaat een lege ruimte van 3 cm.
Oligolectisch. Het vrouwtje vliegt op vlinderbloemen, vooral op lathyrus.
Zeer waarschijnlijk treedt *Coelioxys aurolimbata* op als broedparasiet.

Chelostoma klokjesbijen TP

Kleine tot grote, zwarte, slank gebouwde bijen. Voorvleugel met twee submarginaalcellen. Tergieten aan achterrand met smalle haarbandjes. Vrouwtje met buikschuier en soms met grote bovenkaken. Mannetje op sternieten en aan achterrand van tergiet 7 met doorn- of lapachtige uitgroeisels. De grote soorten in ons land zijn in het veld herkenbaar, al kunnen deze met *Hoplitis leucomelana* en *H. claviventris* worden verward. Lengte 4-15 mm.

Taxonomie
In oude literatuur vaak tot de genera *Eriades* Dalla Torre & Friese, 1895, *Heriades* of *Osmia* gerekend. Het genus wordt door Michener (2007) verdeeld in zes subgenera. Recent onderzoek heeft echter aangetoond dat die indeling niet geheel juist is (SEDIVY ET AL. 2008). We volgen hier de indeling van Müller (2011) waarbij de Nederlandse soorten vallen onder de subgenera *Foveosmia* Warncke, 1991, *Gyrodromella* Michener, 1997 en *Chelostoma* s.s.

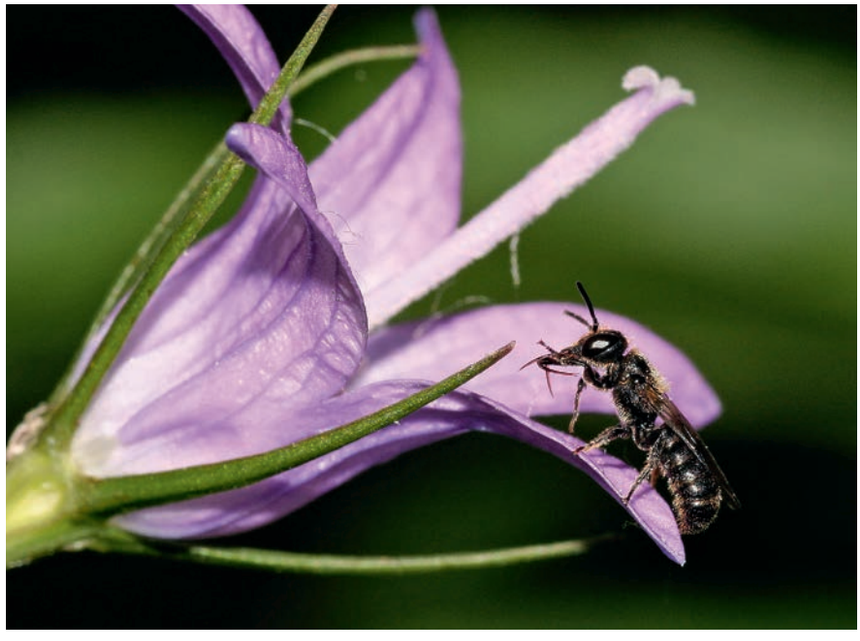
Verspreiding
Europa, Noord-Afrika, gematigde delen van Azië (tot in Thailand) en Noord-Amerika (tot in Mexico). Genus met wereldwijd 49 beschreven en ten minste 14 onbeschreven soorten, waarvan de meeste voorkomen in het oostelijke deel van het Middellandse Zeegebied en West-Azië. In Europa circa 15 soorten, waarvan vier in Nederland.
De vier Nederlandse soorten zijn vooral verspreid over het oostelijk deel van het land. In het westen ontbraken soorten van dit genus in het verleden, maar met de toenemende verstedelijking is de verovering van parken en tuinen in de zeekleigebieden inmiddels duidelijk ingezet.

Levenswijze
Eén generatie.
De mannetjes patrouilleren langs de vliegplanten van de vrouwtjes of zwermen rond de nestplekken.
Nestelt in holten in hout, soms in holle plantenstengels. Bouwt lineair nest van achter elkaar liggende broedcellen gescheiden door tussenwanden. De tussenwanden zijn gemetseld van grond, waarschijnlijk gemengd met klierafscheidingen en nectar. Tussen de broedcellen kunnen ook lege cellen liggen die mogelijk als bescherming dienen tegen parasitering van de daarachter gelegen broedcellen. Een dikke afsluitprop sluit de nestgang, waarin ook steentjes verwerkt kunnen worden. Oude nestgangen worden, na een schoonmaakbeurt, vaak nogmaals gebruikt.
De larven spinnen een cocon.
De soorten zijn voor hun larvenvoedsel nagenoeg allemaal op bepaalde planten gespecialiseerd. Slechts twee van de 35 onderzochte soorten van het genus bleken polylectisch (SEDIVY ET AL. 2008).
Mannetjes slapen solitair of in kleine groepjes in holle ruimten of in bloemen. Soms bijten ze zich vast aan plantendelen.
Als broedparasieten zijn koekoeksbijen van het genus *Stelis*, de knotswesp *Sapyga clavicornis*, de mierkever *Trichodes alvearius* en een mijt van het genus *Chaetodactylus* bekend. Daarnaast is een groot aantal (hyper)parasieten gemeld uit nesten van *Chelostoma*-soorten (zie soortteksten).

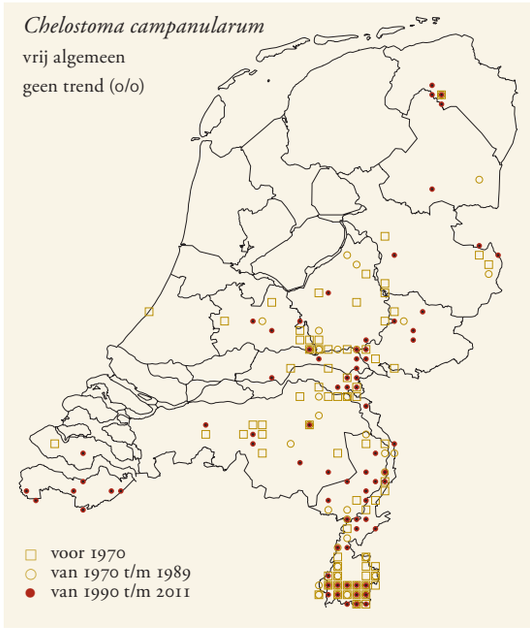
Chelostoma campanularum kleine klokjesbij TP

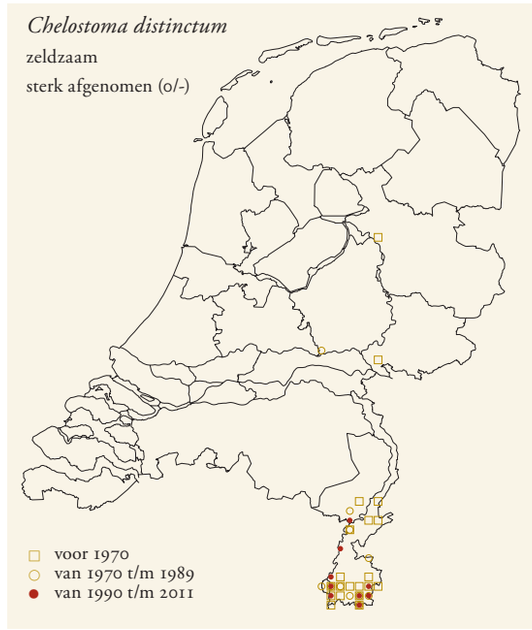
Slank, zwart bijtje zonder haarbandjes op achterlijf. Vrouwtje in het veld niet van verwante *Chelostoma distinctum* te onderscheiden. Mannetje op sterniet 5 met korte wimperachtige haarkam (bij *C. distinctum* duidelijk langer). Lengte 4-7 mm.
In oude literatuur vaak terug te vinden onder de naam *Eriades florisomnis*.

Verspreiding
Europa en aangrenzende delen van Azië, Noord-Afrika. In Europa van Finland tot aan de Middellandse Zee en van



▼ Kleine klokjesbij *Chelostoma campanularum*, mannetje op rapunzelklokje.

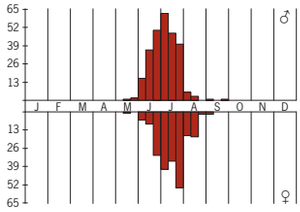




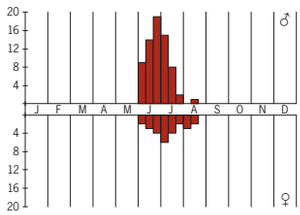
Zuid-Engeland via de Balkan tot in Turkije en de Kaukasus. Door versleping inmiddels ook in het oosten van de Verenigde Staten (Eickwort 1980).
In Nederland verspreid over een groot deel van Zuid-Limburg en de hogere zandgronden in het oosten. Plaatselijk talrijk. Daarnaast twee oude waarnemingen in de kuststreek uit Middelburg (ZE) in 1879 en Meijendel (ZH) in 1925. Ook recent weer in Zeeland gevonden. In het noorden tot in Groningen en omgeving.

Habitat
Bosranden en parkachtige en stedelijke gebieden.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als prepop in een cocon.
Mannetjes patrouilleren rond klokjes en slapen hierin.
Nestelt in holten in dood hout en in rietstengels, bijvoorbeeld van dakbedekking. Lefeber (1974b) kweekte de soort uit een oude paal. In het zuidoosten van ons land makkelijk tot nestelen te verleiden met nestblokken met kleine gangopeningen (2-3 mm doorsnede).
Oligolectisch, gespecialiseerd op klokjes, in Nederland vooral op grasklokje. Ook drie waarnemingen van bloembezoek van vrouwtjes op zandblauwtje en eenmalige waarnemingen op akkerkool, melkdistel en muskuskaasjeskruid. Deze laatste plantenbezoeken zijn wellicht voor nectar geweest.
Broedparasiet is zeer waarschijnlijk *Stelis minima*.



Chelostoma campanularum



Chelostoma distinctum

Chelostoma distinctum
zuidelijke klokjesbij

TP

Slank, zwart bijtje zonder haarbandjes op achterlijf. Vrouwtje in het veld niet te onderscheiden van verwante *Chelostoma campanularum*. Mannetje op sterniet 5 met lange dichte haarkam die sterniet 6 grotendeels bedekt. Lengte 4-6 mm.
In oudere literatuur waarschijnlijk vaak als *C. campanularum* vermeld. Deze soorten werden namelijk pas sinds 1929 van elkaar onderscheiden.

Verspreiding
West-, Zuid- en Oost-Europa (niet in Groot-Brittannië), oostwaarts tot in de Kaukasus.
In Nederland voor het eerst verzameld in 1924 in Zuid-Limburg. Daarna op verschillende plaatsen in Midden-Limburg en in het oostelijke rivierengebied te Babberich (GE) in 1944 en Wageningen (GE) in 1973. Tegenwoordig beperkt tot enkele plekken in Zuid-Limburg.

Habitat
Bloemrijke bosranden, bermen. Blijkbaar heeft deze soort meer moeite met de stap naar de stedelijke omgeving dan de verwante *C. campanularum*.

Levenswijze
Eén generatie. Vrouwtjes worden duidelijk minder gevangen dan mannetjes. Overwintert als prepop in een cocon.
Mannetjes patrouilleren rond klokjes en slapen hierin.
Nestelt in holten in hout (vraatgangen) en holle stengels. Lefeber (1974b) kweekte de soort uit een oude paal. Broedcellen worden lineair achter elkaar gebouwd in holten met een doorsnede van 2-3 mm. De tussenwanden worden gebouwd van leem en zand.
Oligolectisch. Vliegt evenals de zeer verwante *C. campanularum* uitsluitend op klokjes. In Nederland alleen gemeld van grasklokje. Stöckhert (1929) wijst erop dat de soort in de Franse Jura bij voorkeur op brede ereprijs vliegt en pas na beëindiging van de bloei hiervan op klokjes overstapt.
Broedparasiet is waarschijnlijk *Stelis minima*.

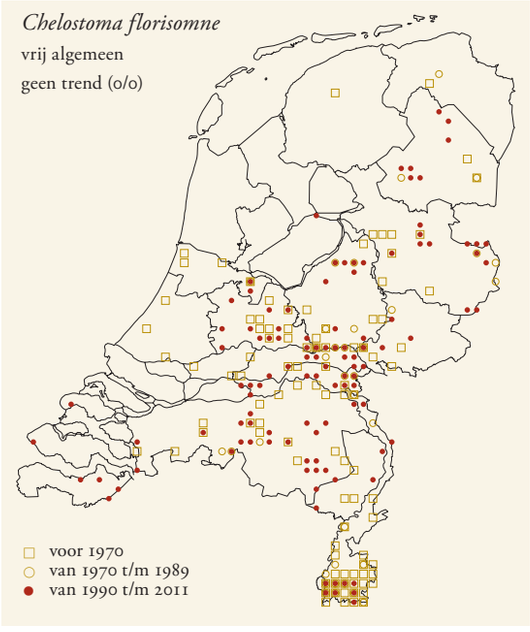
Chelostoma florisomne
ranonkelbij

TP

Slanke, zwarte bijen met korte witte haarbandjes op achterranden van tergieten. Vrouwtje met grote bovenkaken en

vierkante, afstaande lamel aan voorrand clypeus. Mannetje met gezaagde antennen, hoefijzervormige, schuin afgevlakte verdikking op sterniet 2 en tergiet 7 met twee afgeknotte lappen. Lengte 7-11 mm.
In oude literatuur terug te vinden onder de namen *Eriades maxillosus* en *Chelostoma maxillosum*.

Verspreiding
Europa en aangrenzende delen van Azië, Noord-Afrika. In Europa van Noorwegen tot aan de Middellandse Zee en van Groot-Brittannië tot in de Kaukasus.
In Nederland vooral verspreid over Zuid-Limburg en de hogere zandgronden. Naar het noorden en het westen lijkt de soort wat schaarser.

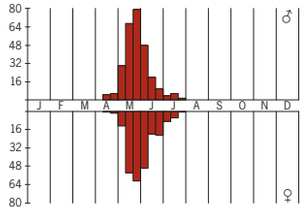


Habitat
Bosranden, kleinschalige agrarische gebieden, parkachtige en stedelijke gebieden.

Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in holle stengels en in dood hout met natuurlijke of kunstmatige gaten. Vaak aangetroffen in oude gangen van keverlarven in weipalen of in rieten daken. Alfken (1892) en Van Lith (1957a) beschrijven de nestbouw in respectievelijk rietstengels en kunstnesten. Een rietstengel kan twee tot acht broedcellen van gemiddeld 12 mm lengte bevatten. De lengte van de broedcellen is gecorreleerd met de doorsnede van de nestgang en met de sekse van de dieren. Hoe kleiner de doorsnede, hoe langer de broedcellen. De tussenwanden zijn 0,5-1,5 mm dik en blijven enigzins elastisch, waarschijnlijk door toevoeging van klierstoffen en nectar. Als genoeg pollen, soms afgewisseld met nectar, is binnengedragen wordt dit nogmaals met nectar bevochtigd en vervolgens wordt een ei afgezet. In de meeste nesten zit tussen de eindprop en de laatst gebouwde broedcel een lege ruimte (atrium) van 4-4,5 mm. Deze wordt soms gevolgd door een tweede atrium van gemiddeld 10,5 mm. Ook elders in de nestgang kunnen lege cellen tussengevoegd worden: een karakteristiek kenmerk van de nestbouwwijze van deze soort. De nestgang wordt afgesloten met een dikke zandprop (2-7 mm) waarin steentjes worden gemetseld. Een vrouwtje bouwt waarschijnlijk meer dan één nest.
Het ei is doorschijnend witachtig van kleur, cylindrisch en weinig gekromd. Het wordt in het midden van de pollenvoorraad gelegd en steekt met de voorkant in de open ruimte tussen pollen en broedcelwand. De eieren zijn relatief groot: 2 mm lang, 1 mm breed. De incubatietijd van het ei is lang en duurt 5-9 dagen. De jonge larve blijft een tijd lang met het achterlijf in de voedselvoorraad gehecht en hoeft zich slechts te krommen om te eten. De ontwikkeling van de larve duurt 30 (BONELLI 1967A) tot 45 dagen (VAN LITH 1957A). Nadat de larven 8-10 dagen oud zijn worden de eerste excrementen uitgescheiden. De fecaliën worden vooral afgezet tegen de tussenwand van de broedcel die aan de kant van de nestingang ligt (VAN LITH 1957A). Dobson & Peng (1997) bestudeerden de vertering van boterbloempollen door de larve.
De volgroeide larven spinnen een grijswitte, niet doorschijnende, zijdeachtige cocon van 10-11 mm, die aan de binnenkant voorzien is van een dun, transparant bruinachtig laagje. Het spinnen van de cocon duurt 3-7 dagen. Volgens Van Lith (1957a) overwintert *C. florisomne* als prepop of als pop binnen haar cocon. Hij vond uitgekleurde (zwarte) poppen al op 26 september, maar vermoedde tevens dat sommige individuen nog een tweede winter als volgroeide larve of pop doorbrengen. Vardy (1989) concludeerde (uit een onderzoekje aan zes nesten) dat sommige volgroeide larven niet direct maar pas een jaar later verpoppen, daarna verkleuren en ten slotte uitvliegen. Sommige bijen blijven dus een extra winter 'overliggen'. Westrich (1989b) vermeldt overwintering als niet uitgekleurde (witte) pop of als uitgekleurde (zwarte) pop, maar rept niet over het overliggen van poppen.
Oligolectisch, gespecialiseerd op boterbloemen. Zeer waarschijnlijk betreffen waarnemingen van vrouwtjes op



▲ Ranonkelbij *Chelostoma florisomne*, mannetje op boterbloem.



Chelostoma florisomne

ooiervaarsbek, paardenbloem en salie nectarbezoeken. Stuifmeel wordt verzameld door het op en neer slaan van de buikschuier tegen de helmknoppen van boterboemen. Käpylä (1978) bestudeerde de vliegafstanden en vond dat de vrouwtjes regelmatig tot 150 m van hun nesten foerageren, de mannetjes tot 60 m.
Mannetjes slapen soms in boterbloemen.
Als broedparasieten zijn bekend de gewone knotswesp *Sapyga clavicornis* (VAN LITH 1957A, MÜNSTER-SWENDSEN & CALABUIG 2000) en de goudwespen *Chrysis ignita* en *Trichrysis cyanea* (STÖCKHERT 1933). Van Lith (1957b) beschrijft het leegzuigen van de jonge larven door een mijt van het genus *Chaetodactylus*. Door Marechal (1933) worden de bijenwolf *Trichodes alvearius* (een kever), de sluipwesp *Ephialtes carbonarius* en de bronswespen *Eurytoma nodularis* en *Melittobia acasta* als parasieten gemeld.

Chelostoma rapunculi grote klokjesbij

TP

Slanke, zwarte bij met korte witte haarbandjes op achterranden van tergieten. Vrouwtje met kleine tandjes op voorrand clypeus. Mannetje met verdikking op sterniet 2, haarvlekken op sterniet 3 en drie afgeknotte lappen aan tergiet 7. Lengte 8-10 mm.
In oude literatuur vaak terug te vinden onder de namen *Eriades fuliginosus*, *Chelostoma fuliginosum*, *Eriades nigricornis* en *Chelostoma nigricorne*.

Verspreiding

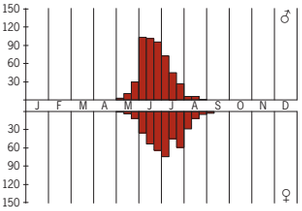
Europa en gematigde delen van Azië, tot in het verre oosten van Rusland. In Europa van Finland tot Spanje en Sicilië en van Nederland tot in Rusland. Door versleping inmiddels ook in het oosten van de Verenigde Staten (EICKWORT 1980).
In Nederland tot het einde van de twintigste eeuw voornamelijk in het oosten. Door de aanplant van veel klokjes in tuinen en parken verovert deze soort steeds meer het westen van het land.

Habitat

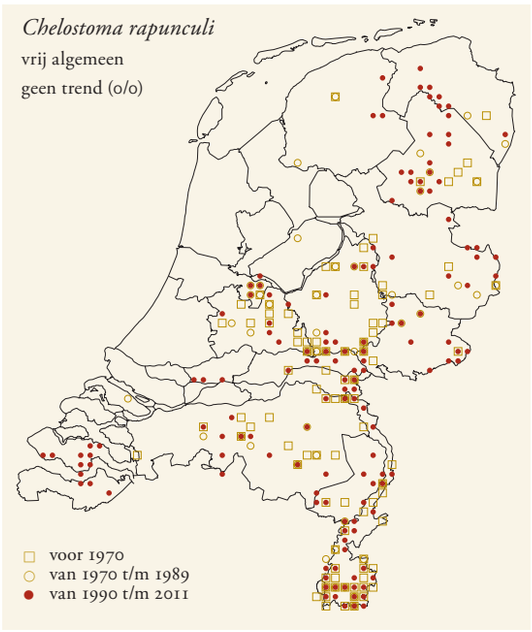
Structuurrijke bosranden en parken en tuinen in stedelijke gebieden. Een echte cultuurvolger die, in tegenstelling tot enkele andere klokjesspecialisten, de stap naar tuinen en parken in dorpen en steden met succes heeft gemaakt. Buiten steden en dorpen lokaal terug te vinden waar zowel genoeg bloemen als nestplekken voorhanden zijn.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als prepop in een cocon.
Bouwt een lineair nest in dood hout en holle stengels. Maakt ook gebruik van nestblokken. Nesten bestaan uit 1-6 achter elkaar aangelegde broedcellen in holten met een doorsnede van 3-5 mm. De tussenwanden en de sluitprop van het nest lijken sterk op die van *Chelostoma florisomne*.
Oligolectisch, gespecialiseerd op klokjes. In Nederland vooral gemeld van grasklokje. Daarnaast op circa 15 andere plantensoorten waargenomen die wellicht als nectarbronnen dienen. Deze klokjesbij betreedt de bloem langs de stijl, zuigt nectar uit de nectariën op de bloembodem en veegt intussen het stuifmeel, dat aan de stijl geplakt zit, met de poten in haar buikschuier (VAN BREUGEL 2002). Schlindwein et al. (2005) berekenden dat voor de ontwikkeling van één larve gemiddeld 4,9 miljoen pollen van rapunzelklokje verzameld moeten worden. Dit is gelijk aan de totale hoeveelheid pollen die geproduceerd wordt door gemiddeld 59 bloemen, ofwel 1,7 planten, als wordt uitgegaan van gemiddeld 35 bloemen per plant. De mannetjes slapen vaak in klokjes, waarbij ze zich soms met hun kaken vastbijten aan de stijl van de bloem (VAN BREUGEL 2002).
Als koekoeksbij is *Stelis minuta* bekend (KORNMILCH 1995). Stöckhert (1933) noemt de knotswespen *Sapyga quinquepunctata* en *Sapyga similis* en *Stelis breviuscula* als nestparasieten. Westrich (1989b) betwijfelt echter of *S. breviuscula* als koekoeksbij in aanmerking komt. Ook aan de opgaven van de knotswespen kan getwijfeld worden omdat deze twee soorten waarschijnlijk alleen bij metselbijen parasiteren (PEETERS ET AL. 2004).



Chelostoma rapunculi



Coelioxys kegelbijen

HN

Zwarte bijen met opvallende witte haarbanden of -vlekken op achterlijf, dat bij vrouwtje kegelvormig is. Vrouwtjes vallen in het veld op door hun langzame, speurende, vlucht. Lengte 7-16 mm.

Taxonomie

Michener (2000) onderscheidt 15 subgenera. Acht Nederlandse soorten behoren tot het subgenus *Coelioxys* s.s., *C. afra* behoort tot het subgenus *Allocoelioxys*. (AMIET ET AL. 2004, SCHWARZ ET AL. 1996, WARNCKE 1992B).

Verspreiding

Wereldwijd. Het genus omvat circa 350 soorten, waarvan er 200 uit Zuid-Amerika bekend zijn. In Europa 34 soorten (verspreidingskaarten in WARNCKE 1992B). In Nederland negen soorten.

Levenswijze

In navolging van de gastheren, *Megachile*-soorten, komen *Coelioxys*-soorten voor in habitats met dood plantaardig materiaal dat dient als nestelgelegenheid, zoals bosranden, kapvlakten, ruderale terreinen en tuinen. De Nederlandse soorten hebben, evenals hun gastheren, één generatie. Overwintering vindt plaats als prepop.

De meeste kegelbijen leven als broedparasieten bij soorten van het nauw verwante genus *Megachile*. Ook worden wel soorten uit de genera *Anthophora*, *Osmia* en *Trachusa* geparasiteerd. Een aantal niet-Nederlandse soorten heeft als gastheren soorten uit de genera *Euglossa* Latreille, 1837 (niet in Nederland), *Eucera*, *Tetraloniella* Ashmead, 1899 (niet in Nederland), *Centris* Fabricius, 1804 (niet in Nederland) en *Xylocopa* (MICHENER 2000). Bij *Coelioxys funeraria* Smith, 1854, een Noord-Amerikaanse soort, komen binnen dezelfde soort twee vormen voor die zich op verschillende gastheren richten (SCOTT ET AL. 2000).

Gedrag en ontwikkeling zijn gedetailleerd bestudeerd bij *Coelioxys rufocaudata* Smith, 1854 (niet in Nederland), een broedparasiet van *Megachile rotundata* (CARRÉ & PY 1981). Vermoedelijk lijkt deze soort in levenswijze op andere *Coelioxys*-soorten, waarover veel minder bekend is (WESTRICH 1989B). Onderstaande beschrijving is daarom op de informatie over *Coelioxys rufocaudata* gebaseerd.

De ontwikkeling kent vijf larvale stadia. Het derde larvenstadium heeft sterke kaken, om het gastheerei of de gastheerlarve en eventuele andere *Coelioxys*-larve(n) in het nest mee op te eten. Dat is bijzonder, want bij de meeste broedparasieten wordt de gastheerlarve door het *eerste* larvenstadium van de parasiet gedood. Het derde larvenstadium vertoont ook een specifiek gedrag: de larve beweegt zich omhoog door de proviand en opent en sluit voortdurend de kaken. Het gedraagt zich dus als een predator tegenover de gastheerlarve en andere *Coelioxys*-larven (GRAENICHER 1927, MICHENER 1953A, ROZEN & KAMEL 2006).

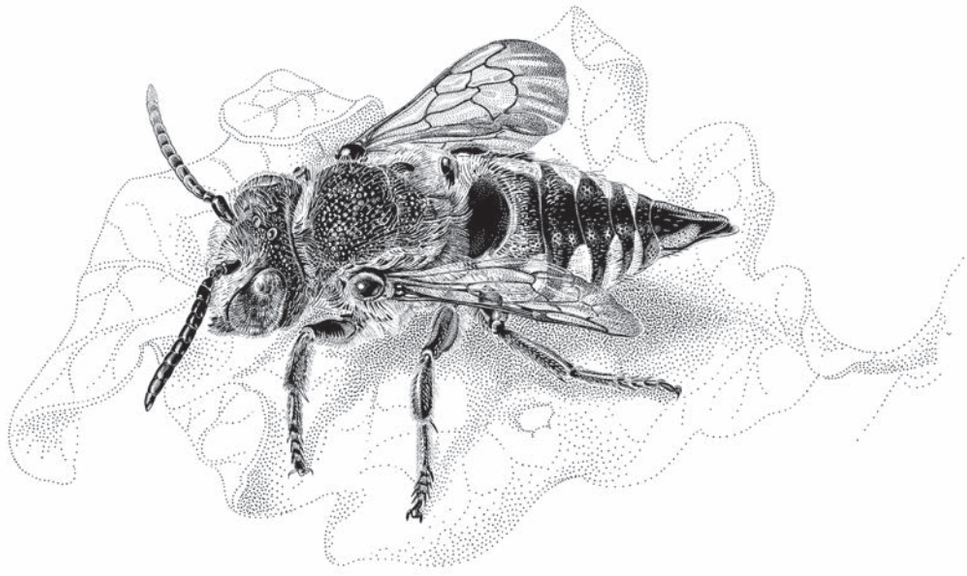
Het derde, vierde en vijfde stadium van de *Coelioxys*-larve eet pollen. Het vijfde stadium spint een cocon en verandert in een prepop, die in diapauze gaat. De ontwikkeling van ei tot prepop duurt 14-19 dagen. De prepop in de cocon overwintert en verpopt zich in de voorzomer tot pop, waaruit na een aantal dagen het imago tevoorschijn komt. Informatie over Amerikaanse soorten geeft een paar interessante aanvullingen. Het eerste stadium van *C. octodentata* Say, 1824 duurt maar circa 12 uur, vandaar dat het vaak over het hoofd is gezien. Bij deze soort heeft ook het tweede stadium kaken waarmee het de gastheerlarve kan doden. De eerste twee stadia blijven verbonden met de eischaal, die als anker dient. Vanaf het derde stadium treedt seksuele dimorfie op (BAKER 1971).

Carré & Py (1981) namen waar dat een geïnsemineerd vrouwtje op zoek gaat naar nog niet gesloten cellen van haar gastheer. Vanaf de open zijde duwt ze haar achterlijf de cel in. Met haar achterlijfspunt doorboort ze eerst de voedselvoorraad en maakt vervolgens een snede in de achterwand van de broedcel. Is de voedselvoorraad onvoldoende, dan legt ze geen ei. Anders legt ze een ei dat gedeeltelijk door de achterwand van de cel steekt en alleen met de kopzijde in contact staat met het voedsel. Regelmatig leggen meerdere *Coelioxys*-vrouwtjes hun ei in één gastheercel. Michener (1953), die de Amerikaanse behangersbij *Megachile brevis* Say, 1837 een aantal jaren bestudeerde, nam waar dat diens broedparasiet *Coelioxys octodentata* een aantal nesten in de gaten houdt. Telkens als er weer een nieuwe cel aan het nest werd toegevoegd, sloeg de parasiet toe. Dit verklaart waarom sommige nesten bijna volledig geparasiteerd zijn en andere helemaal niet.

Voor deze parasitaire bijen zijn bloemen alleen belangrijk als nectarbron. De bijen van dit genus zijn langtongig. dus ze bezoeken uitsluitend bloemen met diepliggende nectar.

Er is een intrigerende waarneming van de Amerikaanse wolzwever *Anthrax plato*, die tevoorschijn kwam uit een pop van een *Coelioxys*-soort (SCOTT & STRICKLER 1992). Diverse soorten wolzwevers zijn parasitoïden van bijenlarven en poppen. Dit is een aanwijzing dat de wolzweverlarve waarschijnlijk geen onderscheid maakt tussen de larve of pop van de gastheer of die van de broedparasiet.

Mannetjes worden regelmatig in slaaphouding aangetroffen: loodrecht hangend aan een stengel, die ze met hun kaken omklemmen.



▲ Duinkegelbij *Coelioxys mandibularis*, vrouwtje.

Coelioxys afra schubhaarkegelbij HN

Haarbanden op tergieten bij vrouwtje bestaan uit witte schubharen. Kaken rood. Sterniet 6 rood en met ingesneden rand, iets langer dan tergiet 6. Mannetje met onderbroken banden van witte schubharen op tergietranden; tergiet 7 met acht doorns. Lengte 7-9 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Klein-Azië en gematigde delen van Azië. In Europa van Oostzee tot in Zuid-Europa. In Midden-Europa plaatselijk.

In Nederland werden op 26 juni 2010 twee mannetjes gevangen in een stuifzandgebied bij Nieuw Bergen (LI) (SCHREVEN 2011B).





Habitat
Warmteminnende soort. In Hessen niet zeldzaam in zandgebieden (TISCHENDORF ET AL. 2009). In Nederland waarschijnlijk vooral in stuifzanden.

Levenswijze
Eén generatie. De Nederlandse mannetjes waren van 26 juni; in het buitenland vliegt de soort van juni tot in augustus.
De twee Nederlandse exemplaren werden op braam gevangen.
Een zeer waarschijnlijke koekoeksbij van *Megachile leachella* en *M. pilidens* (WESTRICH 1989B)

Coelioxys alata
kielstaartkegelbij

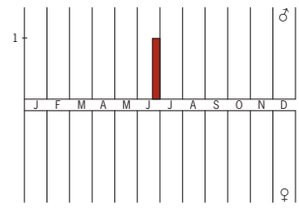
HN

Vrouwtje met sterk verbrede achterkant van sterniet 5, die van bovenaf goed zichtbaar is; clypeus en gezicht dicht roodgeel behaard; haarbanden op tergieten vaag. Mannetje met twee binnenste doornen van tergiet 6 aan beide zijden vergroeid tot één lange tweepuntige doorn; zijkanten van tergiet 2 met lange, smalle groeven; clypeus en gezicht met lange geelwitte tot bruingele beharing. Lengte vrouwtje 13-14 mm, mannetje 11-13 mm.

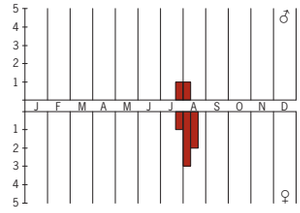
Verspreiding
Europa, Turkije, Rusland, China en Japan (Jelle Devalez pers. med.). Binnen Europa een Midden-Europese soort, die in België en Zuid-Nederland de westgrens van zijn areaal bereikt (PETIT 1969, WARNCKE 1981). In Noordrijn-Westfalen recent na 100 jaar afwezigheid weer gevonden (JAKUBZIK & CÖLLN 2007).
In Nederland werd de soort voor 1950 nog in Zuid-Limburg en Montferland gevonden. Pas in 2002 dook ze weer op, toen een mannetje en een vrouwtje bij Cadzand in Zeeuws-Vlaanderen werden gevonden (CALLE & JACOBUSSE 2008). In dit gebied bevindt zich een flinke populatie van *Megachile ligniseca*, een mogelijke gastheer. In 2003 werd de soort gevonden bij Nijmegen en in 2010 in de Groote Peel.

Habitat
De recente Nederlandse vondsten zijn afkomstig uit een duinstruweel (CJ eigen waarneming) en de rand van een elzen-iepenbos in het rivierengebied (Frank Kok pers. med.). Bogusch (2005a) vermoedt dat de soort een voorkeur heeft voor moerassen en andere vochtige biotopen. Het recente exemplaar in Noordrijn-Westfalen werd in een beekdal gevonden op de overgang van dalbodem naar dalwand (JACUBZIK & CÖLLN 2007). Elders in Europa is de soort ook in droge biotopen in de buurt van bos aangetroffen (Jelle Devalez pers. med).

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes en vrouwtjes verschijnen waarschijnlijk tegelijkertijd, maar er zijn meer waarnemingen van mannetjes nodig om dit te bevestigen (Jelle Devalez pers. med.).
Waarschijnlijk is *Coelioxys alata* een broedparasiet van *Megachile ligniseca*, aangezien beide soorten op dezelfde plaats en in dezelfde tijd worden aangetroffen. In oostelijk Rusland wordt *M. lapponica* als vermoedelijke gastheer beschouwd (Jelle Devalez pers. med.). Westrich (1989b) meldt *Anthophora furcata* als gastheer.



Coelioxys afra

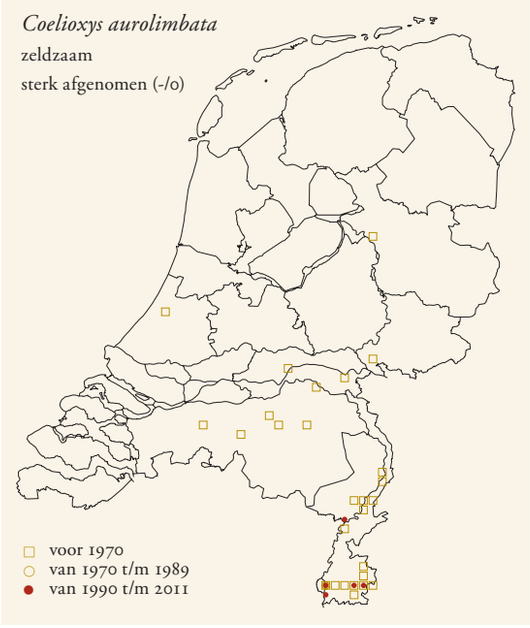


Coelioxys alata

Coelioxys aurolimbata
gouden kegelbij

HN

Vrouwtje met band van goudgele haren aan achterrand van sterniet 5; achterranden van tergiet 1-4 met volledige, beige haarbanden; tergiet en sterniet 6 bijna even lang; eindpunt tergiet 6 opwaarts gekruld. Mannetje met volledige witte haarbanden op tergiet 1-4 en zwarte tot zwartbruine sporen aan achterste schenen; sterniet 5 met lichtbruine tot grijze haarband. Lengte vrouwtje 11-16 mm, mannetje 11-14 mm.





▲ Gouden kegelbij *Coelioxys aurolimbata*, vrouwtje.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika, Klein-Azië en Centraal-Aziatische deel van voormalige USSR. In Europa overal ten zuiden van Zuid-Finland.
In Nederland tot 1980 aangetroffen in het rivierengebied, op de hogere zandgronden van Zuid-Nederland en in het heuvelland. Recent alleen bekend uit Limburg.

Habitat
Stroomdalgraslanden, dijken, spoorwegterreinen en tuinen. Opvallend vaak in stedelijke omgeving gevonden.

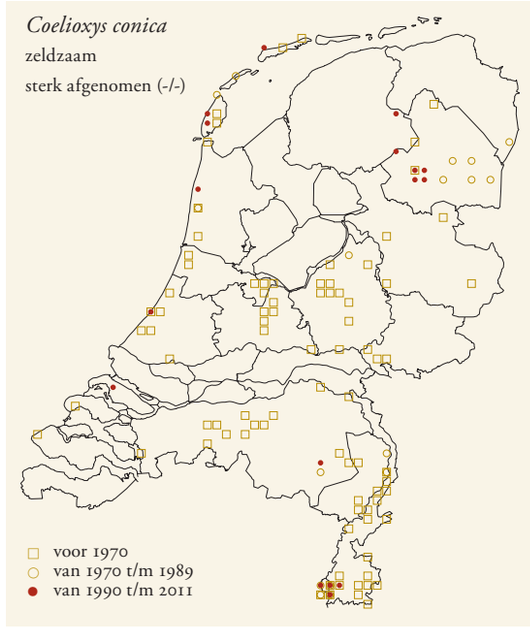
Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan de vrouwtjes.
De gastheer is waarschijnlijk *Chalicodoma ericetorum*.

Coelioxys conica heidekegelbij HN

Vrouwtje met tergiet en sterniet 6 tamelijk lang, sterniet 6 breder en langer dan tergiet 6, laatste derde deel van tergiet 6 sterk versmald. Mannetje met witte haarbanden aan achterranden van tergiet 2-5; tergiet 1 opzij lang, geelbruin behaard; sterniet 4 met inkeping in achterrand. Lengte vrouwtje 9-13 mm, mannetje 9-11 mm.
Deze soort werd tot voor kort *Coelioxyx quadridentata* (Linnaeus, 1785) genoemd, ook in Nederlandse literatuur.

Verspreiding
Europa en Aziatische deel van voormalige USSR. In Europa van Midden-Finland tot de Middellandse Zee.
In Nederland in de kustgebieden, op de hoge zandgronden en in het heuvelland.

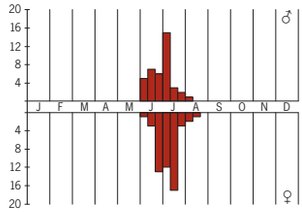
Habitat
Heide en duingraslanden.



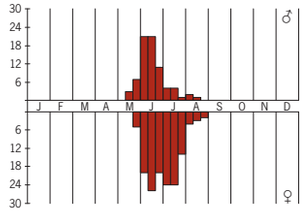
Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. *Anthophora furcata* is zeker een gastheer. Waarschijnlijk zijn *Megachile circumcincta* en *M. willughbiella* dat ook (WESTRICH 1989B). Van de Nieuwegiessen (1997) vermoedt *Megachile analis* als gastheer. Amiet et al. (2004) noemen *Anthophora plagiata* als mogelijke gastheer en Baldock (2008) nam een exemplaar waar in de buurt van een nestaggregatie van *A. quadrimaculata*.

Coelioxys conoidea grote kegelbij HN

Binnenspoor van achterscheen slank, gekromd en puntig, buitenspoor dik, recht en stomp. Vrouwtje met breed onderbroken witte haarbanden op achterranden van tergiet



Coelioxys aurolimbata

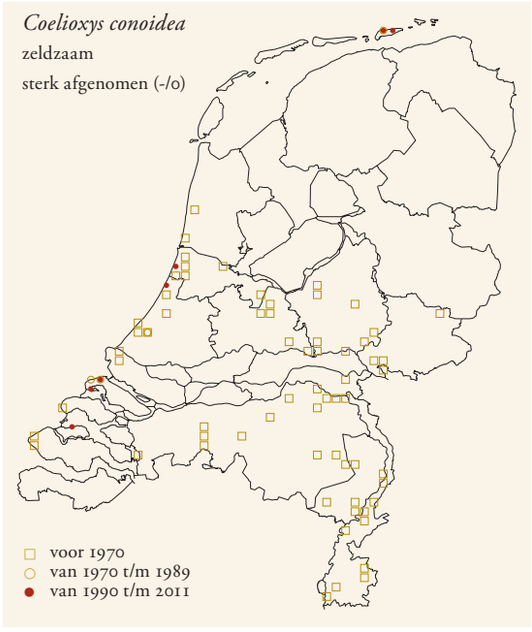


Coelioxys conica

1-5 en sterniet 2-5; sterniet 6 gelijkmatig lancetvormig toegespitst, langer en breder dan tergiet 6. Mannetje met breed onderbroken witte haarbanden langs achterranden van tergiet 1-5, alleen die op tergiet 5 is bruin; bovenste afgeronde doornen van tergiet 6 tweemaal zo breed als onderste; gladde achterrand van sterniet 4 met ronde insnijding; binnenste spoor van achterscheen lang en gekromd, buitenste dik en recht. Lengte vrouwtje 12-16 mm, mannetje 12-15 mm.

Verspreiding

Europa en Aziatische deel van voormalige USSR. In Europa overal ten zuiden van Zuid-Finland.
In Nederland tot 1980 aan de kust, op de hogere zandgronden in Midden- en Zuid-Nederland en in het rivierengebied. Sinds 1980 alleen gevonden op Schiermonnikoog (FR), langs de kust van Zuid-Holland en op het eiland Hompelvoet (ZH). De soort is dus samen met zijn gastheer *Megachile maritima* uit het binnenland verdwenen.

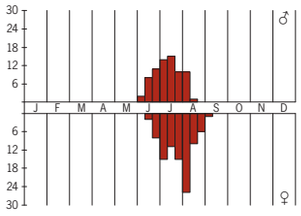


Habitat

Aan de kust houdt de soort zich op in de zeereep en het duinstruweel. In het binnenland in zandgebieden met een afwisseling van open zand en begroeiing.

Levenswijze

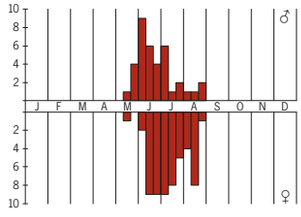
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Gastheren zijn *Megachile lagopoda* en waarschijnlijk *M. maritima*.



Coelioxys conoidea

Coelioxys elongata slanke kegelbij HN

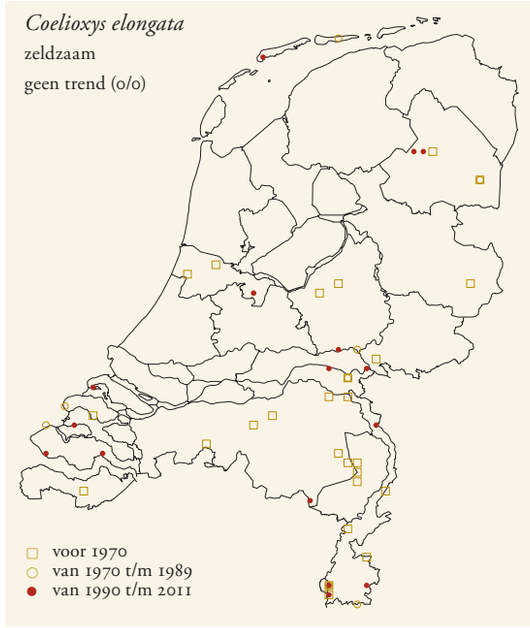
Tergiet 1-5 met onderbroken witte haarbanden. Vrouwtje met sterniet 6 slank en veel langer dan tergiet 6; achterrand van sterniet 6 vormt voor eindpunt aan beide kanten scherp tandje. Mannetje met tergiet 2 aan basis dicht en fijn gestippeld; kuiltje op tergiet 2 ovaal en tweemaal zo lang als breed. Lengte vrouwtje 12-14 mm, mannetje 11-12 mm.



Coelioxys elongata

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Kaukasus, Iran en Aziatische deel van voormalige USSR. In Europa overal ten zuiden van Zuid-Finland.
In Nederland aan de kust, op de hogere zandgronden en in het heuvelland.



Habitat

Aangezien de soort bij veel gastheren parasiteert, komt *C. elongata* in uiteenlopende biotopen voor. In Duitsland staat de soort bekend als een warmteminner van zandvlakten (SCHMID-EGGER ET AL. 1995) en spoorwegterreinen (CÖLLN ET AL. 2005).

Levenswijze

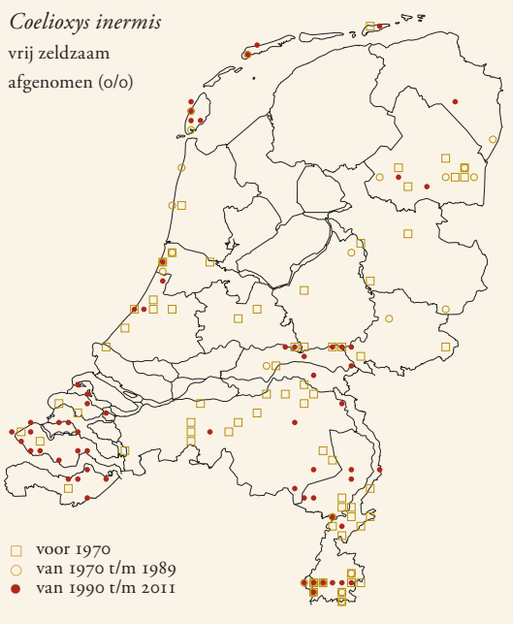
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. (Zeer) waarschijnlijke gastheren zijn *Hoplitis papaveris*, *Megachile centuncularis*, *M. leachella*, *M. ligniseca*, *M. maritima*, *M. pyrenaea* en *M. willughbiella* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, WESTRICH 1989B), mogelijk ook *M. circumcincta*. Voorzichtigheid met betrekking tot gastheerrelaties en habitat blijft echter geboden in verband met foute determinaties.

Coelioxys inermis gewone kegelbij HN

Vrouwtje met zwak geknikte kaken; sterniet en tergiet 6 lang en smal: sterniet 6 langer dan tergiet 6; rand van sterniet 6 met kleine zijtanden; sterniet 5 aan uiteinde afgerond, smaller dan sterniet 6 en randen kort behaard. Mannetje met antenneleden langer dan breed; sporen van achterscheen bruingeel. Lengte vrouwtje 9-12 mm, mannetje 9-10 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Kaukasus, Turkestan en Aziatische deel van voormalige USSR.
In Nederland verspreid over de zandgronden.





Gewone kegelbij *Coelioxys inermis*, mannetje.

Habitat
Ruderale terreinen, tuinen, kapvlakten en struik- en bosranden.

Levenswijze
Eén generatie, mogelijk in gunstige jaren twee. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes.
Zekere gastheren zijn *Megachile alpicola*, *M. centuncularis*, *M. genalis* en *Hoplitis papaveris*, (zeer) waarschijnlijke gastheren zijn *M. lapponica, M. leachella* en *M. versicolor* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, BLÜTHGEN 1925, WESTRICH 1989B).

Coelioxys mandibularis duinkegelbij

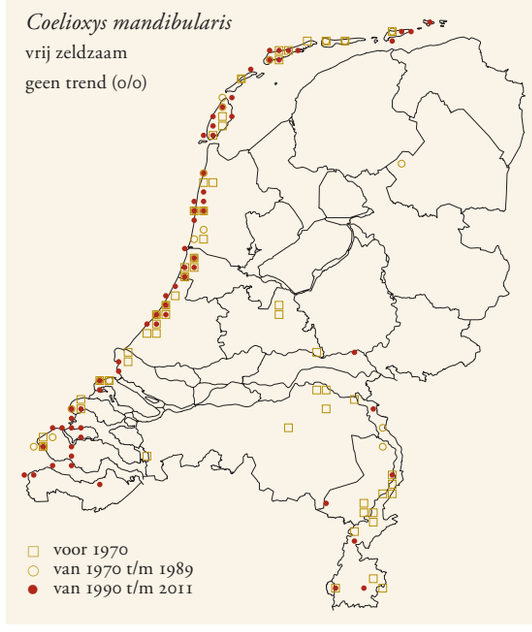
HN

Vrouwtje met sterk geknikte bovenkaak; sterniet en tergiet 6 lang; sterniet 6 langer dan tergiet 6; achterrand van sterniet 5 hoekig ingesneden; sterniet 5 lang behaard en even breed als sterniet 6.
Mannetje met antenneleden korter dan breed of even lang als breed; sporen van achterscheen meestal zwart tot donkerbruin. Lengte vrouwtje 9-12 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding
Europa en Aziatische deel van voormalige USSR.
In Nederland recent bijna alleen nog in de kustduinen, op vangsten bij Arnhem en in Limburg na. Vroeger vooral langs de Maas en hier en daar op de hoge zandgronden.

Habitat
Droge duingraslanden en zandverstuivingen.

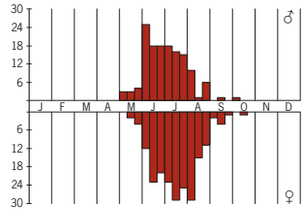
Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes.
Zekere gastheren zijn *Hoplitis leucomelana*, *H. papaveris*, *H. villosa*, *Megachile leachella* en *M. versicolor* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, JANZON & SVENSSON 1984, VOIGT 1997). (Zeer) waarschijnlijke gastheren zijn *Hoplitis ravouxi*, *Megachile centuncularis*, *M. circumcincta*, *M. genalis* en *M. maritima* (PETIT 1970, maar zie ook WESTRICH 1989B).



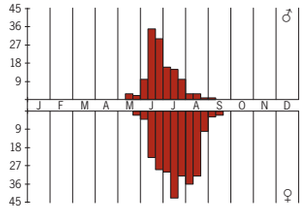
Coelioxys rufescens rosse kegelbij

HN

Vrouwtje met kort, breed sterniet 6, dat eindigt in drie korte punten; tergiet 6 zwak gekield; achterrand van tergiet 5 aan zijkant met duidelijk tandje. Mannetje met bruingele tot witte haarbanden op tergiet 2-4, die van tergiet 2 is onderbroken; boven kuiltje van tergiet 2 loopt zwakke groef; sterniet 4 met duidelijke inkeping aan achterrand; sporen van achterscheen donkerbruin tot geel. Lengte vrouwtje 11-15 mm, mannetje 11-13 mm.

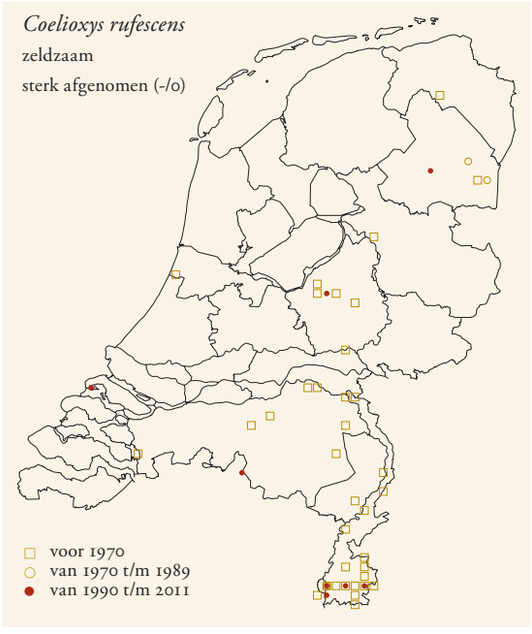


Coelioxys inermis



Coelioxys mandibularis

Verspreiding
Europa, oostelijk tot in China, Algerije.
In Nederland aan de kust, op de hogere zandgronden en in het heuvelland.



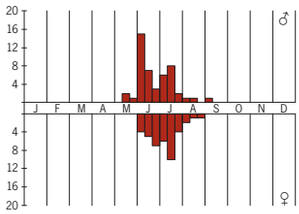
Habitat
Bosranden en graslanden.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes.
De soort is gespecialiseerd op sachembijen *Anthophora*. Zekere gastheer is *A. fulvitarsis* (Friese, 1923) (niet in Nederland). Zeer waarschijnlijke gastheer is *A. furcata*; Ostrauskas (2002) vond deze soort massaal in aardappelvelden in Litouwen samen met *C. rufescens*. Waarschijnlijke gastheren zijn verder *Anthophora quadrimaculata* en de uit Nederland verdwenen soorten *A. bimaculata*, *A. borealis* en *A. plagiata.* Warncke (1992b) noemt ook *A. plumipes.* In Engeland parasiteert *C. rufescens* waarschijnlijk ook bij *Megachile centuncularis*, *M. circumcincta*, *M. leachella* en *M. willughbiella* (BALDOCK 2008).

Colletes zijdebijen

TP

Zwarte tot bruine, dicht geelgrauw behaarde bijen, meestal met brede, lichtgekleurde haarbanden op achterlijf. Tweede teruglopende ader in voorvleugel met s-vormig verloop. Basis van propodeum over de breedte met smalle zone van reeks lengtekielen. Vrouwtje met rolrond, spits toelopend achterlijf zonder pygidium en haarborstels. Karakteristiek is ook de korte tweelappige tong. Zijdebijen verspreiden een duidelijke citroengeur als ze worden vastgepakt. De meeste mannetjes van zijdebijen zijn gemakkelijk te onderscheiden aan de specifieke vorm van sterniet 7, die in alle determinatietabellen worden afgebeeld.



Coelioxys rufescens

Colletes-soorten worden vaak verward met *Andrena*-soorten. Naast het ontbreken van bovenstaande kenmerken zijn *Andrena*-vrouwtjes minder cylindrisch gebouwd, hebben meestal duidelijke ooggroeven (fovea facialis), een pygidium, en dragen veelal het stuifmeel in haarborstels aan de achterpoten. Ook geeft het vrij specifieke bloembezoek van de vrouwtjes aanknopingspunten voor het onderscheiden van soorten uit beide genera. Lengte 7-16 mm.

Taxonomie
Noskiewicz (1936) onderscheidt vier subgenera en verdeelt het grootste subgenus *Colletes* s.s. in 26 soortgroepen. Hij onderscheidt nog niet de vrij recent afgespliste soorten *Colletes halophilus* en *C. hederae*, maar alle negen Nederlandse soorten behoren volgens hem tot het subgenus *Colletes* s.s. en vallen daarbinnen uiteen in vijf soortgroepen: de *clypearis*-groep (*C. impunctatus*), de *cunicularius*-groep (*C. cuniculatus*), de *fodiens*-groep (*C. daviesanus*, *C. fodiens*, *C. similis*), de *marginatus*-groep (*C. marginatus*) en de *succinctus*-groep (*C. halophilus*, *C. hederae* en C. *succinctus*). Deze vijf soortgroepen kunnen volgens Kuhlmann et al. (2009) worden verdeeld over drie subgenera: de *succinctus*-groep valt onder *Colletes* s.s., de *cunicularius*-groep onder *Pachycolletes* Bischoff, 1954 en de *clypearis*-groep samen met de *marginatus*-groep en de *fodiens*-groep onder het subgenus *Simcolletes* Warncke, 1978. Deze laatste opvatting wordt in dit boek gevolgd.

Verspreiding
Alle werelddelen maar niet in Antarctica, Zuidoost-Azië en Australië. Wereldwijd meer dan 470 soorten, met de grootste soortenrijkdom in droge delen van Zuid-Amerika, Centraal-Azië, het Midden-Oosten en het westen van Zuid-Afrika (KUHLMANN ET AL. 2009). In Nederland negen soorten.

Levenswijze
Alle Nederlandse soorten hebben één generatie per jaar. In Nederland kennen we één voorjaarssoort (*C. cunicularius*), een aantal zomersoorten en drie soorten die vanaf de nazomer tot in de herfst actief zijn. Overwintering als larve, prepop of imago.
Mannetjes patrouilleren boven de nestplaatsen en langs vliegplanten op zoek naar maagdelijke vrouwtjes. In grote nestaggregaties van bijvoorbeeld *Colletes cunicularius*, *C. halophilus* en *C. succinctus* strijden vaak diverse mannetjes in een paringsbal rond een vers uitgeslopen vrouwtje. Soms worden de verse vrouwtjes door de mannetjes tegemoet gegraven. De paring heeft direct na het uitsluipen van het vrouwtje plaats en duurt 2-11 minuten.
Bijna alle Nederlandse zijdebijen nestelen in de grond, behalve *Colletes daviesanus*, die in allerlei holten nestelt. Het nest bestaat uit een hoofdgang en onvertakte zijgangen. De zijgangen eindigen meestal in enkele of een serie achter elkaar liggende broedcellen. Deze lineaire nestbouw doet denken aan die van nestbewoners in takken of stengels. Tijdens het graafwerk met hulp van de kaken produceren de bijen een zoemgeluid. De vrouwtjes bekleden de binnenkant van de broedcellen met een doorzichtig, flinterdun, waterdicht, zijdeachtig laagje (zie foto), waarvan ze de be-





◀◀ Een kluwen paringsbeluste mannetjes van de schorzijdebij *Colletes halophilus* strijdt om een vers uitgekomen vrouwtje.

▲ Uitgegraven broedcel van de schorzijdebij *Colletes halophilus*, met voedselvoorraad en ei. Het zilverwitte, zijdeachtige omhulsel van de broedcel, waaraan zijdebijen hun naam danken, is duidelijk te zien.

standdelen produceren in de Dufourklier in hun achterlijf en in de kaakklieren. De broedcelbekleding bestaat uit twee hoofdcomponenten: een polyester matrix met zijdeachtige vezels die eiwitten bevatten (BELISLE ET AL. 2011). Deze uitscheidingen worden met de tong uitgesmeerd over de binnenkant van een nieuwe broedcel, wellicht gemengd met uitscheidingen van de kaakklieren die de polymerisatie van de stoffen uit de Dufourklier in gang zetten. Over de precieze gedragingen en de werking van de secreties zijn de meningen verdeeld (ALBANS ET AL. 1980, BATRA 1980, HEFETZ ET AL. 1979, TORCHIO ET AL. 1988). Als de broedcel is geproviandeerd lijkt het geheel op een plastic zakje met daarin stuifmeel en ei. Het zijdeachtige laagje bestaat in feite uit twee laagjes: een fragiele buitenlaag en een stevige binnenlaag, die ongeveer 1 mm uiteen liggen. Tussen deze twee 'enveloppen' lopen diverse zijden draden. Bij soorten die een broedcel bouwen aan het eind van een zijgang, ligt de broedcel met de ingang een beetje schuin omhoog, of staat verticaal in de zijgang. Voordat de broedcel met een zandprop wordt gesloten wordt eerst het uiteinde van het binnenste zijdelaagje over de celopening gevouwen. Daarna volgt nog een ingewikkeld vouw- en bouwproces van zijdevliezen, met daartussen een open ruimte, om de broedcel te sluiten. De broedcel heeft een soort vliezige hals die uitsteekt en die opgevuld wordt met zand, waarna ook de zijgang wordt dichtgeschoven met zand (ROZEN & FAVREAU 1968, TORCHIO 1965). Bij soorten die een rij broedcellen achter elkaar bouwen (lineair) in een holte zien de broedcellen er iets anders uit en ontbreekt bijvoorbeeld de vliezige hals (ALMEIDA 2008A, ESSER 2005, TORCHIO & BURDICK 1988, TORCHIO ET AL. 1988).

Het stuifmeel wordt meestal in de haarborstels van de achterschenen en de korfjes aan de onderkant van de achterdijen en de zijkanten van het propodeum getransporteerd. Diverse uitheemse *Colletes*-soorten hebben extra aanpassingen om pollen te verzamelen van bloemen met een smalle bloembuis, bijvoorbeeld aangepaste haren op de voorpoten, de clypeus of de buik (MÜLLER 1995, MÜLLER & KUHLMANN 2003, NEFF 2004). Bij een aantal zijdebijen in Zuid-Afrika zien we een reductie van de verzamelharen aan de poten die waarschijnlijk samengaat met pollentransport in de krop (KUHLMANN 2006).

Müller & Kuhlmann (2008) analyseerden het stuifmeel van vrouwtjes van 60 *Colletes*-soorten uit museumcollecties. Daarvan bleken 26 soorten oligolectisch en 34 soorten polylectisch. Tot de vijf meest polylectische soorten behoren *C. cunicularius* en *C. impunctatus*. Ook bleken zowel *C. hederae* als *C. succinctus* meer flexibel in hun pollenkeuze dan tot op heden werd aangenomen (zie betreffende soortbesprekingen).

De pollen-nectarmassa in de broedcel is zeer vochtig tot min of meer vloeibaar, zoals bij maskerbijen *Hylaeus*, en wordt dus niet in de vorm van een pollenbroodje gemaakt. Het ei wordt niet op de pollenmassa gelegd maar meestal aan de bovenkant van de broedcelwand gehecht. Een paar dagen na het uitkomen eet de larve van de voedselbrij, vervolgens kruipt ze er voor een half jaar in weg (diapauze) om pas in de lente opnieuw te gaan eten. De verpopping en ontwikkeling tot volwassen dier vinden meestal (behalve bij *C. cunicularius*) plaats vlak voor het uitkomen van de dieren. Van ten minste 13 *Colletes*-soorten zijn de larven beschreven en van vijf soorten tevens de pop (MCGINLEY 1981, 1989, MURAO & TADAUCHI 2005).

Op een enkele uitzondering na treden als koekoeksbijen soorten van het genus *Epeolus* op. Andere broedparasieten zijn bijvoorbeeld dambordvliegen van het genus *Miltogramma* en de oliekever *Stenoria analis.*

De mannetjes slapen, vaak in kleine groepen, in zelfgegraven holten in de grond of op bepaalde planten.

De citroengeur die *Colletes*-bijen afscheiden wanneer ze worden vastgepakt, wordt veroorzaakt door een stof waarvan de biologische betekenis nog onduidelijk is (BERGSTRÖM & TENGÖ 1978, HEFETZ ET AL. 1979, RAJOTTE 1979).

Colletes cunicularius grote zijdebij TP

Grootste en vroegst vliegende zijdebij in ons land. Iets groter dan honingbij, wollig donkerbruin behaard en zonder duidelijke haarbandjes op achterlijf. Wordt soms voor honingbij of zandbij *Andrena* aangezien. Mannetje gemakkelijk aan vorm van genitaal te onderscheiden. Lengte 11-15 mm.

Diverse ondersoorten, zoals *C. cunicularius celticus* O'Toole, 1974, vallen volgens Kuhlmann (2000) binnen de variatiebreedte van de soort en worden ook hier niet apart onderscheiden.



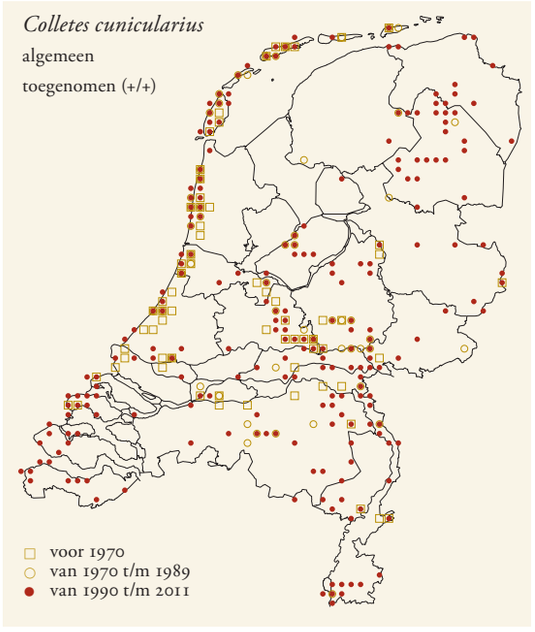
Parende grote zijdebijen
Colletes cunicularius.

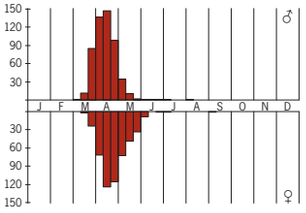
Verspreiding

Europa en Siberië (Altai). In Europa van Finland tot Spanje en Griekenland en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland vroeger vooral gevonden in de duingebieden langs de gehele kust, en in plassen- en rivierengebieden. De laatste decennia duidelijk toegenomen en tegenwoordig ook in andere delen van het binnenland.

Habitat

Typische pionier van zandige vlakten met wilgen binnen vliegbereik. Gevonden op opgespoten terreinen, in mergelgroeven, zandafgravingen, duingebieden, stuifzand- en heidegebieden, rivierdijken en andere zandige of lemige terreinen, ook in stedelijke omgeving.





Colletes cunicularius

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering als imago, soms als prepop. Mannetjes patrouilleren massaal over de nestplaatsen waar vrouwtjes uit de grond komen kruipen. Vaak patrouilleren ze slechts boven een deel van de nestplek (PEAKALL & SCHIESTL 2004). De paring heeft direct na het tevoorschijn komen van het vrouwtje plaats en duurt 2-11 minuten (O'TOOLE & RAW 1991, PEAKALL & SCHIESTL 2004). Het vrouwtje paart één keer. Soms worden verse vrouwtjes door mannetjes tegemoet gegraven (BERGSTRÖM & TENGÖ 1978, LARSEN ET AL. 1986). Vaak vormen diverse mannetjes samen een kluwen rond een vers uitkomend vrouwtje.
Graaft zelf nesten in de grond, soms in zeer grote groepen bij elkaar met een dichtheid tot 30 nesten per m^2 (O'TOOLE & RAW 1991). Door het uitgraven van de hoofdgang ontstaat rond de nestingang een klein zandhoopje met zijdelings daarin de nestingang. Deze blijft tijdens de gehele nestbouwtijd open. Het nest bestaat uit een langzaam aflopende hoofdgang met een doorsnede van 9 mm. Daarna volgt een horizontaal deel dat begint op een diepte van 12-28 cm onder het oppervlak. Vanuit het horizontale deel worden straalsgewijs min of meer horizontale zijgangen van 2-6 cm gegraven. De zijgangen eindigen in een holle kamer waarin één broedcel wordt gebouwd (MALYSHEV 1927B, WESTRICH 1989A). Anderen vermelden een nestgang tot op 45-55 cm diepte met broedcellen aan het eind van zijgangen. De zijgangen zijn geconcentreerd in het laatste kwart van de nestgang en de afstand tussen de diepste en dichtst bij de oppervlakte gelegen broedcel is slechts 4-8 cm (EDWARDS 1997). Per nest werden maximaal zes broedcellen aangetroffen. De soort bouwt soms twee nesten. O'Toole & Raw (1991) geven een schets van een dwarsdoorsnede van een nest. Voor meer details over de nestbouw, zie Malyshev (1927b) en Westrich (1989a).
Het ei is 3,1 mm lang en iets gebogen. Het ei wordt met het dikke eind aan het plafond van de broedcel vastgehecht op een afstand van 1,5-2 mm van het vrij vloeibare mengsel van nectar en stuifmeel. Tussen eileg en het uitkomen van de larve liggen ongeveer vijf weken. De jonge larve blijft de eerste 3-4 dagen aan het plafond hangen en kruipt daarna op de voedselvoorraad. Kort voordat de gehele voedselvoorraad is verteerd begint de larve te 'poepen' en bedekken de uitwerpselen al snel de gehele binnenzijde van de broedcel, die daardoor ondoorzichtig wordt. De larve richt zich daarna met de kop naar het deksel van de broedcel. Na de verpopping liggen de eerste jonge zijdebijen al in augustus in de broedcel. Voor meer details over de ontwikkeling, zie Malyshev (1927b).
Polylectisch, vaak op wilgen (MÜLLER & KUHLMANN 2008). In de kustduinen en op enkele binnenlandse stuifzanden vooral op kruipwilg. Vrouwtjes in ons land ook regelmatig op paardenbloem. Nestplaats en foerageerplaatsen van deze grote soort kunnen ver uit elkaar liggen.
In tegenstelling tot andere *Colletes*-soorten heeft *C. cunicularius* geen viltbij van het genus *Epeolus* als koekoek, maar de grote bloedbij *Sphecodes albilabris* (ALFKEN 1912A, MALYSHEV 1923A, VAN DER VECHT 1928A).

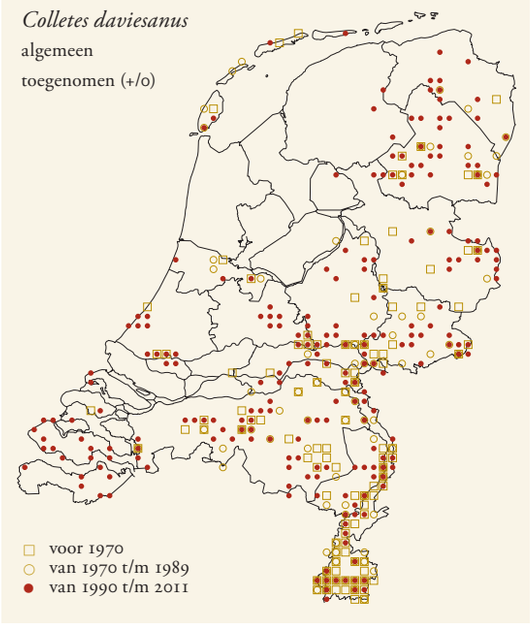
Colletes daviesanus wormkruidbij

TP

Kop en borststuk licht roodbruin behaard, achterlijf met dichte, witgrauwe haarbanden. Tergiet 1 tussen de punctering glad. Mannetje gemakkelijk aan vorm van genitaal te onderscheiden. Te verwarren met *Colletes fodiens* en *C. similis*, die ook op boerenwormkruid kunnen worden aangetroffen. Lengte 7-10 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa van Zweden en Finland tot Italië en Macedonië en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland algemeen op de hogere zandgronden. Buiten het kustgebied is dit de meest algemene zijdebij in ons land. Recent ook steeds meer in het westen van het land gevonden.



Habitat

Pioniersoort van verticale structuren in allerlei landschappen, zoals steile wanden ontstaan door wind- of watererosie of door menselijke activiteit, muren, wortelkluiten van omgevallen bomen, etc. Van alle zijdebijen wordt deze soort het meest in stedelijke omgeving, zoals parken en tuinen, aangetroffen.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering als prepop, verpopping pas in mei of juni.
Nestelt vaak in grote groepen (meer dan duizend nesten) bij elkaar. In oude (zandstenen) muren kan dit soms forse schade veroorzaken (SCHELOSKE 1974). Het nest is lineair van vorm en bestaat uit een hoofdgang met een doorsnede van 5-7 mm met aan het eind soms vertakkingen. De hoofdgang kan tot 20 cm lang zijn, maar is meestal niet langer dan 6 cm, en bevat dan een enkele of twee tot zes achter elkaar gelegen broedcellen (MADER 1980, 1981A, 1981B, 1982, 1999, SCHELOSKE 1974). De vrouwelijke broedcellen worden het eerst gebouwd. Bij goed weer wordt één broedcel per dag gebouwd en geproviandeerd. Een vrouwtje maakt gemiddeld 18 broedcellen verdeeld over twee à drie nesten. Bij een deel van de nesten worden ook lege cellen aangelegd, die vermoedelijk voor de thermoregulatie dienen (ESSER 2005). Dezelfde nestplaatsen worden vaak jaren achter elkaar gebruikt en worden in de loop van de tijd ook door steeds meer andere bijen en wespen en hun parasieten bewoond (SCHELOSKE 1974).
De broedcellen bevatten een deegachtige mix van pollen en nectar, die lang niet zo vloeibaar is als bij *C. cunicularius*. De larve is beschreven door Semichon (1936).
Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, subfamilie Asteroideae, met name boerenwormkruid. In Nederland zijn daarnaast bloembezoekende vrouwtjes waargenomen op onder andere duizendblad, guldenroede en kamille (MÜLLER & KUHLMANN 2008; databestand EIS-Nederland). Volgens Westrich (1989b) wordt boerenwormkruid pas in de tweede helft van de vliegtijd de belangrijkste pollenbron. De vrouwtjes bezoeken op boerenwormkruid meer bloemen per tijdseenheid dan andere bijen (ESSER 2005). De afstand tussen nestplaats en foerageerplek bedraagt vaak 1-2 km; 2225 m is de grootste gemeten afstand (ESSER 2005). Van der Zanden (1981) trof tijdens guur weer gezelschappen van tot 25 mannetjes op margrieten.
Koekoeksbij is *Epeolus variegatus*. Andere broedparasieten zijn de dambordvlieg *Miltogramma punctata* en de wolzwever *Bombylius minor*; deze laatste is gekweekt uit de nesten (BLAIR 1920). Sterfte in de nesten in een Duitse populatie als gevolg van onder andere parasitering bedroeg 45-65% (ESSER 2005).

Colletes fodiens duinzijdebij

TP

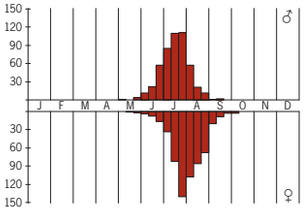
Vrouwtje valt op door relatief brede haarbanden op achterlijf. Mannetje gemakkelijk aan vorm van genitaal te onderscheiden. Te verwarren met *Colletes daviesanus* en *C. similis*, die ook op composieten kunnen worden aangetroffen. Lengte 8-11 mm.
Dit is de enige soort van de zijdebijen in ons land waarbij ondersoorten worden onderscheiden. Noskiewicz (1936), Warncke (1978) en Kuhlmann (2000) onderscheiden naast de nominaatvorm, die in ons land vliegt, nog twee ondersoorten aan de randen van het areaal: *C. fodiens hispanicus* Noskiewicz, 1936 en *C. fodiens kirgisicus* Radowszkowski, 1868.

Verspreiding

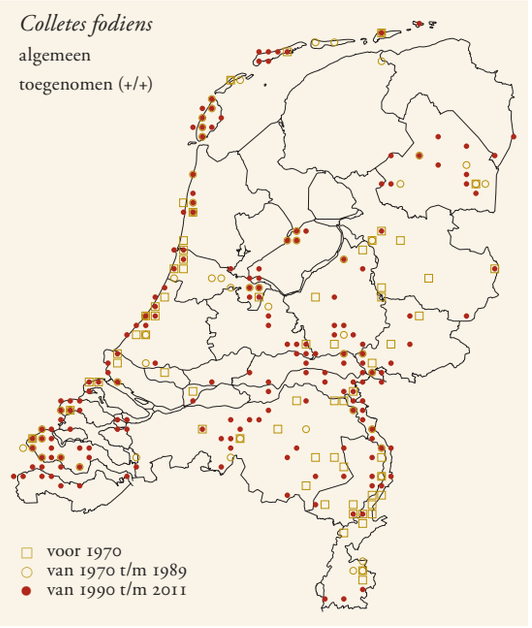
Europa en gematigde delen van Azië tot in Siberië. In Europa van Zuid-Zweden en Finland tot in Spanje en van Groot-Brittannië tot in Rusland.
In Nederland verspreid over het gehele kustduingebied, op de hogere zandgronden en op opgespoten terreinen in andere regio's.

Habitat

Uitsluitend in zandige gebieden als duinen, heide- en stuifzandgebieden, zandgroeven, schrale graslanden, bermen en ruderale terreinen.



Colletes daviesanus



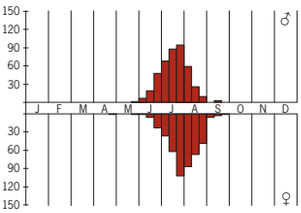
Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als prepop.
Het vrouwtje graaft zelf haar nesten in de grond.
Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, subfamilie Asteroideae (MÜLLER & KUHLMANN 2008). In Nederland het meest waargenomen op boerenwormkruid en jacobskruiskruid, maar ook meermaals aangetroffen op kamille en heelblaadjes.
Als zeer waarschijnlijke koekoeksbij is *Epeolus variegatus* bekend.

Colletes halophilus schorzijdebij

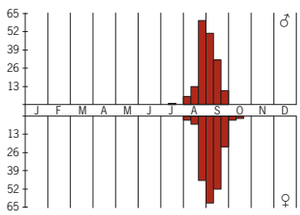
TP

Achterlijf met duidelijke haarbandjes en eerste achterlijfssegment meestal met iets roodbruine achterrand. Nauw verwant aan *Colletes succinctus* en *C. hederae*. Verschilt van *C. succinctus* door de doffe, gereticuleerde galea en van *C. hederae* door meestal wittere haarbandjes op achterlijf en gemiddeld iets kleinere lichaamslengte. Voor meer verschillen met *C. hederae*, zie de tabel van Smit (2009). Lengte 11-14 mm.
Verhoeff (1943) beschreef deze soort aanvankelijk als ondersoort van *C. succinctus* uit voormalig natuurgebied De Beer (ZH; nu Europoort). Verhoeff was op het spoor gezet door een aantal grote dieren uit Zeeburg bij Amsterdam (NH), gevangen in september 1907 en 1911 door J.Th. Oudemans, en waarnemingen van afwijkend bloembezoek in Nederland en Engeland (VAN LITH 1937B, RICHARDS 1937). In de daaropvolgende decennia werden steeds meer vindplaatsen van deze 'ondersoort' gemeld en werden meer verschilkenmerken met *C. succinctus* ontdekt, wat ertoe geleid heeft dat men *C. halophilus* inmiddels als zelfstandige soort opvat (GUICHARD 1974, HAESELER 1977, KUHLMANN ET AL. 2007, LEFEBER 1974A, MANNING 1955, PETIT 1975A, WESTRICH 1989B, YARROW 1954, VAN DER ZANDEN 1961).

Verspreiding
Europa. Kustgebieden van Ierland, Groot-Brittannië, Frankrijk, België, Nederland en Duitsland (KUHLMANN ET AL. 2007).

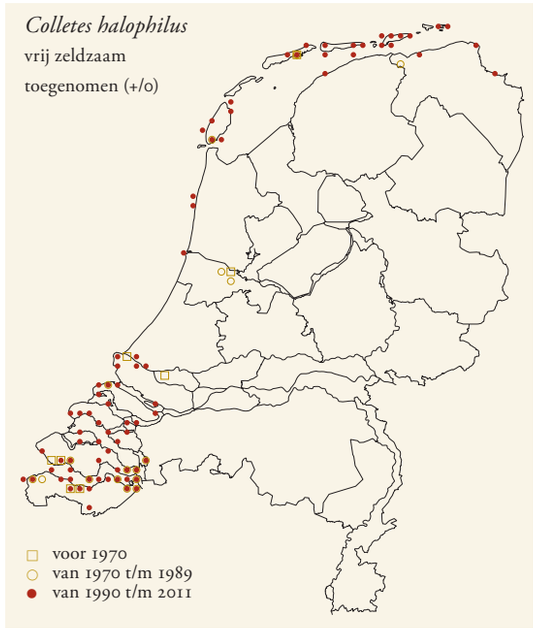


Colletes fodiens



Colletes halophilus

Gezien het kleine areaal draagt Nederland een internationale verantwoordelijkheid voor deze soort.
In Nederland is de verspreiding geconcentreerd in twee gebieden: rond de Waddenzee en in het Deltagebied, waar grote populaties van zulte groeien. In het tussenliggende gebied is de soort recent gevonden bij IJmuiden (NH) en Schoorl (NH). De populaties bij Amsterdam, waar J.Th. Oudemans de soort in 1907 en 1911 vond (VERHOEFF 1943), waren waarschijnlijk van tijdelijke aard.



Habitat
Schor- en kweldergebieden met grote groeiplaatsen van zulte, in combinatie met voldoende zandige bodem om in te nestelen. Nestelt zowel op horizontale als verticale, zandige plekken van duinen, dijken, greppels of opgespoten terreinen, zoals in het Verdronken Land van Saeftinghe (ZE) en in het Eemshavengebied (GR) (ANONYMUS 2007, CALLE & JACOBUSSE 2008). Ook zijn nesten gevonden tussen keien van een oprit tegen een dijk (LEFEBER 1979B) en tussen straatstenen (DE KRAKER 2008).

Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in groepen, soms met vele duizenden exemplaren. Van Lith (1937a) gaf een zeer uitgebreide beschrijving van de nestbouw. De hoofdgang met een lengte van enkele decimeters liep schuin naar beneden tot ongeveer 10 cm diepte. Daar lagen groepjes van 8-10 broedcellen op gelijke diepte en in twee onregelmatige rijtjes op ongeveer 1,5-2 cm van elkaar. Waarschijnlijk had de bij vanuit de hoofdgang in twee richtingen schuin naar beneden gegraven. De zijgangen waren steeds volgestopt met zand en klei (zie tekening in Van Lith 1937a: 307). Volgens Edwards (1997) is de nestbouw gelijk aan die van *Colletes succinctus*: een cluster van 5-6 broedcellen, die radieert vanaf het eind van een korte, gedraaide gang. De broedcellen worden een voor een vanuit een centrale gang in een trosvormige cluster gebouwd (SOMMEIJER 2009, SOMMEIJER





◀◀ Een steilwandje met nesten van de schorzijdebij *Colletes halophilus*, aan de rand van een kwelder.

◀ Schorzijdebij *Colletes halophilus*, vrouwtje bij nestopening.

ET AL. 2012); de meeste cellen bevonden zich op een diepte van 20-30 cm onder de grond. De broedcellen waren volgens Van Lith (1937a) over een afstand van 15-17 mm lengte en een doorsnede van 6-8 mm bekleed met een dun, zijdeachtig glanzend en doorschijnend vliesje. De broedcel was afgesloten door eenzelfde vlies in verschillende laagjes boven elkaar met kleine onderlinge tussenruimten en een totale dikte van ongeveer 2 cm. Tussen broedcellen van mannetjes en vrouwtjes bestaan vrij duidelijke verschillen in hoogte, diameter en gewicht (ROOIJAKKERS & SOMMEIJER 2009).

Het ei is met het achtereind aan de broedcelwand vastgehecht op een afstand van circa 1 mm van de voedselvoorraad, bestaande uit stuifmeel en nectar. Het ei, dat in horizontale stand boven de voedselbrij hangt, komt na enkele dagen tot een week uit. De jonge larve blijft nog enkele dagen met het achterlijf aan de celwand vastzitten en hangt met de kop schuin naar beneden in de voedselbrij. Daarna laat de larve los en drijft in gekromde houding bovenop het voedsel. Overwintering van de halfvolgroeide larven vindt plaats toen ze ongeveer 4 mm lang en iets meer dan 1 mm dik waren. Na de winter eten de larven verder en ze verpoppen voordat de volwassen dieren begin augustus weer verschijnen. De bijna volwassen larven smeren de broedcelwand dicht met de laatste resten van het voedsel, zodat deze bijna ondoorzichtig wordt (VAN LITH 1937A, SOMMEIJER 2009, SOMMEIJER ET AL. 2012).

Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, subfamilies Asteroideae en Cichorioideae (MÜLLER & KUHLMANN 2008). In ons land zijn vrouwtjes vooral aangetroffen op zulte (SOMMEIJER ET AL. 2009), meermaals op akkermelkdistel (LEFEBER 1974A, RAEMAKERS 2000) en incidenteel op peen (LEFEBER 1974A) en diverse planten uit andere families, waarop waarschijnlijk alleen of met name nectar wordt verzameld (CALLE & JACOBUSSE 2008). Ook uit analyse van stuifmeel dat vrouwtjes bij zich dragen blijkt dat zulte in Nederland de belangrijkste plant voor deze bij is. Daarnaast is vooral stuifmeel aangetroffen van akkermelkdistel en van andere composieten zoals heelblaadjes, jacobskruiskruid en diverse planten uit andere families, zoals kruisbloemen en watermunt (NEVE 2003, PETIT 1975A, SOMMEIJER ET AL. 2009, WESTRICH 1989B; Kees de Kraker pers. med.). Het menu van zowel de volwassen dieren als de larven varieert zowel in ruimte en tijd als per individu en populatie. Ook elders in Europa is bezoek aan uiteenlopende planten bekend (HAESELER 1978, MANNING 1955, PETIT 1975A, RICHARDS 1937). Mogelijk worden bijen die als larve stuifmeel van akkermelkdistel krijgen groter dan bijen die als larve stuifmeel van zulte krijgen (RAEMAKERS 2000).

Mannetjes slapen soms in groepen ter grootte van een dozijn op grashalmen (EDWARDS 1997).

De koekoeksbij in het zuidwesten van Nederland is *Epeolus tarsalis*. Guichard (1974) trof in Engeland *Epeolus variegatus* en de dambordvlieg *Miltogramma punctata* bij de nesten. Ook in Zeeland wordt *Epeolus variegatus* sinds 2005 steeds vaker in nestgroepen van *Colletes halophilus* waargenomen (CALLE & JACOBUSSE 2008).

Colletes hederae klimopbij

TP & LC

Achterlijf met duidelijke haarbandjes en eerste achterlijfssegment meestal met iets roodbruine achterrand. Nauw verwant aan *Colletes halophilus* en *C. succinctus*. Verschilt van *C. succinctus* door doffe, gereticuleerde galea, van *C. halophilus* door meestal iets gelere haarbandjes op achterlijf en gemiddeld grotere lichaamslengte. Voor meer verschillen met *C. halopilus*, zie de tabel van Smit (2009). Lengte 8,5-14,5 mm.

Colletes hederae werd pas in 1993 voor het eerst onderscheiden van de verwante *Colletes*-soorten (SCHMIDT & WESTRICH 1993).

Verspreiding

Europa. Van Nederland tot Noord-Spanje en Sardinië en van Zuid-Engeland tot in Griekenland en Turkije. Vereecken et al. (2009) geven een recente areaalkaart.

In Nederland in 1997, 1998 en 1999 voor het eerst gevangen in en rond Maastricht (LI) (ANONYMUS 2000, LEFEBER 1998B). In 2003 werd de soort op drie plaatsen in Zeeuws-Vlaanderen ontdekt (CALLE 2004), alsmede in Maasbracht in Midden-Limburg (ANONYMUS 2004). In 2004 volgden vondsten in Gronsveld (LI) (ANONYMUS 2005) en in 2008 in Westkapelle en Domburg op Walcheren (ZE) (SMIT & DE WILDE 2008). De soort zal inmiddels wel de meeste plekken met massale klimopbloei in het zuiden van Nederland hebben



ontdekt. Populaties van klimop hebben een wisselvallige bloeitijd en worden in grootte sterk door menselijke activiteiten (aanplant, snoei, restauratie) beïnvloed. Of *Colletes hederae* ook boven de grote rivieren doordringt, zal de toekomst leren.

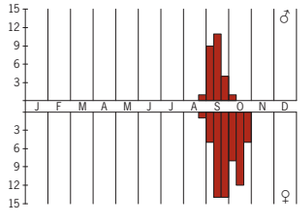
Habitat

In ons land aan te treffen in parken, op kerkhoven, rond gebouwen, in tuinen en langs houtwallen en bosranden, steeds in de buurt van enkele tientallen vierkante meters massaal bloeiende klimop. Nestelt in stenige of zandige grond of löss van bijvoorbeeld paden, wijngaarden, kliffen, kerkhoven, steile (weg)randen en in lemige daken, soms onder overhangende klimop of tussen dichte, ruige begroeiing. In ons land werden nestplekken gevonden in groeve Duchateau op de Sint Pietersberg (LI), aan de bovenranden van de mergelrotsen, in löss met mergelbrokken in vrij flauwe hellingen. Op de Hoge Fronten van Maastricht nestelt de soort in meer of minder steile lössheilingen van kunstmatige aarden vestingwallen (IR eigen waarneming).

Levenswijze

Eén generatie. Eén van de laatst vliegende bijen in West-Europa. Actief bij temperaturen vanaf 14,5°C (BISCHOFF ET AL. 2004).

Mannetjes patrouilleren boven de nestplaatsen en paren daar met maagdelijke vrouwtjes. De vrouwtjes paren slechts één keer. De vrouwtjes beginnen meteen na de paring aan de nestbouw.



Colletes hederae

Nestelt, evenals andere zijdebijen, onder bepaalde omstandigheden in groepen van duizenden dieren (MOENEN 2005, 2009, WIERING 1999). De nestgang in een steile wand is in de eerste 7-12 cm horizontaal, maar daalt dan verticaal af tot een maximale diepte van 60 cm. Per nest werden 4-6 broedcellen gevonden. De broedcellen liggen los of boven elkaar, soms met vier broedcellen, tegen de hoofdgang aan. Zijgangen werden niet aangetroffen. Tijdens de bevoorrading is de nestgang open. De dichtheid van nesten in Zuid-Duitsland bedroeg 20-300 per m². Geen van de 16 geobserveerde vrouwtjes in Zuid-Duitsland bouwde een tweede nest. Ook oude nestgangen worden verder uitgegraven en bewoond (BISCHOFF ET AL. 2004, WIERING 1999).

Polylectisch, met sterke voorkeur voor klimop (MÜLLER & KUHLMANN 2008). In ons land tot op heden vrijwel uitsluitend op klimop waargenomen. Alleen in een tuin in Veghel werden vrouwtjes nectarhalend op witte reseda waargenomen in september 2009 (PEETERS 2010). Müller & Kuhlmann (2008) vonden bij twee museumexemplaren pollenladingen die volledig uit pollen van helmogentroost en struikhei bestonden. Tevens vonden ze vier gemengde ladingen met pollen van klimop, struikhei en composieten van de subfamilies Asteroideae en Cichorioideae. Wanneer de klimop nog niet in bloei staat verzamelen de vrouwtjes volgens Westrich (2008) eerst stuifmeel op andere planten. In Zuid-Duitsland geobserveerde vrouwtjes waren actief tussen circa 9.00 en 18.00 uur en maakten in die tijd gemiddeld vijfeneenhalve voedselvlucht van gemiddeld 60 minuten. De eerste vlucht van de dag duurde significant langer (90 min) dan alle andere vluchten. Een vrouwtje had gemiddeld vijf (maximaal tien) voedselvluchten nodig om één broedcel te vullen. Hiermee kon ze gedurende haar leven 12-18 broedcellen bevoorraden (BISCHOFF ET AL. 2004).

Als broedparasieten worden door Wiering (1999) twee mogelijke soorten viltbijen *Epeolus* genoemd die hij bij nesten in een steile kalkwand bij Bathernay (Zuid-Frankrijk) aantrof. Moenen (2009) nam *Epeolus variegatus* waar in een kolonie langs de Franse kust in Normandië. Een andere parasiet is de oliekever *Stenoria analis* (MOENEN 2009, VEREECKEN ET AL. 2006), die in Nederland inmiddels ook is aangetroffen (RAEMAKERS 2009A).

Colletes impunctatus ijszijdebij

TP

Wangen breed. Vrouwtje met vrij glanzend achterlijf. Mannetje gemakkelijk aan vorm van genitaal te onderscheiden. Lengte 7,5-10 mm.

Verspreiding

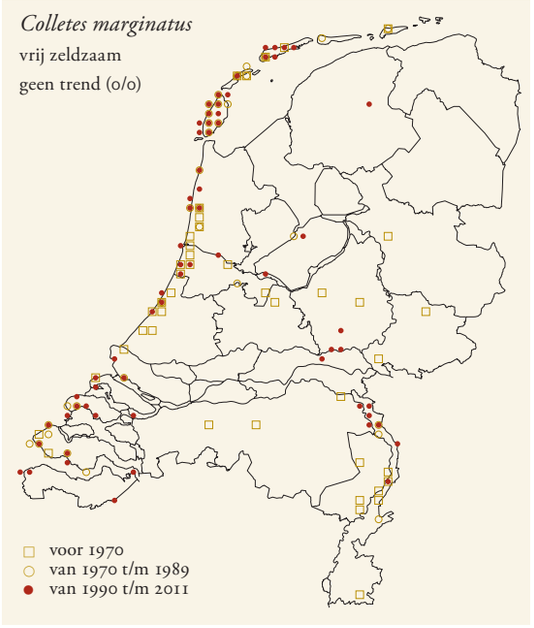
Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa van Lapland tot het Nederlandse Waddendistrict en in de Alpen tot 3000 m (MADER 1999). Haeseler (1976) geeft een verspreidingskaartje van het voorkomen op de Duitse Oost- en Noord-Friese Waddeneilanden.

In Nederland beperkt tot het Waddendistrict, met als meest zuidelijke vindplaats het Zwanenwater (NH). Op deze vindplaats kon de soort, ondanks herhaaldelijk zoeken, niet meer teruggevonden worden. Door Lefeber (1979b) een ijstijdrelict genoemd, vandaar de merkwaardige Nederlandse naam.

Habitat

Komt in onze omgeving uitsluitend voor in kustduingebieden, aldaar in stuifduinen en schrale graslanden. Nesten worden gegraven in de grond. In de Alpen zijn nesten in harde voetpaden gevonden (WESTRICH 1989B).





Levenswijze
Eén generatie. Op de Duitse Waddeneilanden gevonden van eind mei tot begin september (HAESELER 1990). Overwintert waarschijnlijk als prepop.
Over de nestbouw zijn geen gegevens bekend.
Polylectisch (WESTRICH 1989B), met volgens Müller & Kuhlmann (2008) een sterke voorkeur voor vlinderbloemen. In Nederland is van slechts twee vrouwtjes bloembezoek genoteerd, namelijk op reseda en wormkruid. Vier mannetjes zijn waargenomen op akkerdistel, braam, wilde reseda en witte klaver. In het buitenland is bloembezoek gemeld op zandblauwtje (HAESELER 1976), witte klaver (WESTRICH 1989B) en in de Alpen op vlinderbloemen, vooral klaver (AMIET ET AL. 1999).
Als zeer waarschijnlijke koekoeksbij is *Epeolus alpinus* bekend.

Colletes marginatus donkere zijdebij

TP

Vrouwtje met platter achterlijf dan andere *Colletes*-soorten, met smalle haarbandjes; haarband op achterrand van tergiet 1 in midden versmald of smal onderbroken; clypeus met lengterimpels. Vrouwtje ook met kiel aan zijkant van kop (slaap), die echter door de beharing moeilijk zichtbaar is. Mannetje gemakkelijk aan vorm van genitaal te onderscheiden. Lengte 7-10 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa van zuiden van Zweden en Finland tot in Spanje en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland vooral in de kustduinen gevonden. Hier en daar in het binnenland waargenomen, maar daar een stuk zeldzamer.

Habitat
In de kustduinen vaak op ruderale akkertjes in het zeedorpenlandschap, maar ook in wegbermen. In het binnenland vooral in grote heide- en stuifzandgebieden of oude rivierduinen.

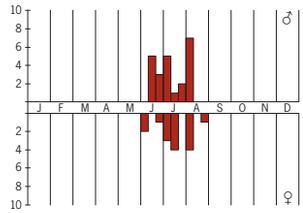
Levenswijze
Eén generatie. Overwintert waarschijnlijk als prepop.
De nesten worden gegraven in de grond. Over de nestbouw is niets bekend.
Polylectisch. Müller & Kuhlmann (2008) noemen als pollenbronnen, in afnemende mate van belangrijkheid: vlinderbloemen, schermbloemen, bremraapachtigen (helmogentroost), kruisbloemen en reseda-achtigen. In Nederland zijn vrouwtjes waargenomen op circa 15 plantensoorten, waaronder vlinderbloemen als hazenpootje, witte klaver en witte honingklaver, naast akkerdistel, berenklauw, braam, wilde reseda, zandblauwtje en zeeraket. Het is niet duidelijk welke planten hiervan alleen als nectarbron dienen. Schmiedeknecht (1930) noemt naast witte klaver ook reseda. In Engeland pollenverzamelend op braam waargenomen (EDWARDS 1997). In het Belgische deel van Het Zwin nectar zuigend op stijve ogentroost en rode ogentroost aangetroffen (DUVALEZ & VEREECKEN 2008). Westrich (1989b) noemt de soort oligolectisch en gespecialiseerd op vlinderbloemen, maar dit sluit niet aan bij bovengenoemde informatie.
Als mogelijke koekoeksbijen worden genoemd *Epeolus cruciger* (WESTRICH 1989B) en *E. variegatus* (RICHARDS 1937).

Colletes similis zuidelijke zijdebij

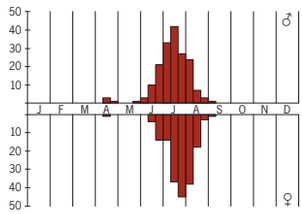
TP

Vrouwtje zonder haarband op achterrand van tergiet 1, wel met haarvlekken aan zijkant; achterlijf dicht bestippeld, tergiet 1 veel grover dan tergiet 2. Mannetje gemakkelijk aan vorm van genitaal te onderscheiden. Te verwarren met *Colletes daviesanus* en *C. fodiens*. Lengte 7,5-11 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Siberië en Turkestan. In Europa van Zuid-Zweden en



Colletes impunctatus



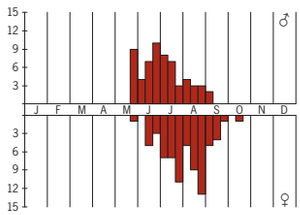
Colletes marginatus

Finland tot aan Middellandse Zee en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland voor het eerst gevonden op twee plaatsen in Midden-Limburg (SANDERS 1953). Nu vooral in het oostelijke rivierengebied en het zuidoosten, met name Limburg, maar de afgelopen jaren vond uitbreiding plaats tot in de provincie Utrecht. Gemelde exemplaren van Eindhoven (VAN DER ZANDEN 1958) en de Waddeneilanden (LEFEBER 1983A) bleken tot andere soorten te behoren.

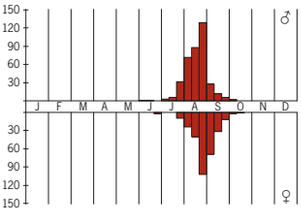


Habitat
In Zuid- en Midden-Limburg aangetroffen op een spoorwegemplacement, in groeven, op kalkgrasland en in uiterwaarden langs de Maas.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als prepop.
Nestelt in zelfgegraven holten in de grond in kleine nestgroepen. Lijkt minder selectief wat betreft grondsoort dan de andere zijdebijen. Een nestgang met twee achter elkaar gelegen broedcellen is afgebeeld in Westrich (1989b).
Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, subfamilie Asteroideae (MÜLLER & KUHLMANN 2008). In Nederland zijn vrouwtjes aangetroffen op boerenwormkruid, margriet en guldenroede. Vliegt elders in Europa net als *C. fodiens* en *C. daviesanus* op boerenwormkruid, evenals op kamille (SCHMIEDEKNECHT 1930), heelblaadjes, gewoon duizendblad en margriet (PETIT 1988).
Epeolus variegatus is bekend als zeer waarschijnlijke broedparasiet.



Colletes similis



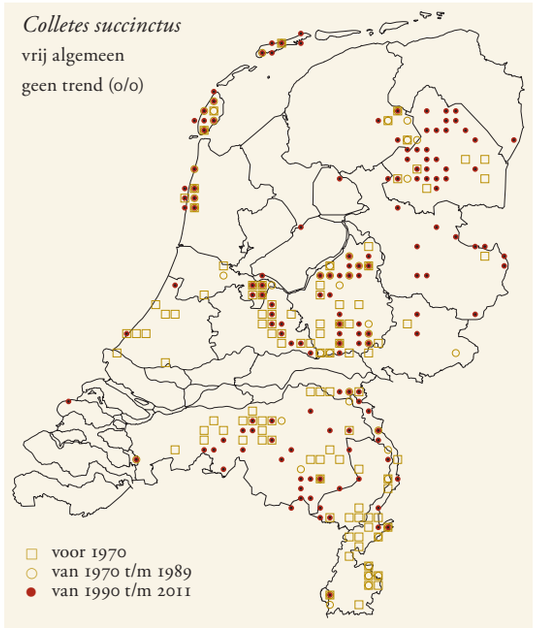
Colletes succinctus

Colletes succinctus heizijdebij

TP

Achterlijf met duidelijke haarbandjes en eerste achterlijfssegment meestal met iets roodbruine achterrand. Nauw verwant aan *Colletes halophilus* en *C. hederae*. Van beide soorten te onderscheiden aan gladde galea. Lengte 8-12 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië, tot in westen van Kazachstan. In Europa van Zweden en Finland tot in Portugal en van Ierland tot in Rusland. Meldingen van het oosten van Siberië en Mongolië betreffen waarschijnlijk een nog onbeschreven soort en niet *C. succinctus* (KUHLMANN 2003).
In Nederland op de hogere zandgronden en in de kalkarme kustduinen. De hoofdverspreiding valt samen met de verspreiding van struikhei. In de kalkrijke kustduinen werd de soort vroeger meer aangetroffen (VAN DER VECHT 1930). Op uitgeloogde stukken duin waar struikhei groeit, zoals in Solleveld (ZH) en De Zilk (ZH), wordt de soort nog steeds aangetroffen. Op een aangeplant veldje struikhei in de Kop van Schouwen werd in 2006 een aantal exemplaren waargenomen (CALLE & JACOBUSSE 2008).



Habitat
Op vrijwel elk struikheideterrein van enige omvang, nooit ver daarbuiten. Evertz (1993) constateerde dat al op heideterreinen van 100 × 100 m populaties aanwezig waren die geen uitwisseling met nabije groepen lieten zien. De dieren nestelden en foerageerden steeds op dezelfde heideterreinen en hun actieradius was niet groter dan 250 m. De soort nestelt in zandkantjes en in zandpaden.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als prepop. Volgens Edwards & Telfer (2001) mogelijk ook in andere stadia.
Mannetjes volgen twee strategieën bij het zoeken naar paringsbereide vrouwtjes (SAXTON 2008). Sommige mannetjes patrouilleren via een bepaalde route in snelle vlucht en in grote aantallen boven en rond plukken van bijvoorbeeld struikheide en pijpenstrootje. Deze routes kunnen wel 28 dagen standhouden. Tijdens de vliegrondes voorzien de mannetjes waarschijnlijk bepaalde plekken, zoals stengels of bladeren, van geurmerken die maagdelijke vrouwtjes lokken, zoals ook bekend is van *Andrena*-soorten. Op deze plekken komen vrouwtjes af die door mannetjes worden

besprongen. Na 20 seconden tot drie minuten, nog tijdens de copulatie, vliegen de vrouwtjes weg met de mannetjes boven op hun lichaam. Een andere voortplantingstactiek volgen mannetjes op de nestplekken. Hier zwermen ze laag boven de grond op zoek naar maagdelijke vrouwtjes die uit de grond kruipen. Wanneer een vrouwtje wordt ontdekt, duiken tientallen mannetjes op haar en vormen een 'copulatiebal' die tot 45 seconden kan standhouden. Plotseling breekt de bal uiteen, waarbij één copulerend mannetje met het vrouwtje overblijft. Saxton (2008) suggereert dat de keuze van de voortplantingsstrategie van de mannetjes samenhangt met de nestbiologie van de vrouwtjes, die in tijd en ruimte verschillen vertoont.

De nesten bevatten 2-4 broedcellen en liggen op een diepte van 25-30 cm (ALBANS ET AL. 1980, MAYET 1875, O'TOOLE 1986). O'Toole & Raw (1991) geven een schets van een nest, waarbij de broedcellen solitair maar dicht bij elkaar als een tros in de grond liggen. Meestal nestelt de soort solitair, maar ook kleine en grotere nestgroepen zijn gevonden. De grootste nestgroep in Nederland, van waarschijnlijk vele honderden nesten, is in 2008 gevonden langs zand- en fietspaden met afgebrokkelde heideranden op het Balloërveld (DR) (TP eigen waarneming). Uit Engeland is een nestgroep bekend van 60-80.000 nesten bekend op 100 m rivieroever, met 350 broedcellen per m^3 (O'TOOLE & RAW 1991). De larve en pop zijn beschreven door Mayet (1875) en Michener (1953a).

Polylectisch, met sterke voorkeur voor struikhei (MÜLLER & KUHLMANN 2008). In ons land alleen op struikhei aangetroffen. In Engeland werden lokaal ook pollen verzameld op gele composieten (PERKINS 1945) en kruiskruid (EDWARDS & TELFER 2001). Op het eiland Man en op de Scilly-eilanden zijn ook vrouwtjes waargenomen die pollen op klimop verzamelden. Ook Müller & Kuhlmann (2008) vonden twee ladingen die uitsluitend uit klimoppollen bestonden en één die uitsluitend pollen van distelachtigen bevatte. Daarnaast vonden zij twee gemengde pollenladingen van heiachtigen (34%) met composieten van de subfamilie Cichorioideae (66%) en van schermbloemen (66%) met composieten van de subfamilie Asteroideae (34%). Daarnaast worden in heidegebieden individuen aangetroffen op dophei, duizendblad, basterdwederik, beemdkroon en reseda, die zeer waarschijnlijk alleen als nectarbronnen dienen.

Als koekoeksbij treedt zeer waarschijnlijk *Epeolus cruciger* op (HÖPPNER 1899, LEFEBER 1979B). In Engeland is de wolzwever *Bombylius minor* gekweekt uit de broedcellen (EDWARDS & TELFER 2001). Vrouwtjes van de dambordvlieg *Miltogramma punctata* achtervolgen vrouwtjes van *C. succinctus* op weg naar hun nest en kunnen ook als broedparasiet optreden (HN eigen waarneming).

De dagactiviteit van deze soort neemt toe tot 14.00 uur om zich daarna op een iets lager niveau enigszins te stabiliseren. De vliegactiviteit neemt duidelijk af boven een luchttemperatuur van 30°C (EVERTZ 1993) (in hoeverre dit zowel voor mannetjes als vrouwtjes geldt is onduidelijk). In tegenstelling tot de meeste andere bijensoorten vliegt *C. succinctus* ook tijdens ongunstige weersomstandigheden, zoals tijdens een forse regenbui (EDWARDS & TELFER 2001).

Dasypoda pluimvoetbijen

TP

Grote bijen met twee cubitaalcellen in voorvleugels en met dicht behaard borststuk. Achterlijf meestal met haarbandjes. Vrouwtje heeft lange haarborstels op achterpoten. Lengte 11-17 mm.

Taxonomie

Behoort sinds kort samen met de Afrikaanse genera *Haplomelitta* Cockerell, 1934 en *Samba* Friese, 1908 tot het tribus Dasypodaini van de subfamilie Dasypodainae (MICHEZ ET AL. 2009A). Michez et al. (2004a, 2004b) verdelen 32 soorten van het genus *Dasypoda* in vier subgenera. *Dasypoda hirtipes* vormt samen met 15 andere soorten het subgenus *Dasypoda* s.s.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika (inclusief Canarische Eilanden en Marokko) en gematigde delen van Azië tot in Japan. Wereldwijd 33 soorten. In Europa 15 soorten (MICHEZ ET AL. 2004B, PATINY & MICHEZ 2007). Vooral het oostelijke deel van het Middellandse Zeegebied is soortenrijk. In Nederland slechts één soort.

Levenswijze

Eén generatie. De mannetjes patrouilleren, op zoek naar vrouwtjes, over de nestplaatsen en pollenplanten.

De nesten worden in zandige grond gegraven, vaak in grote groepen bij elkaar. Een nest bestaat uit een hoofdgang met zijgangen die naar de broedcellen leiden. Deze kunnen soms tot een meter diep liggen. Nestgangen en broedcellen worden niet met klieruitscheidingen bekleed. De pollenbal staat op 'pootjes', waardoor contact met de broedcelwand wordt gereduceerd en mogelijk vochtopname en daardoor infectie met schimmels geminimaliseerd.

Voor details van de nestbiologie zie de soorttekst en Lind (1968), Malyshev (1927a), Müller (1884) en Pouvreau & Loublier (1995).

De meeste soorten zijn oligolectisch en gespecialiseerd op composieten, zonneroosjes, kamperfoelieachtigen en kaasjeskruiden (MICHEZ ET AL. 2004B).

Alleen de larve van *Dasypoda hirtipes* is beschreven (MCGINLEY 1989). Deze spint geen cocon, waarmee het genus afwijkt van de verwante genera *Melitta* en *Macropis*.

Dasypoda hirtipes pluimvoetbij

TP

Vrouwtje gemakkelijk herkenbaar: grote bij met zwart achterlijf met duidelijke witte haarbandjes en met opvallend lange, rossige beharing aan achterpoten. Met deze 'pluimvoeten' veegt ze makkelijk het uitgegraven zand van haar nestopening weg en kan ze grote hoeveelheden stuifmeel verzamelen. Mannetje met dichte en lange vaalbruine tot rossige beharing; lijkt op soorten van de genera *Andrena* en *Melitta*. Lengte 12-15 mm.

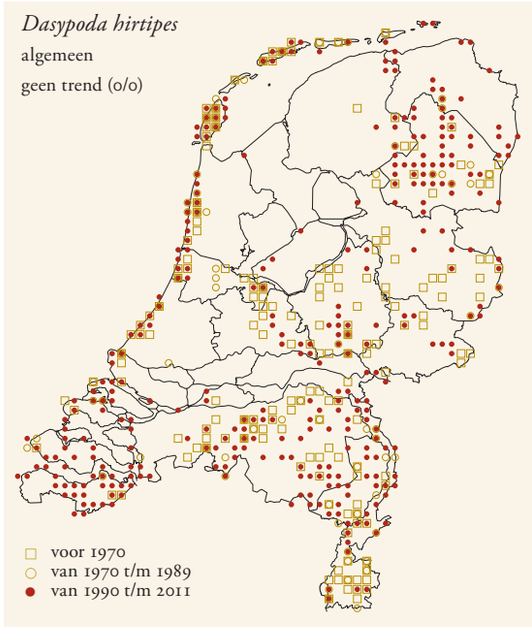
Deze soort is in oude, evenals in sommige nieuwe literatuur terug te vinden onder de synoniemen *Dasypoda altercator*

en *D. plumipes*. Werd door Warncke (1973) opgesplitst in zes ondersoorten. Michez (2002) onderscheidt vier ondersoorten en geeft een determinatietabel.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika (Marokko, Egypte) en gematigde delen van Azië tot in Oman, noordelijk China, bergen in zuiden van Mongolië en Japan. In Europa van Zuid-Finland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (MICHEZ ET AL. 2004B).

In Nederland op de hogere zandgronden, in Zuid-Limburg en in de kustduinen. Soms ook te vinden op droge, zandige plekken in het polderland. Lokaal talrijk.



Habitat

Allerlei droge, zandige biotopen, zoals bermen, dijken, zandpaden, emplacementen en opgespoten terreinen. Nestelt in de grond, ook in de stedelijke omgeving tussen bestrating. De nesten liggen vaak in groepen bij elkaar en vol in de zon. In grote en dicht op elkaar nestelende groepen kunnen de dieren vrij veel zand naar boven halen tijdens de nestbouw, waardoor in de bestrating plaatselijk verzakkingen kunnen optreden.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als prepop.

Mannetjes zijn zeer actief en rusteloos en patrouilleren gedurende 7-12 dagen langs nestplekken en vliegplanten van de vrouwtjes. Ze herkennen vrouwtjes vooral aan hun geur en de opvallende scheenbeharing van de achterpoten (BERGMARK ET AL. 1984). Copulaties vinden plaats op de nestplekken of de vliegplanten en duren zelden langer dan één minuut (POUVREAU & LOUBLIER 1995). Een vrouwtje paart maar één keer en weert mannetjes door haar achterpoten hoog te houden en haar achterlijf naar binnen te krommen.

De nesten bestaan uit een 30-70 cm diepe hoofdgang met zijgangen van 10-15 cm, waaraan 1-4 eivormige broedcellen liggen (POUVREAU & LOUBLIER 1995). De broedcellen bevinden zich op 8-60 cm diepte (LIND 1968, MÜLLER 1884). Loonstra (2010b) beschrijft uit Nederland een nest met een schuin aflopende hoofdgang en zijgangen en aan het eind één broedcel op 16 cm diepte. De diameter van de gangen is 9 mm. De broedcel is ovaal van vorm, ongeveer 17 mm lang en 11-12 mm breed.

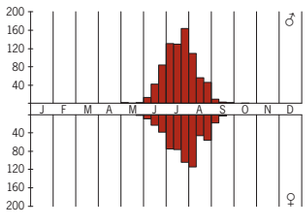
Het vrouwtje bevoorraadt meestal één broedcel per dag en is vooral actief in de morgen. Na opening van haar nest, maakt ze 6-10 voedselvluchten en sluit het nest daarna weer af. Tijdens de laatste vlucht wordt geen stuifmeel verzameld; waarschijnlijk verzamelt ze slechts voedsel voor eigen gebruik (LIND 1968). Op regenachtige dagen met af en toe zon duren de activiteiten langer en op hete dagen begint het vrouwtje vroeger, maakt kortere voedselvluchten en eindigt ook vroeger (LEVERMANN ET AL. 2000, SCHOONEN 1976). Wanneer de bevoorrading van een broedcel door slecht weer wordt onderbroken, wordt die niet de volgende dag voortgezet. Het vrouwtje laat het verzamelde stuifmeel liggen en begint de volgende dag aan een nieuwe broedcel (LIND 1968). Het stuifmeel wordt eerst verzameld en pas later met nectar tot een pollenbal omgevormd. Nog een stadium later krijgt de pollenbal pas haar karakteristieke vorm met drie 'pootjes'. Ze weegt 230-350 mg (MÜLLER 1884). Het ei is 5-6 mm lang en wordt in de lengte boven op de pollenbal gelegd. De incubatietijd van het ei duurt, afhankelijk van de temperatuur, 5-8 dagen. De larve is beschreven in Rozen & McGinley (1974a). Deze eet ongeveer 7-8 dagen van de pollenvoorraad, overwintert als rustlarve (prepop) en maakt geen cocon. Voordat de larve in winterrust gaat scheidt deze losse stukjes fecaliën uit die als zodanig op de bodem van de broedcel blijven liggen. De volgroeide larven zijn tamelijk stevig en hebben een relatief dikke huid (LOONSTRA 2010B). In Nederland werden op 18 augustus volgroeide larven gevonden, deze lagen tijdens de winter op de rug en verpopten op 16 mei. De poppen hebben een okergelige kleur (LOONSTRA 2010B). De verpopping duurt 5-6 weken.

Oligolectisch. Vrouwtjes bezoeken composieten, vooral van de subfamilie Cichorioideae (bijvoorbeeld streepzaad, biggenkruid, leeuwentand, bitterkruid, cichorei, melkdistel, havikskruid) en in mindere mate ook van de subfamilie Asteroideae (bijvoorbeeld jacobskruiskruid en heelblaadjes).

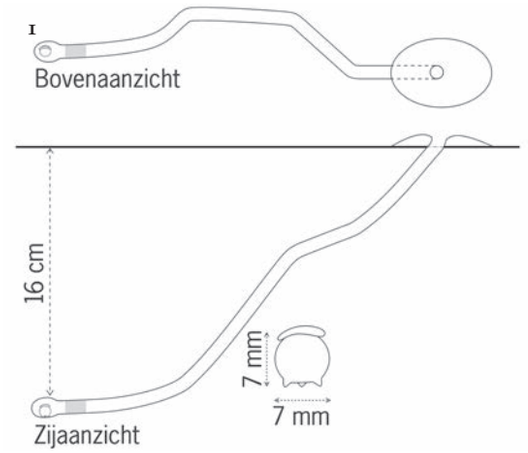
De vrouwtjes gaan op de bloemen haastig te werk. Op wilde cichorei duurt het bloembezoek enkele seconden. In die tijd bewerken ze de meeldraden met de voor- en middenpoten en vegen het stuifmeel tijdelijk in de haren van het naar binnen gekromde achterlijf. De achterpoten nemen de pollen voor transport over door alternerend langs de zij- en onderkant van het tijdelijk gestrekte achterlijf te poetsen. Tegelijkertijd draait het dier in de bloem rond haar as en neemt nectar op (MÜLLER 1884, PFAU 1990). Zij heeft veel lange verzamelharen aan de achterpoten, waardoor ze veel pollen per keer kan verzamelen en transporteren. De getransporteerde hoeveelheid pollen per vlucht varieert aanzienlijk per individu (10.000-1.000.000 korrels).

Koekoeksbijen zijn niet bekend, al meldt Vegter (1977) *Nomada flavopicta* als mogelijke gastheer. Wel worden parasitaire dambordvliegen bij de nesten aangetroffen (SCHOONEN 1976).

De vrouwtjes overnachten in de nesten, de mannetjes elders.

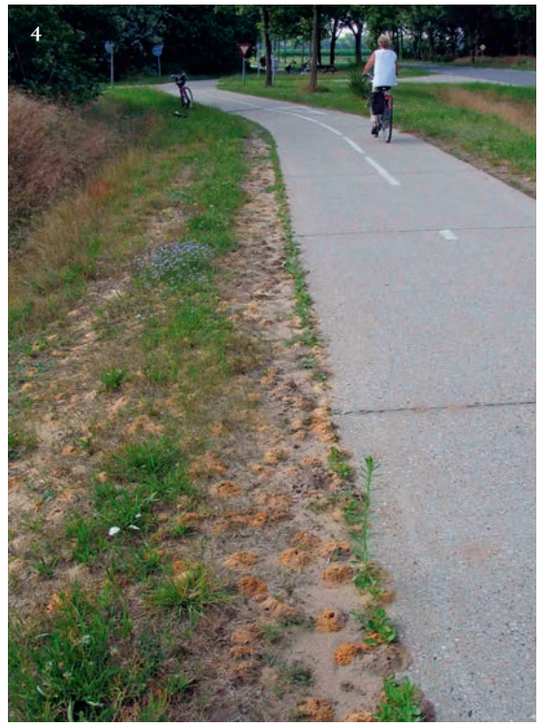


Dasypoda hirtipes











Pluimvoetbij
Dasypoda hirtipes.
1. Schematische weegave van een beginstadium (hoofdgang) van een nest.
2. Broedcel met rustlarve.
3. Vrouwtje.
4. Vele pluimvoetbijen hebben hun nest gegraven in de zandige berm langs dit fietspad.
5. Mannetje.

Dufourea glansbijen

FM

Kleine, zwarte, spaarzaam behaarde bijen, gekenmerkt door lage inplanting van antennen en door aanwezigheid van twee submarginale cellen in voorvleugels. Tergieten zonder haarbandjes, een verschil met de meeste soorten van de twee andere niet-parasitaire genera van de Halictidae in Nederland: *Halictus* en *Lasioglossum*. Vrouwtjes met korte antennen, mannetjes met lange dunne. Door ontbreken van opvallende kenmerken in het veld niet goed te onderscheiden van kleine *Lasioglossum*-soorten. Lengte 3,5-10 mm.

Taxonomie

Het huidige genus *Dufourea* wordt in oudere literatuur vaak gesplitst in *Dufourea* en *Halictoides*, gebaseerd op de morfologie van de mannelijke genitaliën. Ebmer (1984) onderscheidt twaalf subgenera (waaronder *Halictoides*), gebaseerd op de morfologie van de monddelen. Michener (2000) onderkent geen subgenera. Zijn bezwaar is dat deze in de meeste gevallen alleen op mannelijke kenmerken worden onderscheiden.

Verspreiding

Dufourea omvat ongeveer 150 soorten, gelijkelijk verdeeld over Europa en Azië enerzijds en Noord-Amerika anderzijds. Vrij veel Europese soorten komen vooral in bergachtige streken voor. Op de Nederlandse lijst staan vier soorten, die hier echter recent niet meer zijn waargenomen en mogelijk geheel of gedeeltelijk zijn uitgestorven.

Levenswijze

De weinige onderzochte soorten kennen een solitaire levenscyclus. De nesten worden vaak in aggregaties aangelegd. De Noord-Amerikaanse *Dufourea novaeangliae* (Robertson, 1897) en de Europese *D. minuta* hebben de vorm van de nestgang gemeen, die zwak meanderend de grond in loopt

en een diepte van 15 tot enkele tientallen centimeters bereikt. Aan het eind van de horizontale zijgangen bevindt zich steeds één cel. Blinde gangen zijn niet aanwezig. Bij *D. novaeangliae* bekleedt het vrouwtje de binnenwand van de cel met een waterafstotend laagje, bij *D. minuta* ontbreekt dit. Als de vrouwtjes van *D. novaeangliae* gedurende de dag stuifmeel en nectar verzamelen laten ze de nestingang open. Ze overnachten in de gangen en sluiten de nestingang daarvoor van binnenuit af. De larven van beide soorten spinnen een cocon. De ingesponnen larven overwinteren en verpoppen het volgende voorjaar (EICKWORT ET AL. 1986, PESENKO ET AL. 2000).

De meeste soorten zijn strikt oligolectisch. Drie van de vier Nederlandse soorten zijn gebonden aan de klokjesfamilie. Bij inventarisaties dient dan ook in eerste instantie gericht gezocht te worden op de bloeiwijzen van de planten waarop de *Dufourea*-soorten zijn gespecialiseerd.

Bij drie Nederlandse soorten wordt *Biastes truncatus* als koekoeksbij genoemd.

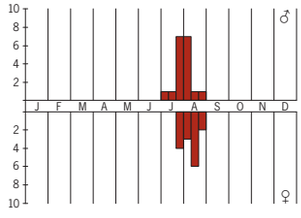


Gewone klokjesglansbij *Dufourea dentiventris*, mannetje.

Dufourea dentiventris gewone klokjesglansbij

FM

Vrouwtje: mesonotum dicht bestippeld, schenen geel tot bruinachtig behaard, tergiet 1 verspreid bestippeld, tergiet 2 aan basis wat dichter bestippeld en op achterrand weer zeer verspreid. Achterranden van tergieten vertonen overdwarse rimpeling. Mannetje: zijrand sterniet 5 met opvallende driehoekige tand. Lengte 7 mm.

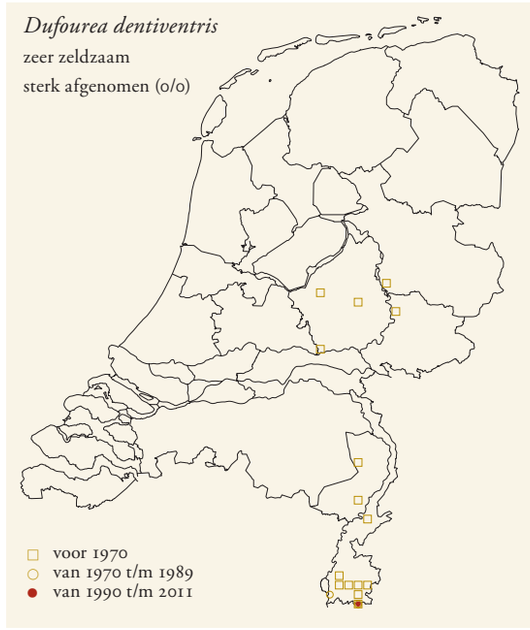


Dufourea dentiventris

Verspreiding

Van West-Europa tot in Korea. In Europa van Midden-Scandinavië tot in de Pyreneeën en de Alpen.

In Nederland vroeger op enkele plaatsen op de Veluwe en verspreid in Limburg, vooral in het heuvelland, waar de soort het langst heeft standgehouden. De meest recente vangsten waren in 1986 in de ENCI-groeve en in 1990 bij Terziet. Nu wellicht verdwenen.



Habitat

Vooral langs bosranden en in schrale graslanden in de buurt van bossen. Schmalz (2002) noemt nog heidegebieden. Komt zowel op kalkhoudende als zure gronden voor.

Levenswijze

Eén generatie.

Nestelt in de grond, op niet of schaars begroeide plekjes. Van de nestbiologie is niets bekend.

Strikt gebonden aan klokjes. Het voorkomen van voldoende grote populaties hiervan is essentieel voor het voortbestaan van deze bij. In Nederland gevonden op grasklokje en breed klokje.

Volgens Westrich (1989b) slapen beide seksen in de klokjesbloemen.

Koekoeksbij is *Biastes truncatus*.

Dufourea halictula zandblauwtjesglansbij

FM

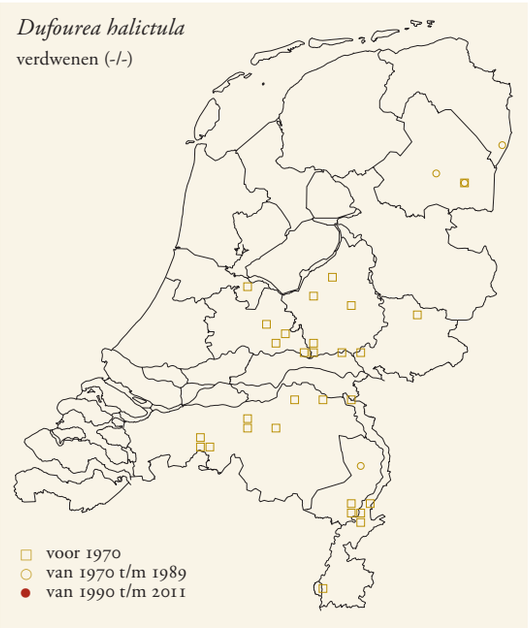
Een van de kleinste bijen in Nederland. Mesonotum veel minder sterk bestippeld dan bij andere *Dufourea*-soorten. Vrouwtje met wit behaarde schenen. Bij mannetje zijn antenneleden niet langer dan breed en de antennen dus vrij kort. Lengte 4-5 mm.

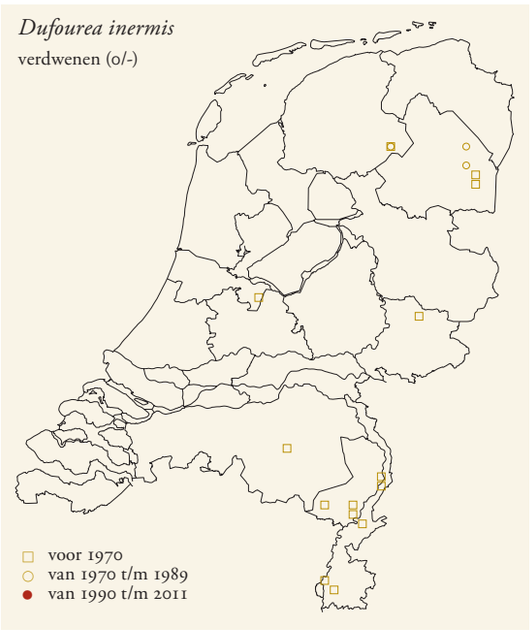
Vanaf het einde van de jaren 1970 tot het midden van de jaren 1990 hebben enkele auteurs deze soort – ten onrechte – als *D. minuta* aangeduid.

Verspreiding

Beperkt tot Europa, maar verspreiding slecht bekend. Schaars en zeer verspreid voorkomend van Spanje tot in Rusland en van Zuid-Zweden tot in Zuid-Europese gebergten.

Deze glansbij had in Nederland de grootste verspreiding van alle *Dufourea*-soorten en kwam voor in de gehele oostelijke helft, vooral in het zuidoosten, met relatief veel waarnemingen in Noord-Brabant. Voor het laatst vastgesteld op 10 juli 1978 bij Erm (DR). Vermoedelijk verdwenen.





Habitat
Volgens Westrich (1989b) is dit een kensoort van zandgebieden. Als biotopen worden genoemd stuifzanden, schrale grasvegetaties op zand, binnenduinen, zonbeschenen zandweggetjes en zandgroeven. In Nederland in vergelijkbare biotopen op de zandgronden.

Levenswijze
Eén generatie.
De nestbiologie is niet bekend.
Voor de stuifmeelvoorziening van de larven strikt gebonden aan zandblauwtje. In Nederland alleen op deze plant gevonden. Het verdwijnen van *D. halictula* moet haast wel samenhangen met de sterke achteruitgang van heischrale biotopen met bijbehorende grote bestanden van zandblauwtje.
Koekoeksbijen zijn onbekend, maar Vegter (1993) ving *Sphecodes marginatus* tezamen met *Dufourea halictula* op zandblauwtje en vermoedde daarom een gastheerrelatie.

Dufourea inermis klokjesglansbij

FM

Vrouwtje: tergiet 2 geheel dicht bestippeld, tot op eindrand, zonder overdwarse rimpels (onderscheid met *D. dentiventris*). Mannetje: zijrand sterniet 5 zonder driehoekige tand (onderscheid met *D. dentiventris*), mesonotum dicht bestippeld (onderscheid met *D. minuta*). Lijkt veel op *D. dentiventris*. Lengte 7-8 mm.

Verspreiding
Van Spanje tot in de Kaukasus en de Oeral. In Europa van Midden-Scandinavië tot in Frankrijk, zuidrand van de Alpen en Bulgarije. In Duitsland ernstig bedreigd (WESTRICH 1989B).
In Nederland vroeger vermoedelijk schaars op zand- en lössgronden en vondsten waren vrijwel beperkt tot de omgeving van de Hondsrug in Drenthe en Limburg. Na 1960 nog slechts twee meldingen, de laatste in 1984 van de Gasselterheide (DR). Het is goed mogelijk dat deze bij thans in ons land niet meer voorkomt.

Habitat
Schrale graslanden, bosranden en open plekken in bossen (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in de grond. Over de nestbiologie is niets met zekerheid bekend.
Strikt gebonden aan klokjes; het voorkomen van grote klokjespopulaties is een absolute voorwaarde.
Westrich (1989b) meldt ook van deze soort het slapen in de bloemen van *Campanula*.
Koekoeksbij is *Biastes truncatus*.

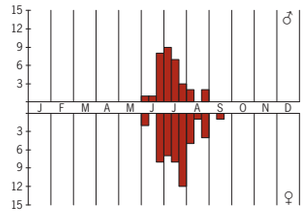
Dufourea minuta composietglansbij

FM

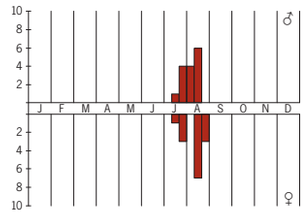
Eenvoudig van andere *Dufourea*-soorten te onderscheiden door glanzende, slechts verspreid bestippelde mesonotum en door geringere beharing. Lengte 6 mm.
Zie de opmerkingen bij *D. halictula*. Tot in het laatste decennium van de twintigste eeuw werd vrijwel steeds het synoniem *D. vulgaris* gebruikt.

Verspreiding
Europa, West-Siberië en Noordwest-China. In Europa van Zuid-Finland tot in Pyreneeën.
In ons land slechts enkele zeer oude waarnemingen uit de tweede helft van de negentiende eeuw in de Achterhoek en de noordpunt van Limburg.

Habitat
Bosranden, open plekken in bossen, kaalslagen en zandige heidegebieden (WESTRICH 1989B).



Dufourea halictula



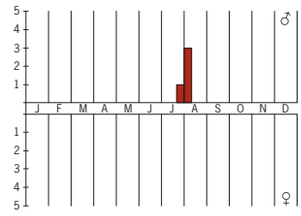
Dufourea inermis



Composietglansbij *Dufourea minuta*, vrouwtje.



Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt op plekken met weinig vegetatie, bijvoorbeeld in de hellingen van geulen, maar ook in weinig betreden voetpaden.
Pesenko et al. (2000) vatten onderzoek naar deze soort in het gebied van de Wolga als volgt samen:
Nestelt in aggregaties van 8-15 m lengte; dichtheden van nestgaatjes bereikten maximaal 64 per m². De vrouwtjes nestelen veelal op de plekken waar ze het vorige jaar uitkwamen, wat betekent dat nestaggregaties vele jaren kunnen blijven bestaan. Het nest bestaat uit een vrijwel verticale hoofdgang met enkele korte bochtige zijgangen. De hoofdgang bereikt een diepte van ongeveer 15 cm; de zijgangen zijn 0,5-1,5 cm lang en eindigen in een broedcel. Deze cel is zwak ovaalvormig en meet 6 bij 4-5 mm. De wanden van de broedcellen worden niet van een beschermend laagje voorzien. De vuilgele tot oranje pollenballetjes hebben een diameter van 3 mm. Als het voedsel op is, spint de larve een lichtbruine cocon.
Oligolectisch op composieten. Westrich (1989b) noemt schermhavikskruid en vertakte leeuwentand als stuifmeelleveranciers.
Pesenko et al. (2000) noemen *Sphecodes divisus* (Kirby, 1802) (niet in Nederland) als koekoeksbij. Een mogelijke kandidaat is ook *Biastes truncatus*.



Dufourea minuta

Epeoloides
bonte viltbijen

JS

Kop en borststuk met vrij lange, afstaande beharing, vooral bij mannetje. Lichaam zwart of zwart en roodoranje met witte viltvlekken. Lengte 7-10 mm.

Verspreiding
Europa en Noord-Amerika. Wereldwijd slechts twee soorten, waarvan één uitsluitend in Noord-Amerika. In Europa van Nederland, België en Frankrijk tot in West-Rusland.

Levenswijze
Epeoloides-soorten zijn broedparasieten bij bijen van het genus *Macropis*. Ze bezoeken bloemen alleen om er nectar te halen voor de eigen voedselvoorziening, ze verzamelen geen stuifmeel.

Epeoloides coecutiens
bonte viltbij

JS

Gedrongen gebouwd. Achterlijf met witte viltvlekken. Vrouwtje: borststuk zwart, achterlijf zwart met rood, beharing op kop en thorax zwart. Mannetje: borststuk zwart, achterlijf zwart met oranje(rood), beharing op borststuk bruinoranje. Ogen bij levende mannetjes blauwgroen. Lengte 8-10 mm.

Verspreiding
Noord-, Midden- en Oost-Europa.
In Nederland op de hoge zandgronden, met vier uitzonderingen: twee vangsten op Terschelling en twee in Zeeuws-Vlaanderen op de grens met België. Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in Noord-Brabant en Limburg. Er zijn veel recente vangsten. Tengevolge van ecologisch groenbeheer neemt onder andere in stedelijk gebied de grote wederik toe. Dit is de voedselplant van de belangrijkste gastheer, *Macropis europaea*, die eveneens toeneemt, waarmee mogelijk de toename van *Epeoloides coecutiens* wordt verklaard (KOSTER 2000).

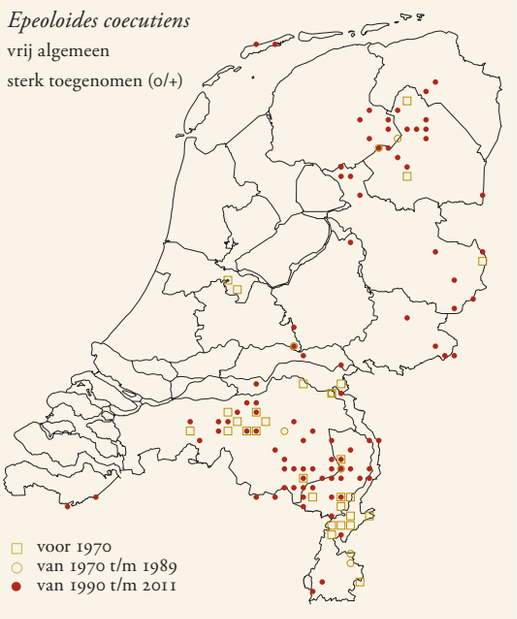
Habitat
Zandgronden, vaak gevonden langs slootkanten en greppels, waar de gastheer vliegt. De meeste vliegplaatsen zijn van antropogene oorsprong. Mannetjes worden vooral waargenomen op bloemen, vrouwtjes laag boven de grond vliegend, op zoek naar gastheernesten.





◀◀ Een slapend mannetje van de bonte viltbij *Epeoloides coecutiens*, vastgebeten aan een stengel.

▲ Bonte viltbij *Epeoloides coecutiens*, vrouwtje.



Levenswijze

Eén generatie.

De hoofdgastheer is in Nederland zeer waarschijnlijk *Macropis europaea* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Bogusch (2005b) heeft *Epeoloides coecutiens* gekweekt uit nesten van de in ons land zeer zeldzame *M. fulvipes*. Volgens Bogusch (2005b) gedragen de vrouwtjes van de gastheer zich buiten het nest niet agressief tegen de broedparasiet. Binnen het nest wordt er echter flink gevochten (STRAKA & BOGUSCH 2007). Ze parasiteren alleen in nesten op droge, zonnige plekken met een warm microklimaat (BOGUSCH 2005B, STRAKA & BOGUSCH 2007). De gastheren leven echter vaak in meer vochtige gebieden, waar ze hun voedselplant vinden en waar ze in de grond nestelen.

Vrouwtjes volgen vaak vrouwtjes van de gastheer in de vlucht, op zoek naar de nesten. De gastheer verzamelt stuifmeel en olie op wederik. *Epeoloides* kan de vluchtige verbindingen ruiken die in deze olie zitten (DÖTTERL 2006). Mogelijk kunnen de vrouwtjes daarmee vaststellen dat ze een goed nest gevonden hebben.

Wanneer een broedcel geschikt wordt bevonden, kan het vrouwtje wel een uur of langer in het nest blijven. Het ei wordt gelegd tussen de voedselvoorraad en de afsluiting van de cel. Er zijn geen gegevens bekend over hoe het ei van de gastheer vernietigd wordt; in cellen waar een ei van *E. coecutiens* gevonden werd, werd geen ei van de gastheer aangetroffen. Na de eileg wordt de cel en soms de hoofdtunnel dichtgemaakt met grond (STRAKA & BOGUSCH 2007). De vrouwtjes van *E. coecutiens* hebben oöcyten die verhoudingsgewijs flink groter zijn dan die van andere broedparasitaire bijen. Ze zijn echter nog wel kleiner dan die van niet-parasitaire bijen (ROZEN 2001A).

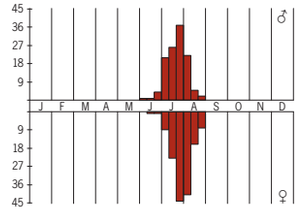
Het eerste larvenstadium heeft scherpe kaken. Straka & Bogusch (2007) vonden in een cel twee *Epeoloides*-larven, waarvan de ene bezig was de andere op te eten. De cocon van *E. coecutiens* is van zijde gemaakt en vult de complete cel (8,8 × 5 mm) (BOGUSCH 2005B). Volgens Westrich (1989b) leven de mannetjes slechts kort; hij geeft er echter geen leeftijdsaanduiding bij.

Polylectisch. Violette bloemen hebben de meeste voorkeur. Bloembezoek is in Nederland herhaaldelijk waargenomen op beemdkroon en haagwinde (JS eigen waarneming). Grote kattenstaart wordt veel genoemd als voedselplant (o.a. FRIESE 1923), maar uit de Nederlandse gegevens (databestand EIS-Nederland) blijkt geen speciale voorkeur voor deze plant.

Epeolus viltbijen

JS

Gedrongen gebouwde bijen, zwart met witte, viltachtige haarvlekken. Scutellum bobbelig met aan beide kanten een naar achteren gericht tandje. Poten deels rood, bij



Epeoloides coecutiens



Schorviltbij
Epeolus tarsalis,
vrouwtje.

vrouwtjes is scutellum bij veel soorten ook rood. Bij meeste soorten hebben mannetjes wimperharige borstels op sterniet 4-5. In het veld is het genus goed te herkennen, maar veel soorten zijn alleen met behulp van een microscoop van elkaar te onderscheiden. Lengte 5-8 mm.

Verspreiding

Europa, Afrika, gematigde delen van Azië tot in Japan en Noord- en Zuid-Amerika. In Europa van Finland tot aan Middellandse Zee en van Portugal tot in Rusland.
In het Palearctische gebied 35 soorten, in Afrika ten zuiden van de Sahara 11, in Noord- en Midden-Amerika 55 en in Zuid-Amerika acht (MICHENER 2000). In Duitsland drie soorten (WESTRICH 1989B), in België twee (PAULY 1999) en in Nederland vier.

Levenswijze

Epeolus-soorten komen in de biotopen van hun gastheren voor. Dat zijn bijvoorbeeld heidevelden, droge graslanden en schorren.
Bijen van het genus *Epeolus* zijn broedparasieten van zijdebijen *Colletes*. Een *Epeolus*-vrouwtje is vaak vlak boven de grond of langs steile zandwandjes zoekend waar te nemen. Een *Colletes*-vrouwtje bekleedt haar nest met een zijdeachtig materiaal, dat ze zelf afscheidt. De meeste *Colletes*-soorten doen dit met twee lagen over elkaar. Een *Epeolus*-vrouwtje legt haar ei in nog niet afgesloten nesten, tussen de beide lagen van de nestwand (ROZEN & FAVREAU 1968). Het ei is klein, langwerpig, gebogen en aan één uiteinde afgeplat. Het *Epeolus*-vrouwtje maakt een gat in de binnenste wand van de celbekleding. Het ei wordt daar doorheen gelegd, als het ware buiten de cel, zodanig dat de afgeplatte kant onderdeel uitmaakt van de celwand. Het ei wordt vastgelijmd in de celwand, mogelijk met een uitscheiding van de Dufourklier. In een derde van de geparasiteerde nesten werden twee of drie *Epeolus*-eieren gevonden, waarvan onduidelijk was of deze van hetzelfde vrouwtje waren of van verschillende vrouwtjes (TORCHIO & BURDICK 1988).
De larve heeft in het eerste stadium een sterk gesclerotiseerde kop, met lange, scherpe kaken. Aan het achtereind van het lichaam zitten twee uitsteeksels, die gebruikt worden bij het voortbewegen. De larve doorzoekt meteen na het uitkomen de broedcel op eieren of andere larven en vernietigt deze. Wanneer er zich meer *Epeolus*-larven in dezelfde broedcel bevinden, dan vechten ze met elkaar en overleeft er slechts een. Daarna voedt de overgebleven larve zich met de aanwezige voedselvoorraad.
Broedcellen die door *Epeolus variegatus* geparasiteerd zijn, blijven gedeeltelijk doorzichtig, in tegenstelling tot de ondoorzichtige cellen waarin de larven van de gastheer zitten. De *Epeolus*-larven spinnen voor het verpoppen geen cocon (ROZEN 1966, TORCHIO & BURDICK 1988). Ze overwinteren als pop. Een *Epeolus*-pop heeft sterke stekels aan de tergietranden en is zeer beweeglijk (ESSER 2005).
Esser (2005) noemt voor een aggregatie van nesten van *Colletes daviesanus* in de Nederlandse duinen een parasiteringsgraad van 16%. Torchio & Burdick (1988) vonden 17,6% van de cellen van *Colletes kincaidii* Cockerell, 1898 (niet in Nederland) geparasiteerd door *Epeolus compactus* Cresson, 1878 (niet in Nederland). Zij constateerden dat oude *Colletes*-nesten die opnieuw gebruikt werden een veel hogere parasiteringsgraad hadden (32,5%) dan nieuwe nesten (8,1%).
Bij dit bijengenus lijkt de binding van de soorten aan specifieke gastheersoorten, althans in onze contreien, (nog) niet vast te liggen.
Bloembezoek vindt alleen plaats om nectar op te nemen voor de eigen voedselvoorziening, de vrouwtjes verzamelen

geen stuifmeel. Bloembezoek is niet gespecialiseerd, ze bezoeken echter vaak dezelfde bloemen als de gastheren.

Epeolus alpinus
waddenviltbij

JS

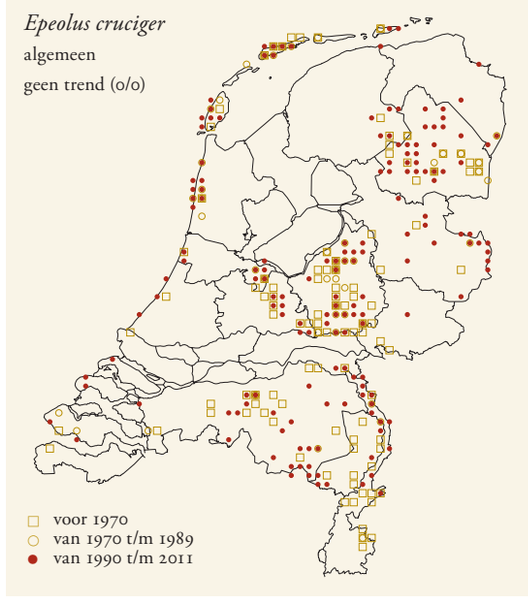
Zwart met witte viltvlekken. Kop en voorste deel borststuk zowel bij mannetje als vrouwtje met lange, afstaande haren. Sterniet 5 van vrouwtje breed, min of meer recht eindigend. Lengte vrouwtje 6-8 mm, mannetje: 6,5-8 mm.

Verspreiding

Noord-Europa, Alpen en kustgebieden van Noordzee en Oostzee.

In Nederland zijn slechts 12 exemplaren bekend van vier vindplaatsen: de Hoge Berg, Texel (NH; acht), De Cocksdorp, Texel (één), Schiermonnikoog (FR; twee) en het Zwanenwater (NH; één). De vangst bij De Cocksdorp (in 1991) is de enige recente.





Habitat

In Nederland vooral gevangen in polders en niet of nauwelijks – zoals de namen van de vindplaatsen kunnen doen vermoeden – in de duinen.

Levenswijze

Eén generatie.

Zeer waarschijnlijk is *Colletes impunctatus* een gastheer van *Epeolus alpinus* (ALFKEN 1913, LEFEBER 1979B). Waarschijnlijk is ook *C. floralis* Eversmann, 1852 (niet in Nederland) een gastheer (NIEMELÄ 1947).

Epeolus cruciger
heideviltbij

JS

Zwart met witte viltvlekken. Kop en voorste deel van borststuk zowel bij mannetje als vrouwtje met aanliggende haren. Sterniet 5 van vrouwtje breed, min of meer recht eindigend. Lengte 5,5-7,5 mm.



Heideviltbij *Epeolus cruciger*, mannetje.

Verspreiding

Europa en Midden-Oosten. In Europa van Finland tot in Zuid-Europa en van Engeland en Wales tot in Rusland en Iran.

In Nederland in het midden en oosten overal waar zandgronden zijn. In het westen alleen in de duinen en daar ten zuiden van Egmond (NH) bepaald schaars.

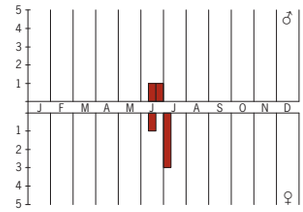
Habitat

Heidevelden en duinen.

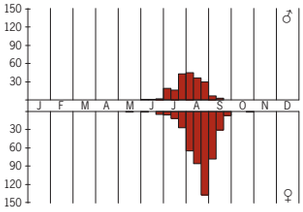
Levenswijze

Eén generatie.

Zeer waarschijnlijk is *Colletes succinctus* de gastheer (HÖPPNER 1899, LEFEBER 1979B). Een kleine vorm parasiteert waarschijnlijk bij *C. marginatus* (PERKINS 1920, RICHARDS 1937, WESTRICH 1989B, LEFEBER 1979B). Mogelijk is ook *C. halophilus* een gastheer; in 2006 werden in de Kwade Hoek (ZH) diverse verse individuen van *Epeolus cruciger* waargenomen bij een



Epeolus alpinus



Epeolus cruciger

zeer grote kolonie van *C. halophilus*. In september 2006 werd op Schiermonnikoog een vrouwtje van *Epeolus cruciger* gevangen boven een nestaggregatie van 100 nesten van *C. halophilus* (CJ eigen waarnemingen). In augustus 2001 werd daar bij nesten van *C. halophilus* eveneens een vrouwtje van *E. cruciger* gevangen (JS eigen waarnemingen).
Epeolus cruciger wordt op allerlei soorten bloemen aangetroffen, maar het meest op struikhei.

Epeolus tarsalis
schorviltbij

CJ & JS

Zwart met witte viltvlekken. Vleugels opvallend verdonkerd, soort daardoor in het veld goed te herkennen. Beide seksen hebben afgeplatte richel tussen inplanting van antennen (alle andere *Epeolus*-soorten in ons land hebben daar scherpe richel). Sterniet 5 van vrouwtje smal, tongvormig en aan onderkant overdwars ingedeukt. Mannetje zonder wimperharige borstels op sterniet 4-5, i.t.t. alle andere *Epeolus*-soorten. Lengte 6-8 mm.
Nederlandse exemplaren werden door Van Lith (1949) als nieuwe soort beschreven: *Epeolus rozenburgensis*. Hij bracht de status hiervan echter later terug tot een ondersoort van *Epeolus tarsalis* (VAN LITH 1956). Onduidelijk is of onze schorviltbij inderdaad de status van ondersoort verdient. In dat geval zou sprake zijn van een endemisch taxon. *Epeolus*-kenner M. Schwarz beschouwt *E. tarsalis* en *E. rozenburgensis* echter als identiek (Michael Kuhlmann pers. med.).

Verspreiding

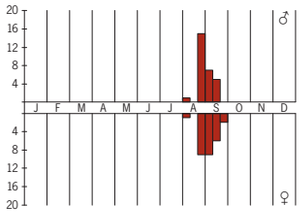
Van West-Europa tot in in Mongolië en Japan. In Europa van Nederland tot Spanje en van Frankrijk tot Zuid-Rusland. In Nederland is *Epeolus tarsalis* bekend van verschillende vindplaatsen in de Zeeuwse en Zuid-Hollandse delta. Behalve in het voormalige natuurgebied De Beer op het eiland Rozenburg is de soort aangetroffen in het Verdronken Land van Saeftinghe, op de Kaloot bij Borssele, op het Nozenschorretje bij Terneuzen en op de Kwade Hoek bij Goedereede. De Beer is opgeofferd aan de aanleg van de Maasvlakte en daarbij is ook de vliegplaats van deze soort verloren gegaan. De soort werd in de jaren 1970 herontdekt in het Verdronken Land van Saeftinghe, maar kon daar in de jaren 1990 ondanks verschillende gerichte zoektochten niet worden teruggevonden. In 1999 werd een kleine populatie ontdekt op de Kaloot op een zeer klein schorretje. In 2000 werd *Epeolus tarsalis* weer in Saeftinghe gevonden. In 2005 werden enkele exemplaren gezien bij Terneuzen en werd een tamelijk grote populatie ontdekt op de Kwade Hoek. De laatstgenoemde populatie werd in 2006 geschat op zeker enkele honderden exemplaren.
Merkwaardig is dat de soort op de meeste vliegplaatsen uitermate schaars is. Het lijkt alsof er af en toe een goed jaar is voor de soort, terwijl soms jarenlang geen enkel exemplaar te ontdekken valt. Zo werd in Zeeland in 2003 en 2004 gedurende 1800 uur veldwaarnemingen op nestlocaties van *Colletes halophilus* slechts twee keer een individu waargenomen. Zowel door Van Lith als bij recent onderzoek in Zuidwest-Nederland (CJ eigen waarnemingen) werd geconstateerd dat de grootte van de individuen van jaar tot jaar nogal kan fluctueren. *Epeolus tarsalis* is, ondanks gericht zoeken, nooit in het Waddengebied gevonden, hoewel daar grote nestkolonies van *Colletes halophilus* zijn.

Habitat

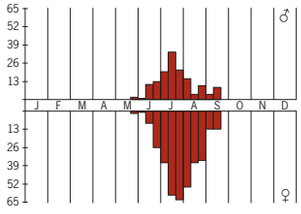
De habitat van *Epeolus tarsalis* is veel nauwer begrensd dan die van de gastheer. Alle vliegplaatsen zijn gelegen nabij de duinen of (Saeftinghe en het Nozenschorretje) in de directe omgeving van kunstmatige zandlichamen. Reliëf kan een belangrijke factor zijn in verband met het microklimaat. De afwezigheid in Noord-Nederland en het Zuid-Europese zwaartepunt in het areaal wijzen erop dat het om een warmteminnende soort gaat.

Levenswijze

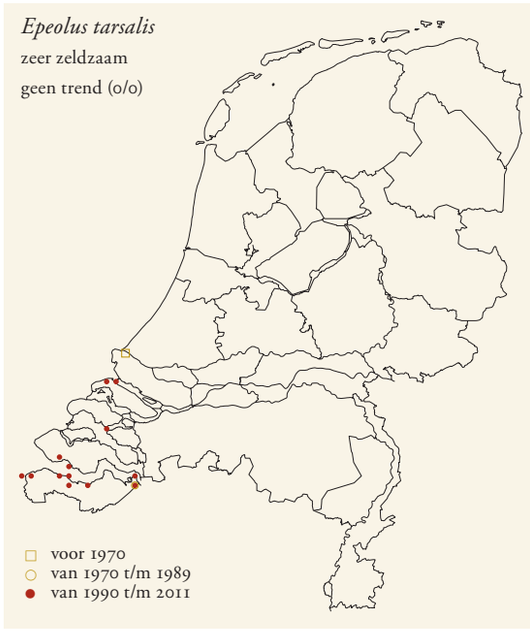
Eén generatie.
Colletes halophilus is zeer waarschijnlijk de enige gastheer in ons land (VAN LITH 1949). In Zuid-Europa geldt *Colletes collaris* Dours, 1872 (niet in Nederland) als gastheer (KUHLMANN 2005). *Epeolus tarsalis* is zowel in kleine als in zeer omvangrijke nestaggregaties van *C. halophilus* aangetroffen.



Epeolus tarsalis



Epeolus variegatus



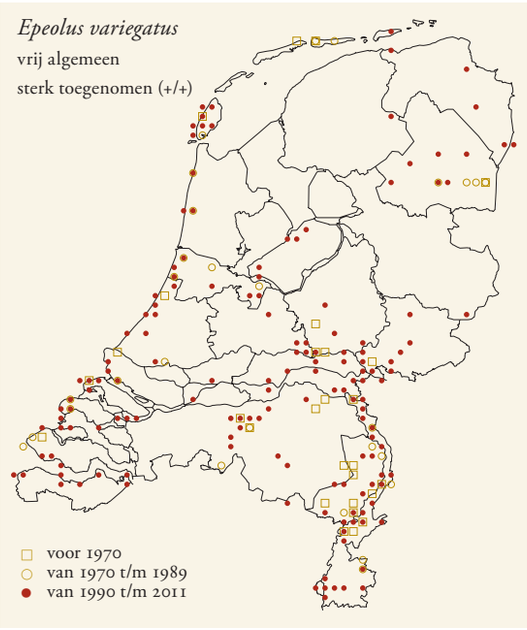
Epeolus variegatus
gewone viltbij

JS

Zwart met witte viltvlekken. Vrouwtje met sterniet 5 smal, tongvormig en aan onderkant overdwars ingedeukt. Te onderscheiden van vrouwtje *Epeolus tarsalis*, dat dezelfde vorm van sterniet 5 heeft, door scherpe richel tussen antennen. Mannetje in het veld niet van meeste andere *Epeolus*-mannetjes te onderscheiden. Lengte vrouwtje 7-9 mm, mannetje 6,5-8 mm.

Verspreiding

Zuid- en Midden-Europa, in noorden tot Engeland en Zuid-Finland.
In Nederland in het hele land, maar slechts weinig meldingen uit de noordoostelijke provincies.





Gewone langhoornbij *Eucera longicornis*, mannetje.

Habitat

Allerlei open, droge terreinen, vaak enigszins ruig of ruderaal, zoals spoorwegemplacementen, schorren, heidevelden, uiterwaarden en afgravingen.

Levenswijze

Eén generatie.

Een zekere gastheer is *Colletes daviesanus* (BLAIR 1920, BOGUSCH 2003, ESSER 2005, LEFEBER 1979B, RICHARDS 1937, WESTRICH 1989B). Zeer waarschijnlijk zijn ook *C. fodiens*, *C. halophilus*, *C. hederae* en *C. similis* gastheren (GUICHARD 1974, LEFEBER 1979B, MOENEN 2009, RICHARDS 1937, WESTRICH 1989B; CJ eigen waarneming). *Colletes marginatus* is mogelijk een gastheer (RICHARDS 1937).

Eucera langhoornbijen

TP

Mannetje met gele clypeus en zeer lange antennen (tot voorbij basis van achterlijf reikend), hierdoor alleen te verwarren met mannetje *Tetralonia*. Bij dat genus heeft voorvleugel echter drie submarginale cellen, bij Nederlandse *Eucera*-soorten twee. Vrouwtje met breed ovaal achterlijf, meestal met haarvlekken of -banden aan basis en/of achterrand van tergieten. Lengte 8-20 mm.

Taxonomie

Behoort met een groot aantal zeer verwante genera tot het tribus Eucerini. Michener (2007) onderscheidt binnen *Eucera* vijf subgenera. In de taxonomie van dit genus en het verwante *Tetralonia* wordt veel belang toegekend aan het aantal submarginale vleugelcellen (twee of drie). Het verlies van de tweede submarginale dwarsader, wat resulteert in twee in plaats van drie submarginale cellen in de voorvleugel, komt bij bijen vaak voor en wordt meestal niet gebruikt als kenmerkend voor een genus. Tkalců (1978, 1984) en Sitdikov & Pesenko (1988), die vooral de Euraziatische soorten bestudeerden, geven andere indelingen. De afbakening van het genus blijft een probleem en een verwantschapsanalyse van het tribus op wereldniveau is gewenst (BAKER 1998, MICHENER 2007).

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, gematigde delen van Azië (tot in Japan) en Noord-Amerika. In Europa van Engeland tot in Spanje. Wereldwijd ongeveer 160 soorten, waarvan het grootste deel voorkomt in Europa en Noord-Afrika; vooral het oostelijk deel van het Middellandse Zeegebied (Turkije) is zeer soortenrijk. Oost-Azië telt slechts weinig soorten (RISCH 1999). In Nederland twee soorten.

Levenswijze

Eén generatie. *Eucera*-soorten vliegen in het algemeen vroeger in het jaar dan de soorten van het verwante genus *Tetralonia*. Overwintering vindt plaats als prepop in cocon of als volwassen dier.

Mannetjes patrouilleren rond nestplaatsen en voedselplanten van vrouwtjes. 's Nachts of bij slecht weer overnachten ze vaak bij elkaar, waarbij ze zich met poten of kaken aan planten vastklampen.

Graaft zelf een nest in de grond, vaak in groepen. Solitaire nestwijze, maar er zijn waarnemingen van soorten die communaal nestelen. De verticaal in de grond liggende broedcellen worden gebouwd aan het uiteinde van lineaire gangen en met een wasachtige stof bekleed. Alleen het deksel van de broedcel wordt hiermee niet bekleed. De nestgangen worden meestal opgevuld met materiaal dat vrijkomt bij het graven van een nieuwe gang.

Alle bestudeerde soorten bleken oligolectisch. De Europese soorten zijn gespecialiseerd op vlinderbloemen.

Het ei wordt gelegd op de bovenkant van de vrij stroperige pollenmassa die wellicht verdund is met nectar. De volwassen larve legt de fecaliën tegen het deksel van de broedcel en spint daarna een dunne cocon. Alleen de larve van *Eucera sociabilis* Smith, 1873 (niet in Nederland) is beschreven (MCGINLEY 1989).

Nomada sexfasciata is koekoeksbij bij diverse *Eucera*-soorten.

Eucera longicornis
gewone langhoornbij

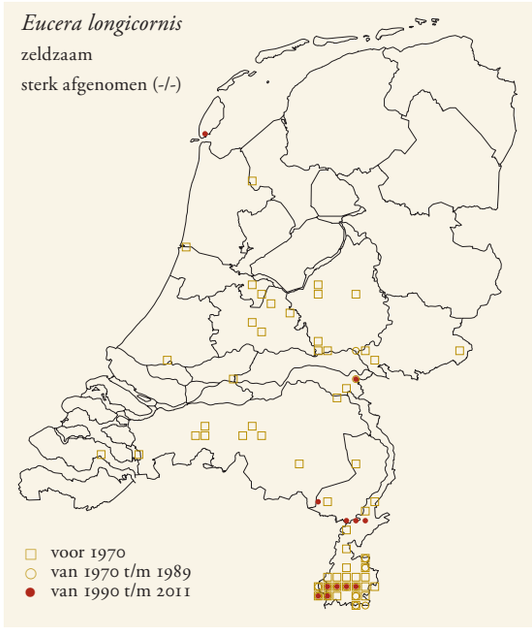
TP

Bovenkant van borststuk in midden met vrij diepe en dicht op elkaar staande stippels. Mannetje met iets naar binnen gebogen metatarsen aan achterpoten. Lengte 14-16 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in China (HEDICKE 1940). In Europa van Zweden en Finland tot Spanje en van Engeland tot in Rusland. Een areaalkaart is te vinden in Kullenberg et al. (1984).

In Nederland vroeger meer verspreid dan tegenwoordig, met zelfs enkele vondsten in het westen, zoals Velsen (NH) in 1918 en Medemblik (NH) in 1930. Recente vindplaatsen voornamelijk in Zuid- en Midden-Limburg en op de stuwwallen bij Nijmegen (GE), maar ook op Texel, waar de soort vermoedelijk al zeker sinds de jaren 1930 aanwezig is. Nergens talrijk.



Habitat

Bloemrijke graslanden, bermen, uiterwaarden en structuurrijke bosranden. De soort vliegt in de periode dat veel graslanden en bermen voor het eerst in het jaar gemaaid worden. Gefaseerd maaibeheer is dan ook een belangrijke beheervorm voor het behoud van deze soort.

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Westrich (1989b) noemt zelfs een verschil van circa drie weken, maar dat is in het Nederlandse vliegtijddiagram niet te zien. De soort overwintert als prepop, mogelijk deels als imago (HÖPPNER 1901, MÜLLER 1944, SLADEN 1895, SMITH 1846, 1876).

Mannetjes patrouilleren snel en laag vliegend langs nestplaatsen en bloemen waarop de vrouwtjes foerageren. Mannetjes bezoeken voordat zij gepaard hebben zelden bloemen.

Het vrouwtje graaft zelf nesten in de grond, die vaak in groepen bij elkaar liggen. Tijdens de graafwerkzaamheden maakt het vrouwtje een geluid dat tot op 10 m afstand te horen is. Bouwman (1908) geeft tekeningen van uitgegraven nesten met één broedcel. De nesten bestaan uit een lange hoofdgang met aftakkingen van ongeveer 3 cm naar de broedcellen. De cellen zijn nagenoeg eivormig en staan verticaal in de grond. Ze worden door een spiraalvormig deksel van lemig materiaal afgesloten. Een nest bevat tot zeven broedcellen die, evenals de gangen, aan de binnenkant een glad laagje hebben. Ze worden voor twee vijfde met een stroperige stuifmeelbrij gevuld. Nielsen (1941) vond een nest waarbij de hoofdgang gesplitst was en dat 13 broedcellen bevatte. Het zou kunnen dat hier twee vrouwtjes gebruik hebben gemaakt van dezelfde nestopening, wat zou wijzen op een communale levenswijze.

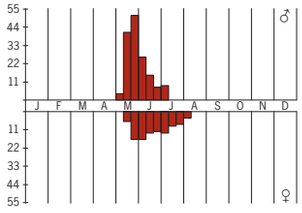
Het ei van 3,75 mm staat met één eind in het midden van de stuifmeelbrij (Höppner 1901). Nielsen (1941) trof het ei aan met beide polen in de stuifmeelbrij. De larve en pop zijn nog niet beschreven. De eironde cocon is aan de polen afgeplat en bestaat uit meerdere zeer dunne laagjes. De buitenste laag is sterk, vezelig en lichtbruin gekleurd.

Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen (WESTRICH 1989B). In ons land zijn vrouwtjes vooral waargenomen op klaver, rolklaver, rupsklaver en wikke.

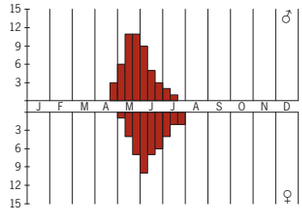
Nomada sexfasciata is bekend als zeer waarschijnlijke koekoeksbij.



▶▶ Zuidelijke langhoornbij *Eucera nigrescens*, vrouwtje.



Eucera longicornis



Eucera nigrescens

Eucera nigrescens
zuidelijke langhoornbij

TP

In het veld met loep van *Eucera longicornis* te onderscheiden door minder krachtige en meer verspreide stippels midden op borststuk. Mannetje met rechte metatarsen aan achterpoten. Lengte 13-15 mm.

Van deze soort komen diverse kleurvormen voor in Zuid-Europa, Noord-Afrika en het oostelijke deel van het Middellandse Zeegebied. Tkalců (1984) onderscheidt drie ondersoorten: *Eucera n. nigrescens*, *E. n. continentis* Tkalců, 1984 en *Eucera n. contraria* Tkalců, 1984. De Noordwest-Europese dieren zouden tot *E. n. continentis* behoren.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika. In Europa van Nederland tot in Portugal en van Zuid-Engeland tot in de Kaukasus. Ook in Iran. Een areaalkaart is te vinden in Kullenberg et al. (1984).





Roodpotige groefbij *Halictus rubicundus*, vrouwtje.

In Nederland beperkt tot de zuidoostelijke grensstreek, met slechts enkele recente vondsten bij Maastricht (LI), Bemelen (LI) en in het Rijk van Nijmegen (GE). Pas in 1930 voor het eerst gemeld (VAN DER VECHT 1930), daar de soort vroeger verward werd met *Eucera longicornis*.

Habitat

Bloemrijke graslanden, bermen en langs structuurrijke bosranden. De soort vliegt in de periode dat veel graslanden en bermen voor het eerst in het jaar gemaaid worden. Gefaseerd maaibeheer is dan ook een belangrijke beheervorm voor behoud van deze soort.

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes, volgens Westrich (1989b) zelfs 3-4 weken, maar dat is in het Nederlandse vliegtijddiagram niet te zien.
Mannetjes patrouilleren rond bloemen op zoek naar vrouwtjes.
De nesten worden door de vrouwtjes zelf gegraven in de grond. Van de nestbouw is verder niets bekend.
Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen, zo blijkt uit pollenonderzoek in het Duitse Baden-Württemberg (WESTRICH 1989B). De soort vliegt daar vooral op heggenwikke. In ons land zijn vrouwtjes waargenomen op gewone rolklaver, heggenwikke, hopklaver en sikkelklaver. Baker (1965) noemt de soort polylectisch, met bloembezoek op helmkruidachtigen, lipbloemen, ruwbladigen en vlinderbloemen. *Nomada sexfasciata* is bekend als zeer waarschijnlijke koekoeksbij.

Halictus groefbijen

FM

Mannetjes meestal veel slanker dan vrouwtjes, soms zelfs uitgesproken langgerekt. Bij vrouwtjes vormt beharing aan einde van tergiet 6 typerend groefje in lengterichting. Dit groefje komt ook voor bij vrouwtjes van genus *Lasioglossum*. Van dat genus in verreweg meeste gevallen te onderscheiden door haarbandjes aan achterranden van tergieten; bij *Lasioglossum* is juist voorrand bezet met haarvlekken. Mannetjes met lange antennen. Voorvleugel met drie submarginale cellen. In Nederland komen de subgenera *Halictus* s.s., *Hexataenites*, *Monilapis*, *Pachyceble*, *Protohalictus*, *Seladonia* en *Tytthalictus* voor. Lengte 3,5-18 mm.

Taxonomie

Halictus omvatte vroeger ook het genus *Lasioglossum*. Nadat dit taxon als een apart genus werd erkend, onderscheidde men vervolgens binnen *Halictus* nog de drie subgenera *Halictus* s.s., *Seladonia* en *Vestitohalictus*. Pesenko (1984) beschreef op grond van de grote diversiteit binnen *Halictus* s.s. vele nieuwe subgenera. Michener (2007) volgt hem hierin en kent 15 subgenera toe aan *Halictus* s.l. Deze indeling is in dit boek overgenomen. Zie echter Ebmer (2011).

Verspreiding

Het genus telt thans ongeveer 450 soorten, waarvan de meeste voorkomen in de Oude Wereld, met het zwaartepunt in de gematigd warme gebieden van Europa en Azië. Sommige soorten komen zowel in de Oude als de Nieuwe Wereld voor, zoals *Halictus rubicundus*. Afrika beneden de Sahara en Zuid-Amerika zijn soortenarm. In Nederland 11 soorten.

Levenswijze

Halictus kent evenals *Lasioglossum* zowel soorten met een solitaire voortplantingscyclus als soorten die primitief-eusociale gemeenschappen vormen. *Halictus* is minder goed onderzocht, maar ook hier is een soort gevonden die al naar gelang het klimaat een solitaire of sociale levenscyclus kent (*H. rubicundus*). De solitaire cyclus komt overeen met die van *Lasioglossum* (zie aldaar). Een voorbeeld van een Nederlandse solitaire soort is *H. quadricinctus*.
Bij de primitief-eusociale soorten is er sprake van één of

meer zomerbroedsels die vooral vrouwtjes opleveren. Deze dienen als werksters. Ze leggen geen of weinig eieren en helpen de neststichtster met het graven van de broedcellen en de proviandering daarvan ten behoeve van de volgende geslachtelijke generatie. De neststichtster verlaat nog nauwelijks het nest; haar taak is het leggen van eieren. Het verschil in grootte tussen de neststichtsters en de werksters is meestal veel geringer dan bij *Lasioglossum* of zelfs afwezig en er is veel overlap. De gemeenschappen zijn meestal klein; zo telt een nest van *H. maculatus* nooit meer dan tien werksters (KNERER 1980A). In de zomer vliegt de geslachtelijke generatie uit, waarvan de mannetjes na de paring sterven. Als onder 'Levenswijze' in de soortbeschrijvingen 'Eén generatie' wordt vermeld, betekent dit dat er slechts één *volledige* geslachtelijke generatie per jaar wordt voortgebracht, maar deze term sluit het voorkomen van één of meerdere zomerbroedsels niet uit; het vervolg van de tekst geeft daarover dan uitsluitsel. De vrouwtjes overwinteren, vaak in het geboortenest. *Halictus*-soorten nestelen meestal koloniegewijs in de grond, bij voorkeur in lemige of zandige bodems, een enkele maal in een ander substraat zoals rottend hout. De nesten bestaan doorgaans uit een enkele loodrechte nestgang met direct aan de gang grenzende, horizontaal geörienteerde broedcellen maar soms zijn de nestgangen vertakt en bochtig.
Halictus-soorten zijn in het algemeen polylectisch, maar worden in ons land (evenals *Lasioglossum*-soorten) relatief vaak op composieten gevonden.
Enkele van de tien Nederlandse soorten worden geparasiteerd door bloedbijen *Sphecodes*. De blaaskopvlieg *Zodion cinereum* legt haar eieren in volwassen bijen van *Halictus quadricinctus*.

Halictus compressus holkopgroefbij

FM

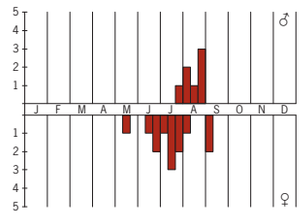
Zwart, met bruingeel behaarde kop en thorax en witte haarbandjes op achterranden van tergieten. Vrouwtje lijkt op *Halictus rubicundus*, maar heeft donkere achterschenen. Bij zeer lastig te onderscheiden *H. langobardicus* is mesonotum overlangs wat sterker ingedrukt en beharing op achterzijde van tergiet 4 smaller dan achterzijde zelf. Mannetje met kleur en beharing als vrouwtje, maar slanker en met langere antennen, waarvan onderzijde meestal okergeel is. Onderzijde van kaken evenals bij mannetje *H. langobardicus* sterk verbreed, maar zonder rechte hoek. Lengte 9-10 mm.

Verspreiding

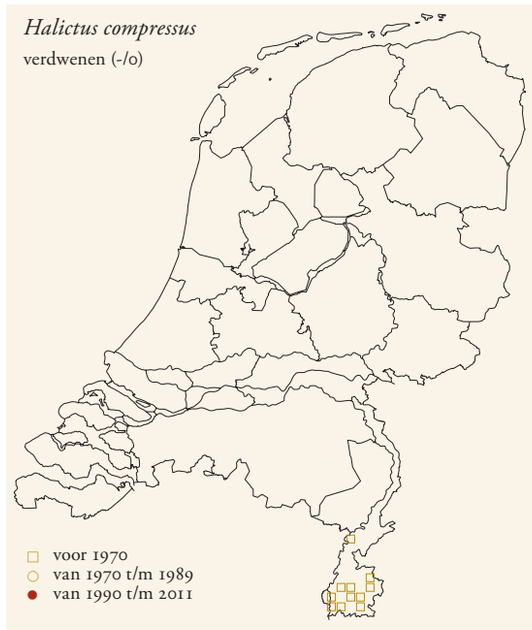
De nominaatvorm komt in Europa voor van West-Frankrijk tot aan de Oeral, noordelijk tot de Baltische staten en zuidelijk tot in het Middellandse Zeegebied. Andere ondersoorten bereiken oostelijk het Baikalmeer en zuidelijk Tadzjikistan.
In Nederland alleen in Zuid-Limburg gevonden, maar nu verdwenen. Laatste vondst bij Colmont in 1966.

Habitat en Levenswijze

In verband met het zeer lastige onderscheid met *Halictus langobardicus* en de niet-inlandse *H. simplex* is van bestaande beschrijvingen van de biologie niet met zekerheid bekend welke soort deze betroffen. Ook Westrich (1989b) doet om die reden geen verdere mededelingen over habitat en levenswijze. Celary (1991) noemt *Sphecodes scabricollis* als broedparasiet.



Halictus compressus



Halictus confusus heidebronsgroefbij

FM

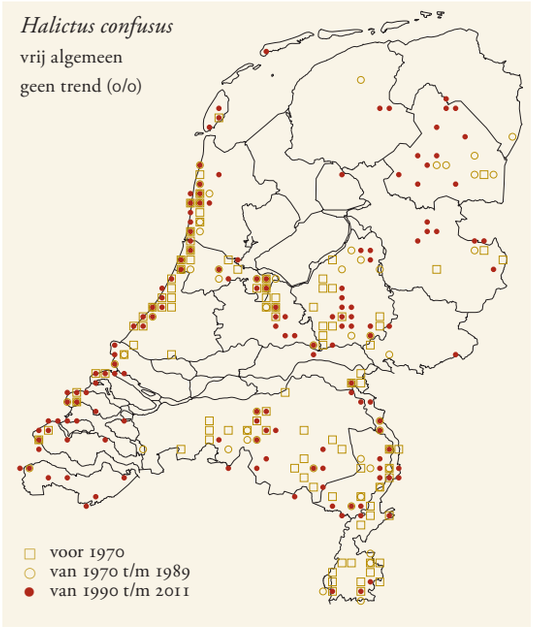
Bronsgroen glanzend, zoals meeste soorten van de subgenera *Pachyceble* en *Seladonia*. Vrouwtje lijkt veel op dat van *Halictus tumulorum*. Vorm en breedte van haarranden op tergiet 4, alsmede sculptuur van middenveld, worden dikwijls genoemd als verschilpunten met die soort maar zijn in praktijk nauwelijks te gebruiken. Wel bruikbaar zijn vorm van kop en slapen. Bij *H. confusus* is kop naar verhouding breder en van boven gezien convergeren de slapen veel sterker. Onderkant van antennen van mannetje is eenkleurig lichtgeel tot lichtbruin. Zie verder *H. tumulorum*. Lengte 6,5-8 mm.
Er worden diverse ondersoorten onderscheiden. In Nederland komt *H. c. perkinsi* voor. In oudere literatuur wordt dit taxon soms als aparte soort vermeld, *Halictus perkinsi.*
Mogelijk is *Halictus confusus* een complex van soorten. Rosenmeier & Packer (1993) en Packer & Taylor (1997) wijzen op de genetische verschillen tussen dieren in ver van elkaar verwijderde gebieden.

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika. In Europa van Zuid-Engeland en de Pyreneeën tot aan de Oeral.
In Nederland wijd verbreid op de zandgronden. Er is nog niet nagegaan of de vondsten op de Waddeneilanden een verwisseling met *Halictus tumulorum* betreffen, die daar met zekerheid is vastgesteld.

Habitat

Komt in Nederland uitsluitend voor op zandgronden en mijdt in het algemeen de stedelijke omgeving. Talrijk in de duinen, ook vrij veel op heidevelden.





Levenswijze

Eén generatie. De volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt in de grond. Vermoedelijk solitair. Bij de Noord-Amerikaanse ondersoort is primitief-eusociaal gedrag aangetoond.
In Nederland uitgesproken polylectisch.
Westrich (1989b) noemt als mogelijke broedparasiet *Sphecodes cristatus* Hagens, 1882. Die soort komt echter niet in Nederland voor.

Halictus langobardicus lombardgroefbij

FM

Zwart, met bruingeel behaarde kop en thorax en smalle witte bandjes op achterranden van tergieten, op tergiet 1 onderbroken. Vrouwtje lijkt op dat van *Halictus rubicundus*: achterschenen zijn donker, niet oranje. Zeer lastig van *H. compressus* te onderscheiden: mesonotum overlangs wat sterker ingedrukt en beharing op achterzijde van tergiet 4 smaller dan achterzijde zelf. Mannetje slanker met langere antennen, clypeus steekt sterk naar voren, onderzijde van antennen bruin. Onder microscoop is aan basis bijna rechthoekig gebogen onderkant van kaken te zien. Lengte 9-11 mm.

Verspreiding

Vrijwel beperkt tot warmere delen van Midden-Europa, van Frankrijk tot Bulgarije en van Midden-Duitsland tot op Sicilië.
Op 3 juni 2008 voor het eerst in Nederland gevonden langs het Julianakanaal bij Echt (11). Vervolgens werden in juli meer exemplaren gevonden, wat er vermoedelijk op wijst dat zich hier een kleine populatie bevindt.

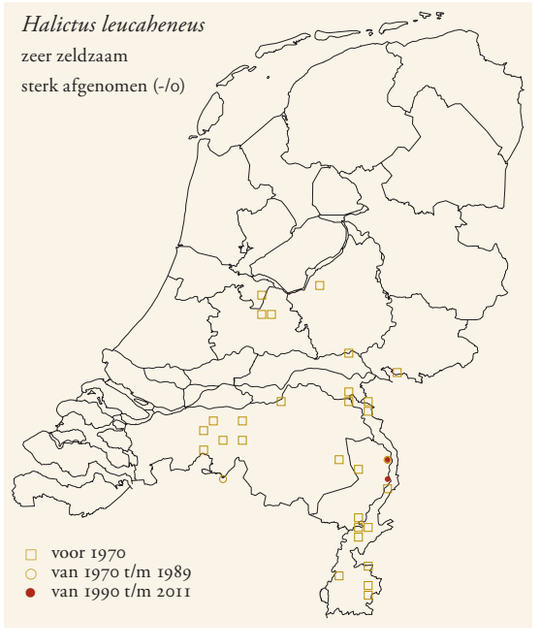
Habitat en Levenswijze

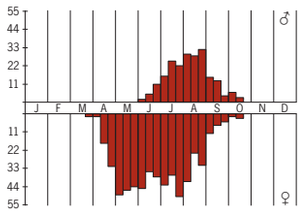
In verband met het zeer lastige onderscheid tussen de vrouwtjes van *H. langobardicus*, *H. compressus* en de niet-inlandse *H. simplex* is van de bestaande oudere beschrijvingen van de biologie niet met zekerheid bekend welke soort deze betreffen. Ook Westrich (1989b) doet om die reden geen verdere mededelingen over de levenswijze.
Een met zekerheid gedetermineerd vrouwtje langs het Julianakanaal bezocht een kruldistel.

Halictus leucaheneus zuidelijke bronsgroefbij

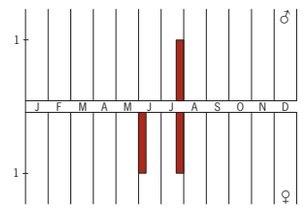
FM

Beide seksen zijn gekenmerkt door naar achteren wat verlengde kruin, die zijdelings licht ingedrukt is. Vrouwtje verschilt van dat van de twee andere vertegenwoordigers van het subgenus *Pachyceble* (*Halictus confusus* en *H. tumulorum*) onder andere door bredere haarbanden op tergieten. Mannetje in tegenstelling tot die van bovengenoemde soorten met haarbanden op sterniet 2-3. Lengte 7-8,5 mm.
In oudere literatuur veelal aangeduid als *H. fasciatus*.

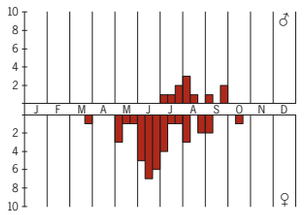




Halictus confusus



Halictus langobardicus



Halictus leucaheneus

Ebmer (1987) onderscheidt drie ondersoorten, waarvan in Europa *H. l. arenosus* voorkomt.

Verspreiding
Gematigde klimaatzones van Europa en Azië, oostelijk tot in Mantsjoerije. In West-Europa zeldzaam en bedreigd.
In Nederland altijd schaars geweest en beperkt tot het midden en zuidoosten. Gedurende de laatste decennia nog slechts enkele malen gevonden; meest recente vondsten in 2001 bij Houthuizen en in 2005 bij Venlo (SMIT & PIJFERS 2006).

Habitat
Zandgrond met schaars- of niet begroeide plekken. De meest recente vondsten in Nederland waren in een ruderaal zandgebiedje en een schraal begroeid, zanderig spoorwegterrein. In Baden-Württemberg (Duitsland) bij heidevelden en op plaatsen met een open ruderale vegetatie (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie.
Mate van socialiteit is onbekend. Onder gunstige omstandigheden kunnen reusachtige kolonies worden gevormd. Uit Rusland zijn aggregaties gemeld van deze soort samen met *Lasioglossum laevigatum* van meer dan vier miljoen nesten (BLAGOVESCHENSKAYA 1963).
Een Russisch nest bleek te bestaan uit een enkele verticale gang van 20 cm diep, waaraan zes broedcellen grensden. De onvolwassen stadia in de bovenste cellen waren steeds verder gevorderd dan die van de onderste cellen (WU 1960).
Polylectisch. In Nederland op havikskruid gevonden
Broedparasieten zijn niet bekend.

Halictus maculatus
blokhoofdgroefbij

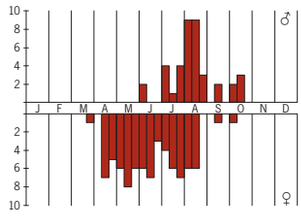
FM

Beide seksen zwart met op de achterranden van tergieten opvallend scherp begrensde, smalle witte haarbandjes, die in midden over aanzienlijke lengte onderbroken zijn. Slapen van bovenaf bezien, achter ogen, opmerkelijk breed 'uitgebouwd', een kenmerk dat in het bijzonder bij het vrouwtje in het oog springt. Lengte 6,5-9 mm.

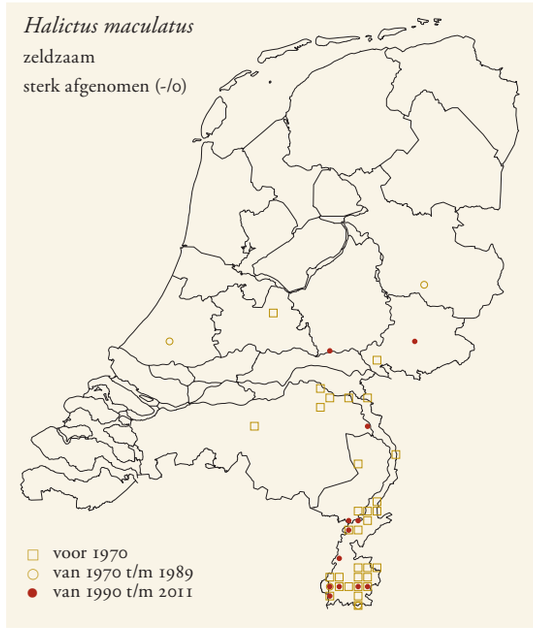
Verspreiding
West-Palearctisch, oostelijk tot bezuiden de Oeral. In Europa van Zuid-Finland tot in Zuid-Europese berggebieden. In Nederland vroeger wijd verbreid in het zuidoosten, vooral in Zuid-Limburg en het oostelijk rivierengebied. Na 1980 alleen nog gevonden langs de Maas in Limburg, bij Maastricht en bij Thorn.

Habitat
In Nederland momenteel vooral in bloemrijke, rivierbegeleidende open landschappen. Bij Thorn werden nesten gevonden op leemstrandjes. Westrich (1989b) noemt voedselarme graslanden, leemgroeven en plekken met ruderale begroeiing.

Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in de grond, bij voorkeur in een wat lemige bodem.



Halictus maculatus



De soort is primitief-eusociaal. De vrouwtjes van de geslachtelijke generatie overwinteren geregeld bij elkaar in het geboortenest, soms tot op 40 cm diepte. Stichting van een nieuw nest of schoonmaak van het geboortenest kan door één enkel vrouwtje gebeuren of door enkele vrouwtjes tezamen, waarbij er één dominant wordt en als koningin optreedt. Er verschijnt vervolgens een werkstersbroed in de vroege zomer. Deze werksters zijn gemiddeld duidelijk kleiner dan de neststichtsters. Monogyne voorjaarsnesten bestaan slechts uit een enkele verticale gang met een vijftal cellen, zomernesten zijn wat meer uitgebouwd met soms een zijgang en in totaal wel 20 cellen. De werksters ten slotte helpen de koningin om een generatie met mannetjes en vrouwtjes groot te krijgen, die paren. De vrouwtjes hiervan overwinteren en daarna begint de cyclus weer van voren af aan (KNERER 1980A).
Polylectisch, met een lichte voorkeur voor composieten. In Nederland onder andere gevonden op boerenwormkruid, cichorei, gewoon duizendblad en paardenbloem (databestand EIS-Nederland).
De broedparasiet *Sphecodes rufiventris* is meerdere malen bij de nesten waargenomen. Ook *S. ephippius* en *S. gibbus* komen in aanmerking als broedparasiet (CELARY 1991, WESTRICH 1989B).

Halictus quadricinctus
vierbandgroefbij

TP

Vrouwtje fors gebouwd. Achterlijf breed, zwart, met opvallende wit behaarde achterranden van tergieten. Deze haarbandjes zijn in midden duidelijk smaller. Te onderscheiden van verwante *Halictus scabiosae* en *H. sexcinctus* onder andere door veel minder dicht bestippelde en glanzende bovenkant van borststuk. Mannetje veel slanker dan vrouwtje en onderscheidt zich van bovengenoemde soorten door naar voren toe min of meer tapse vorm van achterlijf. Lengte 13-16 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië, tot in Mantsjoerije. In Europa van Zuid-Finland tot aan de Middellandse Zee en van Frankrijk tot in Rusland.
In Nederland voornamelijk in Limburg. Daarbuiten slechts bekend van enkele vondsten in Noord-Brabant en van een vrouwtje bij Noordwijk (NH) op 30 augustus 1942. Tot voor kort dateerden de laatste Nederlandse waarnemingen uit 1954 (Heerlen en Maastricht) maar de soort werd in 2005 en 2006 op de Bemelerberg gevonden (PEETERS & VAN NOORDWIJK 2006).



Habitat
In ons land recent alleen in kalkgrasland. In het buitenland vooral in steppen en droge graslanden, inclusief parken en wegbermen.

Levenswijze
Eén generatie.
Solitaire, mogelijk subsociale soort, omdat sommige vrouwtjes de broedcellen met jonge larven open houden. Gepaarde vrouwtjes verschijnen na overwintering in het voorjaar en ieder vrouwtje start dan met de bouw van een nest. In de zomer vliegen de nakomelingen uit. De moederbij leeft soms enige tijd samen met haar eigen kroost. Na de paring van de exemplaren van de nieuwe generatie overwinteren alleen de geïnsemineerde vrouwtjes, meestal op de bodem van oude nesten waarin ze geboren zijn.
Nestelt meestal in een holte in leemachtige grond. Broeder Arnoud (1949) meldt een nest in de wand van een holle weg. De broedcellen worden gebouwd in de vorm van een primitieve raat met vier, vijf tot 20 of meer broedcellen van leem, meestal op een diepte van 5-15 cm, bij elkaar liggend aan één kant van de hoofdgang. Meer details over de unieke nestbouw zijn te vinden in Peeters & Van Noordwijk (2006).
Polylectisch, met voorkeur voor composieten met grote bloemen zoals centaurie, distel, vederdistel en wegdistel. In Nederland alleen bekend van centaurie, distel, gele kornoelje, knikkende distel, muizenoor en paardenbloem.
Grote exemplaren van *Sphecodes gibbus* zijn bekend als broedparasiet (BLÜTHGEN 1934, WESTRICH 1989B). Ook wordt geregeld *S. albilabris* als broedparasiet geopperd (bijvoorbeeld ALFKEN 1913, CELARY 1991, VERHOEFF 1943). Volgens Blüthgen (1961) is dit laatste echter zeer onwaarschijnlijk. De blaaskopvlieg *Zodion cinereum* is bekend als parasiet van de volwassen bijen (VAN VEEN 1984, BLÜTHGEN 1934).



Roodpotige groefbij *Halictus rubicundus*, vrouwtje.

Halictus rubicundus roodpotige groefbij

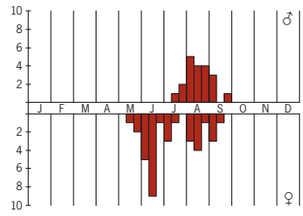
FM

Beide seksen met opvallende witte haarbandjes op achterranden van tergieten. Bovenkant borststuk bruin behaard. Vrouwtje met oranjeachtige beharing op achterschenen en tarsen, die zelf grotendeels ook warme okerkleur hebben. Kop duidelijk breder dan lang. Mannetje slanker, eveneens met zeer smalle haarbandjes op tergieten, achterranden van sterniet 4-5 diep bochtig ingesneden. Lengte 9-11 mm.

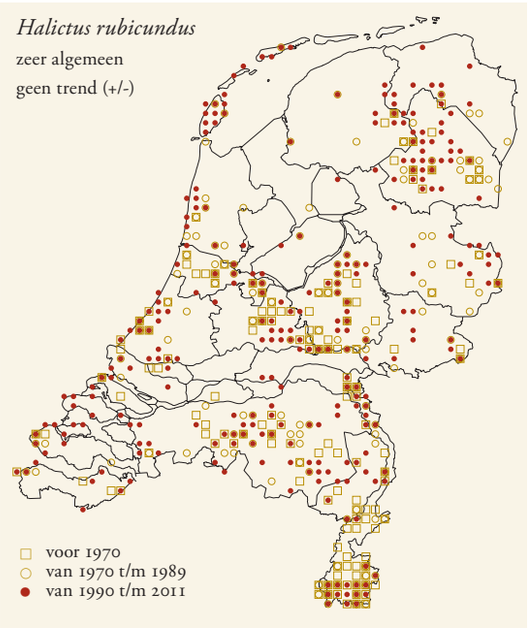
Verspreiding
Een van de weinige bijensoorten die zowel in Europa en Azië als in Noord-Amerika voorkomen. In Europa noordelijk tot aan de poolcirkel, in het zuiden slechts in de gebergten.
In Nederland door het gehele land algemeen, maar zelden in grote aantallen.

Habitat
Komt voor op allerlei bodemsoorten en in allerlei open, droge biotopen, zoals heidevelden, ruderale terreintjes, oeverwallen van rivieren, stadsparken, tuinen en grazige zomen van bossen.

Levenswijze
Eén generatie. De volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt in de grond. Het nest wordt meestal gesticht door een enkel vrouwtje, maar polygynie wordt ook aangetroffen. Zowel solitaire als primitief-eusociale broedcycli komen



Halictus quadricinctus

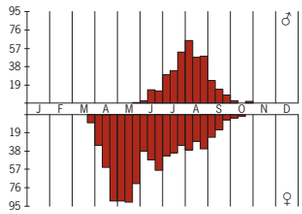


Polylectisch. In Nederland relatief veel aangetroffen op boerenwormkruid en paardenbloem.
Sphecodes gibbus is bekend als broedparasiet. Ook *S. monilicornis* komt in aanmerking (CELARY 1991, PESENKO ET AL. 2000).

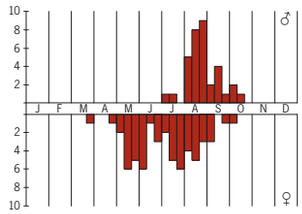


Breedbandgroefbij *Halictus scabiosae*, mannetje.

voor. De 'keuze' hiertussen wordt bepaald door klimaatinvloeden: nesten in een koel (micro)klimaat produceren één broedsel van solitaire dieren, terwijl nesten in een warm klimaat twee broedsels per jaar kunnen opleveren. Dit wordt geïllustreerd door een onderzoek naar kolonies in De Bilt en op Terschelling (HOGENDOORN & LEYS 1997).
In sommige nesten met twee broedsels per jaar worden al in het eerste broed enkele mannetjes en blijkbaar geslachtelijke vrouwtjes geproduceerd. De vrouwtjes fungeren niet als werkster maar 'verdwijnen' na bevrucht te zijn, klaarblijkelijk om direct in diapauze te gaan. Dit is vermoedelijk een strategie waarbij de neststichtster haar kansen spreidt voor het geval dat het tweede broedsel verloren gaat (YANEGA 1989). Soucy (2002) suggereert dat deze opmerkelijke flexibiliteit van de voortplantingsbiologie een belangrijke reden kan zijn voor het 'succes' van deze soort, afgemeten aan het reusachtige areaal.
Hieronder wordt de nestontwikkeling bij een sociale broedcyclus geschetst (PESENKO ET AL. 2000). De nestgang wordt tot een diepte van 10-20 cm uitgegraven. Vijf tot acht broedcellen worden vrijwel direct grenzend aan de gang aangelegd of liggen aan het eind van een kort zijgangetje. Iedere cel wordt voorzien van een stuifmeelbal met een klein kuiltje bovenop, waarin het ei wordt gedeponeerd. Vervolgens wacht het vrouwtje gedurende de periode van de ontwikkeling van het broed in het nest, waarbij de cellen voor inspectiedoeleinden open worden gelaten. Wanneer de werksters uit het zomerbroed uitkomen, vergroten zij het nest. De hoofdgang vertakt zich nu in verscheidene schuin weglopende zijgangen en kan dan een diepte van meer dan 30 cm bereiken, terwijl het aantal broedcellen kan oplopen tot 25. De neststichtster kan 12-14 maanden oud worden, de werksters leven slechts een week of drie. De eieren van de nieuwe, geslachtelijke generatie kunnen zowel door de oude moeder als door de werksters worden gelegd. De hieruit komende jonge vrouwtjes worden bevrucht en overwinteren ten slotte in de zomernesten of graven ook wel aparte winteronderkomens, ver van het geboortenest.



Halictus rubicundus



Halictus scabiosae

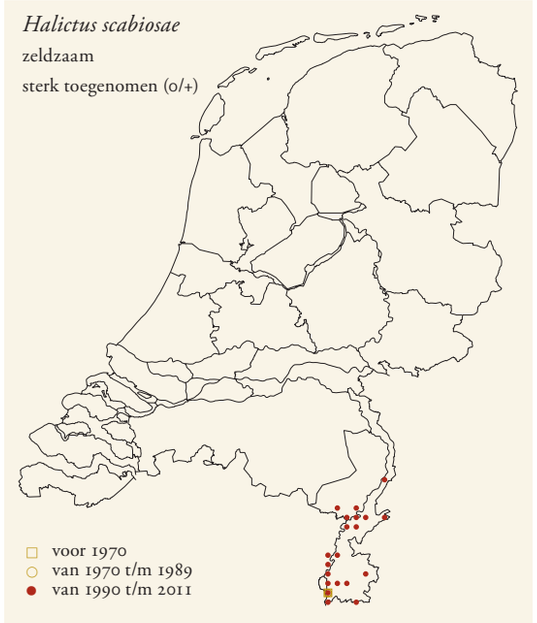
Halictus scabiosae breedbandgroefbij

FM

Vrouwtje met opvallende lichtgele okerkleur, gevormd door haarbanden op voor- en achterranden van tergiet 2-3. Haarbandjes op achterranden breed, basale bandjes soms bedekt door achterrand van voorafgaande tergiet. Tergiet 4 heeft alleen zichtbare band op achterrand. Mannetje slank met lichte haarbanden op tergieten; bovenzijde van antennen geheel donker (bij mannetje *Halictus sexcinctus* alleen laatste antenneleden donker). Laatste antennelid haakvormig gebogen. Lengte 12-14 mm.

Verspreiding

Vrijwel beperkt tot Europa, vooral in westen en zuidwesten, wat minder in Midden-Europa; noordelijk tot Kanaal-



eilanden en Nederland, oostelijk tot Rhodos. Vertoont toename in Duitsland (FREUNDT 2007, FROMMER & FLÜGEL 2005, KUTTIG & THEUNERT 2004).
In Nederland schaars, beperkt tot Zuid- en Midden-Limburg.

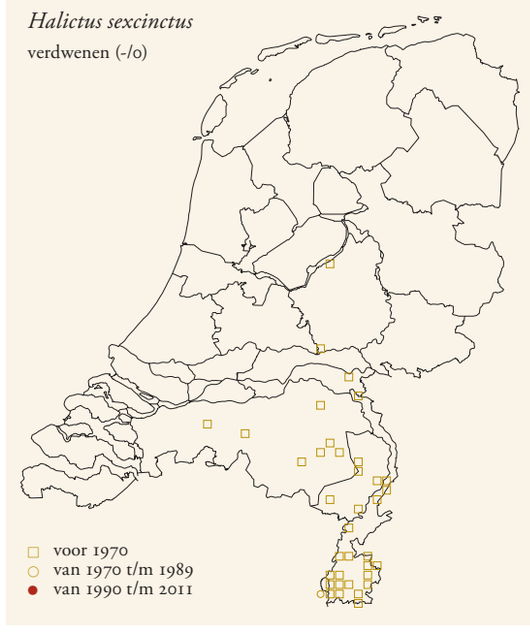
Habitat
In Nederland vooral gevonden in bloemrijke graslanden op hellingen en rond groeves.

Levenswijze
Eén generatie. De volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt in de grond, in leem of zand. Vrouwtjes overwinteren tezamen in het geboortenest. In het daarop volgende voorjaar beginnen ze gezamenlijk aan de werkzaamheden voor het nieuwe seizoen. Het grootste vrouwtje treedt daarbij dominant op. Zij legt de eieren en bewaakt de nestingang. De andere zorgen voor de proviandering van de broedcellen. De nestingang wordt voor de nacht gesloten.
Naarmate de tijd verstrijkt gedraagt het dominante vrouwtje zich steeds agressiever tegen haar helpsters, totdat ze hen uiteindelijk de toegang tot het nest geheel ontzegt, soms zelfs als ze nog beladen met stuifmeel trachten binnen te komen. De verstoten helpsters gaan in de kolonie rondvliegen en trachten zelf een nest te stichten, vaak door overname van een ander nest. Ook nesten van andere grote groefbijsoorten zijn hierbij niet veilig (KNERER & PLATEAUX-QUÉNU 1967). Dit wordt 'facultatief broedparasitisme' genoemd (zie hoofdstuk 7).
Er kunnen gedurende de zomer meerdere werksterbroedsels worden grootgebracht, in ons land vermoedelijk ten hoogste één. De moeder (de koningin) domineert hen en is duidelijk groter dan deze nakomelingen, hoewel er enige overlap is (KNERER 1980A). Het aantal mannetjes in een zomerbroed is zeer gering. Later in de zomer is circa 10% van de werksters bevrucht. Ten slotte wordt de geslachtelijke generatie geproduceerd.
De voorjaarsnesten bereiken een diepte van 13-20 cm, de zomernesten zijn tot 33 cm diep. Broedcellen liggen direct aan de gangen, die zich vooral in de zomernesten vertakken.
Bloembezoek is in Nederland met name op grote centaurie waargenomen, maar ook op cichorei, guldenroede, koolzaad en diverse soorten streepzaad. Westrich (1989b) noemt nog diverse andere *Centaurea*-soorten.
Broedparasieten zijn niet bekend. Batra (1966) meldt poppen van blaaskopvliegen in de achterlijven van verscheidene dode vrouwtjes in uitgegraven nesten.

Halictus sexcinctus zesbandgroefbij FM

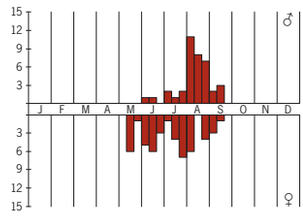
Vrouwtje met brede, geelwitte haarranden aan achterzijde van tergieten (breed en oker bij gelijkende *Halictus scabiosae*, smal en wit bij gelijkende *H. quadricinctus*). Mannetje zeer slank, ook met witte haarbanden op tergieten. Antennen geelbruin met laatste leden donker (bij *H. scabiosae* gehele bovenzijde van antenne donker). Lengte 13-16 mm.

Verspreiding
Europa, vaak gewoon in warmere streken, noordelijk tot Zuid-Zweden.
Vroeger verspreid over grote delen van Noord-Brabant en Limburg. De laatste waarneming van een populatie is van de Bemelerberg (LI) op 20 augustus 1955. Daarna twee meldingen van vermoedelijk zwervers uit Zuid-Limburg in 1984 en 1986.



Habitat
De laatst bekende Nederlandse populatie bevond zich op een kalkgrasland. In Duitsland op zand- en leembodems, op hellingen, aan bosranden en in groeven (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie. In Midden-Europa wordt de soort solitair genoemd (KNERER 1968). In Griekenland vond Richards (2001) twee zomerbroedsels, waarvan het eerste veel meer vrouwtjes dan mannetjes bevatte. De neststichtsters waren 7-12% groter dan de vrouwtjes van het eerste zomerbroed binnen hetzelfde nest. De eieren van het tweede zomerbroed werden gelegd door de neststichtsters (voor zover nog in leven) en de vrouwtjes van het eerste broed. Bij 25% van de vrouwtjes van het tweede broed waren de ovaria niet ontwikkeld. Daar is de soort dus partieel bivoltien en zijn er aanwijzingen voor een zwak ontwikkelde sociale cyclus.
Nestelt in de grond, vaak in grote aggregaties, in steile wanden maar ook in vlak terrein zoals in verdichte bodems van voetpaden. De hierna volgende beschrijving van de nestbouw is gebaseerd op Pesenko et al. (2000). In verticale wanden buigt de hoofdgang, die een doorsnede van 9 tot 10 mm heeft en aanvankelijk horizontaal verloopt, onder een – soms loodrechte – hoek naar beneden. In zandgrond wordt de wand van de nestgang versterkt met een door de neststichtster uitgescheiden substantie. Korte zijgangetjes met een lengte van 5-18 mm en een doorsnede van 5-7 mm leiden alle naar een enkele cel. De cellen zelf meten 20 bij 10 mm. Nadat de cellen bevoorraad en van eieren voorzien zijn, sluit de neststichtster zichzelf in totdat het nieuwe broed de cellen verlaat.



Halictus sexcinctus

In Nederland gevonden op grote centaurie. Volgens Westrich (1989b) polylectisch, maar toch vooral op composieten als centaurie, distels, paardenbloemen en dergelijke.
Koekoeksbij is *Sphecodes gibbus* (CELARY 1991, WESTRICH 1989B).
In meer zuidelijke delen van Europa is in het voorjaar *S. albilabris* mogelijk een koekoeksbij (MARTIN 2012).

Halictus smaragdulus emeraldgroefbij

FM

Enige Nederlandse vertegenwoordiger van subgenus *Seladonia*. Beide seksen zijn kleiner en intenser groen dan inlandse soorten van subgenus *Pachyceble (Halictus confusus*, *H. leucaheneus* en *H. tumulorum*). Mesonotum nog dichter bestippeld dan dat van de andere soorten; de stippels raken elkaar bijna. Lengte 5,5-6 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië, oostelijk tot Kirgizië. Heeft in Europa een sub-mediterrane verspreiding, noordelijk tot bij Parijs, tot aan de monding van de Main in de Rijn, en bij Halle.
In Nederland werd in 1997 een vrouwtje verzameld bij 't Rooth in Zuid-Limburg. Tot op heden kon de soort daar niet teruggevonden worden.



Habitat

Zeer warmtebehoevend. In Nederland gevonden in een mergelgroeve, in Duitsland in voedselarme graslanden op löss en op een zandduin in het binnenland (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

De soort is in ieder geval in een deel van het areaal primitief-eusociaal, met een koningin, die bijgestaan wordt door drie tot zes werksters, die tot een derde kleiner kunnen zijn (EBMER 1976).
Polylectisch. In Zuidwest-Frankrijk werd de soort gevonden op peen (FM eigen waarneming) en op kruisdistel (JS eigen waarneming). Westrich (1989b) vermeldt *Daucus* en *Centaurea* als stuifmeel-leveranciers.
Broedparasieten zijn niet bekend.



Parkbronsgroefbij *Halictus tumulorum*, vrouwtje.

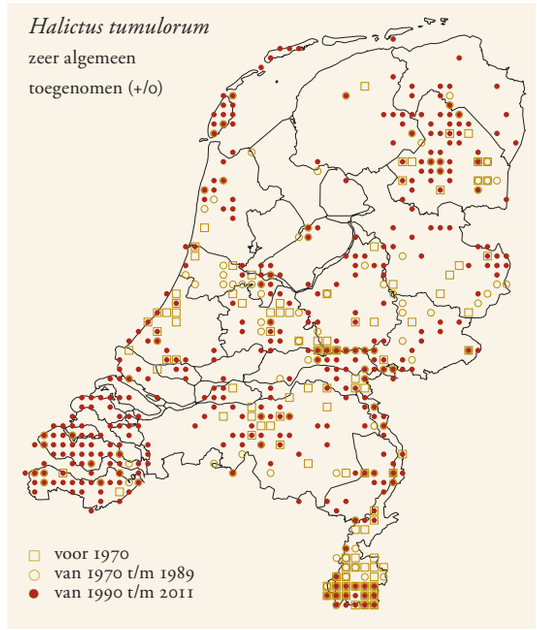
Halictus tumulorum parkbronsgroefbij

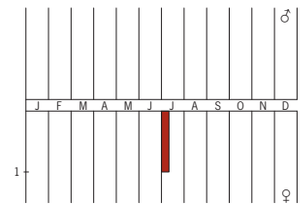
FM

Gehele lichaam met bronsgroene glans. Vrouwtje maakt compacte, bijna rechthoekige indruk, zoals andere leden van subgenus *Pachyceble* (*Halictus confusus en H. leucaheneus*), waar ze sterk op lijkt. Achterranden van tergieten bezet met brede crêmekleurige haarranden. Mannetje lang en slank met geelachtige poten en lange antennen. Op onderzijde van antennen eerste tien leden licht, contrasterend met donkere laatste drie leden (tamelijk betrouwbaar verschil met mannetje *H. confusus*). Lengte vrouwtje en mannetje 6,5-8 mm.

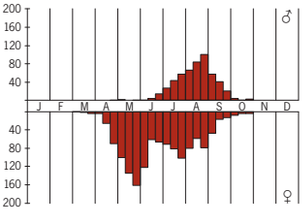
Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Japan. In Europa van Noord-Scandinavië tot in Zuid-Europese berggebieden. De in Nederland voorkomende nominaatvorm is over een groot deel van het Palearctische gebied verspreid.





Halictus smaragdulus



Halictus tumulorum

Ebmer (1987) onderscheidt enkele ondersoorten in de bergen van Zuid-Europa en op Hokkaido in Japan.
In Nederland talrijk en wijdverspreid.

Habitat
Stelt niet veel eisen aan de omgeving, maar prefereert een lemige bodem en vermijdt in het algemeen losse zandgronden. Is dan ook in de duinen en in heidegebieden weinig aan te treffen, waar de verwante *H. confusus* juist haar optimum vindt. Ook in steden en dorpen een gewone verschijning.

Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. Voor een Franse populatie is aangetoond dat 6% van de vrouwtjes zelfs twee winters kon overleven (PLATEAUX-QUÉNU & PLATEAUX 1994). In deze populatie bleek het zomerbroed voor 30% uit mannetjes te bestaan.
Nestelt in de grond. De soort is, althans volgens onderzoek in het buitenland, zwak eusociaal. Bijna 90% van de zomervrouwtjes in bovengenoemd onderzoek hadden gepaard en begonnen onmiddellijk stuifmeel te verzamelen voor de volgende generatie. Hoewel de overlap aanzienlijk was, bleek er een gering maar significant grootteverschil te bestaan tussen de overwinterde neststichtsters en de zomervrouwtjes.
In Nederland uitgesproken polylectisch.
Westrich (1989b) noemt als broedparasiet *Sphecodes ephippius*.

Heriades tronkenbijen

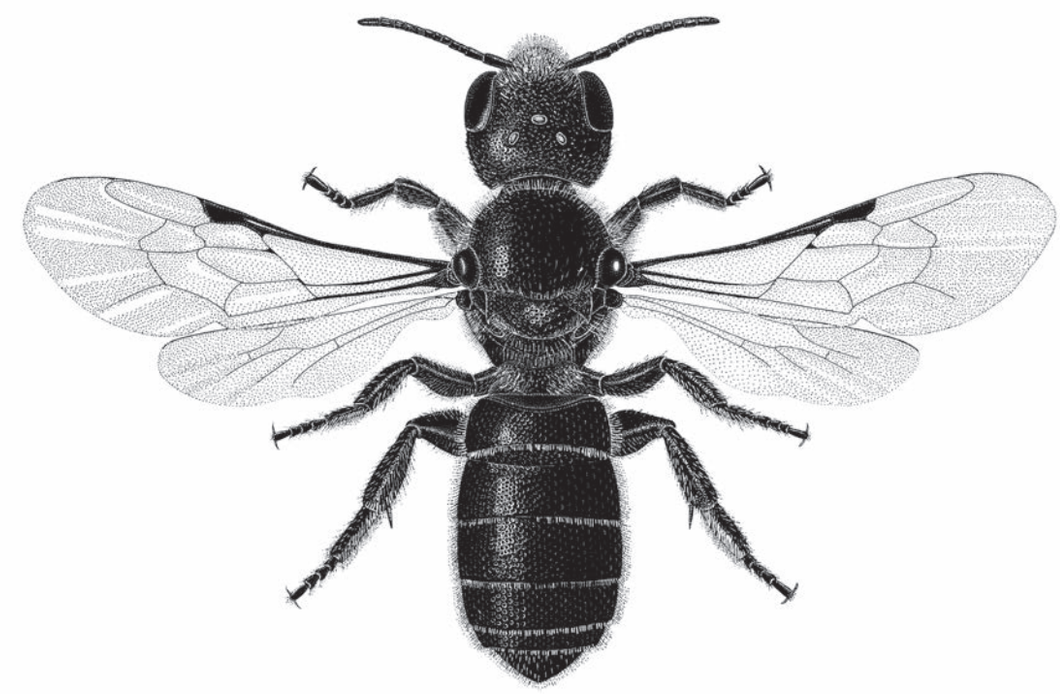
TP

Voornamelijk kleine, zwarte, cylindrisch gebouwde en weinig behaarde bijen. Verticale deel van eerste achterlijfssegment heeft aan basis uitholling die omlijnd wordt door duidelijke lijst. Mannetje met achterlijf naar binnen gekromd, waardoor slechts enkele sternieten goed te zien zijn. In het veld goed herkenbaar, maar te verwarren met koekoeksbijen van genus *Stelis* of klokjesbijen van genus *Chelostoma*. Lengte: 6-8 mm.

Taxonomie
Michener (2007) handhaaft, ondanks het bestaan van overgangsvormen, het genus *Heriades* naast *Osmia*. Hij verdeelt het genus in acht subgenera. De twee Midden-Europese soorten (*H. truncorum* en *H. crenulatus* Nylander, 1856) worden tot het subgenus *Heriades* s.s. gerekend.

Verspreiding
Europa, Azië, Afrika, Noord- en Midden-Amerika, met de grootste soortenrijkdom in Afrika. Ongeveer 100 beschreven en nog tientallen onbeschreven soorten. In Europa 16 soorten (FAUNA EUROPAEA 2004). In Midden- en Noordwest-Europa twee soorten, waarvan één in Nederland.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintering als prepop (MATTHEWS 1965).
Mannetjes patrouilleren langs composieten en nestplaatsen, op zoek naar paringsbereide vrouwtjes. Paringen zijn niet beschreven, maar vinden wellicht direct na het uitkomen van de vrouwtjes plaats. Of het vrouwtje meermaals paart is niet bekend.
Naast biologische studies aan de inlandse *Heriades truncorum* (zie soortbeschrijving) zijn er ook enkele gedegen studies gedaan aan een enkele Amerikaanse en Afrikaanse *Heriades*-soort (MATTHEWS 1965, MICHENER 1968).
Oude nesten worden vaak na een schoonmaakbeurt hergebruikt. Het openbreken van gesloten nestcellen en overnemen van andermans nesten tussen soortgenoten en tussen verschillende soorten komt voor. Ook roof van pollen uit andere nesten is waargenomen (MATTHEWS 1965).



Tronkenbij *Heriades truncorum*, vrouwtje.

Er zijn ten minste vier larvale stadia. De uitscheiding van fecaliën begint vanaf 4-11 dagen na de geboorte. De larven spinnen een cocon, maar daarvoor spinnen sommige soorten een cellofaanachtig materiaal (operimentum genoemd) tegen de binnenkant van de broedcel, wellicht ter oriëntatie. De dunne cocon ligt tussen losse draden die zijn bezet met fecaliën. Het spinnen van de cocon duurt 3-11 dagen vanaf het moment dat het eten is gestopt. De totale duur van de larvale ontwikkeling is 20-41 dagen. De prepoppen van de twee Midden-Europese soorten zijn beschreven door Banaszak & Romasenko (1998). De duur van het popstadium is zeer variabel (22-138 dagen).

De twee Midden-Europese soorten zijn oligolectisch en gespecialiseerd op composieten. Daarbinnen worden zowel bloemen uit de subfamilie Asteroideae (zoals boerenwormkruid, heelblaadjes, jacobskruiskruid en zonnebloem) als uit de subfamilie Cichorioideae (zoals biggenkruid en streepzaad) bezocht. Distelachtigen als centaurie en vederdistel worden slechts zelden bezocht. Door het op en neer slaan van het achterlijf worden de pollen in de buikschuier opgenomen.

Als broedparasieten zijn koekoeksbijen van het genus *Stelis* en knotswespen uit de nesten gekweekt (JENSEN ET AL. 2007, MATTHEWS 1965). Andere parasieten die uit de nesten werden gekweekt zijn bronswespen uit de genera *Eurytoma* en *Melittobia*, een onbekende mierwesp, een wolzwever uit het genus *Anthrax* en een mierkever uit het genus *Trichodes* (MACIEL DE A. CORREIA 1976, MICHENER 1968).

Mannetjes slapen vaak in lege nestgangen en andere holle ruimten (STEP 1932). De slaaphouding van vrouwtjes is met de kop vooruit en met het achterlijf de nestingang blokkerend.

Heriades truncorum tronkenbij

TP

Cylindrisch gebouwde, kleine, zwarte bij met weinig beharing en smalle haarbandjes op achterlijf. In het veld herkenbaar aan scherpe rand aan voorkant van tergiet 1. Mannetje met achterlijf sterk naar binnen gekromd. Lijkt op *Chelostoma rapunculi* en *Stelis breviuscula*. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en aangrenzende delen van Azië. In Europa van Finland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland. Ook in Iran.

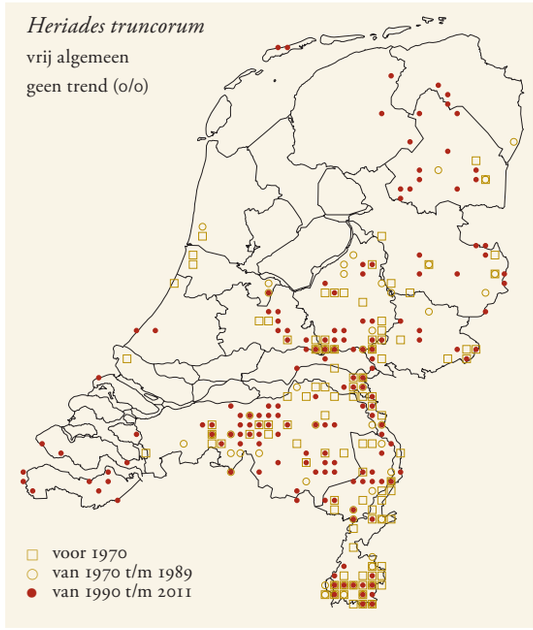
In Nederland vooral in het zuiden en oosten, daar lokaal talrijk. Zich uitbreidend naar het westen en noorden, maar daar nog schaars.

Habitat

Bossen en bosranden, allerlei landschappen met houtwallen, houten schuren, hekken of oude weipalen en in stedelijke gebieden. Veel rond gebouwen. Nestelt in bestaande holten in hout (oude kevergangen), holle stengels (bijvoorbeeld van riet, braam of bamboe) en dergelijke. Maakt in stedelijke omgeving graag gebruik van nestblokken.

Levenswijze

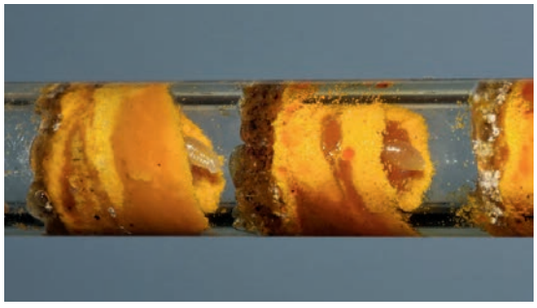
Eén generatie. Overwintert als prepop in de cocon (WESTRICH 1989B).



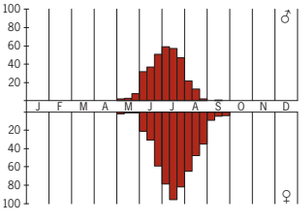
Bouwt lineaire nesten, bij voorkeur in gangen van 3 mm doorsnede. De broedcellen zijn gescheiden door dunne tussenschotten van hars. Bij kieren of scheuren in de nestgang worden ook de zijwanden van de broedcel met hars bekleed. De hars is afkomstig van naaldbomen (MACIEL DE A. CORREIA 1977) of wordt misschien ook bij boomwonden of van de kleverige schubben van knoppen verzameld. Het bevoorraden van één broedcel kost gemiddeld 34 verzamelvluchten en het nest bestaat uit 1-10 broedcellen. Elk vrouwtje legt in de loop van haar leven (gemiddeld vier weken) 2-16 eieren. Voor de bouw van de dikke sluitprop gebruikt ze 30-45 harsklompjes en hierin worden vaak steentjes, zandkorrels, plantendelen of houtvezels verwerkt. Vaak bevindt zich een lege cel tussen de sluitprop en de laatste broedcel, mogelijk om parasitering van de laatste



Dit vrouwtje tronkenbij *Heriades truncorum* sluit het nest af met een prop, gemaakt van stukjes hars.



Twee jonge larven van de tronkenbij *Heriades truncorum*, in broedcellen die zijn aangelegd in glazen nestelbuisjes.



Heriades truncorum

broedcellen tegen te gaan. Oude nestgangen worden vaak hergebruikt nadat ze eerst flink zijn schoongepoetst.
Het ei wordt centraal op de voorkant van de pollenvoorraad in de broedcel gelegd. De incubatietijd bij 22ºC is 3-4 dagen. Binnen 20-25 dagen verteert de larve, die vier stadia doorloopt, de voedselvoorraad. Op dag 5-7 na de derde vervelling scheidt de larve oranjegele fecaliën uit. Kort voordat de cocon gesponnen wordt produceert de larve een tweede type uitscheiding, die caramelkleurig, donkerbruin of grauw van kleur is. De tijd van ei tot cocon duurt ongeveer 45 dagen. Bij 22ºC duurt het stadium van de witte pop 3-12 dagen. Daarna volgt een fase van 5-11 dagen waarbij de ogen van de pop gekleurd zijn en die gaat over in de fase van de donkere pop, die nog eens 5-8 dagen duurt. De periode tussen het uitkomen van de volwassen tronkenbij en het uitvliegen duurt 1-5 dagen (MACIEL DE A. CORREIA 1976). Uit de eerste broedcellen worden over het algemeen vrouwtjes geboren, uit de laatst gebouwde broedcellen de mannetjes.
Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, met name van de subfamilie Asteroideae. Stuifmeel van de subfamilies Cichorioideae en Carduoideae wordt relatief weinig gevonden (WESTRICH 1989B). Dit komt overeen met de waarnemingen in Nederland, waar de vrouwtjes vooral op boerenwormkruid, gele kamille, jacobskruiskruid, margriet en de tuinplant meisjesogen worden aangetroffen.
Per broedcel werden vaak meerdere pollensoorten aangetroffen.
Broedparasieten zijn *Stelis breviuscula* en de knotswesp *Sapygina decemguttata*. Wellicht komen ook andere broedparasieten in aanmerking, zoals de goudwespen *Chrysis ignita* en *C. angustula* (BRECHTEL 1986, LE GOFF 2003, WESTRICH 1983). Tevens werden uit de nesten gekweekt: een bronswesp van het genus *Melittobia*, een wolzwever van het genus *Anthrax* en mierkevers van het genus *Trichodes* (MACIEL DE A. CORREIA 1976). Voor meer informatie over de biologie, zie Grandi (1934) en Maciel de A. Correia (1976, 1980, 1981a, 1981b).

Hoplitis metselbijen

IR & HN

Donker gekleurde bijen, vaak met onderbroken haarbandjes op achterlijf. Veel variatie in grootte en lichaamsbouw: sommige soorten zijn gedrongen, andere meer cylindrisch. Voorvleugel met twee, ongeveer even grote, submarginale cellen; marginale cel aan uiteinde afgerond. Klauwtjes met hechtlapje (in tegenstelling tot *Megachile*). Vrouwtjes met buikschuier voor vervoer van stuifmeel. Snelle vliegers. Scutum met twee duidelijke parapsidale lijnen. Lengte 6-16 mm.

Taxonomie

Over het aantal te onderscheiden genera binnen het tribus Osmiini, waartoe *Hoplitis* behoort, verschillen de meningen. Sommige auteurs beschouwen *Chelostoma*, *Heriades* en *Osmia* als aparte genera (AMIET ET AL. 2004, SCHWARZ ET AL. 1996), terwijl anderen deze alle tot *Osmia* rekenen. Weer anderen onderscheiden zes genera (MICHENER 2007). Deze laatste indeling wordt in dit boek gehanteerd. Volgens deze indeling komen er vijf genera van het tribus Osmiini in Nederland voor: *Heriades*, *Chelostoma*, *Hoplitis*, *Hoplosmia* en *Osmia*. Müller (2011), een autoriteit op het gebied van de Palearctische Osmiini, beschouwt *Hoplosmia* echter als een subgenus van *Osmia* en die opvatting, afwijkend van die van Michener (2007) wordt hier gevolgd. De Nederlandse *Hoplitis*-soorten worden tot drie verschillende subgenera gerekend: *Alcidamea* (*H. claviventris*, *H. leucomelana* en *H. tridentata*), *Anthocopa* (*H. papaveris* en *H. villosa*) en *Hoplitis* s.s. (*H. adunca*, *H. anthocopoides* en *H. ravouxi*).

Verspreiding

Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in de mediterrane en woestijnachtige gebieden van Europa en gematigde delen van Azië. Ook in zuidelijk Afrika en Noord-Amerika. Het genus ontbreekt in Zuid-Amerika en Australië. In Nederland acht soorten.

Habitat en Levenswijze

De habitat moet voldoen aan drie eisen: genoeg bloemen voor nectar en stuifmeel, een plek waar metselspecie te halen is en holten om in te nestelen.
Eén generatie. De ontwikkeling van ei tot rustlarve of prepop duurt ongeveer 14 dagen. De prepop overwintert in een door de larve gesponnen cocon. Van *Hoplitis adunca* is bekend dat de prepop soms tweemaal overwintert.
Van *H. anthocopoides* is bekend dat het mannetje een territorium bezet rond een bloeiende slangenkruidplant. Hij verdedigt dit tegen andere mannetjes. Zodra een maagdelijk vrouwtje de bloem bezoekt om te foerageren, probeert het mannetje met haar te paren. Het vrouwtje paart maar eenmaal, het mannetje paart met meerdere vrouwtjes.
Er is een grote verscheidenheid aan nesttypen, van een eencellig nest in de grond (*H. papaveris*) tot een groep nestcellen, overdekt door een leemlaagje (*H. anthocopoides*). De Nederlandse soorten van het subgenus *Hoplitis* gebruiken hetzelfde materiaal voor de celbouw: zand, leem en steentjes. De beide *Anthocopa*-soorten lijken in hun nestbouw op *Megachile*-soorten: zij gebruiken voor de celbouw onder andere stukjes bloemblad. De *Alcidamea*-soorten hebben gemeen dat ze zelf een gang knagen in het merg van dode plantenstengels.
Binnen *Hoplitis* komen uiteenlopende gradaties van specialisatie in bloembezoek voor, al hebben de meeste soorten duidelijke voorkeuren.
Als broedparasieten zijn tubebijen *Stelis* bekend.

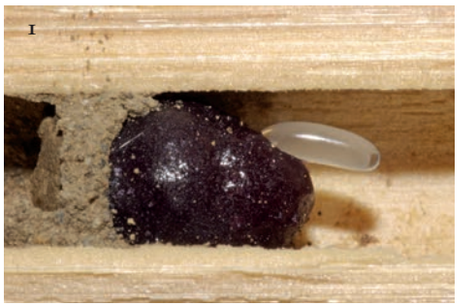
Hoplitis adunca slangenkruidbij

IR

Vrouwtje met licht grijsbruine beharing, achterlijf glanzend met smalle, witte haarbandjes. Buikschuier wit. Mannetje fel vosbruin behaard (snel door weer en wind verblekend) met opvallend groene ogen. Beide seksen met zwarte scheensporen (bij sterk gelijkende *H. anthocopoides* geelbruin). Lengte 11-13 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en Centraal- en Zuidwest-Azië. In Europa in het midden en zuiden (AMIET ET AL. 2004, BANASZAK & ROMASENKO 2001).



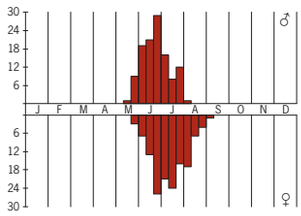






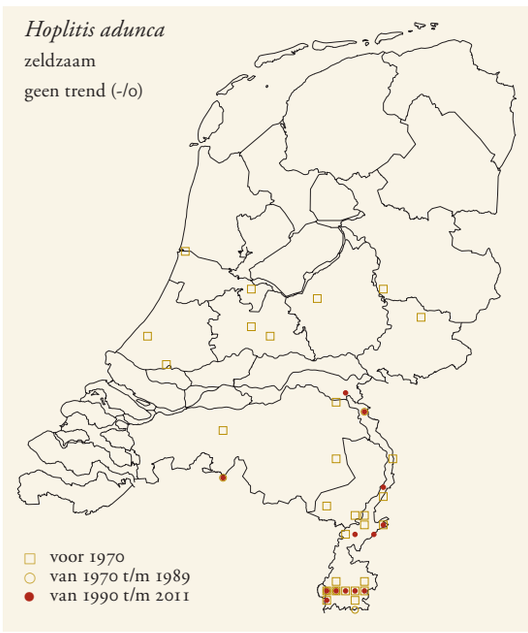
▲▲
Slangenkruidbij *Hoplitis adunca*
1. Broedcel met ei.
2. Broedcel met larve.
3. Broedcel met cocon.

▲
Slangenkruidbij *Hoplitis adunca*, vrouwtje op slangenkruid.



Hoplitis adunca

In Nederland vroeger verspreid over de zuidelijke landshelft. Recent vrijwel beperkt tot Limburg. Hier vooral in Zuid-Limburg; in Noord- en Midden-Limburg slechts lokaal aan de oostzijde van de Maas. Buiten Limburg alleen recente waarnemingen op het voormalig spoorwegemplacement Weelde-station te Baarle-Nassau (NB) en in een tuin in Nijmegen (GE).



Habitat
Vooral aangetroffen in en bij kalkgraslanden met mergelontsluitingen, spoorwegen en emplacementen, groeven en tuinen. Het voorkomen is gekoppeld aan de ruderale, warme en basenrijke gebieden waarin langjarig grote slangenkruidpopulaties voorkomen. Vooral het regionaal meer duurzaam voorkomen van slangenkruid lijkt in ons land een probleem. Het nagenoeg ontbreken van deze bij in de duinstreek, waar veel slangenkruid voorkomt, is opmerkelijk aangezien *H. adunca* een goede kolonisator lijkt te zijn. Nieuwe slangenkruidgroeiplaatsen in Zuid-Limburg worden meestal binnen een paar jaar bevolkt, ook wanneer deze zich op meerdere kilometers afstand van de dichtstbijzijnde populatie bevinden (IR eigen waarneming).

Levenswijze
Eén generatie. De soort overwintert als rustlarve in een dunne, transparante cocon die stevig tegen de broedcelwanden is vastgehecht. Een deel van de larven, tot 60%, overwintert meer dan eenmaal (BRECHTEL 1986). Mogelijk is dit een aanpassing aan de tweejarige en enigszins onvoorspelbaar optredende voedselplant. Zeker in de opbouwfase van nieuwe slangenkruidpopulaties kunnen jaren met veel bloei worden afgewisseld met jaren met weinig bloei waarin vrijwel uitsluitend vegetatieve planten aanwezig zijn.
Het vrouwtje bouwt haar nest in bestaande holten in stengels, hout, leem, mergel of tussen stenen. Op geschikte plekken zoals verticale wanden wordt vaak in groepen genesteld. Het nest bestaat meestal uit een aantal achter elkaar liggende broedcellen. De wanden tussen de broedcellen en de sluitprop zijn samengesteld uit kleiig zand en steentjes.
Oligolectisch, alleen pollen van slangenkruid en de verwante tuinplant *Echium plantagineum* (WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming). Mogelijk worden ook andere *Echium*-soorten in tuinen bezocht. Slangenkruid is tevens de belangrijkste nectarplant, maar incidenteel worden ook andere planten bezocht om nectar te drinken. Dit laatste geldt met name voor de mannetjes die vaak al lang voor aanvang van de slangenkruidbloei verschijnen.
Broedparasieten in Nederland zijn *Stelis punctulatissima* (BOUWMAN 1922) en de goudwespen *Chrysis ignita* en *Chrysura austriaca* (VAN DER ZANDEN 1982). Uit de Eifel en Wallonië is de opvallende parasitaire bronswesp *Leucospis dorsigera* bekend als broedparasiet (PEETERS & KUPER 2006). Mogelijk is deze soort ook nog eens in Nederland aan te treffen.

Hoplitis anthocopoides zwaluwbij

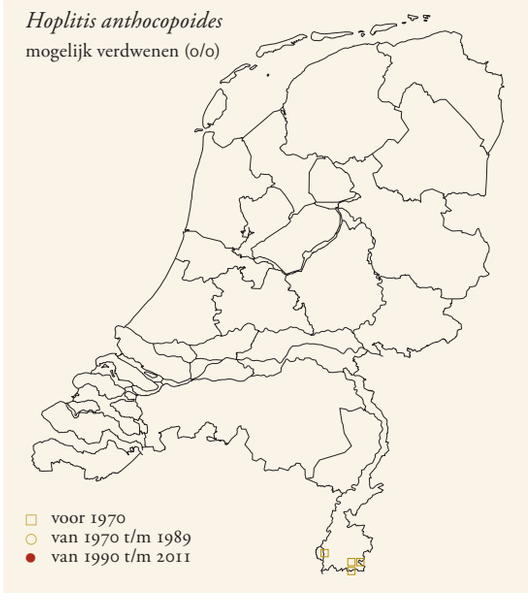
IR

Vrouwtje witachtig behaard, tergieten met haarbandjes en buikschuier wit. Mannetje meer geelbruin behaard maar met witte haarbandjes op achterlijf, tergiet 6 aan uiteinde met zijdelingse tanden. Lijkt lijkt op *Hoplitis adunca*, maar spoor aan achterscheen bij beide seksen geelbruin (bij *H. adunca* zwart). Lengte 8-10 mm.

Verspreiding

Europa, Canarische Eilanden, Noord-Afrika, Centraal-Azië en geïntroduceerd, waarschijnlijk door versleping, in Noord-Amerika. In Europa in het midden en zuiden (BANASZAK & ROMASENKO 2001, DROEGE 2008, EICKWORT 1970).

Uit Nederland zijn slechts drie waarnemingen bekend: enkele exemplaren en een nest in het Platte Bos bij Nijswiller (LI) in 1903 (JESWIET & LODEWIJKS 1904), een mannetje bij Gulpen (LI) in 1934 en een vrouwtje op de Sint Pietersberg bij Maastricht (LI) in 1953. De vondst van enkele bijtjes en een nest bij Nijswiller doet vermoeden dat de soort ten minste tijdelijk gevestigd is geweest. Vooral vanwege het gebrek aan stenen en rotsen ten behoeve van het nestelen, maar ook vanwege de schaarste van de voedselplant en de noordelijke ligging, heeft Nederland deze soort echter vrij weinig te bieden. Momenteel geldt de soort als verdwenen uit Nederland. Een (tijdelijke) hervestiging blijft mogelijk.



Habitat

Vooral aan te treffen langs rotswanden en in groeven, maar ook wel bij bebouwing of, zoals in Noord-Duitsland, op plekken met voldoende grote, al dan niet op hopen gegooide zwerfstenen. Sleutelfactoren voor het voorkomen zijn de aanwezigheid van voldoende slangenkruid, de enige voedselbron; voldoende rotsachtig substraat als nestondergrond, op zijn minst bestaande uit losse stenen met een diameter van meer dan 30 cm; en voldoende schaars begroeide bodem waar nestmateriaal kan worden verzameld (BLANK & ROTHE 1998, EICKWORT 1973).

Levenswijze

Eén generatie. De Nederlandse waarnemingen komen uit de periode eind mei tot eind juli. In het buitenland vliegt de soort van half mei tot half augustus (AMIET ET AL. 2004).

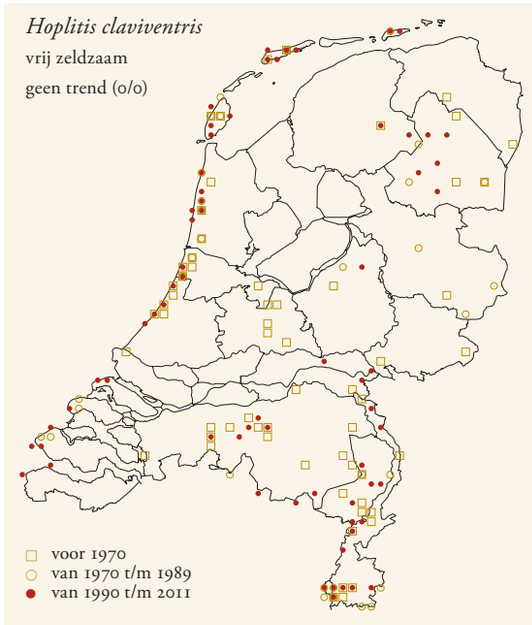
Vrouwtjes metselen nesten van leem en kleine steentjes in putjes en spleten in steenoppervlakken. In Noord-Europa liggen de nesten doorgaans aan de zuidzijde van de steen. De afstand tussen het nest en de groeiplaats van slangenkruid blijft meestal onder de 20 m, maar kan oplopen tot 640 m. Een deel van de bijen trekt over grotere afstand weg bij teruglopende slangenkruiddichtheden of bij een toenemende bijendichtheid (EICKWORT 1973). Door deze neiging tot migratie is *H. anthocopoides* in staat om snel nieuwe leefgebieden te koloniseren. Dit gedrag sluit goed aan bij het nogal efemere optreden van het tweejarige slangenkruid, dat vooral afhankelijk is van pioniersituaties en bij successie al snel weer verdwijnt. Of poppen van *H. anthocopoides* net als bij *H. adunca* meermaals kunnen overwinteren, vermoedelijk een extra voorzorg wegens het onvoorspelbaar optreden van slangenkruid, is niet bekend.

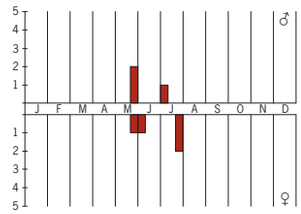
Als broedparasieten zijn *Stelis phaeoptera* en *Dioxys tridentata* (Nylander, 1848) (de laatste niet in Nederland, wel in België aangetroffen; RASMONT ET AL. 1993) en de goudwespen *Chrysis ignita*, *C. ruddii* en *Chrysura austriaca* bekend (AMIET ET AL. 2004, BANASZAK & ROMASENKO 2001, BISCHOFF 1927).

Hoplitis claviventris geelgespoorde houtmetselbij

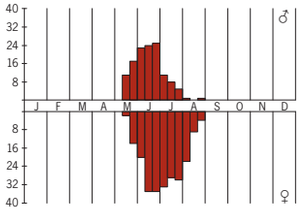
HN & IR

Vrouwtje zwart; kop en thorax wit behaard; tergiet 1-4 langs achterrand met onderbroken witte haarbandjes; buikschuier wit. Mannetje slanker, eveneens zwart; kop en thorax dicht bruinig behaard; sterniet 2 met opvallend, halfcirkelvormig uitsteeksel; tergiet 7 met diepe ovale groef. Werd in verleden vaak verward met *Hoplitis leucomelana*, maar in tegenstelling tot deze laatste is de spoor aan de achterscheen bij beide seksen geelbruin in plaats van zwartbruin. Lengte 7-9 mm.





Hoplitis anthocopoides



Hoplitis claviventris

In Europa worden twee ondersoorten onderscheiden waarvan uitsluitend *H. c. claviventris* in West-Europa voorkomt (MÜLLER 2011).

Verspreiding
Geheel Europa en Centraal- en Zuidwest-Azië.
In Nederland in het heuvelland, het rivierengebied, de hogere zandgronden en de kalkrijke duinen.

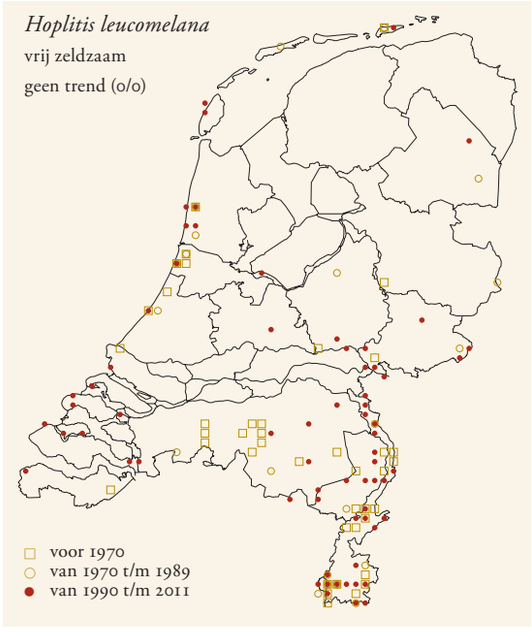
Habitat
Bosranden, groeven en ruderale terreinen.

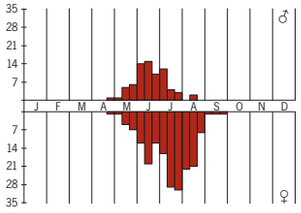
Levenswijze
Eén generatie. Overwintering als prepop.
Het vrouwtje nestelt in de holle stengels van bijvoorbeeld braam, distel of vlier. Ze knaagt zelf het merg uit de dode stengels en bouwt een lineair nest van 4-8 broedcellen met tussenwanden gemaakt van fijngekauwde stukjes blad. De ruimte tussen de laatst aangelegde broedcel en de afsluiting van de nestingang wordt soms opgevuld met steentjes en grassprietjes (BANASZAK & ROMASENKO 2001, LE GOFF 2001, MÜLLER 2011).
Polylectisch, met een voorkeur voor klaver en rolklaver.
Als koekoeksbijen zijn *Stelis minuta* en *S. ornatula* bekend (LE GOFF 2001, WESTRICH 1989B).

Hoplitis leucomelana
zwartgespoorde houtmetselbij

IR

Opvallend slanke soort. Vrouwtje witachtig behaard, tergieten met onderbroken haarbandjes en buikschuier wit. Mannetje geelbruin behaard met smalle, deels onderbroken haarbandjes op achterlijf; tergiet 6 aan uiteinde met zijdelingse tanden; antenneschacht verdikt en laatste antennelid spits en gebogen. Werd in verleden vaak verward met *Hoplitis claviventris*, maar in tegenstelling tot deze laatste is de spoor aan de achterscheen bij beide seksen zwartbruin in plaats van geelbruin. Lengte 7-9 mm.





Hoplitis leucomelana

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië (BANASZAK & ROMASENKO 2001).
In Nederland vooral op de hogere zandgronden van met name Zuid-Nederland en in de kustduinen. Ook bekend van de Waddeneilanden.

Habitat
In Nederland vooral aangetroffen op bloemrijke graslanden en langs structuur- en bloemrijke bosranden van natuurterreinen, groeven en bermen. Waarnemingen uit het stedelijke gebied zijn beperkt tot grotere, natuurlijke parken en braakliggende terreinen. In tuinen is de soort nagenoeg niet aangetroffen, ofschoon Westrich (1989b) meldt dat de soort zich hier in Duitsland gemakkelijk vestigt na het aanbieden van geschikte nestelgelegenheid.

Levenswijze
Eén generatie. De soort overwintert als rustlarve in een dunne, transparante cocon.
Nesten worden uitgeknaagd in merghoudende stengels van onder andere bijvoet, braam, es, roos en toorts (BENNO 1957, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Incidenteel worden ook bestaande holle ruimten gebruikt, zoals lege rietgallen van halmvliegen van het genus *Lipara*. De lengte van de nestgang kan tot 28 cm bedragen en het aantal cellen per nest kan oplopen tot circa 15 (BANASZAK & ROMASENKO 2001, BOUWMAN 1922, WESTRICH 1989B). De scheidingswanden tussen de broedcellen bestaan uit fijngekauwd plantenmateriaal. Tussen de nestafsluiting en de laatst aangelegde broedcel bevindt zich een lege ruimte van circa 5 mm lengte (WESTRICH 1989B).
Polylectisch, met voorkeur voor vlinderbloemen (BANASZAK & ROMASENKO 2001, WESTRICH 1989B). In Nederland hoofdzakelijk waargenomen op rolklaver, maar bijvoorbeeld ook op braam en slangenkruid.
Kweekresultaten tonen aan dat *Stelis ornatula* de belangrijkste koekoeksbij is, maar ook *S. breviuscula*, *S. minuta*, *Coelioxys mandibularis* en de knotswesp *Sapyga quinquepunctata* zijn als broedparasieten vastgesteld (BANASZAK & ROMASENKO 2001, BENNO 1957, WESTRICH 1989B, VAN DER ZANDEN 1982).

Hoplitis papaveris
papaverbij

IR

Vrouwtje met bruinachtig behaarde kop en thorax; tergieten met witte haarbandjes en buikschuier wit; clypeus iets ingedrukt; middenveld van propodeum glanzend. Mannetje geelbruin behaard, tergiet 6 met zijdelingse tandjes, tergiet 7 tweelobbig; middenveld van propodeum glanzend. Lengte 9-12 mm.

Verspreiding
Europa, Turkije, Centraal-Aziatisch Rusland, Kazachstan en China. In Europa overal, behalve in het noorden. In elk geval in geheel West- en Midden-Europa zeer sterk achteruitgegaan en vrijwel verdwenen (BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B).
In Nederland hoofdzakelijk in Limburg, maar ook enkele waarnemingen uit de Liemers bij Babberich (GE) en Tilburg (NB). Sinds 1953 niet meer in ons land waargenomen en



geldt dus als verdwenen. In de jaren 1940 nog verspreid in geheel Limburg, maar in dezelfde periode blijkbaar ook zeer snel verdwenen. In het begin van de jaren 1950 alleen nog aangetroffen rond Roermond, Heerlen en Babberich. De laatste en enige waarneming van 1953 stamt uit het nu Duitse Susterseel in de Selfkant, een gebied dat na de Tweede Wereldoorlog tot 1963 was geannexeerd door Nederland. Gezien de habitatvoorkeur en het huidige Europese voorkomen valt hervestiging niet snel te verwachten.

Habitat

Voor zover valt na te gaan was *H. papaveris* in Nederland vrijwel volledig gebonden aan warme, kleinschalige, extensieve akkerbouwgebieden. Waarschijnlijk maakte de soort daar niet alleen gebruik van de onkruidrijke akkers maar ook van ruderale overhoeken, groeven, wegbermen en weinig gebruikte zandpaden, zoals dat ook uit het buitenland bekend is (BOUWMAN 1924C, GÜNTER 1997, WEBER 2007, WESTRICH 1989B). In het buitenland is de soort tevens bekend van zandverstuivingen. Nesten worden zelf uitgegraven in liefst iets verdichte zand- of lössbodem (BENNO 1941B,1943, GÜNTER 1997, WEBER 2007, WESTRICH 1989B). Bouwman (1924c) beschrijft de vondst van enkele nestjes in een Zuid-Limburgse groeve en aan de rand van een akker. Benno (1941b) vond een kleine kolonie op de overgang van een braakliggende akker naar de berm van een fietspad.

Levenswijze

Eén generatie. De volgroeide larve overwintert in een cocon. Mannetjes patrouilleren langs bloeiende klaprozen op zoek naar te bevruchten vrouwtjes.

De nestgangen zijn 3-4 cm diep en bevatten één, soms twee broedcellen. De op de nestplaats zeer schuwe vrouwtjes nestelen enigszins geaggregeerd, waarbij groepen van 50-100 nesten kunnen ontstaan. De nestgang wordt steeds bekleed met uitgebeten bloemblaadjes ter grootte van een vingernagel, vooral afkomstig van grote klaproos, vaak met bijmenging van korenbloem, muskuskaasjeskruid of sint janskruid. Deze bekleding steekt meestal iets boven de grond uit, maar wordt bij het afsluiten van het nest afgebeten en naar binnen gewerkt, waarna de nestingang met bodemmateriaal wordt afgesloten. De bouw van een nest kost 1-3 dagen (BENNO 1943, GÜNTER 1997).

Polylectisch, maar voorkeur voor korenbloem (WEBER 2007); in Nederland ook op grote klaproos en klokjes.

Koekoeksbijen zijn *Coelioxys inermis*, *C. elongata*, *C. mandibularis* en *C. brevis* Eversmann, 1852 (niet in Nederland), alsmede *Stelis phaeoptera* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, VAN DER ZANDEN 1982).

Hoplitis ravouxi klavermetselbij

IR

Vrouwtje witachtig behaard; tergiet 1-4 met haarbandjes; tergiet 5-6 aanliggend behaard; clypeus getand; buikschuier wit. Mannetje meer geelbruin behaard en met haarbandjes op tergiet 1-5; tergiet 6 aan uiteinde met zijdelingse tanden; sterniet 5 met diepe middengroef. Lengte 8-10 mm.

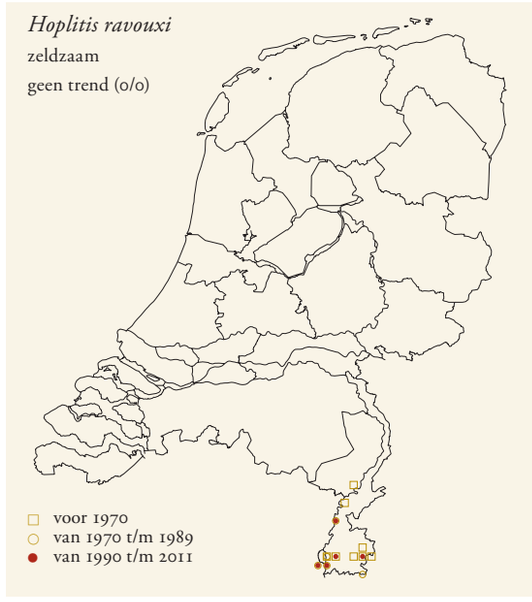
Verspreiding

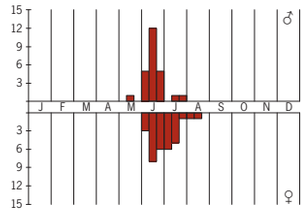
Zuid- en Midden-Europa (BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Bereikt in Nederland de noordwestgrens van zijn areaal.

In Nederland beperkt tot Zuid- en Midden-Limburg. De laatste decennia duidelijk in areaal en aantal achteruitgegaan. Tot voor kort met regelmaat waargenomen op spoorwegemplacement Simpelveld, maar recente waarnemingen lijken hier te ontbreken. De laatste jaren nog wel enkele malen aangetroffen op de Sint Pietersberg en de Bemelerberg. Gezien de schaarste aan recente waarnemingen is het echter onzeker of er nog zelfstandige, duurzame populaties in Nederland voorkomen.

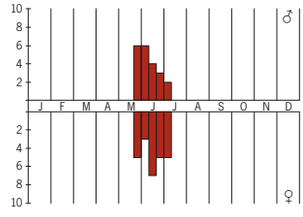
Habitat

In Nederland aangetroffen op warme, bloemrijke terreinen zoals kalksteengroeven, spoorwegemplacementen, kalkgraslanden en stenige ruderale terreinen; in het buitenland





Hoplitis papaveris



Hoplitis ravouxi

soms in de nabijheid van oude muren (AMIET ET AL. 2004, WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als rustlarve in een cocon.
Nesten worden zelf gemetseld met behulp van leem en steentjes in holten in of tussen stenen en rotsen (AMIET ET AL. 2004, WESTRICH 1989B, VAN DER ZANDEN 1982). Soms worden nesten uit voorgaande jaren hergebruikt. De nesten bevatten 2-8 broedcellen (WESTRICH 1989B).
Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen (BANASZAK ET AL. 2001, BENOIST 1931, WESTRICH 1989B). In Nederland tot dusver uitsluitend waargenomen op gewone rolklaver. Ook in het buitenland hoofdzakelijk op gewone rolklaver, maar ook op paardenhoefklaver en bij uitzondering op witte klaver (WESTRICH 1989B). In Zuid-Europa verzamelt de soort incidenteel ook stuifmeel op slangenkruid (MÜLLER 2011, VAN DER ZANDEN 1982).
Als koekoeksbij is de niet in Nederland, maar wel in België voorkomende *Dioxys tridentata* (Nylander, 1848) bekend (AMIET ET AL. 2004, WESTRICH 1989B). Petit (1970) vermoedt dat ook *Coelioxys mandibularis* als parasiet in aanmerking komt, maar dit wordt door Westrich (1989b) betwijfeld. Verder worden de goudwespen *Chrysis ruddii* en *Chrysura hybrida* (niet in Nederland, wel in België) als broedparasiet genoemd (VAN DER ZANDEN 1982).

Hoplitis tridentata
driedoornige metselbij

IR

Geelbruin behaard, beharing op achterlijf enigszins bandvormig. Vrouwtje herkenbaar aan opstaande lijst op achterrand van kop en getand laatste sterniet. Mannetje onmiskenbaar door drie tanden op laatste tergiet. Lengte 10-12 mm.

Verspreiding

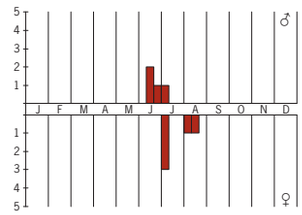
Europa, de Kaukasus, Turkije, West-Kazachstan en Centraal-Azië (AMIET ET AL. 2004, BANASZAK & ROMASENKO 2001). In Europa vooral in het midden en zuiden, noordelijk tot in Litouwen (MONSEVIČIUS 2004).
In Nederland voor het eerst waargenomen in 1993 en vrijwel uitsluitend bekend uit Zuid-Limburg: Sint Pietersberg en ENCI-groeve, Hoge en Lage Fronten in Maastricht, Curfsgroeve, spoorwegemplacement en voormalige stortplaats 't Tiende Vrij in Eijsden, Wrakelberg en spoorwegemplacement Simpelveld. Uit 2009 dateert de eerste Gelderse waarneming in de IJsseluiterwaard bij Giesbeek (SMIT 2009B). Mogelijk sluit deze waarneming aan bij de uitbreiding van *H. tridentata* in het aangrenzende Duitse Rijndal.

Habitat

In Nederland hoofdzakelijk aangetroffen in droge warme terreinen zoals groeven, kalkgraslanden en ruderale terreinen. In het Duitse Baden-Württemberg wordt de soort in vergelijkbare biotopen gevonden (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering vindt plaats als volgroeide larve in een cocon. Bij verstoring bewegen deze larven zich en produceren daarbij een voor bijenlarven opmerkelijk hard geluid, dat tot op enkele meters hoorbaar is. Na de ontpopping knagen de dieren zich vaak individueel naar buiten. Mannetjes patrouilleren vervolgens in min of meer vaste routes langs potentieel geschikte nestplaatsen op zoek naar vrouwtjes. Vrouwtjes worden zo vrijwel direct na ontpopping gevonden en vastgegrepen, waarna de paring vaak plaatsvindt op de grond.
Nestelt in allerlei dorre plantenstengels (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B), onder andere van bijvoet, braam, fijnstraal, kaardebol, toorts en vederdistel. Volgens Westrich (1989b) gaat de voorkeur uit naar vrij- en rechtopstaande stengels, met name die van toorts. Naast *Xylocopa violacea* en *Megachile genalis* is *Hoplitis tridentata* de enige Nederlandse stengelbewonende bij die zelf van buitenaf gaten in stengels knaagt. In Nederland zijn tot dusver geen nesten gevonden.
De zelf uitgeknaagde nestgangen hebben een diameter van circa 6 mm en een maximale lengte van 36 cm. Na het uitknagen van de nestgang kunnen in één nest tot 34 broedcellen worden aangelegd. Deze zijn van elkaar gescheiden door wanden van fijngekauwd blad, soms vermengd met vrijgekomen stengelmerg (WESTRICH 1989B).
Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen. In Nederland hoofdzakelijk waargenomen op gewone aardaker en rolklaver, maar ook op boslathyrus en slanke wikke. In het buitenland worden ook esparcette, luzerne, honingklaver, kroonkruid, luzerne en paardenhoefklaver bezocht (BANASZAK & ROMASENKO 2001, WESTRICH 1989B). Müller (2011) vond echter ook veel stuifmeel van slangenkruid in enkele pollenmonsters en stelt dat de soort beter kan worden aangeduid als polylectisch met sterke voorkeur vlinderbloemen. De soort verzamelt relatief veel nectar (WESTRICH 1989B). De voedselvoorraad voor de larven is daardoor stroperig vloeibaar.
Als koekoeksbijen worden *Stelis ornatula*, *S. minuta* en *S. minima* genoemd. Andere nestparasieten zijn de knotswesp *Sapyga quinquepunctata*, de goudwesp *Chrysis fasciata*, de sluipwespen *Aritranis signatorius* en *A. confecor* en de dambordvliegen *Miltogramma murinum* en *Digomochaeta setipennis* (BANASZAK & ROMASENKO 2001).



Hoplitis tridentata



Hoplitis villosa
rotsmetselbij

IR

Vrouwtje grotendeels licht geelbruin behaard, maar op tergiet 4-6 zwart; scopa grotendeels rood maar op achterlijfspunt zwart; antenne kort en laatste leden afgeplat en verbreed. Mannetje geelbruin behaard maar op tergiet 3-7 zwart; sterniet 3 met doorn en sterniet 4-5 uitgerand; antenne kort, afgeplat en sterk verbreed. Lengte 10-12 mm.

Verspreiding

Europa, maar niet ver naar het noorden. Vooral een soort van het midden- en hooggebergte (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Volgens Banaszak & Romasenko (2001) ook in Libanon.

In Nederland slechts twee waarnemingen in Zuid-Limburg: Epen, 20 mei 1934, en Valkenburg, 16 juni 1936 (VAN LITH 1937B). Het is onduidelijk of deze koelteminnende soort zich ooit heeft voortgeplant in Nederland. Gezien het voorkomen in de Ardennen en Eifel valt dit niet uit te sluiten. In de Eifel is de soort vrij recent nog aangetroffen in een steengroeve, samen met uitgesproken warmteminnende bijensoorten als *Anthophora aestivalis* en *Anthidium punctatum* (SCHINDLER & DRESCHER 1996). Klaarblijkelijk volstaan koele plekken in een verder warme omgeving en mogelijk vormden Zuid-Limburgse groeven in het verleden op vergelijkbare wijze een geschikt leefgebied.



Habitat

In West- en Midden-Europa bij rotswanden, puinhellingen, steengroeven, landschappen met stenen muurtjes en spoorwegterreinen (PETIT 1977, WESTRICH 1989B). Deze binding aan stenige biotopen hangt samen met de nestelwijze tussen stenen.

Levenswijze

Eén generatie.

Met behulp van leem en afgebeten stukjes bloemblad bouwt het vrouwtje haar nest in scheuren en spleten in steen, bij uitzondering ook tussen spleten in boomschors (BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 2011, PETIT 1977, WESTRICH 1989B). De voorkeur gaat uit naar grotere, vrijliggende rotsen en andere verticale steenstructuren, waarin ze hun nest meestal niet hoog boven de grond aanleggen (WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming). De vrouwtjes nemen ook genoegen met het ballastbed van spoorlijnen (PETIT 1977). De in kleine groepjes of soms enkel gebouwde broedcellen bestaan uit met leem aan elkaar geplakte bloemblaadjes. Gele en paarse bloemen lijken hierbij de voorkeur te genieten, met name die van boterbloem, ooievaarsbek en zonneroosje.

Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, met daarbinnen een duidelijke voorkeur voor de subfamilie Cichorioideae, zoals echt bitterkruid, groot streepzaad, ruige leeuwentand en wilde cichorei (WESTRICH 1989B).

Als koekoeksbij wordt *Coelioxys mandibularis* genoemd. Ook de goudwespen *Pseudospinolia neglecta*, *Chrysura hirsuta* (niet in Nederland) en *C. hybrida* (niet in Nederland) schijnen in de nesten te parasiteren (AMIET ET AL. 2004, BANASZAK & ROMASENKO 2001, VOIGT 1997, VAN DER ZANDEN 1982).

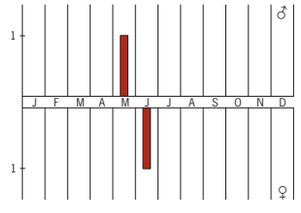


▲ Rode maskerbij *Hylaeus variegatus*, vrouwtje op bloem van beemdkroon.

Hylaeus
maskerbijen

IR

Kleine, slanke bijen, grotendeels zwart van kleur, zeer spaarzaam en kort behaard. Lijken wel op graafwespen, ook al omdat een scopa ontbreekt. Karakteristiek zijn gele of witte gezichtsvlekken van meeste soorten (het 'masker'), die bij vrouwtjes doorgaans alleen langs ogen aanwezig zijn. Bij mannetjes is clypeus meestal ook deels of geheel licht gekleurd. Behalve gezicht zijn vaak ook delen van pronotum, tegulae, axillae en poten, met name basitarsi, geel of wit. Bij mannetjes vaak ook delen van antenne, labrum en mandibulae. Van andere in Nederland voorkomende bijengenera te onderscheiden door aanwezigheid van twee submarginale cellen in voorvleugel, waarvan eerste duidelijk het grootst is, en korte, brede tong. Lengte 3,5-9 mm.



Hoplitis villosa



Een 'bellenblazend' mannetje van de gewone maskerbij *Hylaeus communis*. Maskerbijen vertonen dit gedrag regelmatig, maar de functie ervan is nog onduidelijk.

Taxonomie

Hylaeus is het enige Europese genus van de subfamilie Hylaeinae uit de familie Colletidae. Van de negen genera binnen de Hylaeinae zijn er zeven beperkt tot Australië, Nieuw-Guinea en Nieuw-Zeeland. Binnen *Hylaeus* worden 46 subgenera onderscheiden (MICHENER 2000, 2007). Hiervan komen er tien voor in Europa en negen in Nederland (DATHE 1980, MICHENER 2000). In oudere literatuur is voor het genus herhaaldelijk het jongere synoniem *Prosopis* gebruikt.

Verspreiding

In alle werelddelen aan te treffen met uitzondering van Antarctica. Wereldwijd zijn zo'n 600 soorten bekend, waarvan circa 60 in Europa. Alleen in Australië heeft het genus een substantieel aandeel in de totale bijenfauna (MICHENER 2000). In Nederland 25 soorten.

Door hun nestelwijze en geringe grootte worden maskerbijen gemakkelijk versleept met plantmateriaal. Vrijwel zeker is op die manier een aantal Euraziatische soorten in Noord- en Zuid-Amerika geïntroduceerd (DROEGE 2008, MICHENER 2000). De meeste maskerbijen lijken relatief weinig eisen te stellen aan hun leefomgeving, waardoor hun aanwezigheid meer dan gemiddeld bepaald lijkt te worden door klimaat. De reeks warme jaren van de laatste decennia lijkt dan ook in belangrijke mate verantwoordelijk voor het verschijnen, de toename en noordwaartse areaaluitbreiding van soorten als *Hylaeus cornutus*, *H. paulus*, *H. styriacus*, *H. difformis*, *H. signatus* en mogelijk *H. gredleri*. Bij een aanhoudend gunstig klimaat lijkt de vestiging van de dicht bij Nederland voorkomende soorten *H. nigritus* (Fabricius, 1798), *H. pilosulus* (Pérez, 1903) en *H. punctatus* (Brullé, 1832) slechts een kwestie van tijd.

Levenswijze

Maskerbijen zijn in allerlei biotopen aan te treffen, maar verreweg de meeste soorten prefereren droge, warme, ruderale of relatief ruige vegetaties. Belangrijke leefgebieden zijn bosranden, struwelen en terreinen met verstoorde bodem, zoals braakliggende (industrie)terreinen, parken, tuinen, spoordijken en spooremplacementen. Ondanks deze algemene voorkeur voor droogte en warmte, herbergt het genus met *Hylaeus pectoralis* en *H. pfankuchi* ook twee soorten die karakteristiek zijn voor moerassen, waar ze nestelen in riet. Van alle Nederlandse bijen hebben deze twee maskerbijen wel het meest natte leefgebied.

De meeste soorten hebben één generatie en vliegen in de zomer. Een aantal soorten heeft een gedeeltelijke tweede generatie en mogelijk is *H. hyalinatus* in gunstige jaren zelfs in staat om meer dan twee generaties te produceren. Overwintering vindt doorgaans plaats als volgroeide larve. Het verloop van paring, nestbouw, eileg en ontwikkeling van onvolwassen stadia is uitgebreid beschreven voor *H. leptocephalus* (TORCHIO 1984). De meeste andere maskerbijen zullen in nestbouw, nestgedrag en larvale ontwikkeling weinig afwijken van die soort.

Mannetjes zetten vaak naar citroen geurende geurmerken af op planten om vrouwtjes te lokken. Hoewel de productie van citroenzuurachtige stoffen karakteristiek is voor alle solitaire bijen, is de citroengeur van maskerbijen wel zeer opvallend en direct waarneembaar bij het beetpakken van een mannetje. In het Zweeds heeft deze karakteristiek zelfs tot hun populaire naam geleid: 'citronbin' of 'stinkbin'.

De nestelwijze van *Hylaeus*-soorten is over het geheel genomen nogal uniform. De meeste soorten gebruiken bestaande buisvormige holten in plantenstengels of hout, of knagen hun nest uit in merghoudende stengels (BENOIST 1959, KOSTER 1986, WESTRICH 1989B). Enkele soorten gebruiken naast plantaardige nestruimten ook holten in de grond, met name in steile zand- of leemwanden en muren. Het meest afwijkend zijn *H. pectoralis*, die vrijwel uitsluitend in rietgallen van de halmvlieg *Lipara lucens* nestelt, en *H. variegatus*, die hoofzakelijk oude bodemnesten van bijen en angeldragende wespen gebruikt. De nesten bevatten lineaire reeksen broedcellen die aan de buitenzijde bekleed zijn met een zijdeachtig vlies. Dit zijdeachtige vlies lijkt op dat van de verwante zijdebijen *Colletes*. Anders dan bij zijdebijen betreft het echter geen product van de Dufourklier, maar stamt het vermoedelijk van speekselklieren die in het borststuk liggen (BATRA 1972). De uitscheiding van deze klieren wordt met de tong verwerkt (TORCHIO 1984). Sommige maskerbijen gebruiken dit materiaal ook om het nest gedurende de nestbouw gedeeltelijk af te sluiten. Daartoe vervaardigen ze bij de ingang van het nest een soort vlies bestaande uit vele radiaal lopende segmenten die aan de buitenranden van de nestholte zijn bevestigd. De halflosse segmenten maken in- en uitkruipen mogelijk, ook al oogt de holte afgesloten. Het aantal broedcellen per nest varieert sterk en kan oplopen tot meer dan tien (JANVIER 1972, TORCHIO 1984). Mogelijk zijn er tussen de afzonderlijke soorten wel structurele verschillen in het *gemiddelde* aantal broedcellen per nest. Zo vonden Ruszkowski et al. (1996) in kunstmatige nestelgelegenheid gemiddeld 7,7 cellen per nest voor *H. pictipes* en slechts 2,5 cellen voor *H. punctatus* (Brullé, 1832) en *H. sinuatus* (Schenck, 1853) (beide niet in Nederland). De lengte van de broedcellen lijkt opvallend constant. Ruszkowski et al. (1996) vonden een lengte van 8 mm voor *H. brevicornis*, een kleine soort, en een lengte van 6-7 mm voor alle overige soorten in hun onderzoek, waaronder relatief

grote maskerbijen als *H. difformis* en *H. signatus*.
Verreweg de meeste maskerbijen zijn polylectisch. Desondanks wordt in onze omgeving een aantal plantentaxa duidelijk met voorkeur bezocht. Met name braam, helmkruidsoorten, soorten uit de resedafamilie, schermbloemen en zandblauwtje en worden relatief veel bezocht. De exacte pollenvoorkeur is aan de hand van collectiedieren slechts moeizaam te achterhalen. Maskerbijen transporteren stuifmeel namelijk in hun krop. Pollenanalyse lukt alleen door het preparen van deze krop, wat beschadiging van collectiemateriaal met zich meebrengt. Tot dusver zijn dergelijke analyses vrijwel niet uitgevoerd (maar zie WILSON ET AL. 2010). Volgens Michener (2000) zouden maskerbijen dan ook wel eens kieskeuriger kunnen zijn dan gedacht. Toch zijn de meeste opgaven van polylectie op basis van veldwaarnemingen vermoedelijk wel betrouwbaar. Maskerbijen zijn zo klein, dat ze helmknoppen veelal individueel van stuifmeel ontdoen, zich daarbij vasthoudend aan de helmdraad. Vanwege hun korte tong zijn ze voor nectar afhankelijk van ondiepe of makkelijk toegankelijke bloemen.
Een opmerkelijk en frequent optredend gedrag is het aan de tong laten bungelen van een grote druppel nectar, waarschijnlijk gemengd met stuifmeel, afkomstig uit de krop (zie foto). Dit gedrag is vooral waarneembaar wanneer dieren stilzitten in de vegetatie. De reden van dit 'bellenblazen' is onduidelijk. Als mogelijk doel is indikking van de nectarpollenbrij geopperd, zodat deze beter in het nest aangebracht kan worden. Deze verklaring is niet zo waarschijnlijk aangezien mannetjes – die zich immers niet met bevoorrading van het nest bezighoiuden – hetzelfde gedrag vertonen.
Als bestuivers zouden maskerbijen van betekenis kunnen zijn bij de zaadteelt van schermbloemen, met name peen. Het zijn efficiënte peenbestuivers die in kascondities gemakkelijk zijn te houden en te vermeerderen met behulp van kunstmatige nestelgelegenheid (RUSZKOWSKI & GOSEK 1999).

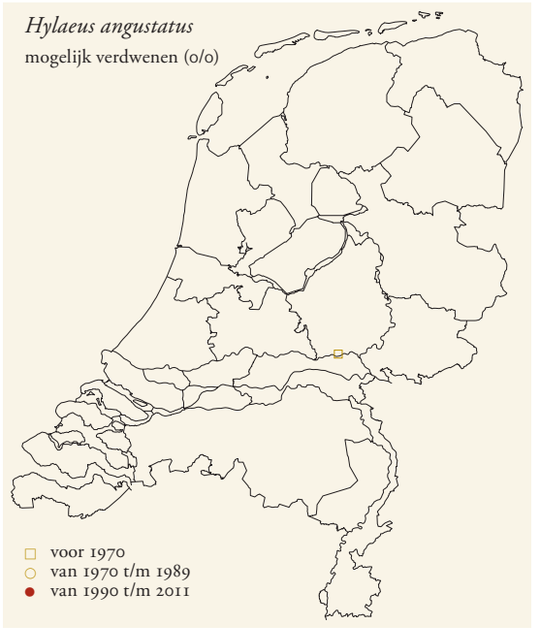
Hylaeus angustatus
gekielde maskerbij

IR

Met loep herkenbaar aan kielvormig verhoogde voorrand van mesopleuron. Gezichtsvlekken wittig, tergiet 1 glanzend, bestippeld en zonder haarfranje. Lengte 4-5,5 mm.

Verspreiding
Europa en het Midden-Oosten (Jordanië) (AL-GHZAWI ET AL. 2006). Geheel Europa, van Finland tot in de Kaukasus (DATHE 1980, ELFVING 1951).
In Nederland uitsluitend bekend uit Heelsum (GE) in 1925. Ondanks het ontbreken van recente waarnemingen valt de soort meer te verwachten. Recent nog vastgesteld in het Duitse Rijndal bij Duisburg (TREIN 2007).

Habitat
De Nederlandse vondst komt van de overgang van de Veluwe naar het Rijndal, maar biotoopinformatie ontbreekt. In het buitenland vaak aangetroffen in verstoorde of dynamische biotopen op industrieterreinen, braakliggende akkers, langs rivieren, in groeven en stedelijk gebied, maar ook langs bosranden en heggen, oude rivierduinen en in oude



graslanden met oude fruitbomen (AL-GHZAWI ET AL. 2006, BRECHTEL 1986, FEITZ ET AL. 2006, GATHMANN ET AL. 1994, TREIN 2007, WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming).

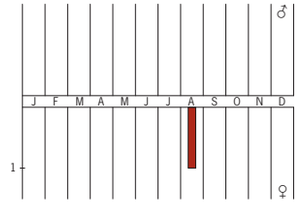
Levenswijze
Eén generatie.
Nesten worden aangelegd in holle plantenstengels, kevergangen in hout en plantengallen (BENOIST 1959, WESTRICH 1989B). In aangeboden nestelgelegenheid bestaande uit rietstengels vonden Gathmann et al. (1994) zes nesten met in totaal 23 broedcellen. De broedcellen maten gemiddeld 2,95 × 6,97 mm. Bij het uitkweken leverde 74% van de cellen een volwassen bij op met een man-vrouwverhouding van ongeveer 2:1.
Polylectisch. Bloembezoek is waargenomen op veel verschillende plantensoorten. Vaak op schermbloemen.

Hylaeus annularis
duinmaskerbij

IR

Vrouwtje net als *Hylaeus dilatatus* met kleine ronde, witte gezichtsvlekken die tegen clypeus liggen. Tergiet 2 glanzend. Mannetje in het veld herkenbaar aan ruitvormig verbrede sprietschacht met karakteristiek geel-zwart kleurpatroon. Lengte 5-6,5 mm.
Deze soort stond tot voor kort bekend als *H. spilotus* Förster, 1871. Recent onderzoek (NOTTON & DATHE 2008) laat echter zien dat *H. spilotus* synoniem is met de eerder beschreven *H. annularis*. *Hylaeus annularis* is het oudste synoniem en dus de geldige naam. NB: De in oudere literatuur gebruikte naam *H. annularis* heeft geen betrekking op de hier besproken soort maar op *H. dilatatus*. Zie ook daar.

Verspreiding
Noord-Afrika, Zuid- en West-Europa. Noordwaarts tot Groot-Brittannië en Nederland.
In Nederland lange tijd beperkt tot het duingebied tussen Vogelenzang (NH) en Bergen (NH). Hier lijkt het voorkomen stabiel. In 2003 ook gevonden in Cadzand (ZE).



Hylaeus angustatus





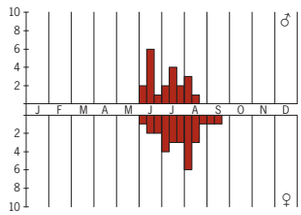
Habitat
In Nederland vooral in het dauwbraamlandschap, ook wanneer dit qua planten soortenarm is met veel open zand (KUIJKEN 2004). Daarnaast aangetroffen op stuifduinen (PEETERS & REEMER 2003). In Frankrijk is de soort eveneens uit de duinen bekend (JANVIER 1972). In Groot-Brittannië vrijwel uitsluitend langs de kust, hier behalve in duinen ook langs kiezelstranden. In Duitsland vormt het van de wijnbouw bekende Ahrdal voor zover bekend de enige vindplaats (WESTRICH & DATHE 1997). De soort is waarschijnlijk zeer warmteminnend.

Levenswijze
Eén generatie.
Uit ons land zijn geen nesten bekend. Janvier (1972) vermeldt stengels van braam, kruisdistel en wijnstok als nestplaats.
Polylectisch. In Nederland aangetroffen op gewoon duizendblad, muurpeper, slangenkruid en wilde reseda.

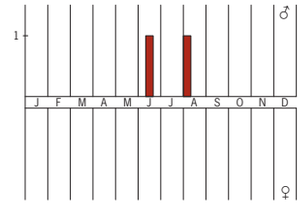
Hylaeus annulatus noordse maskerbij IR

Voorrand van clypeus met lange afstaande haren. Mannetje met hartvormig verbrede antenneschacht. Lengte 6-7,5 mm.

Verspreiding
Boreaal-montane gebieden in Europa, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika. In Europa van boven de poolcirkel tot in Midden- en Zuid-Europa, maar daar vrijwel beperkt tot de Alpen (tussen 800-2000 m) en de Pyreneeën (AMIET ET AL. 1999, DATHE 1980). Slechts sporadisch in de Midden-Europese middelgebergten (Beieren). Ook is er een recente vondst uit Berlijn, maar mogelijk berust deze op versleping (SAURE 2009).
In Nederland bekend van één mannetje op 6 augustus 1965 in Huis ter Heide (NB). Gezien het areaal berust deze waarneming vrijwel zeker op versleping.



Hylaeus annulari



Hylaeus annulatus

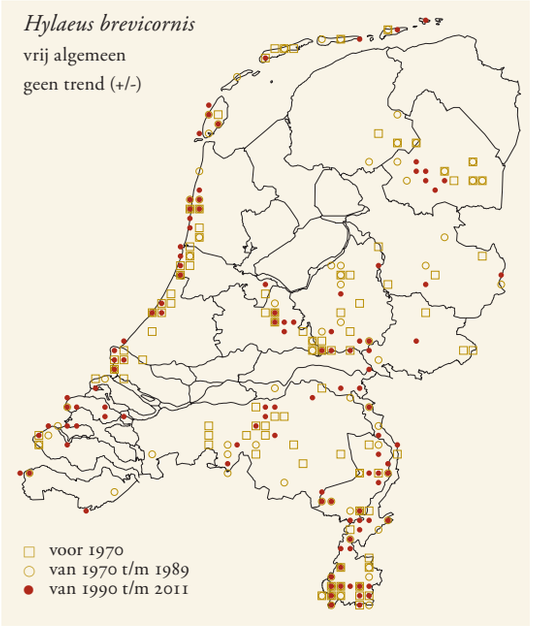
Habitat
Waarschijnlijk geen strikte biotoopbinding. In elk geval voorkomend in bosgebieden, langs bosranden, landbouwgebieden, parken en tuinen (MATTESON 2006, MÜLLER ET AL. 2007, PETTERSON ET AL. 2004).

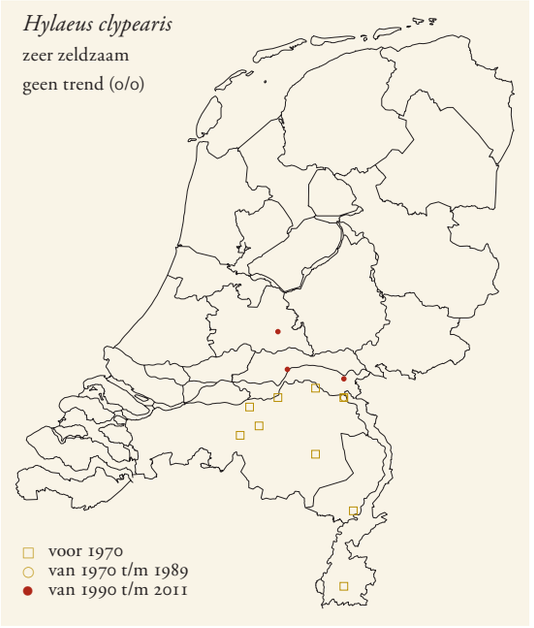
Levenswijze
Eén generatie.
Nesten worden vermoedelijk aangelegd in bestaande holten zoals holle plantenstengels, kevergangen in hout en plantengallen. Eenmaal is een nest gevonden in aangeboden nestelgelegenheid bestaande uit rietstengels. De verkozen rietstengel had een opening met een diameter van 3 mm (BUDRIENĖ ET AL. 2004).
Polylectisch. Bloembezoek is bekend van framboos, paardenbloem, peen en spurrie (PETTERSON ET AL. 2004).

Hylaeus brevicornis kortsprietmaskerbij IR

Kop opvallend rond en dik, met witte gezichtstekening. Mannetje met verbrede, donkere antenneschacht. Nogal variabel in uiterlijk. Gemakkelijk te verwarren met *H. gredleri* en daarvan vooral te onderscheiden door beperkte bestippeling en mat glanzende oppervlak van het verdiepte gezichtsdeel net boven elke antenne (supra-antennaal gebied). Lengte 4-5,5 mm.
Pas recent wordt de nauwverwante *H. gredleri* onderscheiden. Zie tekst van die soort.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en het Midden-Oosten. In Europa waarschijnlijk overal, oostelijk tot rond de Kaspische Zee. Precieze verspreiding onduidelijk wegens verwarring met *Hylaeus gredleri*. Het areaal van *H. brevicornis* lijkt zich wat verder noordwaarts uit te strekken.
In Nederland over het geheel genomen vrij zeldzaam, maar komt langs de kust wat meer voor. Een deel van





vooral de oudere waarnemingen kan betrekking hebben op *H. gredleri*.

Habitat
Waarschijnlijk geen strikte biotoopbinding, maar in Nederland met voorkeur voor schrale, zandige terreinen. In elk geval algemeen voorkomend in duinen, verder op heide, stuifzanden en spoorwegterreinen en in wegbermen en groeven. Wordt ook regelmatig aangetroffen in stedelijk gebied en Westrich (1989b) noemt het zelfs een synantrope soort.

Levenswijze
Eén, mogelijk twee generaties.
Nesten zijn aangetroffen in stengels van braam, holle takken van vlier, kevervraatgangen in hout en weipaaltjes (BENNO 1957, BENOIST 1959, JANVIER 1972, LEFEBER 1974B, WESTRICH 1989B).
Nestelt ook in kunstmatige nestelgelegenheid, waarbij nestholten met een diameter van 2-3 mm het meest worden bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996).
Polylectisch. In Nederland relatief vaak waargenomen op braam en zandblauwtje. Ook peen en wilde reseda worden vaak bezocht.

Hylaeus clypearis gestippelde maskerbij IR

Tergiet 1-2 dicht en relatief grof bestippeld. Mannetje met typische clypeustekening: alleen aan gezicht grenzende bovenhelft is geelwit. Lengte 3,5-5mm.

Verspreiding
Zuid- en West-Europa, maar niet op de Britse Eilanden. Oostelijk tot in Zuid-Oekraïne. Sporadisch in Midden-Europa (DATHE 1980, KOSTER 1986).
In Nederland is deze warmteminnende soort slechts in lage aantallen waargenomen in het midden en zuidoosten. Ofschoon andere warmteminnende maskerbijen een duidelijke toename laten zien, blijft het aantal recente waarnemingen van *H. clypearis* beperkt.

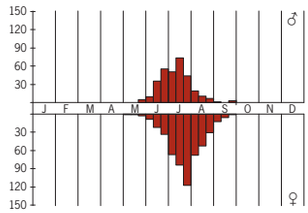
Habitat
In Nederland aangetroffen op zandgronden (Loonse en Drunense Duinen, Utrechtse Heuvelrug) en in het rivierengebied, maar over de aard van de leefgebieden is vrijwel niets bekend. Voor Duitsland worden heggen, braamstruwelen, bosranden en ruderale terreinen als voornaamste biotopen genoemd (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie.
Nesten zijn aangetroffen in dorre stengels van braam en roos en in kevervraatgangen in hout (AMIET ET AL. 1999).
Polylectisch (KOSTER 1986, WESTRICH 1989B). In Nederland is bloembezoek alleen waargenomen op zandblauwtje.

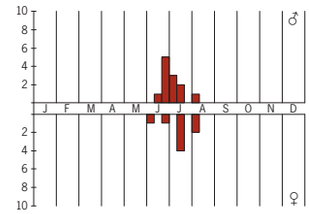
Hylaeus communis gewone maskerbij IR

Mannetje met karakteristieke gezichtstekening (zie DATHE 1980). Vrouwtje zonder in het oog springende kenmerken. Bij deze soort komen regelmatig kleine individuen voor. Lengte 4,5-7 mm.

Verspreiding
Geheel Europa tot in de Kaukasus. Ook in Klein-Azië (KOSTER 1986).
In Nederland de meest algemene soort van het genus. Verspreid over het hele land aangetroffen. Schaarser in de zeeklei- en laagveengebieden en op de Waddeneilanden. Deze schaarste berust deels op een geringere inventarisatie-inspanning. In Zeeland blijkt de soort volgens recent onderzoek duidelijk algemener dan de handvol waarnemingen van voor 1998 deed vermoeden (CALLE & JACOBUSSE 2008). Daarnaast is er waarschijnlijk ook sprake van een daadwerkelijke toename. *Hylaeus communis* voelt zich namelijk



Hylaeus brevicornis



Hylaeus clypearis



Gewone maskerbij *Hylaeus communis*, vrouwtje.

prima thuis in stads- en dorpstuintjes. Dankzij toenemende verstedelijking is het van oorsprong open West-Nederlandse polder- en weidelandschap veel beter toegankelijk geworden. Ook op de Waddeneilanden zijn vrijwel alle waarnemingen van recente datum.

Habitat

Uiteenlopende biotopen, zoals struwelen, droge en natte bossen, weg- en kanaalbermen, braakliggende terreinen, heiden, spoorwegterreinen, groeven, tuinen en parken.

Levenswijze

Eén generatie. Volgens Westrich (1989b) in Noord-Duitsland met een partiële tweede generatie. Waarschijnlijk geldt dit ook voor Nederland, al is deze tweede generatie niet zichtbaar in het vliegtijddiagram.

Nesten worden aangelegd in allerlei bestaande holten en merghoudende plantenstengels: vraatgangen in hout, oude nesten van graafwespen, holten en spleten in muren, stengels van braam, roos en vlier, in oude gallen van galwespen (genus *Andricus*) op eik en gallen van halmvliegen (genus *Lipara*) in riet (BENNO 1957, BENOIST 1959, DIAKONOFF 1937; ELFVING 1951, WESTRICH 1989B). Ook met graagte in aangeboden kunstmatige nestelgelegenheid (BRECHTEL 1986, TSCHARNTKE ET AL. 1998). Bij kunstmatige nestelgelegenheid worden nestholten met een diameter van 3-4 mm het meest bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996). De hongerwesp *Gasteruption assectator* treedt op als parasiet (TSCHARNTKE ET AL. 1998).

Polylectisch (KOSTER 1986, WESTRICH 1989B). Buiten het stedelijk gebied veel bloembezoek op akkerdistel, braam, Canadese guldenroede, gewone berenklauw en peen. In tuinen en parken vaak op klokjes en vetkruid.

Hylaeus confusus poldermaskerbij

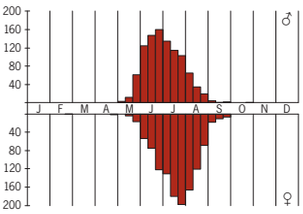
IR

Tergiet 1 met opvallende zijdelingse haarvlekken. Onderrand van clypeus bij vrouwtje vaak bruinrood. Zeer lastig te onderscheiden van *Hylaeus gibbus*; tergiet 1 is bij die soort iets sterker bestippeld, maar deze bestippeling is desondanks zeer fijn. Mannetje met zekerheid op naam te brengen aan de hand van de vorm van sterniet 7 (zie KOSTER 1986). Verder is het labrum bij mannetje *H. confusus* zwart, bij *H. gibbus* meestal geel. Vrouwtje ontbeert duidelijke uiterlijke kenmerken. Lengte 6-8 mm.

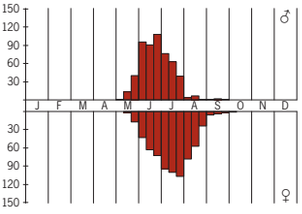
Vanwege de marginale verschillen in morfologie en het vrijwel gelijke areaal menen onder andere Warncke (1992d) en Amiet et al. (1999) dat *H. confusus* en *H. gibbus* onduidelijke vormen van een en dezelfde soort zijn. Voor deze ene soort geldt dan de oudere naam *H. gibbus*.

Verspreiding

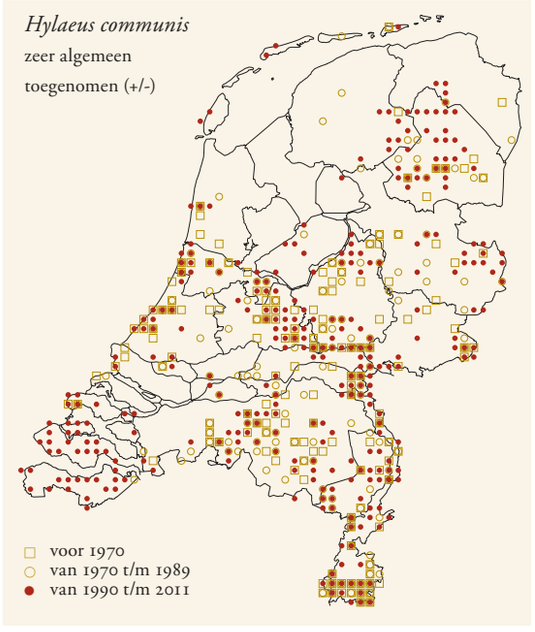
Europa en gematigde delen van Azië. In Europa overal (KOSTER 1986, PROSHCHALYKIN 2004).

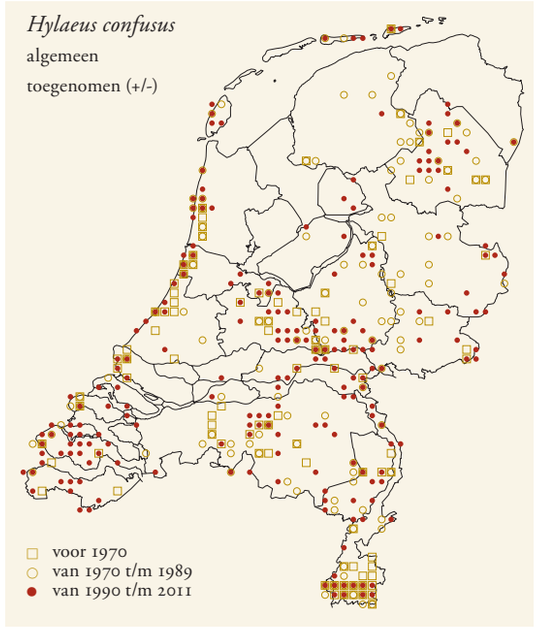


Hylaeus communis



Hylaeus confusus





In Nederland algemeen en toenemend. Waarschijnlijk net als *H. communis* tot op zekere hoogte profiterend van verstedelijking, ofschoon minder algemeen in tuinen dan deze laatste.

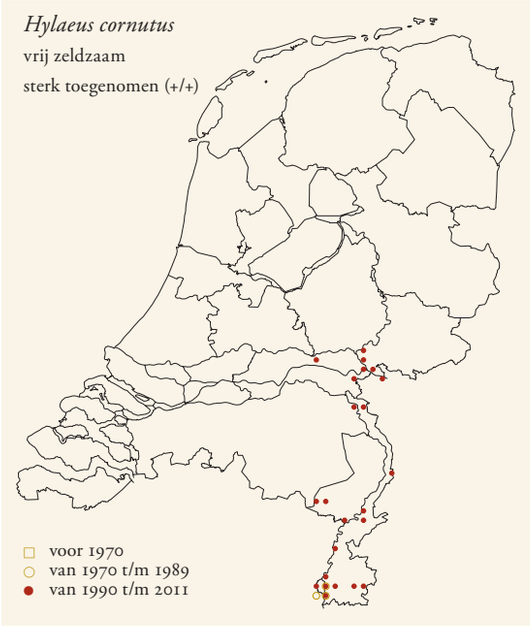
Habitat
Uiteenlopende biotopen, onder andere struwelen, droge en natte bossen, duinen en heideterreinen, weg- en kanaalbermen, braakliggende terreinen, spoorwegterreinen, groeven, tuinen en parken.

Levenswijze
Een grote voorjaarsgeneratie en een kleine nazomergeneratie, gezien waarnemingen van mannetjes in de nazomer.
Nesten worden aangelegd in merghoudende dode stengels van braam, vraatgangen in hout en in oude *Andricus*-gallen op eik (BENOIST 1959, JANVIER 1972, LEFEBER 1968B, WIERING 1954). Ook in aangeboden kunstmatige nestelgelegenheid, waarbij de hongerwesp *Gasteruption assectator* als parasiet is vastgesteld (TSCHARNTKE ET AL. 1998).
Polylectisch (KOSTER 1986, WESTRICH 1989B). Geliefde voedselplanten zijn braam, wilde reseda en zandblauwtje.

Hylaeus cornutus gehoornde maskerbij IR

Onmiskenbaar. Vrouwtje met zwart gezicht, getande clypeus en opstaande rand onder langs antenneninplanting. Mannetje eveneens met zwart gezicht, met knobbelachtige verhoging bij antenneninplanting en iets ingedeukt, glad en glanzend voorhoofd. Antenneschacht sterk verbreed en van voren geelwit. Metatars 2 knobbelachtig verdikt en achterrand van sterniet 2 in midden met oranjebruine haarvlek. Lengte 6-8 mm.

Verspreiding
Zuid- en Midden-Europa, Noord-Afrika en West- en Centraal-Azië. In Europa van Groot-Brittannië, Denemarken en Polen tot de Middellandse Zee, in het oosten tot Kazachstan en Iran (CELARY & WIŚNIOWSKI 2003, KOSTER 1986). In Duitsland en Engeland zijn er recent meer waarnemingen en lijkt de soort zich noordwaarts uit te breiden (EDWARDS & TELFER 2001, WESTRICH 1989B).
In Nederland beperkt tot het zuidoosten. Voor het eerst waargenomen in 1977 in Maastricht (LEFEBER 1978). Inmiddels in Limburg verspreid aanwezig en opgerukt tot het rivierengebied, met recente waarnemingen in de Loowaard bij Duiven (GE), Westervoort (GE) (ANONYMUS 2002) en de Blauwe Kamer bij Rhenen (UT).



Habitat
In Nederland hoofdzakelijk in droge, warme, bloemrijke ruigten van het wormkruidverbond (Dauco-Melilotion). Enkele waarnemingen stammen van droge bloemrijke graslanden. De belangrijkste leefgebieden zijn spoorwegemplacementen, spoor-, rivier- en kanaaldijken, braakliggende terreinen en parken in het stedelijke gebied en natuurontwikkelingsterreinen langs de grote rivieren.

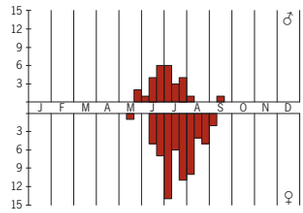
Levenswijze
Eén generatie.
Nesten zijn aangetroffen in dorre stengels van bijvoet en braam en in oude gallen op kruisdistel (BENOIST 1959, JANVIER 1972). Volgens Lefeber (1984) ook in steile lösswanden.
Polylectisch, maar met duidelijke voorkeur voor schermbloemen. Bij ons vooral waargenomen op gewone berenklauw en peen, maar bijvoorbeeld ook op gewoon duizendblad, kruisdistel, wilde reseda en zandblauwtje.

Hylaeus difformis boemerangmaskerbij IR

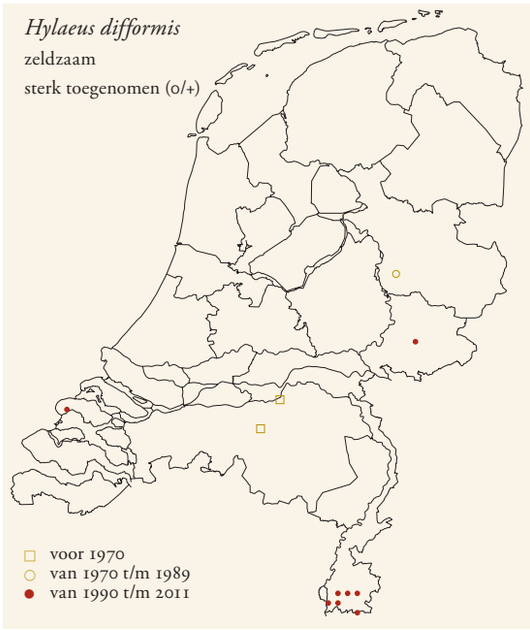
Onderscheidt zich van andere soorten door vooral bij vrouwtje duidelijke haarfranjes op achterranden van achterlijfssegmenten. Bij vrouwtje maakt deze beharing veldherkenning mogelijk. Bij mannetje is met name sterk gebogen antenneschacht opvallend, het kenmerk waarvan de Nederlandse naam is afgeleid. Kopschild en paraoculaire gebieden bovendien met duidelijke lengtegroef. Lengte 7-8 mm.

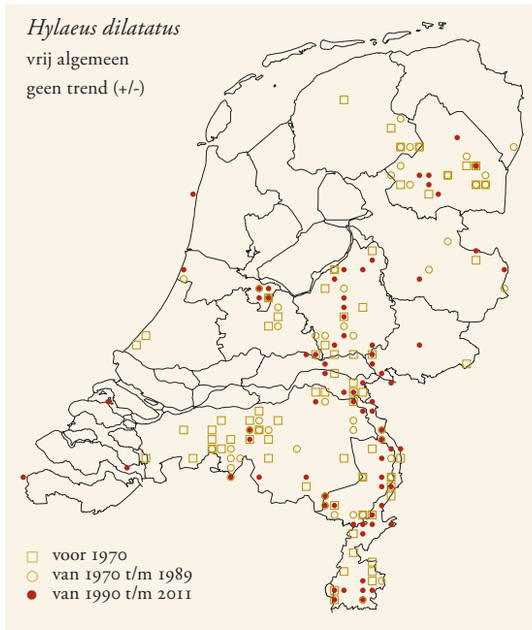
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië, van Portugal tot Siberië. Het zwaartepunt van de Europese verspreiding ligt in de steppen van Zuidoost-Europa; noordelijk tot Zuid-Zweden en Letland (DATHE 1980).
In Nederland bekend van slechts enkele vindplaatsen in het zuidoosten. Pas vanaf 2000 frequenter waargenomen, maar vooralsnog zeer zeldzaam.

Habitat
In Nederland aangetroffen in tuinen, sterk gedund bos, langs bosranden en in een oude boomgaard. In het Duitse Baden-Württemberg gevonden langs bosranden, op kapvlakten, in een leemgroeve en op een binnenlands duin (WESTRICH 1989B). Al deze biotopen hebben een zekere beslotenheid, met afwisseling van opgaande en lage begroeiing. Vermoedelijk is de soort vooral een bewoner van parklandschappen.



Hylaeus cornutus





Levenswijze
Eén generatie.
Nestelt in bestaande holten, zoals oude kevergangen in hout, holle stengels en oude bodemnesten van bijvoorbeeld schoorsteenwespen (WESTRICH 1989B). Ook kunstmatige holten in nestblokken en rietstengels worden gebruikt (BRECHTEL 1986; IR eigen waarneming). Een waarneming van een vrouwtje op het riet van een hooiberg doet vermoeden dat in ons land zelfs rieten daken geschikte nestelgelegenheid bieden. Bij kunstmatige nestelgelegenheid worden nestholten met een diameter van 4-5 mm het meest bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996).
Polylectisch. De vrouwtjes van een populatie in Gronsveld (LI) lijken knopig helmkruid, klokjes en slangenkruid te prefereren. Op de laatste twee planten wordt ook zichtbaar stuifmeel verzameld. Andere door maskerbijen veel bezochte planten, zoals guldenroede, kruisdistel, peen, reseda en ui, worden relatief minder bezocht. Met name het bezoeken van knopig helmkruid is opvallend omdat andere soorten hierop relatief weinig worden aangetroffen. Paringen zijn waargenomen op bloemen (RAEMAKERS & PIJFERS 2004) en tussen de vegetatie.

Hylaeus dilatatus
brilmaskerbij

IR

Vrouwtje met kleine ronde, witte gezichtsvlekken ('bril') die tegen clypeus liggen. Tergiet 2 mat en zeer fijn bestippeld. Alleen *Hylaeus spilotus* heeft vergelijkbare gezichtsvlekken, maar bij die soort is tergiet 2 glanzend en duidelijk dicht bestippeld. Mannetje in het veld herkenbaar aan ruitvormig verbrede sprietschacht met karakteristiek geelzwart kleurpatroon. Lengte 5-7,5 mm.
Deze soort stond tot voor kort bekend als *H. annularis* (Kirby, 1802). Het typemateriaal van *H. annularis* blijkt echter betrekking te hebben op de soort die tot nu toe *H. spilotus* Förster, 1871 wordt genoemd. De soort die tot voor kort als *H. annularis* te boek stond, is oorspronkelijk onder de naam *Melitta dilatata* Kirby, 1802 beschreven (NOTTON & DATHE 2008).

Verspreiding
Geheel Europa, van Zuid-Scandinavië tot de Middellandse Zee en van Groot-Brittannië tot de Oeral (KOSTER 1986).
In Nederland vrij zeldzaam op de hogere zandgronden en Zuid-Limburg. Ook her en der in het rivierengebied aanwezig, maar uitgesproken zeldzaam in de vastelandsduinen en niet bekend van de Waddeneilanden.

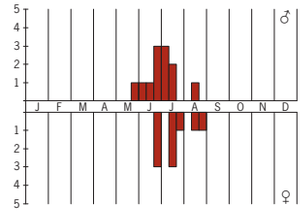
Habitat
Op de zandgronden vooral te vinden in relatief voedselarme, vaak licht ruderale biotopen zoals randzones van heideterreinen, schrale bermen van wegen, kanalen en spoorlijnen, braamstruwelen en bloemrijke zomen en bosranden (KOSTER 1986). In voedselrijkere milieus vaak op bloemrijke braakliggende industrieterreinen en akkers en in groeven.

Levenswijze
Eén generatie.
Nesten worden aangelegd in holle plantenstengels en kevergangen in hout, of worden zelf uitgeknaagd in stengels van bijvoet of braam (BENOIST 1959, WESTRICH 1989B). Soms ook in kunstmatige nestelgelegenheid (TSCHARNTKE ET AL. 1998).
Polylectisch, maar heeft op de zandgronden een duidelijke voorliefde voor zandblauwtje. Daarnaast vaak waargenomen op akkerdistel, boerenwormkruid, braam, peen en tormentil.

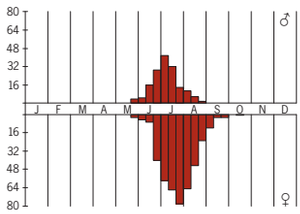
Hylaeus gibbus
weidemaskerbij

IR

Tergiet 1 met opvallende zijdelingse haarvlekken. Kop hoger dan breed. Zeer lastig te onderscheiden van *Hylaeus confusus*. Tergiet 1 bij *H. gibbus* iets sterker bestippeld, maar deze bestippeling is desondanks zeer fijn. Mannetje



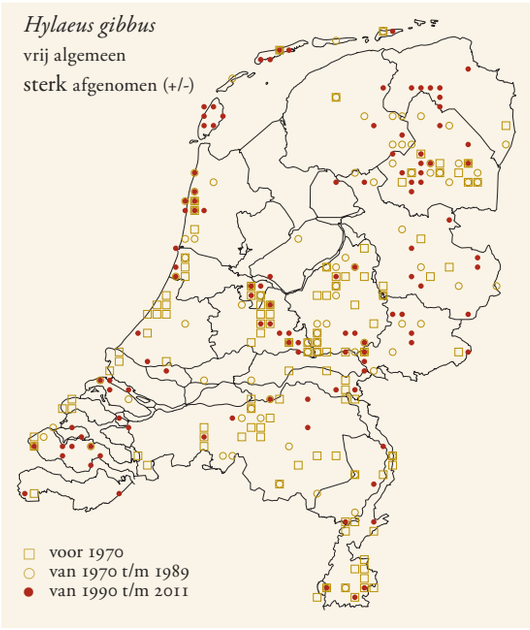
Hylaeus difformis



Hylaeus dilatatus

met zekerheid te herkennen aan vorm sterniet 7 (KOSTER 1986). Labrum bij mannetje *H. confusus* zwart, bij *H. gibbus* meestal geel. Vrouwtje ontbeert duidelijke uiterlijke kenmerken. Lengte 6-8 mm.
Vanwege de marginale verschillen in morfologie en het vrijwel gelijke areaal menen onder andere Warncke (1992d) en Amiet et al. (1999) dat *H. confusus* en *H. gibbus* onduidelijke vormen van een en dezelfde soort zijn. Voor deze ene soort geldt dan de oudere naam *H. gibbus*.

Verspreiding
Geheel Europa, Klein-Azië en een deel van Noord-Afrika. Oostwaarts tot aan de Kaukasus (AMIET ET AL. 1999, KOSTER 1986). In Nederland wijd verspreid maar vrij zeldzaam, duidelijk minder algemeen dan de sterk gelijkende *Hylaeus confusus*.



Habitat
Langs struwelen en heggen, in en langs bossen, in duinen en heideterreinen, weg-en kanaalbermen, spoorwegterreinen, groeven, tuinen en parken.

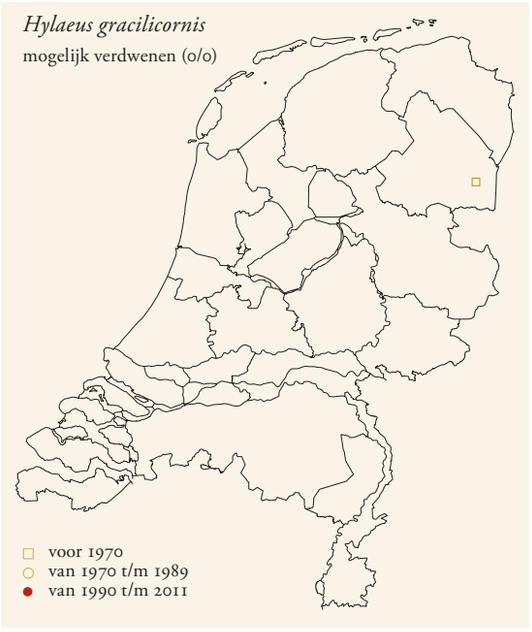
Levenswijze
Eén generatie, mogelijk een partiële tweede generatie (WESTRICH 1989B).
Nesten worden aangelegd in merghoudende dode stengels van braam en vraatgangen in hout (BENOIST 1959, ENSLIN 1933). Ook in aangeboden kunstmatige nestelgelegenheid, zoals boorgaten in hout met een diameter van 3 mm (WESTRICH 1979).
Polylectisch (KOSTER 1986; WESTRICH 1989B). Geliefde voedselplanten zijn braam en zandblauwtje.

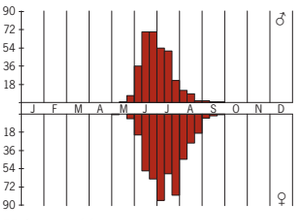
Hylaeus gracilicornis slanksprietmaskerbij IR

Opvallende uiterlijke kenmerken ontbreken. Bij vrouwtje zijn gezichtsvlekken smal streepvormig en soms ontbrekend. Bij mannetje reikt gele gezichtstekening niet tot antennehoogte. Anders dan bij meeste andere *Hylaeus*-mannetjes is supraclypeus geheel zwart. Alleen bij *H. paulus* is dit soms ook het geval, maar *H. gracilicornis* onderscheidt zich dan doordat de paraoculaire vlekken vanaf clypeus naar oogrand lopen en niet aan supraclypeus grenzen. Lengte 4-5,5 mm.
Pas vanaf 1996 worden *H. gracilicornis* en *H. paulus* als aparte soorten onderscheiden op basis van genitaalkenmerken (DATHE ET AL. 1996). Tot die tijd werd *H. paulus* tot *H. gracilicornis* gerekend. Vrouwtjes van beide soorten zijn nog altijd moeilijk uit elkaar te houden.

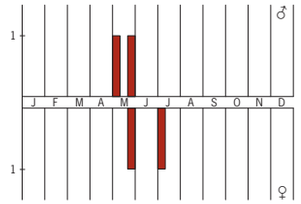
Verspreiding
Midden-, Zuid- en Oost-Europa, Siberië en Mongolië. Hoewel de soort ook uit Zuid-Europa gemeld wordt, lijkt het zwaartepunt van de Europese verspreiding noordelijker te liggen dan dat van de sterk gelijkende *Hylaeus paulus* (DATHE ET AL. 1996). Petit (1993) meldde de soort voor het Belgische deel van de Sint Pietersberg. Waarschijnlijk betrof dit echter *H. paulus* die tegenwoordig ook op het Nederlandse deel van de berg voorkomt.
De status van *H. gracilicornis* in ons land is onduidelijk. De soort is tot dusver slechts eenmaal in Nederland aangetroffen en wel te Emmen (DR) op 29 mei 1961 (VEGTER 1971). Van hetzelfde dier vermeldt Koster (1986) het jaar van publicatie door Vegter abusievelijk als vangstjaar. Gezien de geprefereerde biotoop en het voorkomen in aangrenzende delen van Duitsland, is het ondanks de eenmalige waarneming aannemelijk dat de soort tot de Nederlandse fauna behoort of heeft behoord.

Habitat
De voedselplant die vermeld werd voor de enige Nederlandse vangst, sporkehout, wijst op een schrale zoom- of bosrandbegroeiing. Dit zou aansluiten bij de waarnemingen in aangrenzende delen van Duitsland, waar de soort is aangetroffen langs schrale bosranden en in open, venige (berken)broekbossen. In Zuid-Duitsland vliegt de soort in vergelijkbare milieus (DATHE ET AL. 1996).





Hylaeus gibbus



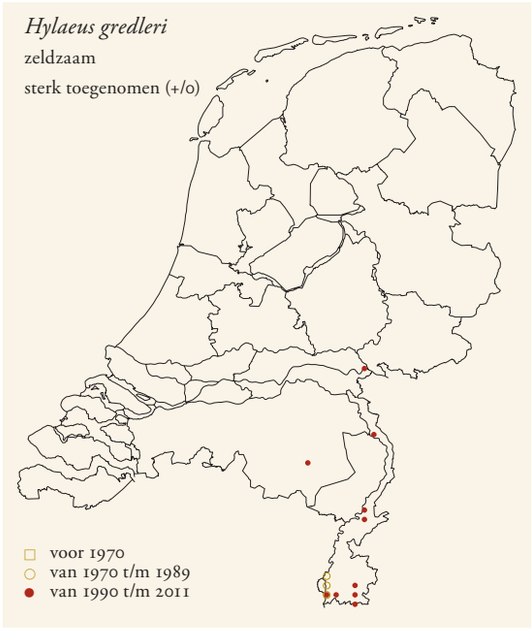
Hylaeus gracilicornis

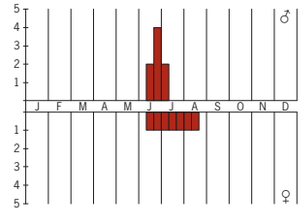
Levenswijze
Eén generatie (DATHE ET AL. 1996).
Over de nestplaats ontbreken waarnemingen. Net als bij de meeste andere maskerbijen zal hoogst waarschijnlijk gebruik worden gemaakt van dorre stengels, gezien de habitat vermoedelijk met een hoofdrol voor braam.
Hoogst waarschijnlijk polylectisch, maar door verwisseling met *H. paulus* ontbreken, afgezien van de enige Nederlandse waarneming, geverifieerde meldingen van bloembezoek. Gezien de habitat zal naast sporkehout vooral braam een belangrijke voedselplant zijn. Voor het soortenpaar *gracilicornis/paulus* samen worden planten uit minstens 14 genera als voedselbron opgevoerd (ELFVING 1951).

Hylaeus gredleri zompmaskerbij IR

Kop rond met witte gezichtstekening. Mannetje met verbrede, donker gekleurde antenneschacht. Gemakkelijk te verwarren met *Hylaeus brevicornis.* Daarvan vooral te onderscheiden door dichte bestippeling van verdiepte gezichtsdeel net boven elke antenne (supra-antennaal gebied). Gezichtsvlekken bij vrouwtje smaller en langer dan bij *H. brevicornis*. Lengte 4-5,5 mm.
Hylaeus gredleri wordt pas sinds kort als aparte soort naast *H. brevicornis* gezien. De door Dathe (1980) genoemde morfologische kenmerken lijken redelijk constant te zijn. *Hylaeus brevicornis* is echter nogal variabel, ook wat betreft de bestippeling van het supra-antennaal gebied, zodat sommige exemplaren van deze soort, vooral vrouwtjes, vrijwel niet van *H. gredleri* zijn te onderscheiden.

Verspreiding
Grote delen van Europa maar niet in het noorden. Ook in de Oeral en de Kaukasus (DATHE 1980). Het zwaartepunt van voorkomen lijkt zuidelijker te liggen dan bij *Hylaeus brevicornis*.
In Nederland tot dusver vooral aangetroffen in het zuidoosten, met name in Oost-Brabant en Zuid- en Midden-Limburg. In Zuid-Limburg algemener dan *H. brevicornis* (IR eigen waarneming). De status van *H. gredleri* in Nederland is nog niet geheel duidelijk. Een deel van vooral de oudere waarnemingen van *H. brevicornis* kan nog betrekking hebben op *H. gredleri*. Vermoedelijk goeddeels beperkt tot het zuidoosten en daar vrij zeldzaam.





Hylaeus gredleri

Habitat
De Nederlandse naam zompmaskerbij doet een voorkeur voor vochtige gebieden vermoeden. Inderdaad komt de soort voor in natte en vochtige gebieden, zoals de Urkhovense Zeggen bij Eindhoven (NB) en de Doort bij Echt (LI). Hierin wijkt de soort af van de droogteminnende *H. brevicornis*. De biotoopkeuze is echter veel breder. Tot dusver zijn verreweg de meeste dieren verzameld in droge schrale graslanden en warme ruigten. Ook het voorkomen in tuinen, parken en spoorwegterreinen wijst op een voorkeur voor warme terreinen.

Levenswijze
Eén, mogelijk twee generaties.
De nestbiologie is nog niet goed bekend maar wijkt waarschijnlijk weinig af van het normale beeld bij maskerbijen. Amiet et al. (1999) vermelden het nestelen in plantenstengels.
Polylectisch, in Nederland vooral waargenomen op schermbloemen zoals peen, waterscheerling en zevenblad.

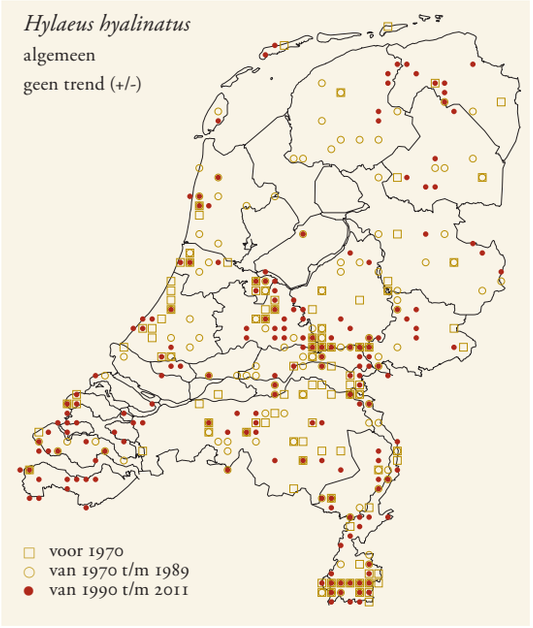
Hylaeus hyalinatus tuinmaskerbij IR

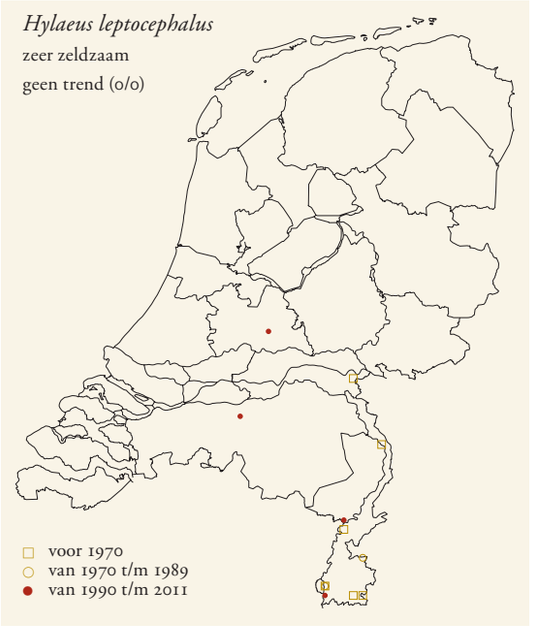
Goed te herkennen aan uitstekende lijst op onderzijde van borststuk direct achter voorpoten. Dit kenmerk wordt gedeeld met andere soorten van het subgenus *Spatulariella* (Dathe, 1980), maar hiervan zijn tot dusverre geen andere vertegenwoordigers in ons land bekend. Bij mannetje is karakteristieke lepelvormige uiteinde van sterniet 8 vaak van buitenaf zichtbaar. Beide seksen hebben relatief lange wangen. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding
Vrijwel geheel Europa, Kaukasus en noordelijk deel van Midden-Oosten. In het noorden tot Zuid-Finland. Ook in Noord-Amerika en daar waarschijnlijk door versleping geïntroduceerd (DROEGE 2008, KOSTER 1986).
In Nederland algemeen en vaak talrijk.

Habitat
Allerlei biotopen, zoals bermen, bosranden, tuinen, parken, emplacementen, rivieroevers, duinen en heide. Hierbinnen heeft de soort een duidelijke voorkeur voor enigszins ruderale begroeiingen.

Levenswijze
Eén generatie, maar gezien de waarnemingen van 'verse' mannetjes in augustus (IR eigen waarneming) is er sprake van een partiële tweede generatie. Deze treedt ook in Zuidwest-Duitsland op (WESTRICH 1989B).
Qua nestelgelegenheid niet veeleisend. Nesten worden





aangelegd in allerlei bestaande holten, zoals in oude braamstengels, oude kevergangen in hout, steilwanden en allerlei holle stengels van houtige en kruidachtige planten. Ook in het stedelijk milieu vindt de soort een keur aan geschikte nestplaatsen: allerlei spleten en gaten in muren en hout, rieten daken en matten en kunstmatige nestelgelegenheid. Bij deze laatste worden nestholten met een diameter van 3-4 mm het meest bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996). Volgens Westrich (1989b) verkiest de soort steilwanden en muren boven plantaardige nestplaatsen.
Polylectisch. De voorkeur voor ruderale biotopen komt tot uitdrukking in het bloembezoek met plantensoorten als akkerdistel, boerenwormkruid, braam, gewone berenklauw, grijskruid, muurpeper, peen, wilde reseda en zevenblad.

Hylaeus leptocephalus kleine lookmaskerbij IR

Mesopleuren opvallend grof en verspreid bestippeld, veel grover en minder dicht dan het mesonotum. Antenneschacht van mannetje lang en slank. Lengte 4,5-6 mm.

Verspreiding

Geheel Europa en gematigde delen van Azië (PROSHCHALYKIN 2004) en geïntroduceerd in Noord-Amerika (DROEGE 2008, SNELLING 1970).
In Nederland zeer zeldzaam. Afgezien van losse waarnemingen bij Loon op Zand (NB), Driebergen (UT) en Berg en Dal (GE) alleen uit Limburg bekend.

Habitat

In Nederland onder andere aangetroffen op ruderale terreinen en in een grote tuin (KOSTER 1986). Lefeber (1974a) vermeldt het voorkomen bij steilwanden net over de Belgische grens bij Maastricht. Volgens Westrich (1989b) ook langs heggen en bosranden. In Noord-Amerika een cultuurvolger en daar veel aangetroffen in agrarisch gebied (SNELLING 1970).

Levenswijze

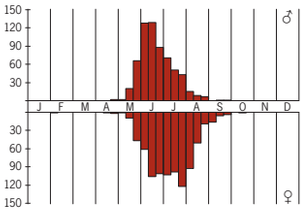
Doorgaans één generatie, soms een partiële tweede (WESTRICH 1989B).
Nesten worden aangelegd in allerlei bestaande holten. Niet alleen holle en merghoudende plantenstengels of vraatgangen in hout, maar ook in oude grondnesten van bijen en graafwespen in steilwanden (BARROWS 1975, ENSLIN 1933, MÉHELŸ 1935). Ook kunstmatige nestelgelegenheid wordt geaccepteerd, zoals boorgaten in hout en papieren rietjes (TORCHIO 1984). Deze auteur heeft de nestbouw en larvale ontwikkeling van deze soort zeer uitgebreid beschreven (zie ook genustekst).
Polylectisch, op soorten van vele plantenfamilies (KOSTER 1986, LEFEBER 1974A, WESTRICH 1989B). In Nederland waargenomen op look en reseda. In Noord-Amerika blijkt de soort een sterke voorkeur te hebben voor vlinderbloemen, met name honingklaver (TORCHIO 1984).

Hylaeus paulus kleine slanksprietmaskerbij IR

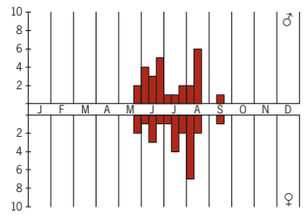
Bij vrouwtje zijn gezichtsvlekken smal streepvormig en ontbreken soms. Bij mannetje reikt gele gezichtstekening niet tot antennehoogte. Vaak is supraclypeus gedeeltelijk geel, maar soms geheel zwart, net als bij sterk gelijkende *Hylaeus gracilicornis*. Anders dan bij die soort lopen gele paraoculaire vlekken bij *H. paulus* wél langs supraclypeus en eindigen deze bij antennebasis. Zie verder *H. gracilicornis*. Lengte 4-5 mm.

Verspreiding

Midden- en Zuid-Europa, Rusland, Mongolië, tot de Koerilen in het oosten (PROSHCHALYKIN 2003). Het zwaartepunt van de Midden-Europese verspreiding lijkt zuidelijker te liggen dan dat van *Hylaeus gracilicornis*.
In Nederland tot dusver alleen bekend uit de omgeving van Maastricht. Sinds 1993 hier incidenteel aangetroffen op de Sint Pietersberg, met daarnaast een melding uit 'Maastricht-centrum' die vermoedelijk betrekking heeft op



Hylaeus hyalinatus



Hylaeus leptocephalus



Rietmaskerbij *Hylaeus pectoralis*, mannetje.

de Lage Fronten. In aangrenzend België aangetroffen langs het Albertkanaal bij Vroenhoven. Meldingen van *H. gracilicornis* op het Belgische deel van de Sint Pietersberg en de Maasoever bij Lanaye (ANONYMUS 1997, PETIT 1993) hebben vrijwel zeker ook betrekking op *H. paulus*. Het aantal waarnemingen is vooralsnog uiterst klein.

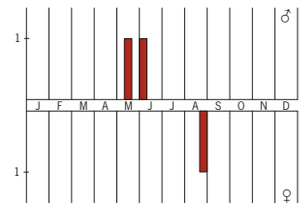


Habitat

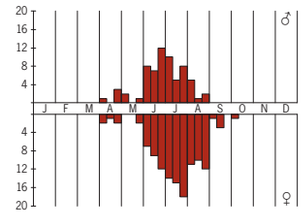
In Nederland en aangrenzend België uitsluitend aangetroffen op plekken met een uitgesproken warm microklimaat. Enkele recente waarnemingen zijn afkomstig van een soortenrijke zoom- en mantelbegroeiing met boerenwormkruid, braam, meidoorn, roos, wilde marjolein en jonge zomereikjes, grenzend aan schraalgrasland. Vermoedelijk prefereert de soort warme ruigten, zomen en bosranden zoals ook uit Duitsland bekend is (DATHE ET AL. 1996).

Levenswijze

Eén generatie (AMIET ET AL. 1999, DATHE ET AL. 1996).
Nestelt zoals de meeste andere maskerbijen vermoedelijk in dorre stengels en dood hout.
Polylectisch. In Duitsland waargenomen op boerenwormkruid, braam, Canadese guldenroede en zandblauwtje. Uit Nederland zijn geen waarnemingen van bloembezoek bekend.



Hylaeus paulus



Hylaeus pectoralis

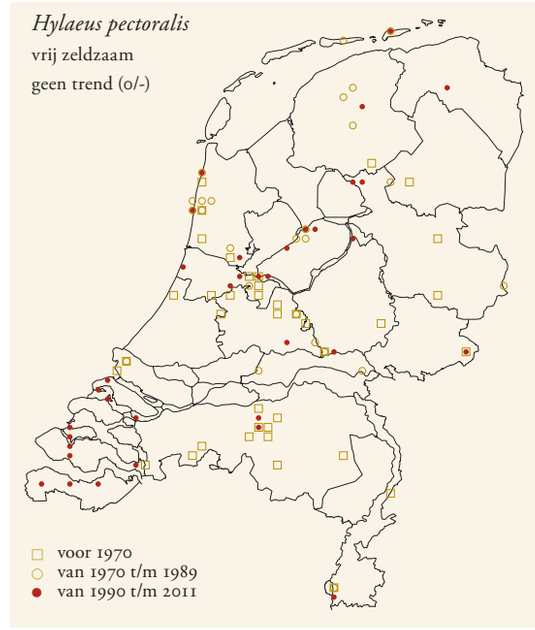
Hylaeus pectoralis rietmaskerbij

IR

Onderscheidt zich van andere maskerbijen door volledig onbestippelde en glanzende tergiet 1 en opvallend sterk en grof bestippelde mesopleuren. Mannetje met witte haarbandjes op achterranden van tergiet 2-4. Zowel vrouwtje als mannetje met gele gezichtstekening. Lengte 6-8 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Japan. Japanse exemplaren wijken morfologisch iets af van Europese, maar Hirashima (1977) beschouwt ze desondanks als conspecifiek. In Europa van Scandinavië tot in Midden-Europa, met enkele verspreide waarnemingen in noordelijk Zuid-Europa, en van Engeland tot aan de Zwarte Zee.
In Nederland verspreid over het land aangetroffen, maar het zwaartepunt van voorkomen ligt in de westelijke helft. Op sommige locaties over lange jaarreeksen in grotere aantallen verzameld. Toch is de soort zeldzaam.



Habitat

Uitsluitend in en bij oude rietbegroeiingen, vooral daar waar het riet wat minder vitaal is en veel rietgallen draagt. In Nederland vormen laagveenmoerassen momenteel waarschijnlijk de hoofdbiotoop. Zolang aan de voorwaarde van oude rietbegroeiing wordt voldaan, komt de soort echter ook elders voor. Zo is de soort relatief vaak te vinden bij duinmeertjes, maar bijvoorbeeld ook langs rivieroevers en sloten, in natte bermen, bij verruigde heidevennen, in broekbossen en in oude groeven.

Levenswijze

Eén generatie.
Nestelt in oude rietsigaargallen van halmvliegen van het ge-

nus *Lipara* (BENNO 1952A, 1958A, ELFVING 1951, JANVIER 1972). Deze gallen worden onderin met aanwezig molm afgedicht, waarna tot acht broedcellen worden gebouwd (WESTRICH 1989B). Met stukjes rietblad en -stengel wordt de gal vervolgens ook van boven gesloten. Incidenteel wordt gebruik gemaakt van afgebroken rietstengels en mogelijk ook van dorre braamstengels (WESTRICH 1989B). Door graafwespen of *Hylaeus pectoralis* bewoonde rietsigaargallen zijn vaak te herkennen aan hun pluimvormig uit elkaar geplozen top. Dit is het werk van mezen, vooral de pimpelmees, die de gallen in de winter afstruinen en openhakken, op zoek naar voedsel. Hierbij gaan doorgaans alleen de bovenin gelegen larven verloren. De gallen zijn zo sterk verhout dat de onderin gelegen larven voor mezen onbereikbaar zijn (WESTRICH 1989B).
Polylectisch. In Nederland aangetroffen op braam, gewone berenklauw, gewone engelwortel, grote kattenstaart, knopig helmkruid, tormentil en vederdistel.

Hylaeus pfankuchi
moerasmaskerbij

IR

Anders dan bij meeste maskerbijen is kop van vrouwtje geheel zwart. Antennen op onderzijde geelachtig. Mannetje herkenbaar aan vorm en kleur van bladvormig verbrede antenneschacht (zie DATHE 1980, KOSTER 1986). Sterniet 3-4 basaal met bultvormige verdikking. Lengte 5,5-7 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië, tot op de Koerilen en in Primorskiy Kray (PROSHCHALYKIN 2003). Volgens Proshchalykin et al. (2004) is *Hylaeus nipponicus* een synoniem van *H. pfankuchi*, wat betekent dat de soort ook in Japan voorkomt. In Europa noordelijk tot in Zweden en Finland; de zuidgrens van het areaal loopt via de Alpen, Hongarije en Oekraïne naar het oosten. Niet bekend van de Britse Eilanden. Wordt overal slechts incidenteel waargenomen en geldt in veel landen als zeer zeldzaam en (sterk) bedreigd (CELARY & WIŚNIOWSKI 2003, KOSTER 1986).



In Nederland zijn de enige vindplaatsen Ankeveen (NH; 1943 en 1944), Aalsmeer (ZH; 1945) en de Weerribben (OV; 1992, 1995 en 1996).

Habitat
In Nederland uitsluitend aangetroffen in ruige rietlanden. Gezien deze biotoop zou de soort verspreid door Nederland verwacht mogen worden, maar opmerkelijk genoeg blijven de waarnemingen beperkt tot uitgestrekte laagveengebieden. Ook in het buitenland wordt *Hylaeus pfankuchi* geassocieerd met rietvegetaties, natte hooilanden en venen (MONSEVIČIUS 2004). Daar is de soort echter niet per definitie gebonden aan uitgestrekte moerasbegroeiingen. De exacte biotoopvoorkeur is vooralsnog slecht bekend en mogelijk vormt dit deels een verklaring voor het karige aantal waarnemingen. Gezien de nog altijd redelijk goede kwaliteit van een aantal grote Nederlandse laagveengebieden, is het niet onwaarschijnlijk dat de soort bij gericht zoeken op meer plekken valt (terug) te vinden.

Levenswijze
Eén generatie.
Nesten zijn nog nooit aangetroffen, ook niet in het buitenland. Gezien de habitat wordt verwacht dat de soort in riet nestelt, net zoals *Hylaeus pectoralis* (AMIET ET AL. 1999, MONSEVIČIUS 2004, WESTRICH 1989B).
Hoogst waarschijnlijk polylectisch. In Nederland tot dusver uitsluitend waargenomen op braam. In het buitenland ook waargenomen op koninginnenkruid en watertorkruid (VON MÓCZÁR 1961).

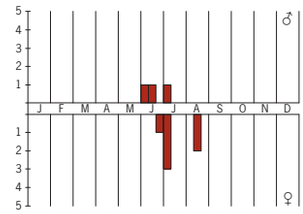
Hylaeus pictipes
kleine tuinmaskerbij

IR

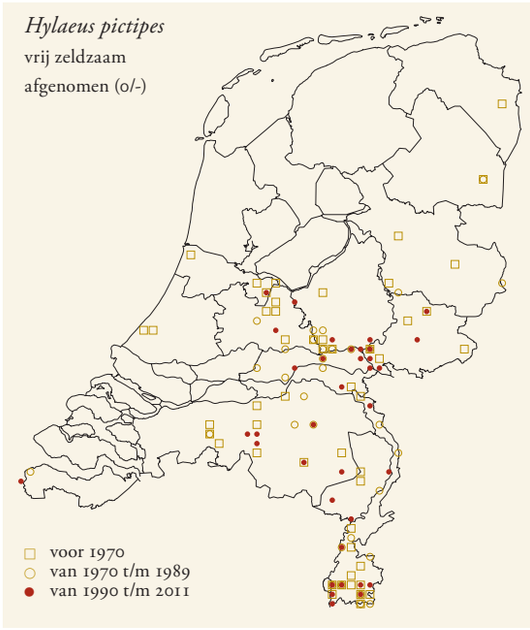
Vrouwtje vaak herkenbaar aan brede, van boven meestal afgeknotte gezichtsvlekken. Orbitale sutuur bij vrouwtje sterk richting ocellen gebogen. Mannetje vaak met vrijwel geheel gele poten en gele streep op onderzijde van antenneschacht. Gele lichaamstekening bij mannetje opvallend licht van kleur. Lengte 4-5 mm.

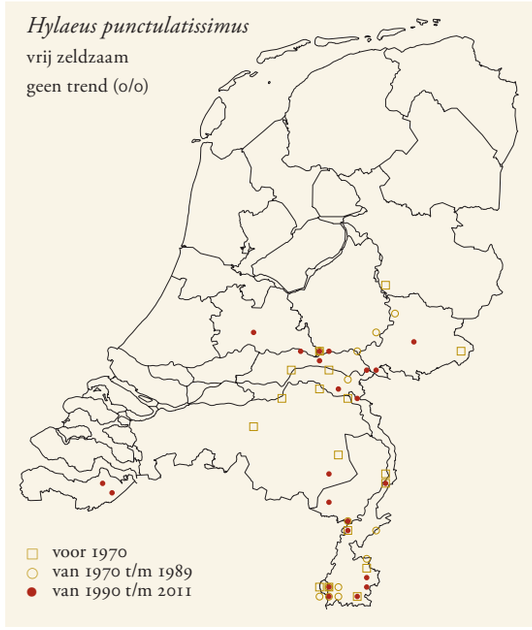
Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en Klein-Azië, oostelijk tot in de Kaukasus (KOSTER 1986).
In Nederland vooral in de zuidoostelijke helft. Momenteel ogenschijnlijk zeldzaam en achteruitgaand. Lijkt echter vooral een bewoner van stedelijk gebied en is mogelijk onderbemonsterd omdat inventarisaties zich vaak op natuurgebieden richten. In stedelijke gebieden in Zuidoost-Nederland in elk geval niet ongewoon (IR eigen waarneming).

Habitat
In Nederland vooral aangetroffen in tuinen, parken en ruderale terreinen, zoals braakliggende industrieterreinen, groeves en spoorwegemplacementen (KOSTER 1986). Onder meer natuurlijke omstandigheden aangetroffen langs rivieren en beken, daar vaak bij steilwanden (BLÜTHGEN 1930; IR eigen waarneming).



Hylaeus pfankuchi





Levenswijze

Doorgaans één generatie, maar late mannetjes wijzen mogelijk op een incidentele, partiële tweede generatie.

Nestelt in stengels van braam (BENOIST 1959), leemwanden, voegen in muren en nesten van andere angeldragers (BLÜTHGEN 1930, WESTRICH 1989B). Nestelt ook in kunstmatige nestelgelegenheid, waarbij nestholten met een diameter van 2-3 mm het meest worden bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996).

Polylectisch. Bezoekt bloemen van vele plantenfamilies (KOSTER 1986, LEFEBER 1974A, WESTRICH 1989B).

Hylaeus punctulatissimus lookmaskerbij

IR

Grof en dicht bestippelde, grote maskerbij. Borststuk op overgang naar propodeum opvallend gehoekt. Zowel bij vrouwtje als mannetje lopen zijdelingse gezichtsvlekken door tot boven antenne-inplanting en is kop relatief smal. Lengte 6-8,5 mm.

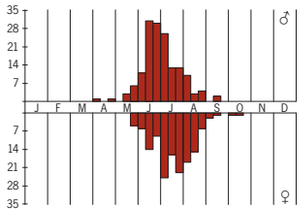
Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en Klein-Azië. In Europa van Denemarken tot aan de Middellandse Zee, oostelijk tot bij de Kaspische Zee (KOSTER 1986).

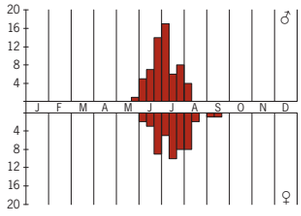
In Nederland vooral in het zuidoosten, met name in het rivierengebied en Zuid-Limburg. Mogelijk is de soort iets onderbemonsterd omdat deze vooral aan stedelijke omgeving gebonden is, terwijl inventarisaties zich doorgaans op natuurgebieden richten.

Habitat

In Nederland vooral in (volks)tuinen en moestuinen in stedelijk gebied of langs spoorwegen. Daarnaast aangetroffen in groeven, op oude muren en dijken (KOSTER 1986). De vindplaatsen betreffen vrijwel steeds warme, droge en zonnige milieus. De binding aan tuinen en moestuinen hangt direct samen met de voedselkeuze.



Hylaeus pictipes



Hylaeus punctulatissimus

Levenswijze

Eén generatie.

Nestelt in bestaande holten. Lefeber (1987) kweekte dieren uit dood hout van meidoorn en wilg. Accepteert ook kunstmatige nestelgelegenheid zoals boorgaten in hout en holle stengels (WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming). Nestholten met een diameter van 3-4 mm worden hierbij het meest bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996).

Verzamelt uitsluitend stuifmeel op look. Tot voor kort waren vooral prei en ui de belangrijkste voedselplanten. Recent lijkt een verschuiving richting sieruien op treden. In dorpen en steden is de soort inmiddels herhaaldelijk aangetroffen op de sierplant kogellook. In de vrije natuur lijken de overlevingskansen in ons land gering. Er zijn simpelweg te weinig bloeiende wilde uien in het juiste seizoen. Incidenteel zijn dieren waargenomen op kraailook (IR eigen waarneming). Hoewel algemeen, is de bloei van kraailook doorgaans zo schaars dat ze hoogst waarschijnlijk geen populatie van *Hylaeus punctulatissimus* kan onderhouden. Moeslook, een inheemse soort die in tuinen in elk geval wordt bevlogen, is in het wild te zeldzaam.

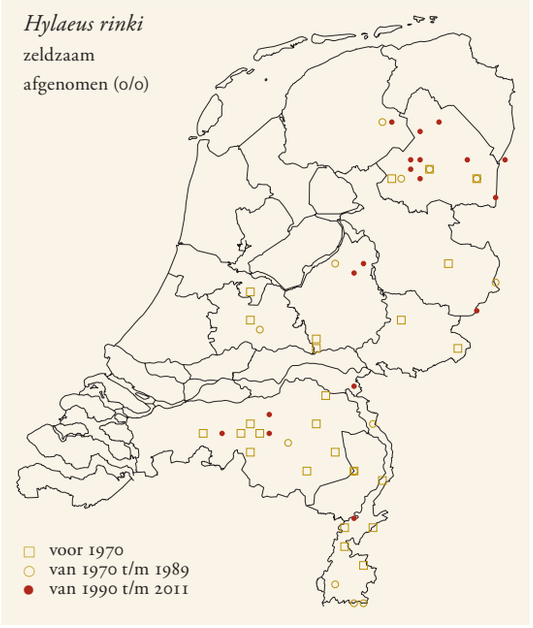
Hylaeus rinki Rinks maskerbij

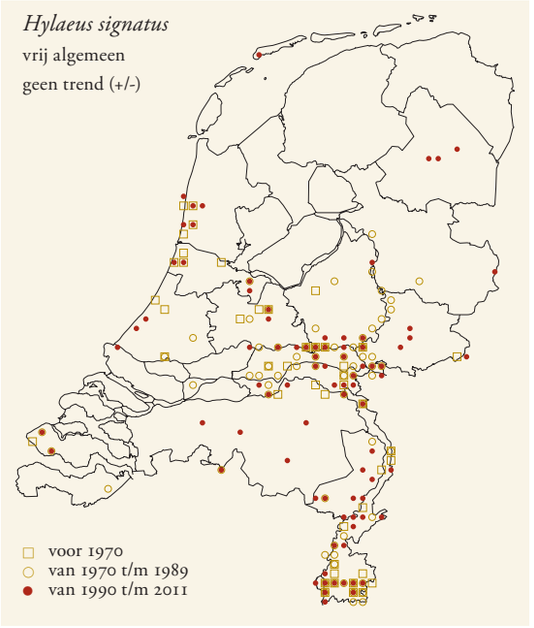
IR

Anders dan bij meeste maskerbijen is kop van vrouwtje altijd geheel zwart. Antennen op onderzijde zwart of bruin (gelig bij sterk gelijkende *Hylaeus pfankuchi*). Mannetje herkenbaar aan vorm en kleur van bladvormig verbrede antenneschacht (zie DATHE 1980, KOSTER 1986) en aan zwart-geel geblokte kleurpatroon van overige antenneleden. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Midden- en Noord-Europa. De zuidgrens loopt door Midden-Frankrijk en de Alpen, met daarbuiten een geïsoleerde melding uit Spanje (CEBALLOS ET AL. 1956). Niet bekend van de Britse Eilanden.





In Nederland wordt *Hylaeus rinki* van oudsher slechts spaarzaam waargenomen. Ook het aantal recente waarnemingen is beperkt.

Habitat

Heischrale bermen en graslanden, heide, bosranden, rivierduinen en langs vaarten in het Peelgebied. Over het geheel genomen lijkt de soort sterk gebonden aan heischrale vegetaties en schrale zomen. Recent duidelijk meer waargenomen in vochtige dan in droge omgeving. Stabielere populaties lijken te zijn teruggedrongen tot gebieden met goed ontwikkelde vochtige schraalgraslanden.

Levenswijze

Eén generatie.

Nesten zijn aangetroffen in braam en framboos. De nesten worden door de bijen zelf in het merg uitgeknaagd, bevatten tot 12 broedcellen en de cellen zijn van elkaar gescheiden door wanden van uitgeknaagde mergstukjes (BENNO 1952A, 1957, 1958A, ELFVING 1951).

Polylectisch. In Nederland herhaaldelijk waargenomen op braam, tormentil en verscheidene schermbloemen; incidenteel ook op kleine tijm en zandblauwtje.

Hylaeus signatus resedamaskerbij

IR

Kenmerkend zijn vrijwel glasheldere vleugels en uitstekende lijst aan onderzijde van borststuk net achter voorpoten. Achterlijf met duidelijke haarbandjes. Gezicht heeft witgele tekening, maar is bij vrouwtje relatief vaak geheel zwart. Bij mannetje bezit sterniet 3 gepaarde knobbeltjes, sterniet 4 heeft zwak verdikte dwarsrand. Mandibulae en labrum zwart. Lengte 6-9 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika, inclusief Madeira (SMIT & SMIT 2003). In Europa van Zweden, Finland en Noord-Rusland tot aan de Middellandse Zee en van Groot-Brittannië tot aan de Oeral. De laatste jaren aan de noordgrens van het areaal meer waargenomen en lijkt noordwaarts uit te breiden (MADSEN & CALABUIG 2008).

In Nederland verspreid door het hele land, maar schaars in het noorden. Het zwaartepunt van de verspreiding ligt langs de grote rivieren, de duinen en in stedelijk gebied. Via dorpen en steden, spoorlijnen en industrieterreinen koloniseert de soort ook regio's waar van nature geen geschikt leefgebied aanwezig is.

Habitat

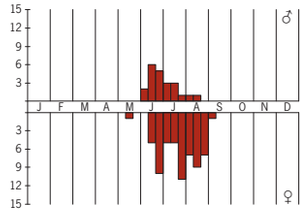
De vindplaatsen betreffen vrijwel steeds ruderale plekken, zoals spoor- en rivierdijken, spooremplacementen, industrieterreinen, tuinen en vergraven of verstoorde terreinen in de kustduinen. Wegens het voorkomen van de voedselplanten (*Reseda*-soorten) vormen ruderale plekken in het riviergebied, de kustduinen en Zuid-Limburg het kerngebied van het voorkomen in Nederland. Dankzij de aanleg van spoorwegen, waarlangs wilde reseda en wouw vaak prima gedijen, en het gebruik van enkele *Reseda*-soorten als tuinplant, kan de soort tegenwoordig vrijwel overal in Nederland worden aangetroffen.

Levenswijze

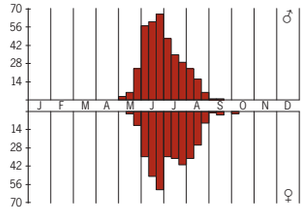
Twee generaties. De tweede generatie is partieel (WESTRICH 1989B).

Nestelt in bestaande holten, zowel in holle plantenstengels als in steilwanden en muren (JANVIER 1972, KOSTER 1986, WESTRICH 1989B). Ook kunstmatige nestelgelegenheid wordt geaccepteerd (TSCHARNTKE ET AL. 1998). Nestholten met een diameter van 3-4 mm worden hierbij het meest bezet (RUSZKOWSKI ET AL. 1996). Anders dan bij de meeste soorten zijn de broedcellen vaak onregelmatig over het nest verdeeld (WESTRICH 1989A).

Verzamelt stuifmeel op *Reseda*-soorten, in Nederland op wilde reseda, wouw en in tuinen op de tuinplant witte reseda en soms tuinreseda. In ons land bepalen deze planten in grote mate de aan- of afwezigheid van deze maskerbij.



Hylaeus rinki



Hylaeus signatus

Hylaeus styriacus
stipmaskerbij

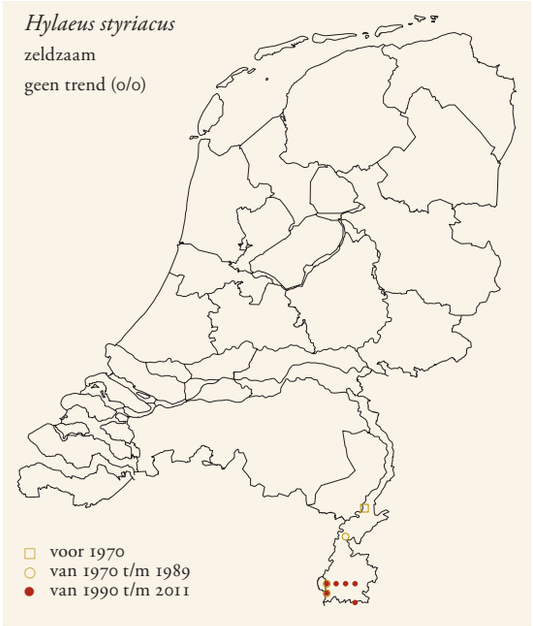
IR

Vrouwtje doorgaans herkenbaar aan klein geelwit vlekje op clypeus en sterk gerimpelde en dus doffe, fijn bestippelde tergieten. Een clypeusvlek komt bij andere maskerbijvrouwtjes slechts bij hoge uitzondering voor. Mannetje lijkt vooral op *Hylaeus brevicornis*, *H. gredleri* en *H. pictipes*. Door slanke, zwarte antenneschacht en zeer dichte bestippeling van tergieten (vooral tergiet 1) met goede loep in het veld te determineren. Lengte 4-5 mm.

Verspreiding

Midden-, Oost- en Zuidoost-Europa. De noordwestgrens loopt door Nederland en Midden-Duitsland. Ontbreekt op het Iberisch Schiereiland, de Britse Eilanden en in Scandinavië (DATHE 1980, KOSTER 1986).

In Nederland tot 1998 zeer zeldzaam met slechts vier vindplaatsen. De laatste jaren duidelijk toegenomen. Momenteel in geheel Zuid-Limburg aan te treffen en pleksgewijs zeer talrijk. Ook in aangrenzend Duitsland is mogelijk sprake van uitbreiding (BLEIDORN ET AL. 2008).



Habitat

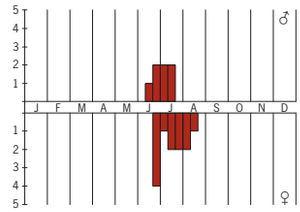
In Nederland aangetroffen langs warme, zonnige bosranden en bospaden, in groeven in bosrijke omgeving, bloemrijke ruigten en in tuinen. Vliegt vooral in algemeen voorkomende voedselrijke ruigten en waarschijnlijk vormt gebrek aan warmte de meest beperkende factor voor deze soort.

Levenswijze

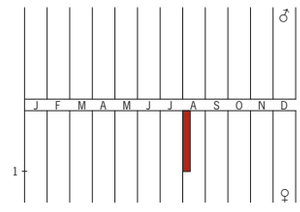
Eén generatie.

Nesten worden aangelegd in al dan niet merghoudende plantenstengels en in dood hout. In Nederland zijn nesten waargenomen in boorgaten in hout.

Polylectisch (WESTRICH 1989B), maar hoofdzakelijk op schermbloemen. In Nederland veel waargenomen op dolle kervel, gewone berenklauw, peen en zevenblad.



Hylaeus styriacus



Hylaeus trinotatus

Hylaeus trinotatus
drievlekkige maskerbij

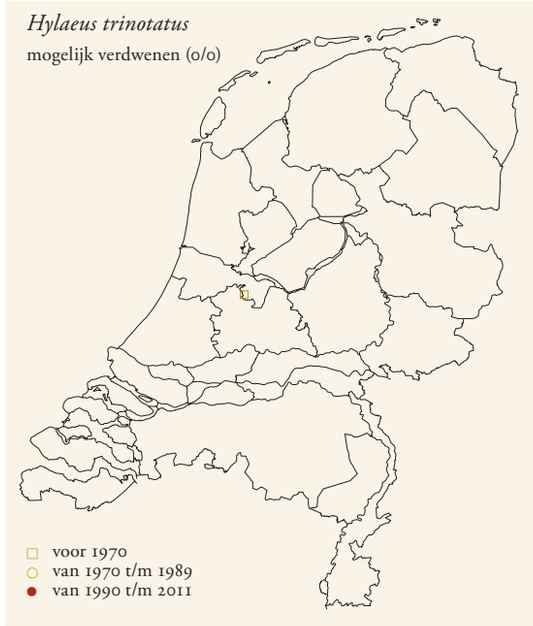
IR

Vrouwtje onmiskenbaar door grote gele vlek op clypeus, die meer dan een derde van oppervlak beslaat. Gele gezichtsvlekken vullen zijvelden van gezicht tot iets voorbij antenne-inplanting. Mesopleuren met ruwe structuur door grove bestippeling. Sterniet 3 van mannetje met ver uitstekende, stomp driehoekige bult, tergiet 1 glad en glanzend. Lengte circa 7 mm.

Verspreiding

Mediterrane soort, noordelijk tot in Hongarije, Oostenrijk en Slowakije (DATHE 1980, PŘIDAL 2004, SCHWARZ & GUSENLEITER 1997). Recent aangetroffen in Duitsland, waarbij het vermoedelijk een vestiging op eigen kracht betreft (SAURE 2009).

In Nederland slechts bekend van één vangst uit 1952 in Kortenhoef (NH). Het betreffende exemplaar werd pas in de jaren 1990 door Henny Wiering (pers. med.) als deze soort herkend. Gezien het areaal berust de Nederlandse waarneming vrijwel zeker wel op versleping.



Habitat

In het buitenland gevonden in een grindgroeve en in een zeggemoeras langs een natuurlijk water (SAURE 2009).

Levenswijze

Vliegt in het buitenland in één generatie van juni tot in september (SCHWARZ & GUSENLEITER 1997).

Over de levenswijze is weinig bekend. Waarschijnlijk worden de nesten aangelegd in bestaande holten zoals holle plantenstengels en kevergangen in hout.

Vermoedelijk polylectisch. In het buitenland is bloembezoek waargenomen op melkeppe (SAURE 2009).

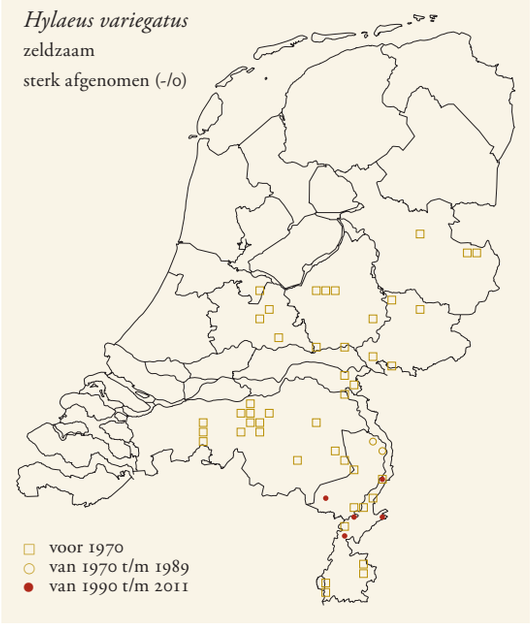
Hylaeus variegatus
rode maskerbij

IR

Vrouwtje onmiskenbaar door geheel of gedeeltelijk rode tergiet 1-2. Tevens enige Nederlandse soort met gele axillae, bij beide seksen. Meestal draagt ook scutellum twee gele vlekken. Mannetje met vrij sterk verbrede scapus en ingedeukt gezichtsschild. Lengte 5,5-7,5 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië, van Mongolië en geheel Siberië tot aan de oostkust van Rusland (CELARY & WIŚNIOWSKI 2003). In Europa overal, met uitzondering van Scandinavië en de Britse Eilanden (DATHE 1980, KOSTER 1986). In Vlaanderen lijkt de soort iets beter stand te houden dan in Nederland.
In Nederland aangetroffen in het zuidoosten. Recente waarnemingen zijn uiterst schaars.



Habitat

In Nederland vooral in zeer schrale, droge graslanden op zandgrond in het binnenland. Daarnaast bekend uit het rivierengebied, waar ze behalve op rivierduinen vrij recent nog is aangetroffen in een lemige steilwand langs de Maas. Vrijwel zonder uitzondering gaat het om extensief door de mens beïnvloede plekken, zoals bermen, spoorwegterreinen, voor recreatie gebruikte rivierduinrelicten en afgravingen. De meest karakteristieke vliegplaatsen zijn graslanden met veel zandblauwtje, in het bijzonder vegetaties die verwant zijn aan de vogelpootjesassociatie (Ornithopodo-Corynephoretum) en de associatie van schapengras en tijm (Festuco-Thymetum serpylli). In het binnenland zijn zulke begroeiingen, net als de maskerbij zelf, grotendeels uit het landschap verdwenen. In de duinen zijn vergelijkbare graslanden wat beter behouden gebleven, maar hier is *Hylaeus variegatus* nog nooit aangetroffen. Recente vindplaatsen in Vlaanderen en Noordrijn-Westfalen hebben eveneens betrekking op graslanden met zandblauwtje.

Levenswijze

Eén generatie. Onder gunstige klimatologische condities gaan de larven van de vroeg aangelegde nesten niet in diapauze, maar verpoppen en zorgen omstreeks half augustus voor een partiële tweede generatie (WESTRICH 1989B). In Nederland zijn tot dusver geen aanwijzingen voor zo'n tweede generatie.
Anders dan de meeste maskerbijen nestelt *Hylaeus variegatus* uitsluitend in de grond in bestaande holten. Doorgaans worden verlaten nesten van andere bijen en graafwespen gebruikt, maar ook gangen van regenwormen worden gebruikt (BENOIST 1959, MÉHELŸ 1935, WESTRICH 1989B). Onder gunstige omstandigheden kunnen grote nestaggregaties ontstaan (WESTRICH 1989B). Wanneer een vrouwtje een geschikte nestholte heeft gevonden, bouwt ze eerst een als 'deur' werkend vlies in de ingang van de holte (STÖCKHERT 1922, WESTRICH 1989B). Afhankelijk van de nestholte worden de broedcellen gebouwd in de oude broedcellen van de vorige bewoner (bijvoorbeeld bij oude nesten van groefbijen van het genus *Halictus*) of in de nestgang zelf. Alle cellen hebben een eigen bodem en deksel. Per nestholte worden maximaal zes broedcellen gebouwd.
Polylectisch. In Nederland vooral waargenomen op zandblauwtje, maar ook op kruisdistel, middelste ganzerik, pastinaak en zevenblad.

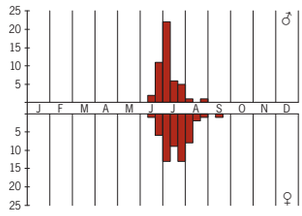
Lasioglossum
groefbijen

FM

Mannetjes veel slanker dan vrouwtjes. Bij vrouwtjes vormt beharing aan einde van tergiet 6 een typerend lengtegroefje, een kenmerk dat gedeeld wordt met *Halictus*. Van dat genus meestal te onderscheiden door haarvlekken aan basis van tergieten; bij *Halictus* is juist achterrand van tergieten behaard. Mannetjes meestal met lange antennen. Verreweg de meeste soorten zijn zwart, waarbij achterranden van tergieten in aantal gevallen licht hoornkleurig doorschijnend zijn. In Nederland komen drie groenachtige soorten voor van subgenus *Evylaeus*; deze hebben groene weerschijn op kop, thorax en soms ook achterlijf.
Lengte 4-12 mm.

Taxonomie

Michener (2000) onderscheidt 17 subgenera, verdeeld over twee hoofdgroepen, die gescheiden worden op basis van de adering van de voorvleugel bij de vrouwtjes. Bij de eerste groep is alleen de derde cubitaalader dun vergeleken met de eerste en de tweede. Bij de tweede groep is ook de tweede cubitaalader dun. In ons land is het subgenus *Lasioglossum* s.s. een vertegenwoordiger van de eerste groep en behoren *Dialictus* en *Evylaeus* tot de tweede. Overigens verheffen veel auteurs deze subgenera naar het genusniveau. Pesenko (2007) onderscheidt vervolgens binnen *Evylaeus* 29 nieuwe subgenera.
In de laatste decennia van de twintigste eeuw heeft A.W. Ebmer veel systematisch werk aan dit genus verricht en talloze nieuwe soorten beschreven. In zijn determinatietabellen (zoals EBMER 1969, 1970, 1971) maakte hij onder andere gebruik van het onderscheid binnen *Evylaeus* tussen de



Hylaeus variegatus



Roodbruine groefbij *Lasioglossum xanthopus*, vrouwtje.

'carinate' en de 'niet-carinate' soorten. Bij de carinate soorten is de grens van de verticale achterzijde van het propodeum met het middenveld en de zijvelden duidelijk hoekig. Bij de niet-carinate soorten verloopt de overgang via een ronding veel geleidelijker. Michener (2000) heeft de niet-carinate soorten geschaard onder het subgenus *Dialictus*, waarbij hij zich onder andere baseert op moleculair fylogenetisch onderzoek van Danforth (1999). In het subgenus *Evylaeus* resteren dan alleen de carinate soorten.
Voorts herkende Ebmer binnen *Evylaeus* enkele soortgroepen (bijvoorbeeld EBMER 2000). Wegens het bestaan van onderlinge overgangsvormen stelde hij geen nieuwe taxa voor, maar toch is ook die indeling op zijn minst van grote waarde voor de determinatie van de soorten van dit lastige genus.
Recent hebben Danforth (1999) en Danforth et al. (2003) de fylogenetische verwantschappen binnen *Lasioglossum* met behulp van moleculaire methodes onderzocht. De resultaten hiervan vormen de basis voor de indeling van Michener (2000, 2007), die wij hier volgen.

Verspreiding

Dit enorme genus omvat thans 1700-1800 soorten en is verspreid over alle continenten behalve Antarctica. De grootste soortenrijkdom wordt bereikt in warme, relatief droge streken met lage, kruidenrijke vegetatie zoals in steppes of open terreinen met verspreid laag struikgewas zoals in het mediterrane gebied. In Nederland 42 soorten.

Levenswijze

Lasioglossum is uniek in die zin dat binnen het genus het totale spectrum van solitaire tot en met hoog ontwikkelde primitief-eusociale voortplantingscycli tot uitdrukking komt. Deze flexibiliteit bestaat soms zelfs binnen één soort en is dan afhankelijk van klimatologische omstandigheden.
Bij een solitaire cyclus stichten overwinterde vrouwtjes een nest, waarbij na proviandering van de cellen deze definitief gesloten worden. In de zomer komt dan de nieuwe generatie tevoorschijn. Na de paring sterven uiteindelijk de mannetjes en overwinteren de vrouwtjes, bijvoorbeeld in een bestaand nest. Een voorbeeld van een Nederlandse soort met deze cyclus is *L. leucozonium*.
Bij de sociaal hoogst ontwikkelde soorten sticht een vrouwtje in het vroege voorjaar een nest, waaruit nog voor de zomer een broed tevoorschijn komt dat vrijwel uitsluitend uit vrouwtjes, de werksters, bestaat. Deze zijn dan gemiddeld kleiner dan de neststichtster, de koningin, en zijn seksueel niet actief. Zij helpen de koningin met de aanleg van nieuwe cellen. De koningin blijft nu in het nest en de werksters vliegen uit om stuifmeel en nectar te verzamelen voor de bevoorrading van de nieuwe cellen. Ook als de proviandering voltooid is, blijven de cellen nog lange tijd open en worden ze geregeld geïnspecteerd. Ten slotte vliegt in de zomer weer een geslachtelijke generatie uit waarvan na de paring de vrouwtjes, de nieuwe koninginnen van het volgende jaar, zullen overwinteren. Een voorbeeld van een Nederlandse soort met deze cyclus is *L. malachurum*.
Allerlei tussenvormen binnen deze twee uitersten komen voor. Zie hiervoor hoofdstuk 5. In subtropische gebieden kunnen voorts meerdere werkstergeneraties voorkomen. Ook stichten soms meerdere vrouwtjes samen een nest. Bij primitief-eusociale soorten wordt deze semisociale gemeenschap dan gedurende het jaar vervangen door een matrifiliale; dat wil zeggen dat één van de vrouwtjes dan in het nest blijft en de rol van koningin op zich neemt ten opzichte van het zich ontwikkelende werkstersbroed. Als onder 'Levenswijze' in de soortbeschrijvingen 'Eén generatie' wordt vermeld, betekent dit dat er slechts één *volledige* geslachtelijke generatie per jaar wordt voortgebracht, maar deze term sluit het voorkomen van één of meerdere zomerbroedsels niet uit; het vervolg van de tekst geeft daarover dan uitsluitsel.
Nesten worden meestal koloniegewijs in schaars begroeide zand- of leembodems gegraven.
Lasioglossum-vrouwtjes vergaren stuifmeel van de bloemen van een groot aantal verschillende plantenfamilies. In Nederland hebben veel soorten een lichte voorkeur voor gele composieten. De meeste soorten zijn polylectisch, sommige oligolectisch.

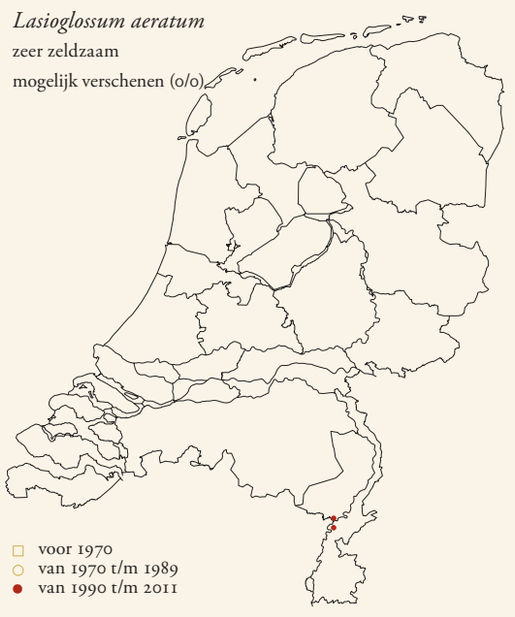
Van iets meer dan de helft van de Nederlandse soorten is bekend of wordt vermoed dat zij door koekoeksbijen worden geparasiteerd. Het betreft dan meestal bloedbijen *Sphecodes*, in enkele gevallen wespbijen *Nomada*.

Lasioglossum aeratum gestippelde smaragdgroefbij FM

Vrouwtje met metallisch groene kop en thorax; achterlijf van zeer donker bronskleurig tot metallisch donkergroen en geheel bestippeld, ook tot ver op achterrand van tergiet 1-2; dit in tegenstelling tot andere groene soorten van het subgenus *Dialictus*: *L. leucopus*, *L. morio* en *L. nitidulum*. Zijdelingse witte haarvlekken aan basis van tergieten sterk ontwikkeld; lichte, doorschijnende achterranden vanaf tergiet 4 bezet met doorlopende haarbandjes. Kop ongeveer even lang als breed. Mannetje vertoont dezelfde kleurverdeling. Kop rond; clypeus steekt slechts weinig naar voren. Onderkant van antennen geel. Lengte 5-5,5 mm.

Verspreiding

Van West-Europa en Noord-Afrika tot Kirgizië in het oosten. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland. In Zuid-Europa en Noord-Afrika vooral in berggebieden.
In juni en juli 2008 voor het eerst in Nederland gevonden langs het Julianakanaal bij Echt (11).



Habitat

In Nederland gevonden op een bloemrijke kanaaldijk vlakbij de Maas. In het Duitse Baden-Württemberg vooral op zandgronden, zoals stuifzanden en zandgroeven, maar ook op meer leemrijke bodems (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

In Polen en Baden-Württemberg vliegen de vrouwtjes vanaf mei, mannetjes verschijnen in juli. De Nederlandse exemplaren zijn gevonden in juni en juli.
Van de nestbiologie is niets bekend. Pesenko et al. (2000) leiden uit de vliegtijden van beide seksen in Polen af dat de soort primitief-eusociaal zou kunnen zijn.
Polylectisch. Langs het Julianakanaal werd een vrouwtje op rapunzelklokje aangetroffen. In Duitsland en Polen is de soort onder andere gemeld van duizendblad, gewone ereprijs, klein kruiskruid, paardenbloem en peen (PESENKO ET AL. 2000, WESTRICH 1989B).
Van eventuele broedparasieten is niets bekend.



Berijpte geurgroefbij *Lasioglossum albipes*, mannetje.

Lasioglossum albipes berijpte geurgroefbij FM

Vrouwtje met lichte en doorschijnende achterranden van tergieten. Verreweg de meeste vrouwtjes vertonen voor Nederlandse *Lasioglossum*-soorten unieke melkachtig grijsblauwe tint op tergieten. Lijkt afgezien daarvan sterk op *L. calceatum*. Mannetje slank met lange, donkere antennen. Verschilt van mannetje *L. calceatum* onder andere door geel labrum. Net als bij deel van *L. calceatum*-mannetjes is achterlijf zwart met rood gekleurd; het patroon is echter anders en meer constant. Lengte 6,5-9 mm.

Verspreiding

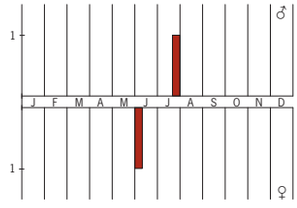
Europa en gematigde delen van Azië tot Vladiwostok in het oosten. In Europa van de poolcirkel in Noord-Zweden tot Noord-Spanje en van Ierland tot in Rusland. In Zuid-Europa alleen in de gebergten.
Kwam in geheel Nederland voor, maar is recent hard achteruitgegaan en op veel plaatsen verdwenen. Veel minder algemeen dan *L. calceatum*. Nog opvallend talrijk op Texel.

Habitat

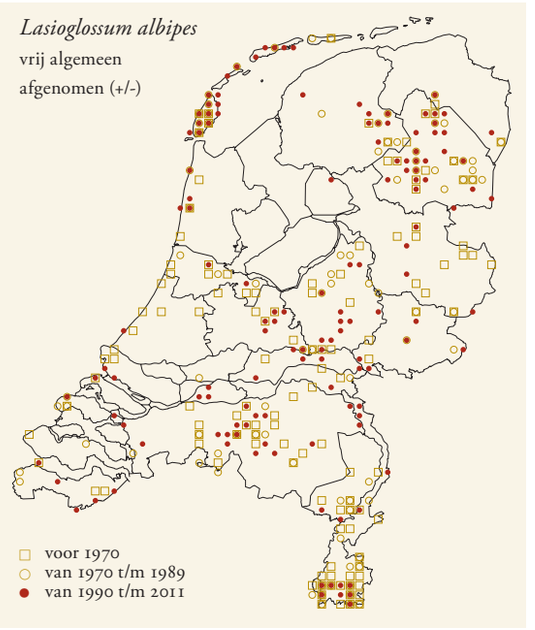
In Nederland onder andere in matig intensief beheerde bloemrijke graslanden op leem- en zandgronden en in heideterreinen.

Levenswijze

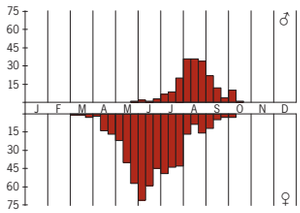
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt in de grond, vaak op schaars begroeide plekken. In koele streken, zoals vermoedelijk in Nederland, produceren



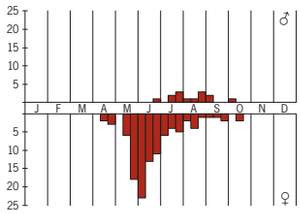
Lasioglossum aeratum



bevruchte vrouwtjes in de late zomer één geslachtelijke generatie per jaar. In warmere gebieden, zoals in Zuid-Europa, produceren ze daarnaast in de vroege zomer een broedsel dat voor meer dan de helft uit werksters bestaat en verder uit mannetjes (PLATEAUX-QUÉNU 1993). De werksters zijn gemiddeld wat kleiner dan de neststichtsters.
Zowel bij dieren uit solitair gestichte nesten als dieren uit sociale nesten kwamen onder laboratoriumomstandigheden in het voorjaar geregeld polygyne gemeenschapjes voor, waarbij het grootste vrouwtje als eilegster fungeerde. Broedcellen werden aangelegd in clusters, met een holte daaromheen. Gesloten broedcellen werden soms weer geopend voor inspectie, wat wijst op een redelijk ontwikkelde vorm van socialiteit (PLATEAUX-QUÉNU 1993).
Rond de nestingang vormt zich een kleine kegelvormige tumulus. De diepte van de verticale nestgang bedraagt circa 15 cm. Daaronder bevindt zich nog een blinde gang van 5 cm (PESENKO ET AL. 2000).
Bij de paring tikt het mannetje met de antennen op kop en thorax van het vrouwtje dat de vleugels omhooghoudt (PLATEAU-QUÉNU 1992).
In Nederland meestal gevonden op gele composieten als biggenkruid, jacobskruiskruid, muizenoor, paardenbloem en vertakte leeuwentand. Ook geregeld op braam, sporkehout en struikhei. In sommige gebieden in Polen zou *Lasioglossum albipes* een voorkeur hebben voor boterbloemen, terwijl *L. calceatum* daar verhoudingsgewijs meer op composieten foerageert (PESENKO ET AL. 2000). Volgens Plateaux-Quénu (1992) zou dit de competitie tussen deze twee soorten kunnen verminderen.
Sphecodes monilicornis is mogelijk een broedparasiet (ALFKEN 1913, WESTRICH 1989B).



Lasioglossum albipes



Lasioglossum brevicorne

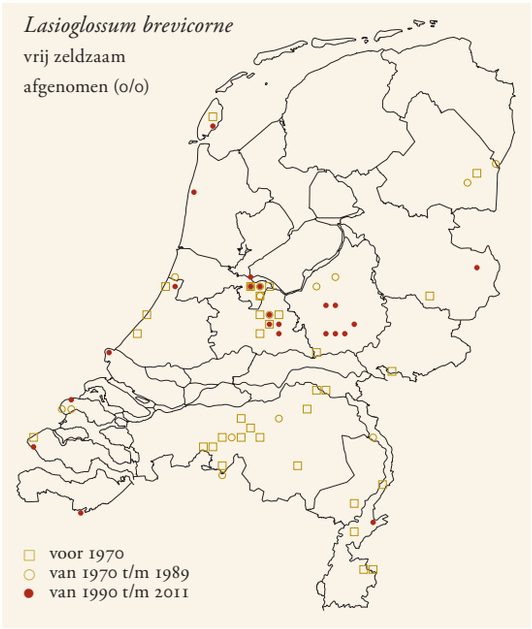
Lasioglossum brevicorne kortsprietgroefbij

FM

Zeer donker antracietkleurig met enigszins glanzende bovenzijde van borststuk. Vleugels van beide seksen glashelder, waardoor de soort met enige ervaring al in het veld van andere kleine *Lasioglossum*-soorten kan worden onderscheiden. Vrouwtje met licht doorschijnende achterranden van tergieten. Clypeus steekt vrij ver naar voren. Mannetje tamelijk gedrongen met korte antennen waarvan middelste leden ongeveer even lang als breed zijn. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en Centraal-Azië tot in Afghanistan. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland schaars, wijd verspreid maar zeer lokaal. Op een aantal plekken verdwenen. Bolwerken zijn de zuidelijke Veluwe, waar de dieren soms in flinke aantallen op muizenoor worden gezien, en het Gooi. Wordt in de duinen nog gemeld ten noorden van de Amsterdamse Waterleidingduinen en heeft nog kleine populaties in en rond de duinen van het Deltagebied.



Habitat

Aangetroffen op zeer voedselarme bodems, in heischrale graslandjes, in bermen langs paden door de heide en in de duinen ook wel in schrale vegetaties zonder struikhei.

Levenswijze

Nestelt in de grond. De nestbiologie is nog niet bestudeerd. Het vliegtijddiagram is op zo weinig gegevens gebaseerd, dat er geen aanwijzingen voor het bestaan van een zekere mate van socialiteit uit kunnen worden afgeleid.
Heeft een sterke voorkeur voor muizenoor, en er zijn enkele meldingen van bloembezoek op andere gele composieten en stekelbrem.
In diverse oudere publicaties wordt *Sphecodes puncticeps* als mogelijke broedparasiet genoemd (zie WESTRICH 1989B) en Celary (1991) noemt *S. miniatus*.

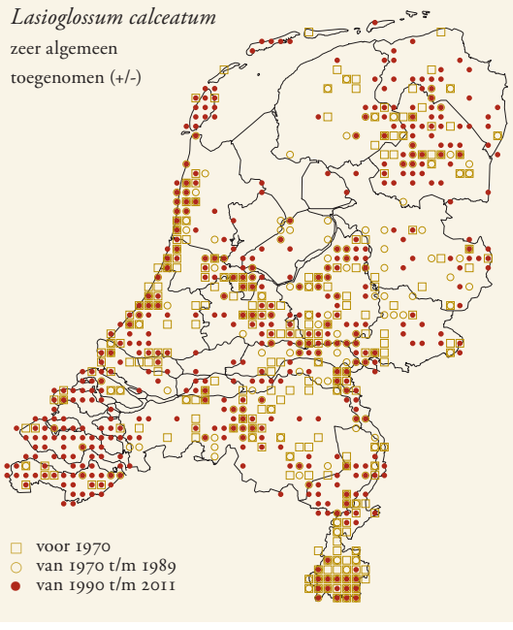
Lasioglossum calceatum
gewone geurgroefbij

FM

Bij vrouwtje vallen doorschijnende, lichte achterranden van tergieten en sterke glans van tergiet 1 direct op; kop breder dan lang. Mannetje met lange, geheel donkere antennen en donker labrum. Bij beide seksen kunnen delen van tergieten rood zijn. Deze kleurvorm komt bij Nederlandse mannetjes zeer dikwijls voor, bij vrouwtjes vooral in zuidelijkere landen. Lengte 8-10 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Japan. In Europa van Finland boven de poolcirkel tot in Zuid-Europese berggebieden.
Komt in Nederland overal voor en is een van de talrijkste wilde bijen.



Habitat

Een echte ubiquist, die zowel op warme, droge duinzanden als in kleiige stadstuintjes gevonden wordt.

Levenswijze

Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. Het vliegtijddiagram duidt erop dat in Nederland een apart werksterbroed optreedt.
Nestelt in de grond. Normaliter een primitief-eusociale soort. Na overwintering stichten de bevruchte vrouwtjes in het voorjaar een nest. In sommige gevallen werken verschillende vrouwtjes (maximaal vier) tezamen aan één nest (PLATEAUX-QUÉNU 1984). In dat geval blijft er uiteindelijk één exemplaar in het nest, dat later de rol van koningin op zich zal nemen. De hoofdgang van het nest, inclusief een blinde gang onderaan, reikt 10-20 cm diep en heeft een doorsnede van 8-9 mm. De nestingang wordt vóór de nacht, of ook bij regen, met enkele bodempartikeltjes afgesloten. In de beginfase worden vier tot zeven cellen aangelegd in een cluster direct aan de hoofdgang. Deze cluster wordt omringd door



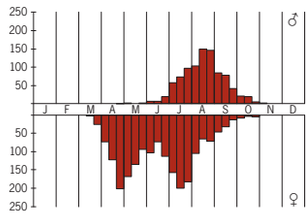
Gewone geurgroefbij *Lasioglossum calceatum*, mannetje.

een holte en steunt op één of meerdere pilaarvormige structuurtjes. De cellen zelf zijn 9-13 mm lang en 5-6 mm breed. Deze worden voorzien van pollen en een ei en vervolgens gesloten, maar de neststichtster zal de cellen regelmatig openen voor inspectie. Zij brengt nu in het voorjaar een broed groot dat voor het grootste deel uit werksters bestaat. Deze zijn gemiddeld wat kleiner dan de koningin maar er is veel overlap. Dit geringe grootteverschil, en het feit dat in het eerste broed ook vaak al mannetjes gevonden worden, duidt erop dat de socialiteit wat minder uitgesproken is dan bijvoorbeeld bij *Lasioglossum malachurum*. Bovendien valt *L. calceatum* in koelere klimaten terug op een solitaire leefwijze; het werksterbroed ontbreekt dan (SAKAGAMI & MUNAKATA 1972).
De werksters helpen de koningin met de proviandering voor de nieuwe geslachtelijke generatie. In het laboratorium onderzocht Plateau-Quénu (1979) wat er gebeurde als de koningin voortijdig verdween. Er ontstond dan tussen de verweesde werksters een rolverdeling, waarbij de voorplantingsfunctie door eileg meestal werd opgeëist door de werkster die het eerste was uitgekomen. De verschillen in grootte tussen de werksters leken hier van minder belang.
Polylectisch. In Nederland in het vroege voorjaar op wilg, later veel op composieten als kruiskruid en paardenbloem; verder worden sporkehout, struikhei en planten uit vele andere families bezocht.
Sphecodes monilicornis is met zekerheid als broedparasiet vastgesteld.

Lasioglossum costulatum
klokjesgroefbij

FM

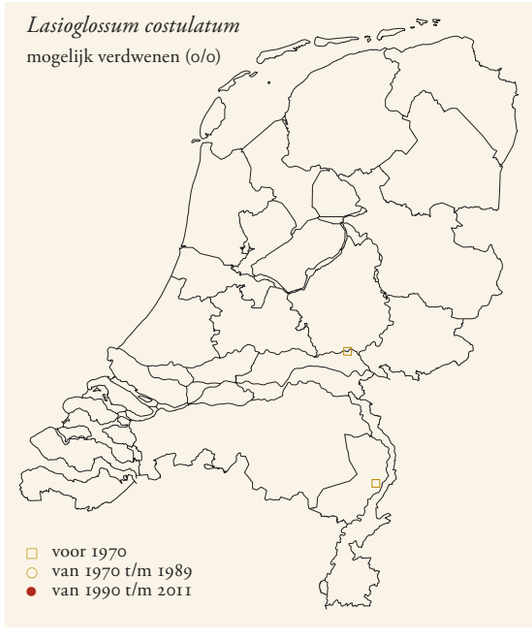
Beide seksen met opmerkelijke antracietkleurige glans op thorax en achterlijf. Tergieten 2-4 aan basis opzij met grote, halfronde, witte haarvlekken die ver naar achteren doorlopen. Vleugels ietwat grauwbruin getint. Met een loep is te zien dat middenveld evenwijdige, overlangse grote ribbels vertoont, die duidelijk glanzen, en aan achterzijde uitloopt



Lasioglossum calceatum



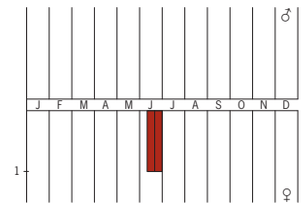
Bosgroefbij
Lasioglossum fratellum,
mannetje.



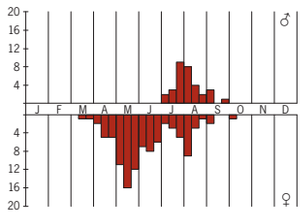
in stompe hoek die begrensd wordt door forse richel. Lengte 9-10,5 mm.

Verspreiding
Europa, Noord Afrika en matig warme delen van Azië tot in Kirgizië en Kazachstan. In Europa van Midden-Duitsland en Polen tot aan de Middellandse Zee, westelijk tot aan de Atlantische kust van Frankrijk en Portugal. Overal lokaal en slechts in kleine aantallen. In Duitsland een bedreigde soort (WESTRICH 1989B).
In Nederland werden twee vrouwtjes verzameld: op 29 juni 1879 bij Oosterbeek (GE) en op 14 juni 1942 bij Baarlo (LI).

Habitat
In Duitsland langs bosranden, in schrale graslanden, in zand- en kiezelgroeven, op spoordijken en op ruderale terreinen. Nestelt in zand- en lössbodems (WESTRICH 1989B).



Lasioglossum costulatum



Lasioglossum fratellum

Levenswijze
Er zijn kleine clusters van vrouwtjes gevonden in nestgangen die geen broedcellen bevatten. Dit wijst mogelijk op een begin van socialiteit middels gezamenlijke nestbouw, maar het is ook mogelijk dat de vondsten niets meer betekenen dan gezamenlijk overnachten (MARIKOVSKAYA 1984, PESENKO ET AL. 2000).
Westrich (1989b) meldt dat van 26 onderzochte pollenladingen uit een zestal landen er 21 uitsluitend stuifmeel van klokjes bevatten. Pesenko et al. (2000) noemen de soort oligolectisch voor de klokjesfamilie, maar melden naast twee waarnemingen van vrouwtjes op zandblauwtje ook bloembezoek aan andere families.
Broedparasieten zijn niet bekend.

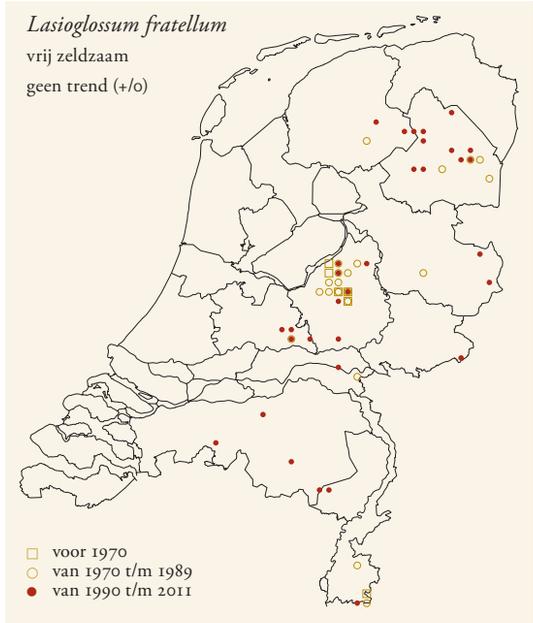
Lasioglossum fratellum bosgroefbij

FM

Beide seksen zwart zonder basale haarvlekken op tergieten. Borststuk opvallend mat door zeer dichte bestippeling en microsculptuur. Kop iets langer dan breed. Mannetje heeft zeer lange antennen. Lengte 6-8 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde en koelere delen van Azië, oostelijk tot in Noord-Korea. In Europa van boven de poolcirkel tot in Zuid-Europese berggebieden, en van Ierland tot in Rusland. Ook in Midden-Europa voornamelijk in de bergen.
In Nederland beperkt tot de oostelijke helft; met name vastgesteld op de noordelijke Veluwe en in Drenthe. Eerste vondst pas in 1938 in het Leuvenumse Bos (GE). Het is niet onmogelijk dat de soort voordien niet was opgemerkt, wegens het voorkomen in biotopen die door apidologen weinig werden bezocht.

Habitat
Op zandgrond, langs bosranden, op open plekken in bossen, aan de rand van heiden en in hoogvenen. In Noord-



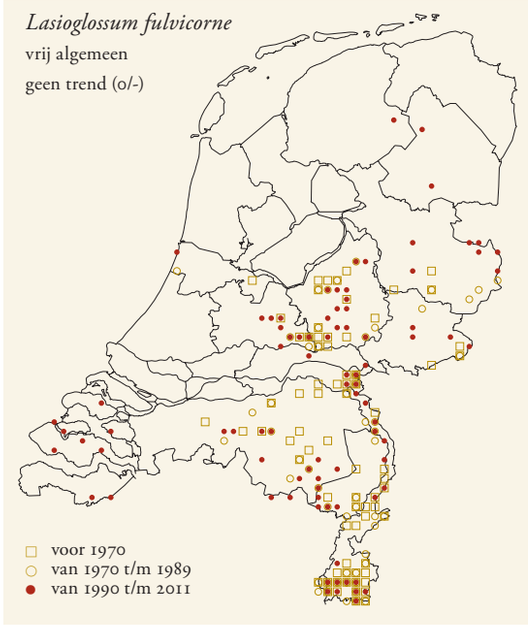
Duitsland werden de nesten gevonden op open plekken in een hoogveenrestant, met dominerend berken, pijpenstrootje en rode bosbes (VON DER HEIDE 1992).

Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. Mannetjes verschijnen iets eerder dan vrouwtjes. Mannetjes zijn na het uitkomen nauwelijks nog bij de nesten te vinden maar patrouilleren boven bloeiende bosbes en trachten met de daar foeragerende vrouwtjes te paren.
Overwegend solitair. Neststichting door moeder en een dochter samen komt echter voor. Een deel der vrouwtjes overwintert tweemaal en kan na de tweede winterrust wederom een nieuwe generatie grootbrengen (VON DER HEIDE 1992). Sommige vrouwtjes graven in het voorjaar geen nieuw nest maar gebruiken het nest waarin ze geboren werden of het winterkwartier. Er wordt een cluster van zes tot zeven cellen aangelegd, omgeven door een holte, op een diepte varierend van enkele tot 20 cm.
Als stuifmeelbronnen zijn vooralsnog rode en blauwe bosbes bekend. De vrouwtjes worden ook wel op andere bloemen gevonden zoals biggenkruid en ereprijs.
Sphecodes hyalinatus en *S. ferruginatus* zijn zekere broedparasieten, mogelijk ook *S. geoffrellus* (BLÜTHGEN 1934, CELARY 1991, PERKINS 1923).

Lasioglossum fulvicorne slanke groefbij

FM

Beide seksen zwart met basale haarvlekken op tergieten. Borststuk mat door dichte bestippeling en microsculptuur. Vrouwtje lijkt op een kleine *Lasioglossum calceatum*. Kop iets breder dan lang. Lijkt ook op *L. laticeps*, maar die heeft een nog bredere kop. Achterlijf breed (in weerwil van Nederlandse naam), tergiet 1 glanst en is slechts zeer verspreid en fijn bestippeld. Mannetje met lange antennen, die ook aan onderzijde donker zijn. Lengte 6-8 mm.





Slanke groefbij *Lasioglossum fulvicorne*, vrouwtje.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Taiwan. In Europa van Zweden tot in Noord-Spanje en Noord-Griekenland, en van Groot-Brittannië tot in de Oeral en Armenië. In Nederland op de zandgronden in het zuidoosten vrij algemeen. In het noorden en westen zeer zeldzaam.

Habitat
Verscheidene biotopen, relatief vaak langs bosranden.

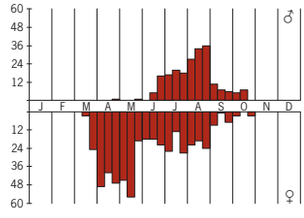
Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren en kunnen al in de laatste decade van maart op wilgen worden gezien.
Nestelt solitair in de grond. De broedcellen, die na de eileg worden afgesloten, grenzen direct aan de hoofdgangen (PACKER 1991).
Polylectisch. In Nederland vrij dikwijls gevonden op sporkehout en wilg, ook wel op paardenbloem, zevenblad en meer sporadisch op een aantal andere plantensoorten.
Koekoeksbijen zijn *Sphecodes hyalinatus* (PERKINS 1922, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B), *S. ferruginatus* (Westrich 1989b) en mogelijk ook *S. geoffrellus*, *S. miniatus* en *S. puncticeps* (CELARY 1991).

Lasioglossum intermedium combigroefbij

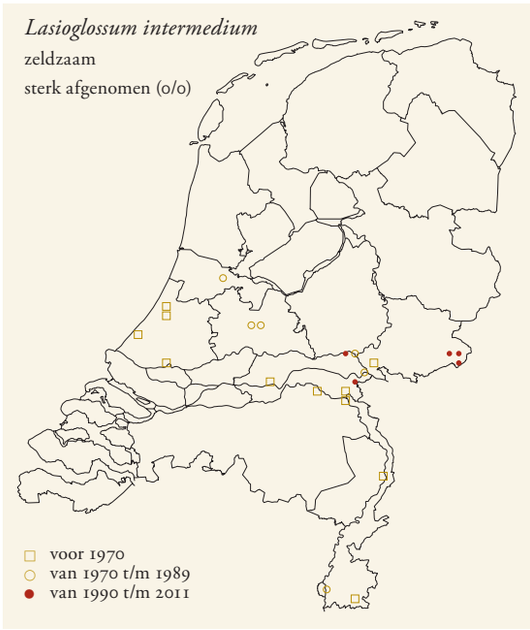
FM

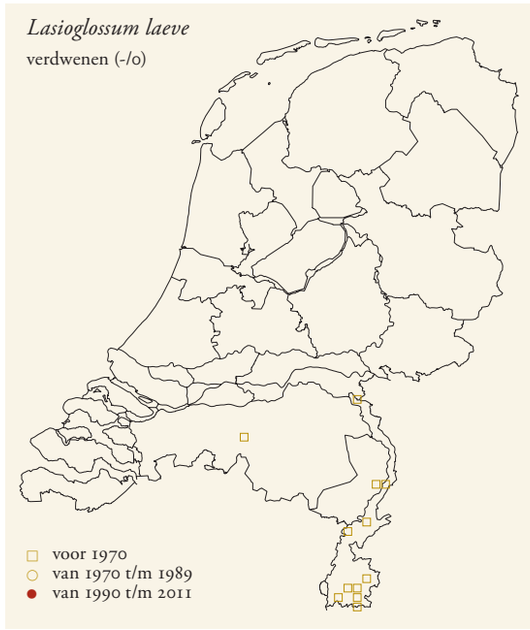
Beide seksen zwart. Vrouwtje met kop ongeveer zo lang als breed. Gemiddeld forser dan sterk gelijkende *Lasioglossum semilucens*; witte haarvlekken op zijkant van basis van tergiet 2-3 duidelijker dan bij die soort. Mannetje met vrij korte, geheel donkere antennen; labrum zwart (komt slechts bij enkele *Lasioglossum*-soorten voor). Lengte 5-6 mm.

Verspreiding
Europa. Van de Baltische staten tot in Noord-Spanje en van Nederland tot aan Oekraïne. Vermoedelijk nergens algemeen.
In ons land zeldzaam en verspreid, niet in het noorden.



Lasioglossum fulvicorne





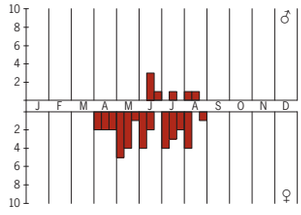
Habitat
Op zanderige en lemige bodems. Merkwaardig genoeg is deze soort in ons land vooral aangetroffen in grote landschapstuinen als de Hortus Botanicus in Leiden en De Uithof bij Utrecht, alsmede in Arnhem-Zuid.

Levenswijze
Eén generatie. Het vliegtijddiagram wijst op een solitaire levenswijze.
Waarschijnlijk polylectisch. Benno vond deze soort in Nederland op helmkruid (databestand EIS-Nederland). In Duitsland zijn paardenbloem en wilg als stuifmeelbron vastgesteld (WESTRICH 1989B).
Verder is niets bekend van de biologie van deze soort.

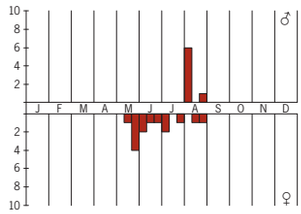
Lasioglossum laeve
gladde groefbij

FM

Maakt opvallend zwarte indruk: tergieten zonder basale lichte haarvlekken en met donkere achterranden. Tergieten glanzend en zeer verspreid en fijn bestippeld. Mannetje met zwart labrum (komt slechts bij enkele *Lasioglossum*-soorten voor); de grootste breedte van het achterlijf bevindt zich op twee derde van lengte, gemeten vanaf voorrand. Lengte 7-8 mm.



Lasioglossum intermedium



Lasioglossum laeve

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in de Altai. In Europa van Denemarken en Litouwen tot in Zuid-Europese berggebieden en van Engeland tot in Rusland. Lokaal, overal in West-Europa bedreigd.
In Nederland verdwenen. Kwam vroeger vrij zeldzaam voor in Limburg. Laatste waarneming in 1954 bij Plasmolen in Noord-Limburg.

Habitat
Van de Nederlandse vondsten zijn geen nadere details voorhanden. In Baden-Württemberg (Duitsland) heeft de soort een voorkeur voor open landschappen en is aangetroffen in voedselarme graslanden en op een ruderaal terrein (WESTRICH 1989B). In Polen zou de soort in open boslandschappen voorkomen (PESENKO ET AL. 2000).

Levenswijze
Vermoedelijk één generatie. Vermoedelijk solitair. Nestelwijze is niet bekend.
Polylectisch.
Broedparasieten zijn niet bekend.

Lasioglossum laevigatum
gedoornde groefbij

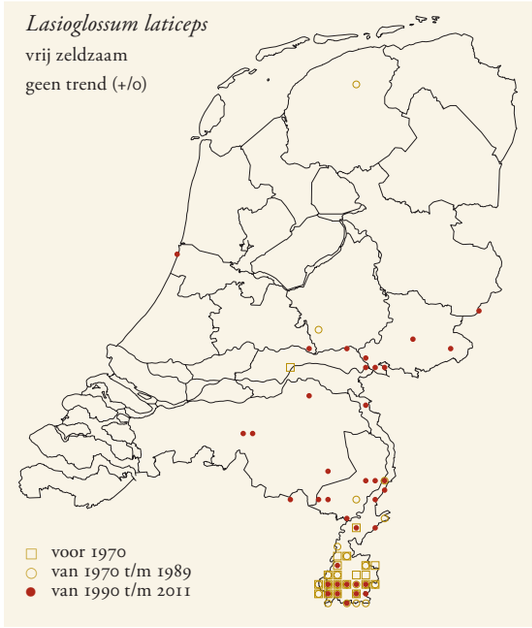
FM

Beide seksen glanzend zwart, met aan basis van tergiet 2-3 grote witachtige tot beige haarvlekken, die in midden breed onderbroken zijn. Verse vrouwtjes met vosrode beharing op thorax; mesonotum zeer verspreid bestippeld; achterkant van propodeum loopt aan beide zijden uit in naar achteren gericht scherp hoekje. Mannetje met blekere, meer grijsbruine beharing op thorax; antennen lang; voorrand van clypeus en labrum zwart; vuilwitte tarsen contrasteren sterk met donkere schenen. Lengte 8-8,5 mm.

Verspreiding
Europa en het Midden-Oosten tot in Iran. In Europa van Denemarken tot in Zuid-Europese berggebieden en van Zuid-Engeland tot aan de Oeral.
In Nederland verdwenen. Er zijn acht exemplaren bekend, vrijwel alle uit Zuid-Limburg. De laatste waarneming was bij Echt op 15 mei 1949.

Habitat
In Duitsland langs bosranden en op open plekken in bossen, alsmede in weinig bemeste weiden en droge graslanden (WESTRICH 1989B). In Polen in open terreinen als weiden, droge, warme graslanden en wegbermen (PESENKO ET AL. 2000). In





het zuiden van Engeland vooral in kalkgraslanden (EDWARDS & TELFER 2002).

Levenswijze

In Zuidwest-Duitsland komen de eerste vrouwtjes eind maart of begin april tevoorschijn. De eerste mannetjes verschijnen in juli, waarna beide geslachten tot diep in september kunnen worden gezien (WESTRICH 1989B).

Vermoedelijk solitair. Nestelt in de grond. Van de broedbiologie is niets bekend.

Uitgesproken polylectisch, maar wordt veel op schermbloemen aangetroffen, zoals berenklauw en fluitenkruid (EBMER 1970, WESTRICH 1989B). Verder onder andere op distel, haviks-kruid, ooievaarsbek, paardenbloem en vele andere plantengenera.

Broedparasieten zijn niet bekend.

Lasioglossum laticeps breedkaakgroefbij

FM

Vrouwtje met lichte, doorschijnende achterranden van tergieten, tergiet 1 duidelijk bestippeld, kop veel breder dan lang. Mannetje met lange antennen die van boven donker, aan de onderkant meestal okerkleurig zijn. Kop is ook breder dan lang, maar minder opvallend dan bij vrouwtje. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Europa, van Litouwen tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot voorbij de Kaukasus.

In Nederland vooral in Limburg. Breidt zich mogelijk uit: recent ook gevonden in de omgeving van Winterswijk (GE), in Tilburg (NB) en Duin en Kruidberg (NH).

Habitat

Vooral op leemgronden, langs de rivieren en in graslanden in het heuvelland. Daar soms in grote aantallen. Ook midden in de stad nestelend tussen straatstenen aangetroffen. Soms in grote kolonies.

Levenswijze

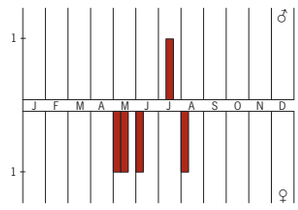
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. Het vliegtijddiagram duidt op een apart werksterbroed.

Packer (1983) bestudeerde de biologie en de socialiteit van deze soort in een kolonie aan de kust van Dorset (Engeland). Gedurende het seizoen werden twee broedsels grootgebracht, een in het voorjaar en een in de zomer. De cellen van de eerste fase lagen in een holte direct aan de nestgang op een diepte van 6-10 cm. De cellen van de tweede fase werden in dezelfde gang aangelegd in een holte op een diepte van 8-15 cm. De holte van de cellen van de eerste fase werd gevuld met grond die uit de holte van de cellen van de tweede fase afkomstig was. Ongeveer 5 cm beneden de tweede holte eindigde de nestgang in een blind zijgangetje. De nesten werden vrijwel alle door één vrouwtje gesticht. In één geval werd gezien dat twee vrouwtjes een nest binnengingen en bij uitgraving bleek één nest een tweemaal zo groot aantal cellen te bevatten als normaal. Beide waarnemingen kunnen duiden op het incidenteel voorkomen van polygynie (de stichting van een nest door meerdere vrouwtjes).

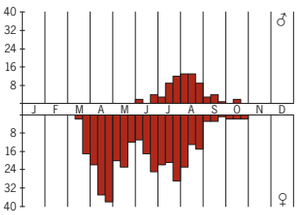
Lasioglossum laticeps is een primitief-sociale soort en de socialiteit is laag ontwikkeld. Dit bleek uit waarnemingen van Packer (1983). Het eerste broedsel bestond voor een kwart uit mannetjes; het tweede bevatte meer mannetjes dan vrouwtjes. Er was slechts weinig grootteverschil tussen de neststichters en de werksters uit het eerste broedsel. Een groot percentage van de werksters vertoonde ontwikkelde ovaria. En ten slotte bleven de cellen na de provisiefase afgesloten.

Duidelijk polylectisch, in Nederland op een groot aantal verschillende plantenfamilies. Nogal veel op paardenbloem aangetroffen.

Sphecodes ephippius en *S. ferruginatus* zijn genoemd als broedparasiet (WESTRICH 1989B).



Lasioglossum laevigatum



Lasioglossum laticeps



Gewone smaragdgroefbij *Lasioglossum leucopus*, vrouwtje.

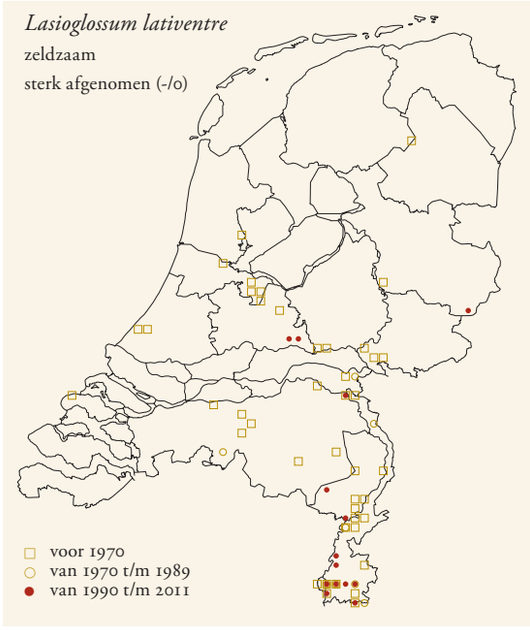
Lasioglossum lativentre breedbuikgroefbij

FM

Zwart, basis tergiet 2-3 opzij met duidelijke, brede witte haarvlekken. Achterranden van tergieten zwart. Moeilijk en uitsluitend microscopisch te onderscheiden van *Lasioglossum quadrinotatum*. Vrouwtje met kop breder dan lang, maar minder duidelijk dan bij *L. quadrinotatum*. Ander verschil met die soort is dat stippels op tergiet 1 meer gelijkmatig zijn verdeeld. Mannetje slanker dan *L. quadrinotatum* en met minder heldere vleugels. Lengte 7-8 mm.

Verspreiding

Europa en Midden-Oosten (Iran). In Europa van Zuid-Zweden en Sint-Petersburg tot op de Azoren en Griekenland en van Ierland tot in Rusland.
In ons land vroeger van het oosten en zuiden tot aan de omgeving van Amsterdam. Wordt de laatste jaren vrijwel alleen nog gemeld uit Zuid-Limburg; daar onder andere niet zeldzaam in de omgeving van Maastricht.

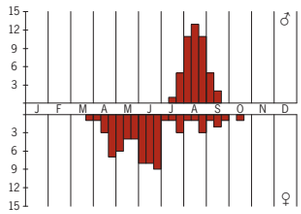


Habitat

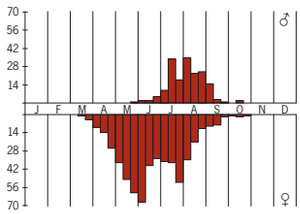
In ons land gevonden in kruidenrijke graslanden langs bosranden. Kan vermoedelijk iets vochtigere situaties aan dan de verwante *Lasioglossum quadrinotatum*. In Duitsland blijkt geen echte voorkeur voor bepaalde bodemtypen. De soort komt daar onder andere voor in bosranden, voedselarme graslanden en ruderale terreinen (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Vermoedelijk één generatie. In de zomer worden opvallend veel meer mannetjes dan vrouwtjes gemeld.
Nestelt in de grond Westrich (1989b), waarschijnlijk solitair. Er is niets bekend van de nestbouw en andere aspecten van de voortplantingsbiologie.
Polylectisch. In Nederland aangetroffen op paardenbloem, streepzaad, wederik en wilgenroosje.
Sphecodes puncticeps is mogelijk broedparasiet (CELARY 1991).



Lasioglossum lativentre



Lasioglossum leucopus

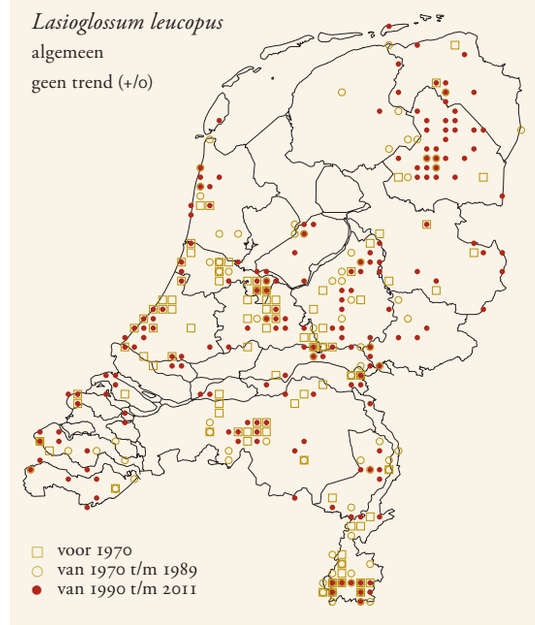
Lasioglossum leucopus gewone smaragdgroefbij

FM

Beide seksen metallisch ertsgroen op kop en borststuk; achterlijf donker. Vrouwtje met kop ongeveer even lang als breed, een goed onderscheid met verwante *Lasioglossum morio* en *L. nitidulum*, waarvan de kop langer is. Mannetje verschilt van deze soorten door veel kortere antennen. Lengte 5 mm.

Verspreiding

Europa en Siberië. In Europa van Finland tot in Zuid-Europese berggebieden en van Ierland tot in Rusland.
In Nederland vrij algemeen, maar minder in de noordelijke provincies. Op de Waddeneilanden tot nu toe alleen (recent) bij de Zandkuil van de Hoge Berg op Texel en op Schiermonnikoog gevonden.



Habitat

Deze soort heeft vermoedelijk een voorkeur voor zandbodems, maar is ook op andere bodems zoals op leemgronden te vinden. Komt onder andere voor in de duinen, op heidevelden en in open, schrale, bloemrijke grasvegetaties, zoals aan de randen van zandpaden. Minder in steden of dorpen dan de verwante *Lasioglossum morio* en *L. nitidulum*.

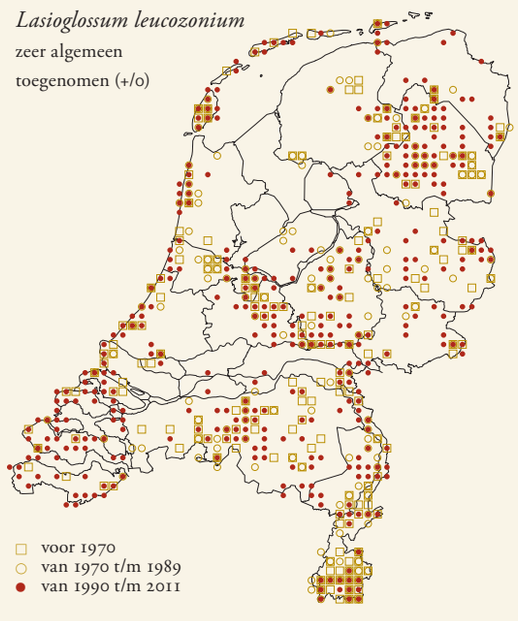
Levenswijze
Aantal generaties onbekend.
Nestelt in de grond. Vermoedelijk primitief-eusociaal, maar hiernaar is nog geen onderzoek in het veld gedaan. Kleine kolonies zijn in Meijendel vlak naast die van *Lasioglossum morio* gevonden (FM eigen waarneming).
Uitgesproken polylectisch, bijvoorbeeld op ereprijs, muizenoor en – dikwijls samen met *L. lucidulum* – op zandblauwtje gevonden.
Vermoedelijke broedparasieten zijn *Nomada furva* (STÖCKHERT 1933), *Sphecodes geoffrellus* (ALFKEN 1912A, WESTRICH 1989B) en *S. longulus* (VEGTER 1993).

Lasioglossum leucozonium matte bandgroefbij

FM

Vrouwtje fors en zwart, met opvallende witte banden over basale deel van tergieten. Tergiet 1 mat door dichte stippeling en microstructuur; een goed verschil met gelijkende *Lasioglossum zonulum*, waarvan tergiet 1 veel meer glanst. Mannetje met vrij korte antennen; onderrand van clypeus geel; poten contrastrijk zwart en geelwit; sterniet 6 aan onderzijde op achterrand met kenmerkende, brede, omgekeerde V van witte borstelharen. Beide seksen nogal variabel qua afmetingen. Lengte 7,5-10 mm.

Verspreiding
Europa, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika. In Europa van Midden-Finland tot op het Iberisch Schiereiland en Bulgarije en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland talrijk en wijd verspreid, wat minder in de grote veen- en kleigebieden.



Habitat
Vrijwel in alle voor bijen meer of minder geschikte biotopen, van dorpstuinen tot op de heide, van wegbermen in kale polderlandschappen tot in bloemrijke kalkgraslanden.

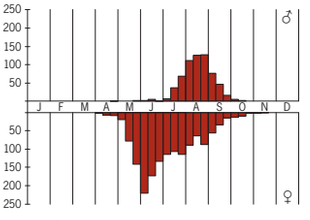
Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. Als de nieuwe generatie uit de poppen is gekropen, volgt de paring en gaan de bevruchte vrouwtjes overwinteren. Dit doen ze waarschijnlijk (deels?) ver van het nest van de moeder, omdat er ieder jaar veel nestaggregaties op voorheen onbezette plekken worden gevonden (PESENKO ET AL. 2000).
Nestelt solitair in vlakke, vaak zanderige bodem. Soms worden nesten door twee vrouwtjes aangelegd. De ingang wordt gesloten voordat de nacht invalt. De hoofdgang loopt recht de grond in, vertoont enkele flauwe bochten en reikt tot een diepte van 7-15 cm. Er worden langs vrijwel de gehele lengte van de hoofdgang korte, horizontale zijgangen gegraven met een lengte van 1-4 cm. Aan het einde van iedere zijgang wordt een ovale broedcel geconstrueerd. Nadat deze van proviand is voorzien en er een ei in gelegd is, sluit het vrouwtje de cel af en vult de zijgang geheel met grond op. Ieder nest telt 6-15 cellen (PESENKO ET AL. 2000).
Polylectisch, maar met een duidelijke voorkeur voor met name gele composieten. Vooral biggenkruid, muizenoor en streepzaad worden druk bezocht.
Broedparasiet is *Sphecodes ephippius* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Loonstra (2006) nam op een afgeplagd terrein waar dat *S. reticulatus* een nest van *Lasioglossum leucozonium* binnendrong en trof op deze plek steeds deze soorten tezamen aan.

Lasioglossum lineare schoorsteengroefbij

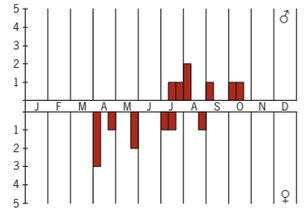
FM

Vrouwtje met opvallend geelachtig wit doorschijnende achterranden van tergieten; tergieten met fijne bestippeling; kop iets breder dan lang. Mannetje daarentegen met kop duidelijk langer, clypeus steekt zelfs snuitachtig naar voren; lange antennen aan onderkant geelachtig gekleurd. Lengte 6-8 mm.





Lasioglossum leucozonium

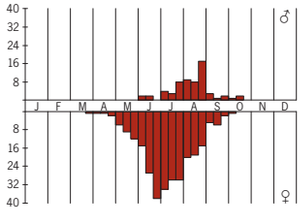


Lasioglossum lineare

Verspreiding
Europa en het Midden-Oosten (van Israël tot in Iran). In Europa van Frankrijk, Noord-Duitsland en Polen tot aan het oostelijke deel van de Middellandse Zee.
In Nederland beperkt tot Zuid-Limburg en daar zeldzaam.

Habitat
Heeft een voorkeur voor löss- of zandige bodems. Warmtebehoevend. De recente Nederlandse vondsten waren in kruidenrijke kalkgraslanden in het heuvelland. Voor Duitsland worden onder andere de volgende biotopen genoemd: droge hellingen, zand- en leemgroeven, dijken en ruderale plaatsen (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén geslachtelijke generatie en een werksterbroed. Volwassen vrouwtjes overwinteren.
De nestbiologie en levenscyclus zijn bekend van kolonies in Frankrijk (KNERER 1983). De soort nestelt op schaars begroeide plekken. Het uitgraven van de nieuwe nesten en de aanleg van de broedcellen in het voorjaar geschiedt deels door een enkel vrouwtje, maar dikwijls ook in een samenwerkingsverband van meerdere vrouwtjes, waarvan er dan één een dominante rol speelt. Broedcellen bevinden zich op een diepte van 15-30 cm en zijn geclusterd. Rondom de cluster wordt een holte uitgegraven. Een deel van het uitgegraven materiaal blijft als een tumulus om de nestingang liggen. De dieren verstevigen en verhogen deze tumulus actief, vooral in regenachtige perioden. Het materiaal wordt vastgestampt met de punt van het achterlijf. Zo ontstaan rond de nestingangen vaak karakteristieke torentjes of 'schoorsteentjes' van wel 2,5 cm hoogte.
Cellen blijven open totdat de larven zich verpoppen. In het late voorjaar komt een werksterbroed tevoorschijn, waarvan de leden een stuk kleiner zijn dan de neststichtsters. Neststichtsters (koninginnen) en werksters vormen zo verschillende kasten, wat ook in de werkzaamheden tot uitdrukking komt: de werksters zorgen voor de proviandering, de voornaamste taak van de koningin is de productie van eieren. Dit eerste broed bevat slechts zelden mannetjes; als ze er al zijn, dan wordt paring met de werksters actief door de koningin verhinderd.
De werksters bouwen een tweede celcluster een eind onder de celcluster waar ze zelf uit zijn voortgekomen. Deze is een stuk groter; ook de cellen zelf en de daarin geplaatste stuifmeelballen zijn groter dan die van de voorjaarscluster. Dit stuurt eenvoudig het verschil in formaat van de werksters en de geslachtelijke dieren, die na overwintering weer een nieuw nest moeten stichten. In de zomer komen vervolgens de geslachtelijke dieren tevoorschijn, de mannetjes gemiddeld wat eerder dan de vrouwtjes, die na de paring zullen overwinteren. Dit gebeurt veelal in speciale overwinteringscellen die aan het eind van enkele gangen onder de zomercluster worden aangelegd.
Polylectisch. In Nederland slechts meldingen van bloembezoek op centaurie, gewone rolklaver en wilg. Westrich (1989b) noemt composieten als duizendblad en paardenbloem, voorts knolboterbloem en koolzaad.
Koekoeksbijen zijn niet bekend. Een kolonie bij Parijs bleek in aanzienlijke mate geparasiteerd te worden door de blaaskopvlieg *Thecophora atra*, die ook in Nederland voorkomt (KNERER 1983).



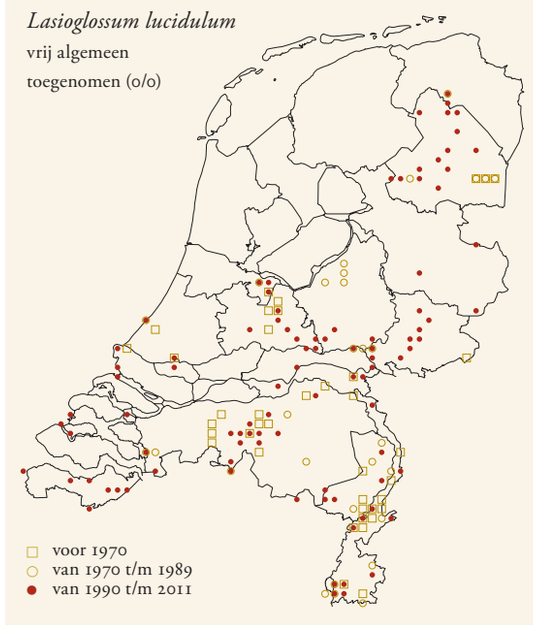
Lasioglossum lucidulum

Lasioglossum lucidulum glanzende groefbij

FM

Zeer klein en zwart. Ook vrouwtje is relatief slank. Tergiet 1-2 sterk glanzend: tergiet 1 is niet bestippeld, tergiet 2 slechts aan basis en microsculptuur is afwezig. Lengte vrouwtje 5-5,5 mm, mannetje 4-5 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa wijd verbreid, maar niet op de Britse Eilanden en pas recent in Scandinavië gevonden.
In Nederland verspreid over de hogere zandgronden, nergens talrijk. Ontbreekt in het noorden en noordwesten.



Habitat
In ons land vaak in bermen van paden door heide en heischrale graslanden.

Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt solitair in de grond. De nestbiologie is onderzocht bij nesten in Marseille (Frankrijk) (KNERER 1981). De hoofdgang liep bij deze nesten recht naar beneden en was 5-9 cm diep. Hier kwamen zijgangen op uit die ieder naar één broedcel leidden. Het aantal cellen per nest bedroeg slechts twee tot acht, wat een van de redenen was die Knerer (1981) deden vermoeden dat de vrouwtjes meerdere nesten aanleggen. De zijgangen werden uiteindelijk na de eileg met losse zanddeeltjes verzegeld.
Vermoedelijk polylectisch. In Nederland vooral veel op zandblauwtje, verder op muurpeper, tormentil, vlasbekje en wilgenroosje, alsmede op boerenwormkruid en enkele gele composieten.
Broedparasiet is waarschijnlijk *Sphecodes niger*. Mogelijke

broedparasieten zijn ook *Nomada sheppardana* (WESTRICH 1989B) en *S. longulus* (VEGTER 1993).

Lasioglossum majus grote bandgroefbij

FM

Groot en zwart. Vrouwtje breed, maakt 'dikke' indruk, met opvallende witte haarbandjes zijdelings aan basis van tergiet 2-3, vleugels donker getint. Lijkt op grote uitgave van *Lasioglossum zonulum*. Mannetje ook met basale haarvlekken op tergieten; onder de loep vallen twee uitsteeksels op aan zijrand van sterniet 7, die ook van bovenaf goed zichtbaar zijn. Lengte 9-12 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika (Tunesië). In Europa van Noord-Duitsland tot in Spanje en van Frankrijk tot het zuidelijke deel van de Oeral.

In Nederland tweemaal gevangen: een mannetje op het landgoed Spar bij Haelen (LI) op 19 augustus 1946, en een vrouwtje in de Braakman bij Terneuzen (ZE). in juli/augustus 1996. Dit laatste geval kan een zwerver betreffen vanuit het uiterste noordwesten van Frankrijk. Wellicht leveren gerichte zoekacties toch populaties in Zeeuws-Vlaanderen op.



Habitat

In Duitsland onder andere gevonden op schrale graslanden, dijken en droge en warme ruderale plekken. Nestelt in zand of leemgrond op en langs karig begroeide voetpaden, in weiden en hellingen (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. In Baden-Württemberg verschijnen vrouwtjes vanaf eind april en worden mannetjes vanaf begin juli gezien. Beide seksen vliegen daar tot begin september (WESTRICH 1989B).

Nestelt solitair in de grond. Nesten zijn gevonden boven de steile rand van een voetpad langs de Rijnoever in Duitsland. De opvallende kegeltjes rond de nestopening waren 2,5-3 cm hoog en hadden een doorsnede van 2 cm (VAN DER SMISSEN 2000). Malyshev (1935) heeft de nestbouw onderzocht. De nestgang leidt vrijwel verticaal naar beneden. Cellen grenzen direct aan de nestgang en worden geleidelijk van boven naar beneden aangelegd. Aan het eind wordt een horizontaal georiënteerde blinde gang uitgegraven in een rechte hoek met de hoofdgang. De stuifmeelbolletjes die als voedsel voor de larven dienen zijn aan een zijde sterk afgeplat.

Uitgesproken polylectisch. Bloembezoek is vastgesteld op 18 plantengenera uit diverse families, met mogelijk een lichte voorkeur voor composieten en lipbloemen (PESENKO ET AL. 2000, WESTRICH 1989B).

Broedparasieten zijn niet bekend.

Lasioglossum malachurum groepjesgroefbij

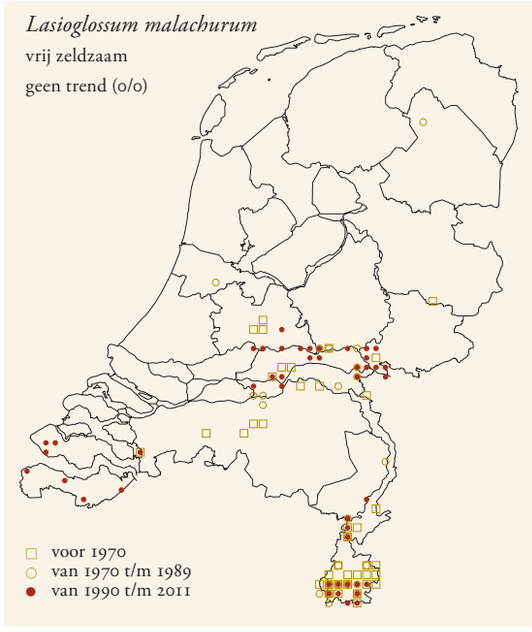
FM

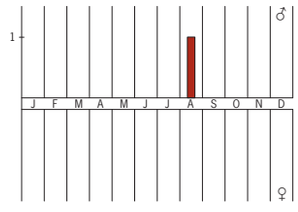
Vrouwtje met nogal rechthoekige kop, die veel korter is dan lang; tergieten met lichte en doorschijnende achterranden; tergiet 1 dicht en uiterst fijn bestippeld; tergiet 2-4 aan basis bezet met witte haarvlekken. Mannetje slank, met lange antennen, die van boven donker, van onderen licht okerkleurig zijn; basale tergieten kunnen deels roodachtig zijn. Lengte 7-9,5 mm.

Vrouwtjes uit het zomerbroed zijn gemiddeld een stuk kleiner dan de neststichtsters in het voorjaar. Dit verschil is zo geprononceerd dat ze in 1848 abusievelijk als een aparte soort, *Halictus longulus*, werden beschreven.

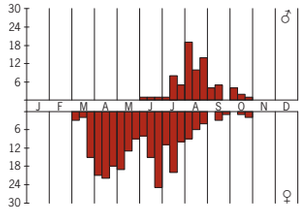
Verspreiding

Europa (inclusief de Azoren), Noord-Afrika (van de Canarische Eilanden tot in Egypte) en het Midden-Oosten (van Israël tot in Iran). In Europa van de Oostzeekust van Polen tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.





Lasioglossum majus



Lasioglossum malachurum

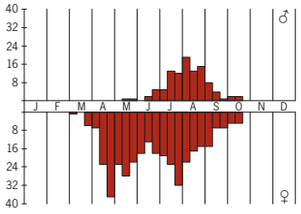
In Nederland beperkt tot de zuidelijke helft, vooral in Zuid- en Midden-Limburg; langs de grote rivieren westelijk tot bij Gorinchem (ZH), verder in Zeeland. De centrale gedeelten van Utrecht en Noord-Brabant lijken nu verlaten.

Habitat

Vooral te vinden waar een combinatie is van rivierklei, leem of leemrijke, verdichte zanden als nestsubstraat en bloemrijke graslanden als foerageergebied. Nestelt zowel in steile wanden als in vlakke bodems, bijvoorbeeld langs paden.

Levenswijze

Volwassen vrouwtjes overwinteren. In noordelijke streken is er slechts één werksterbroed, in warmere streken kunnen er zelfs drie geproduceerd worden (PESENKO ET AL. 2000).
Primitief-eusociaal. Zobel (2003) onderzocht de nestbouw bij een grote kolonie bij Tübingen (Duitsland). De koninginnen groeven in het voorjaar een nestgang, loodrecht in de grond, tot op een diepte van circa 10 cm. Indien mogelijk werd gebruik gemaakt van oude nestgangen van het vorige jaar. Gevechten om nesten tussen de koninginnen werden nauwelijks waargenomen, maar nestovername kwam voor. Op een diepte van 7 cm werd een cluster van meestal 3-6 ovale cellen aangelegd, direct grenzend aan de nestgang. Iedere cel werd van een stuifmeelbal voorzien, waarop een ei werd gelegd. Uiteindelijk verscheen in de voorzomer een broed dat vrijwel uitsluitend uit werksters bestond. Gemiddeld waren de koninginnen – met enige overlap – groter dan de werksters. Binnen één nest was echter nooit sprake van overlap.
De meeste auteurs melden dat de cellen van het werksterbroed open blijven totdat de larven zich verpoppen. Nadat ze zijn uitgekomen, leggen de werksters dieper in het nest een tweede cellencluster aan dat meer cellen bevat dan het voorjaarscluster. Sommige dieren houden zich meer bezig met voedselvergaring, andere beschermen vooral het nest. Het laatste broed bestaat uit de geslachtelijke generatie die tevoorschijn komt uit cellen die wat groter zijn dan die eerder in het jaar zijn uitgegraven (PESENKO ET AL. 2000). Taakverdeling, een uitgesproken grootteverschil tussen koninginnen en werksters en het lang open blijven van de nestcellen na de eileg wijzen erop dat *Lasioglossum malachurum* een van de sociaal hoogst ontwikkelde soorten binnen de groefbijen is.
Polylectisch. In het voorjaar onder andere op wilg aangetroffen. De soort heeft misschien een lichte voorkeur voor composieten, zoals kamille en leeuwentand. Verder onder andere op gele kruisbloemen.
Koekoeksbijen zijn *Sphecodes gibbus* (CELARY 1991) en *S. monilicornis* (LEGEWIE 1925). Parasitering door blaaskopvliegen komt geregeld voor (ZOBEL 2003).



Lasioglossum minutissimum

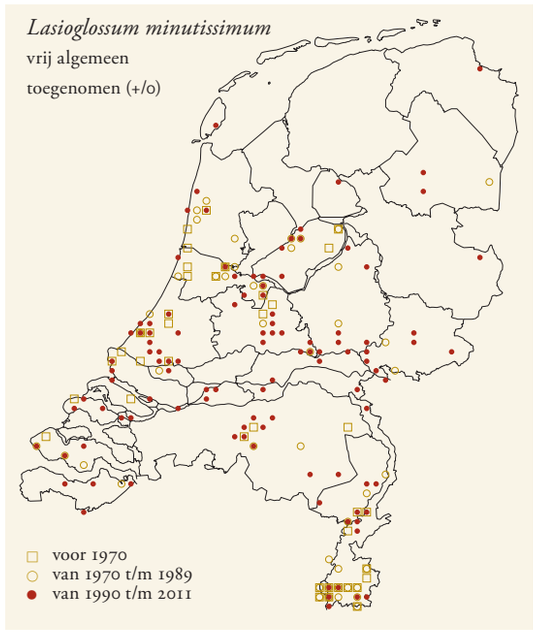
Lasioglossum minutissimum ingesnoerde groefbij

FM

Zeer klein en zwart. Beide seksen relatief slank. Tergiet 1 aan basis met overdwarse insnoering, die bij vrouwtje niet altijd goed zichtbaar is. Kop langer dan breed. In het veld niet te onderscheiden van eveneens zeer kleine en nauw verwante *Lasioglossum lucidulum*. Lengte vrouwtje 5-5,5 mm, mannetje 4-5 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot aan de Kaukasus.
In Nederland wijd verbreid, maar ten noordoosten van de lijn Wieringen-Winterswijk bijna geen waarnemingen; in 2006 echter op Texel gevonden. Ongetwijfeld veel talrijker dan uit de gegevens blijkt, want wordt door de geringe grootte vaak over het hoofd gezien.



Habitat

Op leem- en zandgronden, maar niet in zeer los zand zoals in de zeeduinen. In ons land nogal vaak in verstoorde, rommelige terreinen met wat leem, zand en stenen, bijvoorbeeld ontstaan na sloop van gebouwen.

Levenswijze

Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt solitair in de grond. De vrouwtjes graven een korte hoofdgang met een lengte van 50-90 mm en een doorsnede van ongeveer 3 mm, die loodrecht naar beneden voert; vandaar uit leiden 3-13 mm lange zijgangetjes ieder naar een broedcel. Na bevoorrading van de cellen worden deze van een ei voorzien. Daarna vult het vrouwtje de zijgangen geheel met bodempartikeltjes op. Het geringe aantal broedcellen per nest (2-8) doen vermoeden dat één vrouwtje meerdere nesten graaft (KNERER 1981). De nestbouw lijkt sterk op die van de verwante *Lasioglossum lucidulum*.
Vermoedelijk polylectisch. In Nederland aangetroffen op composieten als duizendblad, leeuwentand en paardenbloem, maar ook op de bloemen van andere plantenfamilies. Als broedparasiet wordt *Sphecodes longulus* genoemd (ALFKEN 1909). Dit wordt ondersteund door observaties in Flevoland, waar *L. minutissimum* vaak de enige aanwezige potentiële gastheer was voor die soort (JR eigen waarneming).

Lasioglossum minutulum
zuidelijke dwerggroefbij

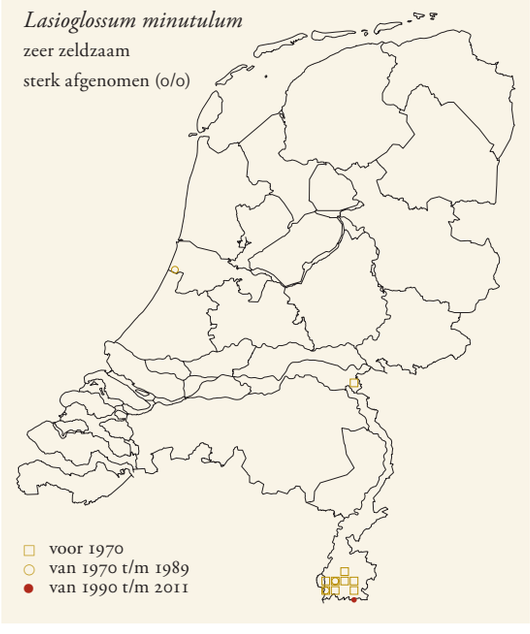
FM

Zwart, zonder witte haarvlekken aan basis van tergieten. Middenveld op achterzijde van borststuk kantig, niet afgerond. Vrouwtje met licht glanzend mesonotum; tergiet 2-4 aan achterrand met vrij lange wimperharen. Mannetje slank met lange antennen. Beide seksen zijn zonder binoculair niet te onderscheiden van de naaste verwanten binnen het genus. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot aan de Altai. In Europa van Letland tot Noord-Spanje en Griekenland en van Nederland tot in Rusland. In veel landen zeer verspreid en schaars.

In Nederland slechts circa 20 vangsten, vrijwel beperkt tot Zuid-Limburg. De laatste vangsten waren op 7 augustus 1984 bij Eijsden en in 2007 bij Vijlen. Gezien het geringe aantal recente meldingen, ondanks de toegenomen waarnemersactiviteit, in ons land mogelijk op het punt van uitsterven.



Habitat

Uit Duitsland onder andere bekend van schrale graslanden (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Van de nestbiologie is niets bekend.

Polylectisch (WESTRICH 1989B). In Nederland tweemaal gevonden op gewone berenklauw.

Een broedparasiet is in ieder geval *Nomada furva*, die door Perkins (1919) werd opgegraven uit de nesten.

Lasioglossum morio
langkopsmaragdgroefbij

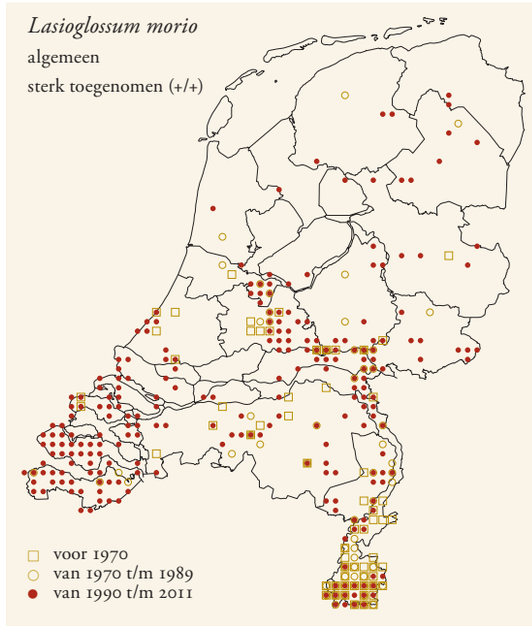
FM

Vrouwtje met metallisch groene kop en thorax; achterlijf donker met bronzen glans; tergieten aan basis met zijdelingse witte haarvlekken en doorschijnende achterrand; kop langer dan breed. Mannetje kleiner en slank en valt al in het veld op door bijzonder lange antennen. Vaak met zelfde kleurverdeling als vrouwtje, maar geheel groene dieren komen veel voor. Lengte 5-6 mm.

Verspreiding

Europa (inclusief Azoren) en gematigde delen van Azië tot aan de Altai. In Europa overal ten zuiden van Midden-Scandinavië.

In Nederland wijd verspreid, lokaal, maar vaak talrijk. Bereikt de hoogste dichtheden in het Limburgse heuvelland. Neemt duidelijk toe in aantallen en breidt zich naar het noorden uit.



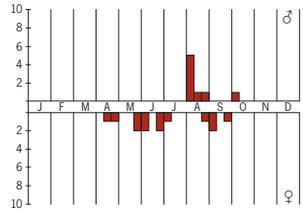
Habitat

Op allerlei zandige bodems en lichte leemgronden. Veel in kust- en rivierduinen, vaak nestelend in lossere bestanddelen van bijvoorbeeld verwerende kalk- en zandstenen muurtjes en in rotstuinen. In veel dorpen en steden gewoon.

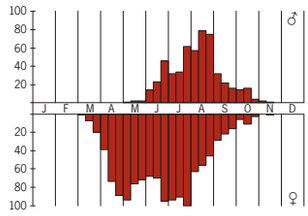
Levenswijze

Eén geslachtelijke generatie en een zomerbroed, dat voornamelijk uit werksters bestaat, maar voor een klein deel ook uit mannetjes, aangezien deze al in juni geregeld gezien worden. Volwassen vrouwtjes overwinteren.

Primitief-eusociaal. Nestelt koloniegewijs in verdicht zand of in leem, vaak in sterk hellende vlakken zoals in de wortelkluit van omgevallen bomen of aan de klifkant van stuifkuilen; ook wel in de bebouwde kom tussen de voegen van stenen muurtjes. De lengte van de nestgangen kan tot 20 cm bedragen. De broedcellen, groepsgewijs gerangschikt, liggen aan zeer korte zijgangetjes of grenzen direct aan de hoofdgang. Er bevinden zich 10-18 ovale cellen in één nest. De larven voeden zich gedurende 10-12 dagen met de bolvormige voedselbrij. De jonge bevruchte vrouwtjes overwinteren gezamenlijk in de nestgangen. Soms graven ze zelf



Lasioglossum minutulum



Lasioglossum morio

overwinteringsgangen, bijvoorbeeld onder stenen. Het is onbekend of er een grootteverschil bestaat tussen de zomervrouwtjes (de werksters) en de neststichtsters in het voorjaar. Uitgesproken polylectisch. In ons land relatief vaak gemeld van paardenbloem en streepzaad, maar dat kan ook een waarnemerseffect zijn.
Sphecodes geoffrellus, *S. longulus*, *S. miniatus* en *S. niger* zijn mogelijke broedparasieten (WESTRICH 1989B), evenals zeer waarschijnlijk *Nomada furva* (STÖCKHERT 1933). In de volwassen bijen is de waaiervleugelige *Halictoxenos tumulorum* als endoparasiet aangetroffen (SMIT & SMIT 2005).

Lasioglossum nitidiusculum borstelgroefbij FM

Beide seksen zwart en met kop iets breder dan lang. Middenveld aan achterkant van borststuk met zeer fijne sculptuur. Vrouwtje met tergiet 1 aan achterrand fijn bestippeld. Mannetje veel slanker en met lange antennen; goed herkenbaar aan lange haartoefjes op zijkant van sternieten. Lengte 5,5-6,5 mm.

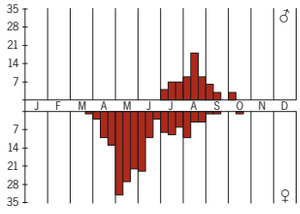
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot aan de Altai. In Europa van Midden-Finland tot op het Iberisch Schiereiland en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland sterk achteruitgegaan en thans vrijwel verdwenen. Recent slechts enkele vangsten in het vroegere bolwerk Zuid-Limburg. Ook nog steeds aanwezig op de keileem van de Hoge Berg op Texel en (nog?) op dezelfde geologische formatie op de Oude Mirdumerklif (FR).

Habitat
In Nederland langs bosranden en aan de randen van extensief gebruikte graslanden op hellingen; vooral op bodems met een leemcomponent. In Duitsland onder andere in bosranden, zandgroeves en voedselarme graslanden (WESTRICH 1989B). Daar ook gevonden in reusachtige gemengde kolonies in zandhellingen, samen met *Halictus sexcinctus* en *H. subauratus* (Rossi, 1792) (niet in Nederland). Deze kolonies kunnen tientallen jaren bestaan (KNERER 1980A).

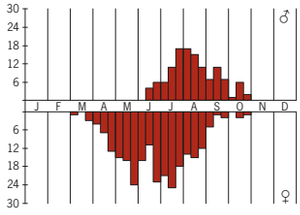
Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt solitair. De hoofdgang van het nest gaat loodrecht ten opzichte van het bodemoppervlak de grond in, verloopt daarna wat bochtig en kan zich dan al of niet vertakken. Er worden korte zijgangen uitgegraven, waarin steeds enkele cellen áchter elkaar worden aangelegd. Een dergelijke configuratie verhindert inspectie van de cellen en daarmee elke vorm van zorg van de moeder voor de larven (PESENKO ET AL. 2000).
Duidelijk polylectisch, maar is merendeels op composieten gevangen, zoals paardenbloem en streepzaad.
Als broedparasieten zijn *Sphecodes crassus*, *S. geoffrellus* en *S. miniatus* bekend (CELARY 1991, WESTRICH 1989B), mogelijk ook *S. crassus* en *S. puncticeps* (ALFKEN 1912A, CELARY 1991), evenals zeer waarschijnlijk *Nomada sheppardana* (ENSLIN 1922, STÖCKHERT 1933) en mogelijk *N. furva* (PERKINS 1919).

Lasioglossum nitidulum glimmende smaragdgroefbij FM

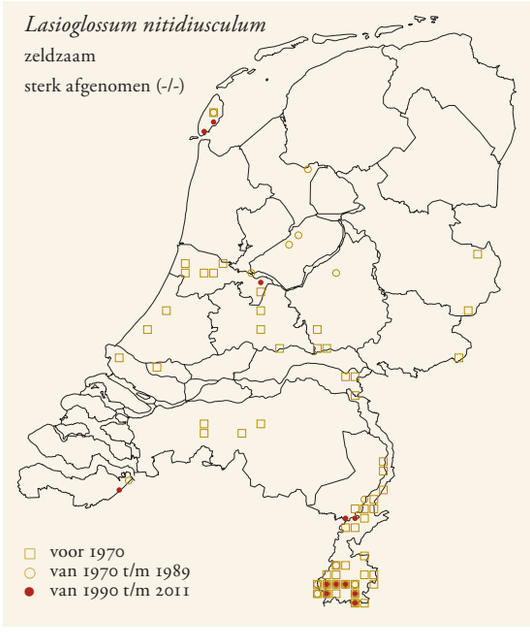
Vrouwtje metallisch ertsgroen, ook het achterlijf; kop langer dan breed. Mannetje smaller; kop en borststuk metallisch groen; kop langer dan breed; achterlijf meestal donkerbrons, vaak ook met groene glans. Overigens is deze metallische weerschijn in het veld niet direct te zien. Iets groter dan de andere in Nederland voorkomende groenachtige soorten van het subgenus *Dialictus* (*Lasioglossum aeratum, L. morio* en *L. leucopus*). Lengte 6 mm.
In oudere literatuur opgenomen als *Halictus continentalis* of *Lasioglossum continentale*. De soort werd nog niet lang geleden verward met *L. smeathmanellum* (Kirby, 1802), een Atlantische soort die wordt aangetroffen van Marokko tot in Engeland. Meldingen van die soort voor Nederland blijken steeds *L. nitidulum* te betreffen.

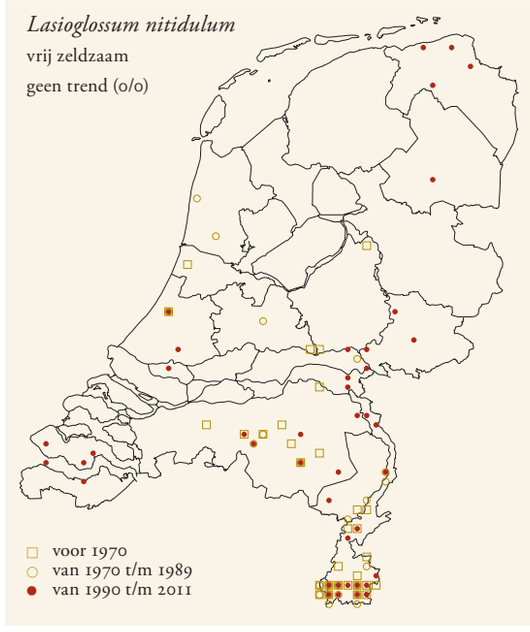


Lasioglossum nitidiusculum



Lasioglossum nitidulum





Verspreiding
Europa, van Zuid-Zweden tot in Zuid-Italië en van België tot in de Tatra (EBMER 1988).
In Nederland algemeen in Zuid-Limburg, elders zeer verspreid en lokaal, maar met vondsten tot in Noord-Groningen. Komt vermoedelijk in alle provincies wel voor.

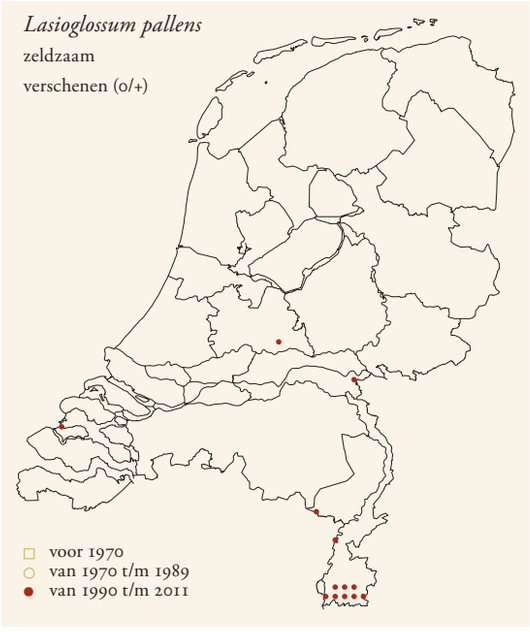
Habitat
In Zuid-Limburg vooral op en rond krijt- en leemgroeven, ook vaak in aantal te vinden op oude zonbeschenen muren in dorpen en steden. De weinige waarnemingen in andere delen van het land zijn ook vrijwel steeds gedaan binnen de bebouwde kom.

Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren. Vermoedelijk vertoont deze soort enige mate van socialiteit. Het vliegtijddiagram lijkt namelijk op een zomerbroed van werksters te duiden.
Nestelt, soms koloniegewijs, in verticale wanden, zoals in gaatjes in krijtwanden en tussen verbrokkelde voegen in oude muren.
Als stuifmeelbronnen worden allerlei planten bezocht, uit de beschikbare gegevens valt geen voorkeur voor een bepaalde familie te destilleren (databestand EIS-Nederland).
Er zijn geen koekoeksbijen bekend.

Lasioglossum pallens waaiergroefbij

FM

Zwart. Beide seksen met kop veel breder dan lang. Tergieten met achterranden licht hoornkleurig doorschijnend, bij vrouwtje duidelijker dan bij mannetje. Mannetje slanker dan vrouwtje en met langere antennen. Enige groefbij in Nederland waarvan mannetjes in vroege voorjaar aangetroffen worden. Lengte 7-8 mm.



Verspreiding
Europa, Noord-Afrika (Marokko), Turkije en het Midden-Oosten (Iran). In Europa van Midden-Duitsland tot aan de Middellandse Zee en van Spanje tot in Litouwen.
Op 2 mei 1995 voor het eerst in Nederland gevonden bij Nijmegen (GE). Wordt thans vooral in Zuid-Limburg aangetroffen, maar inmiddels zijn er ook exemplaren gevangen bij Doorn (UT) en in de Schotsman bij Vrouwenpolder (ZE).

Habitat
In Zuid-Limburg bezoekt de soort vooral warme kalkgrashellingen. Raemakers (2004a) beschreef een nestelplaats van een aantal exemplaren in het Savelsbos bij Maastricht. Hier nestelde de soort in begroeiingen met veel rood zwenkgras en met een tot enkele centimeters dikke strooiselaag van dood gras.

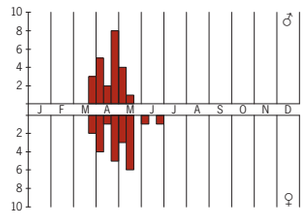
Levenswijze
Eén generatie.
Solitair. De levenscyclus wijkt af van die van de andere inlandse groefbijen. Het bevruchte vrouwtje bouwt een nest in het voorjaar, legt eieren en voorziet de broedcellen van proviand voor de larven. De larven verpoppen. Vervolgens vindt de metamorfose naar imago's plaats, waarna de dieren – in tegenstelling tot onze andere inlandse groefbijen – in de nesten blijven, zowel mannetjes als vrouwtjes. Beide seksen overwinteren dus als volwassen dier, verlaten in het vroege voorjaar de nesten en vliegen dan tezamen. Een waarneming van een mannelijke groefbij in deze tijd van het jaar vormt een sterke aanwijzing dat het om deze soort gaat. Mannetjes vertonen zwermgedrag rondom opvallende struiken (RAEMAKERS 2004A). Hierna vindt de bevruchting plaats en een nieuwe levenscyclus vangt aan.
Vermoedelijk polylectisch. In Nederland gemeld van paardenbloem. Pollenonderzoek bij twee Duitse exemplaren leverde stuifmeel op van boterbloem, kruisbloemen, muur en roosachtigen (WESTRICH 1989B). Petit (1997) vond bij Luik in België een vrouwtje op meidoorn.
Als broedparasiet is de eveneens recent in Nederland gevonden *Sphecodes majalis* bekend (RAEMAKERS 2004A).

Lasioglossum parvulum kleine groefbij

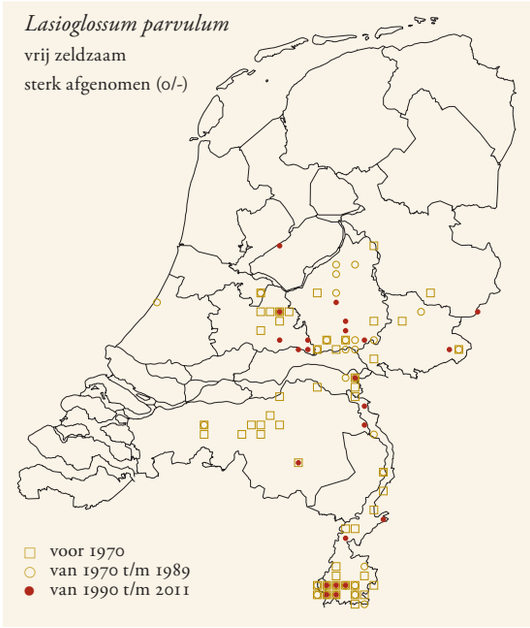
FM

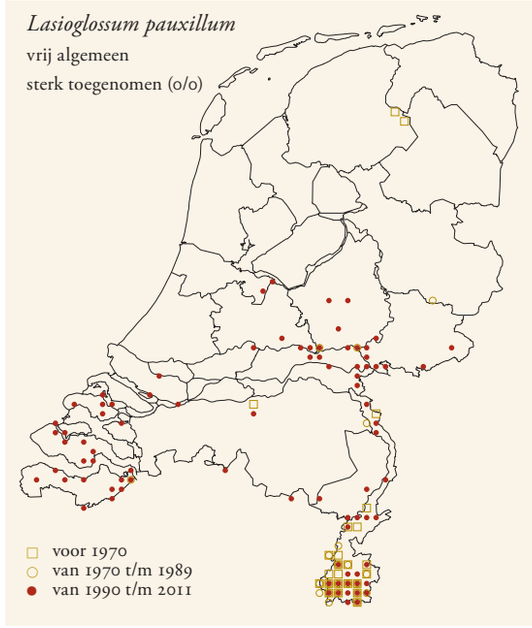
Zwart. Kop iets breder dan lang. Vrouwtje in het veld niet te onderscheiden van andere, verwante soorten, zoals *Lasioglossum nitidiusculum*. Mannetje slank, met lange antennen en met lange haren op onderzijde van tergieten, die echter niet in opvallende toefjes zijn geplaatst zoals bij *L. nitidiusculum*. Lengte 6 mm.

Verspreiding
Europa, Turkije en het Midden-Oosten (tot in Iran). In Europa van Zuid-Zweden tot op het Iberisch Schiereiland en van Nederland tot in Litouwen. In veel landen algemeen.
In Nederland recent vooral nog gemeld uit Zuid-Limburg, de omgeving van Nijmegen en het gebied tussen de zuidelijke Utrechtse Heuvelrug en de uiterwaarden van de Nederrijn.



Lasioglossum pallens





Habitat

In Nederland op een aantal bloemrijke, schrale graslanden met kalkhoudende leembodem en langs bosranden in het heuvelland. Ook in licht beboste, geaccidenteerde, zandige terreinen en in de overgangszone van een heuvelrug met heidevelden naar rivierklei. In Duitsland onder andere in zandgroeven, op droge hellingen en kaalslagen (WESTRICH 1989B).

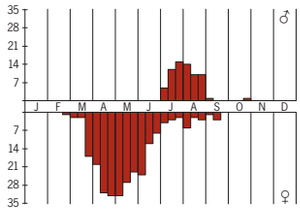
Levenswijze

Een van onze vroegst vliegende groefbijen, de vrouwtjes vliegen soms al in aantallen in de laatste decade van maart. Het is opmerkelijk dat er na juni in Nederland slechts weinig vrouwtjes zijn gevangen.

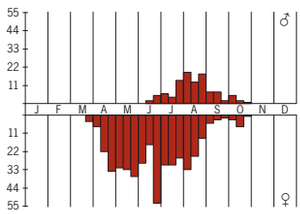
Nestelt in de grond. De nestbiologie is beschreven door Bonelli (1954) maar het is niet geheel uitgesloten dat hij in feite een andere soort heeft bestudeerd (EBMER 1988).

Uitgesproken polylectisch. Ook in Nederland gevangen op een grote verscheidenheid aan planten, waarbij er niet één de voorkeur heeft.

Nomada distinguenda is waarschijnlijk een broedparasiet (VERHOEFF 1891).



Lasioglossum parvulum



Lasioglossum pauxillum

Lasioglossum pauxillum kleigroefbij

FM

Vrouwtje zwart met lichte, doorschijnende achterranden van tergieten; deze zijn vaak enigszins ingedrukt. Tergiet 2-3 aan basis zijdelings met kleine haarvlekjes. Vrouwtjes in voorjaar gemiddeld groter dan in zomer. Mannetje heel slank, met lange antennen die aan onderkant licht okerkleurig zijn. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika (Marokko, Tunesië) en Midden-Oosten (Israël tot in Iran). In Europa van Noord-Duitsland en Litouwen tot aan de Middellandse Zee en van Zuid-Engeland tot aan de Oeral. Recent uit Zweden gemeld (SÖRENSSON 2006). Breidt zich in Engeland naar het noorden uit.

In Nederland voorheen nauwelijks waarnemingen noordelijker dan Midden-Limburg. Het zwaartepunt ligt nog steeds in Zuid-Limburg, maar de soort blijkt nu ook verspreid en in aantal voor te komen in Zeeland en langs de Rijn rond Arnhem. Recent in Zuid-Holland gevangen. Breidt zich snel naar het noorden uit.

Habitat

In Nederland massaal op kalkgraslanden in de heuvels van Zuid-Limburg. De andere belangrijke biotoop in Nederland betreft de kleibodems langs de grote rivieren, waar de nesten bijvoorbeeld op kleistrandjes worden gevonden. De recente vangst in Zuid-Holland was op een dijk.

Levenswijze

Eén geslachtelijke generatie en een werksterbroed.

Deze soort is primitief-eusociaal in een vrij ver ontwikkelde vorm. De nesten worden in het voorjaar in leem- of kleibodems aangelegd en zijn in het veld herkenbaar aan het kleine torentje van uitgegraven materiaal rond de ingang. Ongeveer in het midden van de nestgang, die loodrecht de grond in leidt, bouwt het vrouwtje een bolvormige holte waarin een cluster van horizontaal georiënteerde cellen wordt aangelegd. De cellen zijn middels kleine leemverbindingen verankerd aan de wand van de holte. Nadat de stuifmeelbol gereed is en het ei erop gelegd, laat het vrouwtje de cel open en inspecteert deze regelmatig om uitwerpselen en eventuele dode larven te verwijderen. Het komt geregeld voor dat een nest door meerdere (tot soms zes) vrouwtjes wordt gesticht, waarbij een van de dieren als koningin gaat fungeren en de andere als hulpjes. In zo'n geval kan een nest wel 25 cellen bevatten. Een solitaire neststichtster komt niet verder dan 3-6 cellen. Polygyne nesten worden bewaakt door wachters in de nestingangen. In het late voorjaar komt een eerste broed tevoorschijn, dat geheel bestaat uit werksters die gemiddeld 16% kleiner zijn dan de neststichtsters. Mannetjes ontbreken, waardoor de werksters niet bevrucht worden. Sommige

werksters specialiseren zich min of meer als foerageerders, anderen fungeren meer als wachters. In de zomer wordt het nest flink uitgebouwd met soms verscheidene zijgangen, waarlangs nieuwe cellen worden aangelegd, waarin eieren worden gelegd waaruit ten slotte in de zomer de geslachtelijke generatie tevoorschijn komt. Met het soms gezamenlijk overwinteren van de jonge vrouwtjes in het geboortenest is de eerste stap tot een polygyne neststichting in het volgende voorjaar al gezet (PESENKO ET AL. 2000).
Polylectisch. In Nederland onder andere gevonden op meidoorn, paardenbloem en streepzaad.
Sphecodes crassus is geregeld bij de nesten gevonden en is mogelijk een nestparasiet. Ook zou *S. ferruginatus* in aanmerking kunnen komen (WESTRICH 1989B).

Lasioglossum prasinum viltige groefbij

FM

Vrouwtje direct te herkennen aan viltige, grijzige beharing over groot deel van tergieten. Ook mannetje met opvallend kenmerk: tergiet 7 is fel roodachtig gekleurd. Mannetje slank, met onderrand van clypeus en labrum lichtgeel, zoals bij veel andere soorten; antennen vrij lang en bij dode exemplaren vaak halfcirkelvormig gekromd. Beide seksen zwart, met zwakke metallische glans. Lengte 8 mm.
De in Nederland voorkomende ondersoort is *Lasioglossum p. haemorrhoidale*. In Zuid-Engeland en zuidelijker langs de Atlantische kusten komt de nominaatvorm voor.

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika (Marokko). In Europa van Engeland en de Poolse Oostzeekust tot in Zuid-Spanje, Corsica en de Griekse Peleponnesus. Weinig in Midden-Europa.
In Nederland beperkt tot de (kalk)arme zandgronden, met als zwaartepunten Drenthe, de Veluwe, en de kalkarme duinen van Noord-Holland. Op veel plaatsen verdwenen, vooral uit Noord-Brabant.

Habitat
In Nederland beperkt tot heide- en stuifzandterreinen. Een enkele keer is een zwerver op enkele kilometers afstand van het dichtstbijzijnde geschikte biotoop gevonden (FM eigen waarneming).
Westrich (1989b) noemt *Lasioglossum prasinum* voor Duitsland een kensoort van zandige heiden en binnenlandse stuifzanden, en meldt ook het voorkomen in kustduinen. De binding aan deze biotopen wordt veroorzaakt door de voorkeur voor los tot weinig verdicht zand als nestsubstraat.

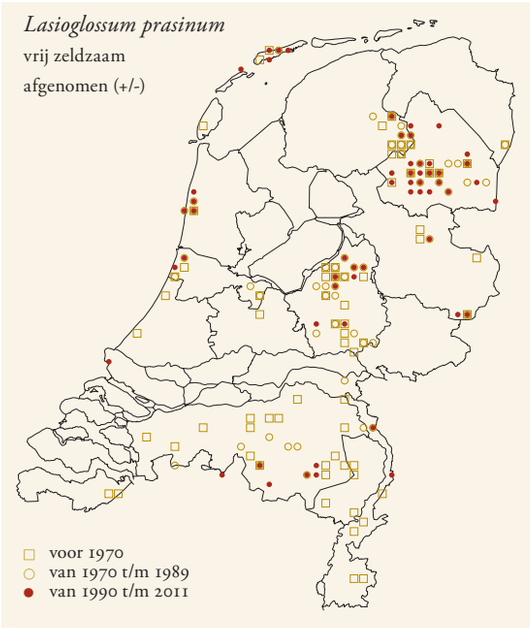
Levenswijze
Kan zeer grote kolonies vormen: Haeseler (1984) vond op het Duitse eiland Wangerooge een aggregatie van meer dan 10.000 nesten met een dichtheid van 164 nestgaten per m². De nestbiologie is niet onderzocht.
In Nederland vooral op struikhei gevangen (databestand EIS-Nederland). Volgens Westrich (1989b) heeft deze bij een voorkeur voor dophei.
Waarschijnlijk is *Nomada discedens* Pérez, 1884 (niet in Nederland) een broedparasiet (TISCHENDORF 2008). Vegter (1993) meldt een hele reeks *Sphecodes*-soorten als mogelijke broedparasieten, maar het kan hier merendeels om toevallige nestbezoekers gaan. Westrich (1989b) vermeldt geen broedparasieten. Celary (1991) noemt *S. scabricollis*.

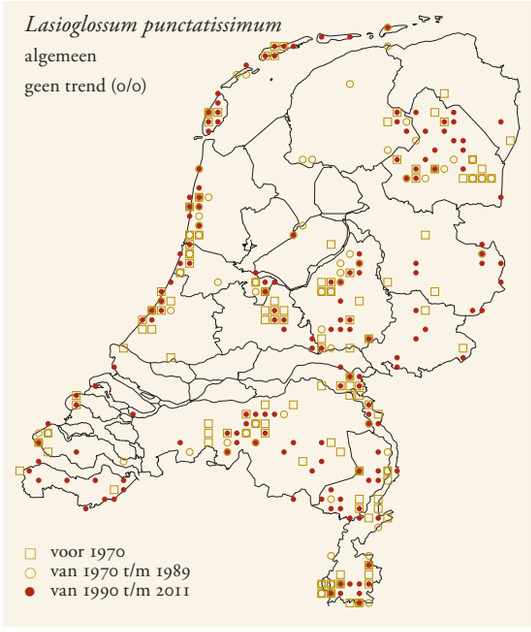
Lasioglossum punctatissimum fijngestippelde groefbij

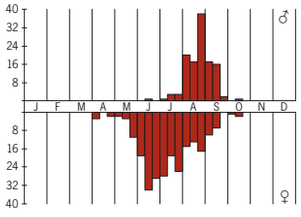
FM

Zwart. Vrouwtje naar verhouding met langere kop dan vrijwel alle andere Nederlandse *Lasioglossum*-soorten; tergieten dicht bestippeld. Mannetje slanker, ook met lange kop; tarsen geel, evenals onderzijde van antennen. Lengte 5,5-7 mm.

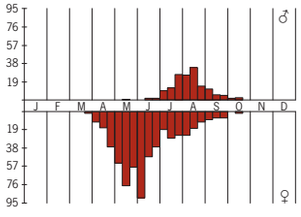
Verspreiding
Europa, Noord-Afrika (Marokko, Tunesië); in Azië oostelijk tot in Iran. In Europa van Midden-Zweden en Finland







Lasioglossum prasinum



Lasioglossum punctatissimum

tot aan de Middellandse Zee en van Ierland tot aan de Oeral.
Door geheel Nederland verspreid, zowel in de duinen als op de binnenlandse zandgronden, maar niet in de klei- en veengebieden. Nergens echt talrijk.

Habitat
In Nederland vooral op zandbodems, in de duinen, in heischrale graslanden, op heidevelden en in open gemengde bossen met bosbes. Ook wel op kalkrijke leemgronden in Zuid-Limburg.

Levenswijze
Waarschijnlijk één generatie.
Gezien het vliegtijddiagram vermoedelijk solitair. Nestelt in de grond. Losse nesten zijn wel aangetroffen, maar van echte kolonies zijn in Nederland geen gegevens gevonden. De broedbiologie is nog niet onderzocht.
Polylectisch. In Nederland relatief vaak gevonden op bremsoorten, in bossen op bosbes; verder op muizenoor.
Een koekoeksbij is *Sphecodes crassus* (WESTRICH 1989B) en zeer waarschijnlijk *Nomada furva* (STÖCKHERT 1933). Verder is bij de volwassen bijen de waaiervleugelige *Halictoxenos tumulorum* als endoparasiet aangetroffen (SMIT & SMIT 2005).

Lasioglossum pygmaeum dwerggroefbij

FM

Beide seksen zwart. Vrouwtje tamelijk gedrongen, met kop veel breder dan lang, tergieten zonder basale haarvlekken, thorax van boven sterk glanzend. Mannetje iets slanker, ook met brede kop, vrij korte antennen en zwart labrum, een kenmerk dat slechts met weinig andere mannetjes van dit genus wordt gedeeld. Lengte 5-7 mm.
De in Nederland voorkomende ondersoort is de nominaatvorm. In de Balkan en oostelijk tot in Azië komt de ondersoort *Lasioglossum p. patulum* voor.

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika, in Azië tot in Kasjmir. In Europa van Nederland tot aan de Middellandse Zee en van Zuidwest-Europa tot op de Balkan.
De noordelijkste voorpost in Europa is Zuid-Limburg, waar de soort schaars voorkomt op en bij de Sint Pietersberg en op enkele andere plekken rond Maastricht.

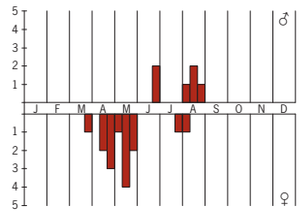
Habitat
Gebonden aan de warmste biotopen. In ons land gevangen in oude krijtgroeven en op zondoorstoofde hellingen in beschutte situaties. In het buitenland ook in extensief gebruikte wijngaarden (WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Nestelt in de grond. Of deze soort enige mate van socialiteit vertoont, is onbekend.
Voor Nederland zijn geen gegevens van bloembezoek voorhanden. Uit Duitsland worden berk, esparcette en veldsalie als stuifmeelbronnen opgegeven (WESTRICH 1989B).
Broedparasieten zijn niet bekend.

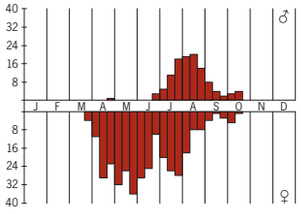
Lasioglossum quadrinotatulum steilrandgroefbij

FM

Glanzend zwart, slechts verspreid bestippeld, met opvallende, sneeuwwitte haarvlekken aan basis van tergiet 2-3 (bij mannetje minder geprononceerd). Kop breder dan lang. Vrouwtje met achterscheen en -tars meestal lichtend bruingeel. Bij mannetje voorrand van kopschild vaak met gele vlek; antennen tamelijk kort. Lengte 6,5-8,5 mm.
Deze soort wordt onder andere wegens ronde overgang van zijkanten van propodeum naar achterkant tot subgenus *Dialictus* gerekend. Oppervlakkig gezien lijkt ze echter op soorten van subgenus *Lasioglossum* door combinatie van grootte, sneeuwwitte haarvlekken en zwarte achterranden van tergieten.

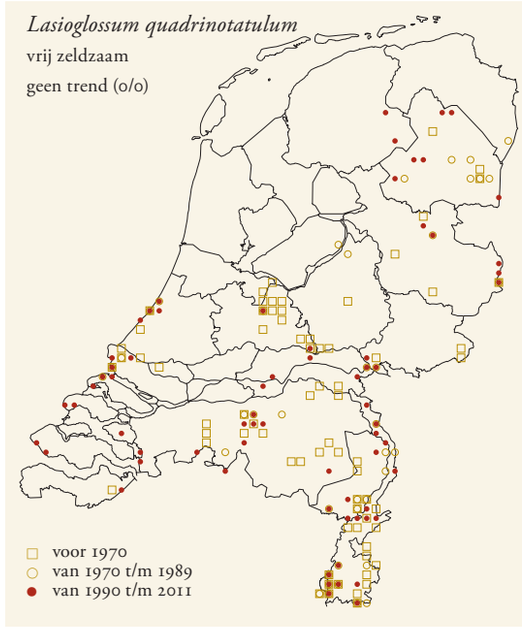


Lasioglossum pygmaeum



Lasioglossum quadrinotatulum





Verspreiding
Europa, Noord-Afrika (Algerije) en Azië tot voorbij het Baikalmeer. In Europa van Zuid-Finland tot aan de Middellandse Zee en van Frankrijk tot in Oekraïne.
In Nederland verspreid voorkomend, behalve in het noordwesten; noordelijk tot in Drenthe. Lokaal talrijk.

Habitat
Vooral terreinen met zand- en leembodems waarin vaak loodrechte wanden en steilkantjes voorkomen; meestal – maar niet uitsluitend – worden hierin de nesten aangelegd. Is dan ook vaak te vinden in en rond stuifkuilen in de zeeduinen en in voormalige stuifzandgebieden in het binnenland. Een tweede belangrijke habitat vormen de afslagoevers in het rivierengebied. Ook te vinden op oude leem- en zanddepots, bijvoorbeeld op kunstmatige oeverzwaluwwanden.

Levenswijze
Eén generatie. Volwassen vrouwtjes overwinteren.
Nestelt solitair in de grond. De nestingang heeft een diameter van 3,5-4,8 mm. Indien het nest in een loodrechte wand wordt aangelegd, loopt de hoofdgang vrijwel horizontaal maar vertoont enkele knikken. De gang bereikt een lengte van 55 cm. Aan het einde bevindt zich een kleine blinde gang met een lengte van enkele centimeters. Er worden enkele cellen per nest gebouwd; deze bevinden zich aan het einde van korte zijgangetjes die 0,5-2,5 cm lang zijn. De eerste zijgang wordt op 9-14 cm van de nestingang gegraven. De pollenbrij die als voedsel dient voor de larven heeft de vorm van een onregelmatig klompje met een lengte van 4-5 mm en een hoogte van 3 mm. Nadat de eieren zijn gelegd vult het vrouwtje de zijgangen op met gronddeeltjes (PESENKO ET AL. 2000).
Polylectisch. In het vroege voorjaar bezoeken de vrouwtjes graag wilgen; uit latere maanden onder andere meerdere malen gemeld van peen en sporkehout. In de duinen bij Den Haag (ZH) soms veel op meidoorn.
Sphecodes ephippius en *S. hyalinatus* zijn koekoeksbijen (WESTRICH 1989B), mogelijk ook *S. crassus*, *S. monilicornis* en *S. puncticeps* (ALFKEN 1912A, CELARY 1991).

Lasioglossum quadrinotatum kleine bandgroefbij

FM

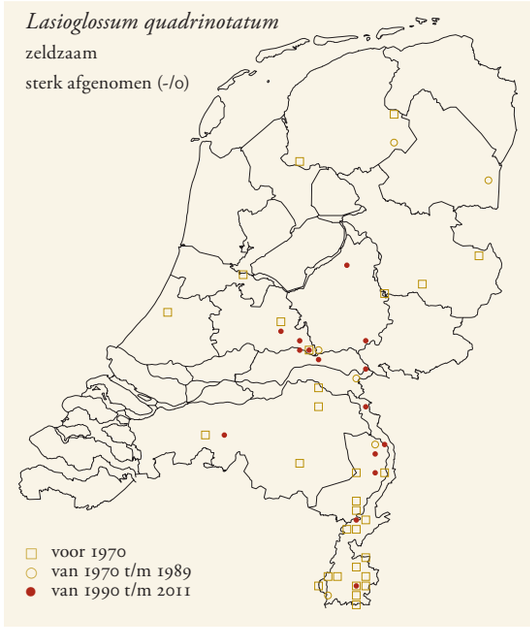
Beide seksen zwart, met op basale deel van tergiet 2-3 witte haarbandjes, die zijwaarts meer geprononceerd zijn; tergieten met zwarte achterrand. Verwarring met sterk gelijkende *Lasioglossum lativentre* is mogelijk. Vrouwtje met kop veel breder dan lang; middenveld vertoont duidelijke, gelijkmatige overlangse ribbels. Mannetje: vergeleken met andere *Lasioglossum*-soorten zijn antennen van ongeveer gemiddelde lengte; kop rond; onderrand van clypeus en labrum geel. Lengte 7-8 mm.

Verspreiding
Europa en het Midden-Oosten (tot in Iran). In Europa van Zuid-Zweden (EBMER 1970) tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Oekraïne. In Europa meestal verspreid en in kleine aantallen.



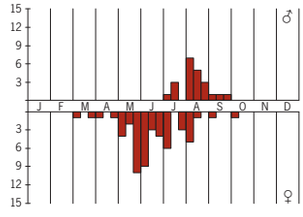
▲ Steilrandgroefbij *Lasioglossum quadrinotatulum*, vrouwtje.

Kwam in Nederland in het midden en zuiden op een aantal plaatsen voor, maar is sterk achteruitgegaan. Recent nog slechts enkele vondsten in Midden- en Zuid-Limburg en bij Kootwijk (GE).



Habitat
De recente Nederlandse vondsten zijn gedaan in bermen van zandpaden en taluds, in kruidenrijke overgangszones van heischrale naar iets voedselrijkere situaties. Wordt uit Duitsland vermeld van zand- en lössbodems (WESTRICH 1989B), wat ook voor ons land lijkt op te gaan.

Levenswijze
Waarschijnlijk één generatie.
Vermoedelijk solitair; nestelt in de grond (WESTRICH 1989B).
Van de voortplantingsbiologie is verder niets bekend.
Polylectisch. Bloembezoek bekend van een aantal families



Lasioglossum quadrinotatum

(PESENKO ET AL. 2000), maar meestal wordt de soort op composieten gevonden. De weinige Nederlandse gegevens zijn daarmee in overeenstemming: hier waargenomen op centaurie, duizendblad en wilgenroosje.
Sphecodes puncticeps is mogelijk broedparasiet (CELARY 1991).

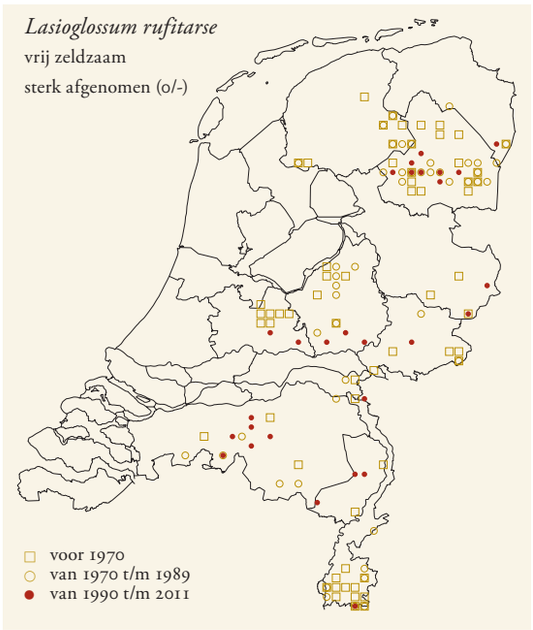
Lasioglossum rufitarse zadelgroefbij

FM

Zwart, zonder lichte basale haarvlekken op tergieten. Middenveld aan achterzijde door kielvormige rand begrensd en ietwat concaaf, vandaar Nederlandse naam. Vrouwtje met kop iets langer dan breed; mesonotum en tergiet 1 vrij sterk glanzend. Mannetje met lange antennen, aan onderkant okerkleurig. In weerwil van de wetenschappelijke naam bezitten in ieder geval de Nederlandse dieren géén rode poten. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika, steeds beperkt tot de koelere klimaatzones, dus in het noorden en in gebergten. In Europa van Noord-Finland tot in de Pyreneeën.
In Nederland vrij zeldzaam, op de zandgronden in de oostelijke helft van het land. Recent nog maar weinig aangetroffen. Het is niet onmogelijk dat deze ontwikkeling gerelateerd is aan klimaatverandering.

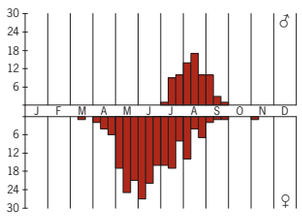


Habitat

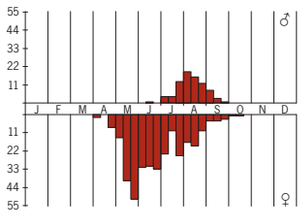
Vooral op open plekken in bossen, aan bosranden en in heidegebieden.

Levenswijze

Eén generatie. Solitair.
Polylectisch. In ons land onder andere gevonden op blauwe bosbes, braam en composieten.
Mogelijk is *Sphecodes geoffrellus* een broedparasiet (NEUMEYER & OBRIST 2000).



Lasioglossum rufitarse



Lasioglossum sabulosum

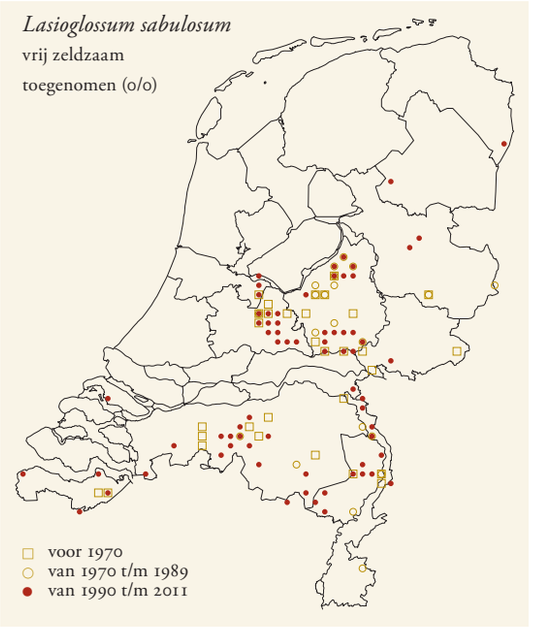
Lasioglossum sabulosum glanzende franjegroefbij

FM

Zwart. Vrouwtje met opvallende witte haarbandjes langs achterrand van tergieten, die al in het veld goed te zien zijn. Slechts microscopisch te onderscheiden van veel algemenere *Lasioglossum sexstrigatum*. Lengte 6-7 mm.
Deze soort werd pas in 1986 door Warncke onderscheiden van *L. sexstrigatum*. Een opsomming van de kenmerken geven Herrmann & Doczkal (1999). Ebmer (1988) meldt tussenvormen in Oost-Europa. Van Nederland zijn deze niet bekend. Dankzij de inspanningen van wijlen Henny Wiering is veel museummateriaal, voorheen gedetermineerd als *L. sexstrigatum*, inmiddels volgens de nieuwe inzichten gesplitst en in de databestanden correct opgenomen.

Verspreiding

Door verwarring met *Lasioglossum sexstrigatum* is de Europese verspreiding nog onvoldoende bekend.
In Nederland vrij schaars, vooral bekend van de hogere zandgronden. Voor zover bekend niet of nauwelijks in de noordelijke en westelijke provincies, afgezien van enkele gebieden in Zeeland.



Habitat

Open, droge gebieden op zandgrond, onder andere langs heidevelden en in heischrale vegetaties. Kan samen met de sterk gelijkende *Lasioglossum sexstrigatum* voorkomen, zoals bleek in een tuin in Bennekom (FM, op basis van materiaal van Rosita Bink-Moenen).

Levenswijze

Bloembezoek is in Nederland bekend op biggenkruid, braam, Gelderse roos, sporkehout en tormentil.
Van de biologie is verder in het geheel niets bekend.

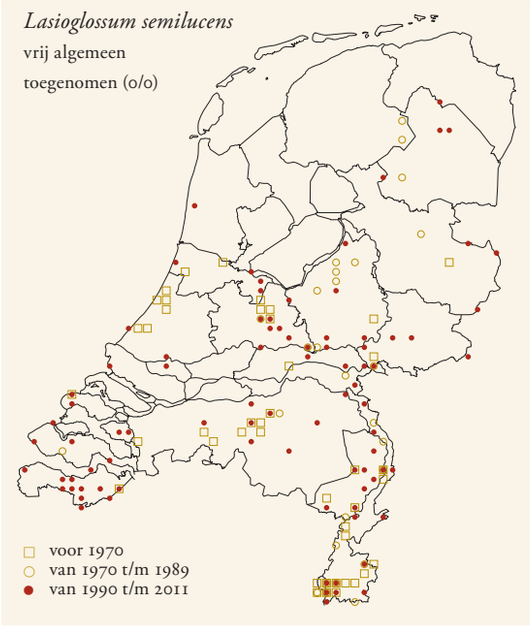
Lasioglossum semilucens halfglanzende groefbij

FM

Zwart, minder slank dan qua formaat vergelijkbare *Lasioglossum minutissimum* en *L. lucidulum*. Vrouwtje moeilijk te onderscheiden van zowel laatstgenoemde soort als van de iets grotere *L. intermedium*. Achterlijf glanst als gevolg van geringe bestippeling en afwezigheid van microsculptuur op tergiet 1-2. Lengte 5-6 mm.

Verspreiding

In Europa wijd verbreid, van Midden-Zweden tot in berggebieden rond de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland verspreid over een groot deel van het land, vooral op zand- en leembodems, wat meer in het rivierengebied en in het zuidoosten, weinig in het noorden en niet op de Waddeneilanden. In Zeeuws-Vlaanderen mogelijk wat algemener.



Habitat

In Nederland onder andere langs zandpaden in heidegebieden en langs bosranden, ook op meer antropogene terreinen zoals een braakliggend landje aan een binnenduinrand, volkstuinen en afgravingen.

Levenswijze

Eén generatie.
Nestelt in de grond. Verder is er niets bekend.
Polylectisch. In Nederland aangetroffen op berenklauw, ereprijs, groot streepzaad, hoornbloem, paardenbloem en zandblauwtje.
Broedparasieten zijn niet bekend.

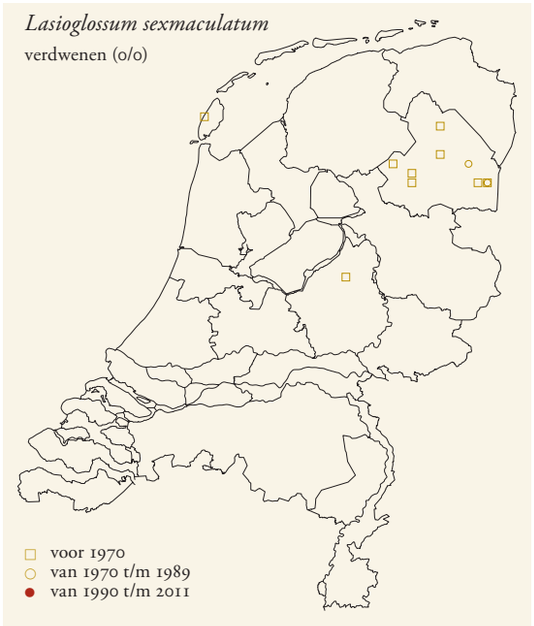
Lasioglossum sexmaculatum noordelijke groefbij

FM

Zwart met duidelijke witte basale haarvlekken op tergieten. Vrouwtje met tergiet 1 glanzend en weinig en fijn bestippeld; middenveld van propodeum overlangs gerimpeld; mesoscutum en tergiet 1 met zwakke bruine en blauwe tinten boven op de zwarte grondkleur. Lengte 7-8,5 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Oost-Siberië bij Jakoetsk, vooral in noordelijke streken en gebergten. In Europa van Zuid-Zweden tot in Noord-Spaanse gebergten en van Nederland tot in Rusland. Overal schaars.
In Nederland zeer zeldzaam, wellicht uitgestorven. Vooral gevonden in Drenthe, met losse waarnemingen bij De Koog op Texel (NH) en op de Veluwe. E. Speijer vond vier vrouwtjes in Kamp Westerbork tijdens zijn gedwongen verblijf daar in de Tweede Wereldoorlog. Deze soort lijkt na de zeer warme zomers van 1975 en 1976 geheel verdwenen te zijn; de laatste waarneming is uit 1976 bij Exloo (DR).

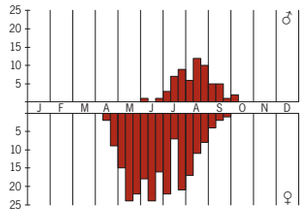


Habitat

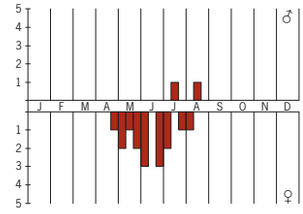
In ons land onvoldoende bekend. Gezien de vindplaatsen kwam de habitat vermoedelijk overeen met die in Duitsland. Daar komt de soort voor in stuifzandterreinen langs de kust en in heidegebieden. Van der Smissen (2010) toont een informatieve foto van de habitat bij Bröthen in Duitsland: een door bossen omzoomde open vlakte op zandgrond met lage grassen, een weelderig bloeiende bremsoort en hier en daar open plekken.

Levenswijze

Vermoedelijk één generatie.
Nestelt in de grond, vermoedelijk solitair. Verder is er niets bekend.
In Nederland gevonden op bosbes, braam, ereprijs, paarden-



Lasioglossum semilucens



Lasioglossum sexmaculatum

bloem, vederdistel en wilgenroosje. In Duitsland ook op brem (VAN DER SMISSEN 2010).
Broedparasieten zijn niet bekend.

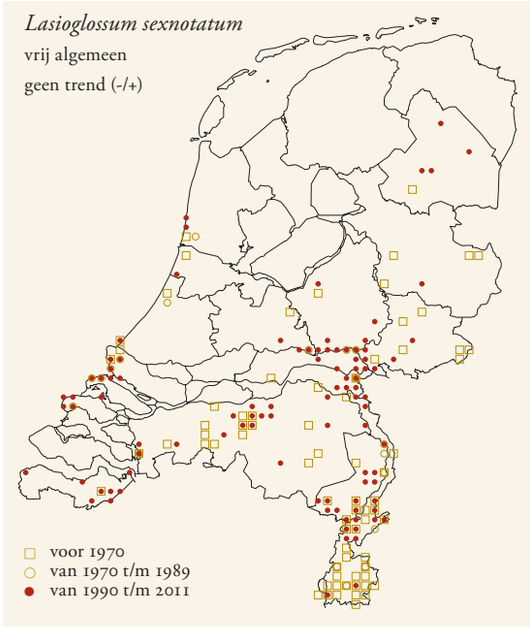
Lasioglossum sexnotatum zesvlekkige groefbij

FM

Vrouwtje glanzend zwart met opvallende witte haarvlekken op zijkanten van basale deel van tergiet 2-3 en kleinere vlekken op tergiet 4; vleugels berookt. Mannetje iets kleiner en slanker dan vrouwtje, heeft ook de witte haarvlekken. Lengte 9-11 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië. In Europa van Denemarken tot aan de Middellandse Zee en van Zuid-Engeland tot bij Litouwen.
In Nederland vooral in de zuidelijke helft, met zwaartepunten rond Voorne (ZH), het oostelijke rivierengebied en Midden-Limburg. Op een aantal plaatsen verdwenen, vermoedelijk onder invloed van intensivering van landbouw en veeteelt.

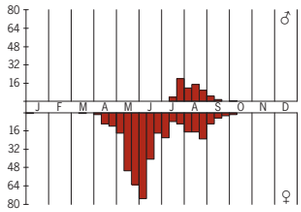


Habitat

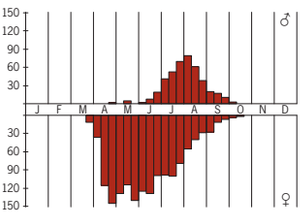
Bloemrijke halfopen terreinen met zanderige of lemige bodem.

Levenswijze

Waarschijnlijk één generatie.
Vermoedelijk solitair. Nestelt in de grond. In een tuin in Bennekom (GE), op zandgrond met een lage, kruidenrijke begroeiing met verspreide kale plekken en wat kleine hellinkjes, kwam de soort in aantallen voor; de nesten lagen verspreid (MOENEN 2004).
Polylectisch. In Nederland gevonden op akkerdistel, asperge, boterbloem, sporkehout en allerlei andere soorten.
Er zijn geen koekoeksbijen bekend.



Lasioglossum sexnotatum



Lasioglossum sexstrigatum

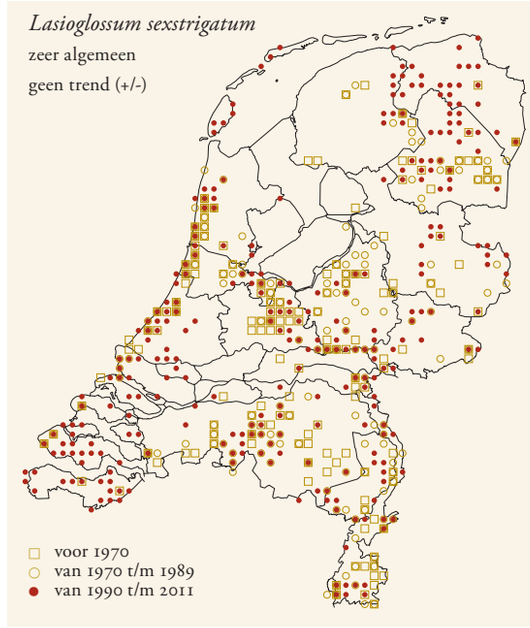
Lasioglossum sexstrigatum gewone franjegroefbij

FM

Zwart. Vrouwtje met witte haarbandjes langs achterrand van tergieten, die ook in het veld goed zichtbaar zijn. Slechts microscopisch te onderscheiden van veel minder algemene *Lasioglossum sabulosum*. Mannetje met slapen (achter onderkaak) die in verreweg meeste gevallen naar onderen hoek of soms zelfs scherpe tand vertonen. Lengte 5-7 mm.
In 1986 beschreef Warncke *L. sabulosum*, een soort die sterk op *L. sexstrigatum* lijkt en tot die tijd niet als aparte soort herkend was. Het Nederlandse materiaal uit de grotere musea is daarom opnieuw bekeken en gedetermineerd. Zie verder bij *L. sabulosum*.

Verspreiding

Gezien de recente beschrijving van de sterk gelijkende *L. sabulosum* is het areaal niet duidelijk.
In Nederland in het gehele land een van de meest algemene *Lasioglossum*-soorten, hoewel veel minder in Zuid-Limburg en in de kleigebieden.



Habitat

Prefereert zand- en zavelbodems, liefst niet te los, terwijl menging met meer of minder organisch materiaal weinig uitmaakt. Is veel te vinden in de bebouwde kom en profiteert bijzonder goed van menselijke activiteiten. Ook dorpen die midden in totaal ongeschikte vochtige veengebieden liggen herbergen meestal flinke populaties door het zand dat opgebracht is voor de aanleg van tuinen en infrastructuur. Nestelt ook veel tussen straatstenen.

Levenswijze

Nestelt in de grond. Haeseler (1982a) noemt de soort solitair en meldt het voorkomen in kolonies met een dichtheid oplopend tot 34 nesten per m². Grozdanic (1966) meent echter dat de soort primitief-eusociaal zou zijn, waar ook

het Nederlandse vliegtijddiagram op lijkt te duiden.
Uitgesproken polylectisch. Vaak waargenomen op paardenbloem, sporkehout en wilgen (databestand EIS-Nederland). Zeer waarschijnlijke broedparasiet is *Nomada sheppardana*, vermoedelijke broedparasiet is *Sphecodes miniatus* (WESTRICH 1989B) en mogelijke broedparasiet is *S. longulus* (VEGTER 1993). Binnen de bebouwde kommen van Den Haag en omliggende agglomeraties wordt *Lasioglossum sexstrigatum* steevast talrijk vergezeld door *S. miniatus*, terwijl andere geschikte gastheren van *S. miniatus* ontbreken, evenals andere broedparasieten van *L. sexstrigatum* (FM eigen waarneming).

Lasioglossum subfulvicorne bergbosgroefbij

FM

Zwart. Uiterst moeilijk te onderscheiden van zeer verwante *Lasioglossum fratellum*. Vrouwtje met kop ongeveer even lang als breed, gemiddeld wat korter dan bij *L. fratellum*, maar er is overlap; bovenzijde van borststuk opvallend mat; tergiet 2-3 basaal met onopvallende haarvlekjes. Mannetje met zeer lange antennen die van boven donker zijn, van onderen geel; van *L. fratellum* slechts te onderscheiden aan de genitaliën. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding
Het areaal is in tweeën gedeeld: in Europa komt de ondersoort *Lasioglossum s. austriacum* voor, in Oost-Azië de nominaatvorm. In Europa van Noord-Zweden tot in de Alpen en van het Centraal Massief in Frankrijk tot in de Kaukasus (SVENSSON ET AL. 1977). De dichtsbijzijnde bekende populatie buiten Nederland komt niet ver van de Nederlandse grens voor in de Hoge Venen (België).
In Nederland slechts bekend van één vrouwtje uit het Gerendal (LI) op 12 juni 1972. Nauwkeurige metingen aan de kop van dit exemplaar geven een vrij grote mate van zekerheid dat dit inderdaad deze soort betreft en niet *L. fratellum*.

Gezien de habitatvoorkeur bieden open plekken hoog in de Vijlener Bossen en op de Vaalserberg wellicht de beste kansen om deze soort in Nederland terug te vinden.

Habitat
Hoger gelegen gebieden, van het heuvelland tot in de subalpine zone, maar niet boven de boomgrens. De soort wordt er gevonden in open plekken in bossen, langs boswegen en dergelijke.

Levenswijze
Nestelt vermoedelijk in de grond. Verder is van de biologie zo goed als niets bekend.
Vermoedelijk polylectisch. In Duitsland gevonden op bosbes, guldenroede en kruiskruid (WESTRICH 1989B).
Broedparasieten zijn niet bekend.

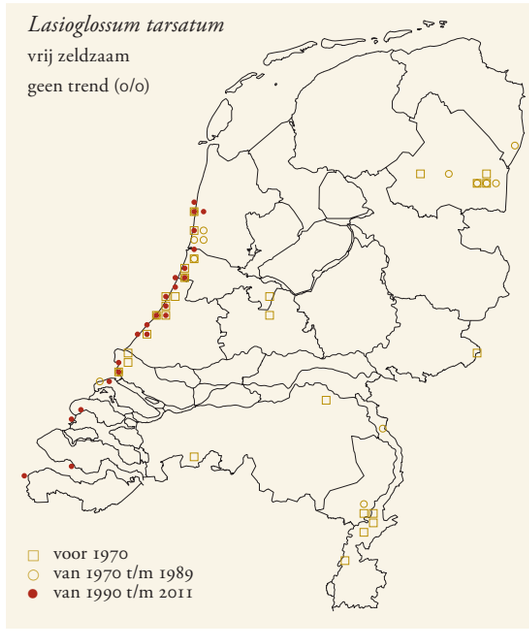
Lasioglossum tarsatum duingroefbij

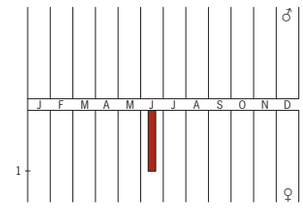
FM

Zwart. Borststuk met diepe en ietwat grove stippeling op glanzende ondergrond. Bij vrouwtje kunnen haarvlekken zijdelings aan basis van tergiet 1-2 tamelijk geprononceerd zijn. Mannetje met vrij korte antennen; onderrand van clypeus geelachtig. Lengte 5-6 mm.

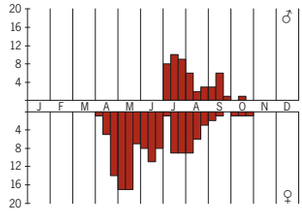
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Kazachstan. In Europa van Zuid-Finland tot aan Macedonië en van België tot in Hongarije.
In Nederland tegenwoordig strikt beperkt tot het duindistrict, zuidelijk tot de Zeeuwse eilanden, noordelijk tot Bergen aan Zee. Vroeger ook op een aantal plaatsen in het binnenland. Daar mogelijk verdwenen door onder andere de afgenomen dynamiek in voormalige stuifzandgebieden en de daarmee samenhangende toename van de vegetatie.







Lasioglossum subfulvicorne



Lasioglossum tarsatum

Habitat
In de duinen in stuifkuilen, op zeer schaars begroeide en overstoven hellingen, foeragerend ook in nabijgelegen bloemrijke vochtige valleitjes.

Levenswijze
Uit vondsten in de Amsterdamse Waterleidingduinen blijkt dat deze soort in kleine kolonies nestelt (DE ROND 2004). Ook werd in ons land gezien dat deze soort nestgangen bezocht in de klifkant van een stuifkuil en in een schaars begroeide helling (FM eigen waarneming). Van de nestbiologie is verder niets bekend.
In Nederland gevonden op braam, look-zonder-look, muizenoor, paardenbloem en vertakte leeuwentand.
Broedparasiet is mogelijk *Sphecodes longulus*, waarvan een vrouwtje samen met twee vrouwtjes van *Lasioglossum tarsatum* in dezelfde nestgang is gevonden (VAN DER VECHT 1928A). Bovendien is *S. longulus* meermaals bij de nesten van *L. tarsatum* gezien (DE ROND 2004; FM eigen waarneming).

Lasioglossum villosulum
biggenkruidgroefbij

FM

Zwart, zonder basale haarvlekken op tergieten. Scutum met voor Nederlandse *Lasioglossum*-soorten unieke, olieachtige glans, voorzien van grove, verspreide stippels. Mannetje wat meer gedrongen dan meeste andere soorten; antennen tamelijk kort. Lengte 6-7 mm.
In een aantal Europese landen zijn grote exemplaren verzameld die genetisch zodanig van normaal geproportioneerde dieren verschillen, dat ze mogelijk een andere, nog onbeschreven soort vormen (PACKER ET AL. 1999).

Verspreiding
Europa (inclusief de Azoren) en gematigde delen van Azië tot in Japan. In Europa van Midden-Finland tot aan de Middellandse Zee en van de Atlantische kust tot in Rusland.
In Nederland algemeen, maar in de westelijke helft minder vaak aan te treffen. In Zuid-Limburg en op Texel opvallend talrijk.

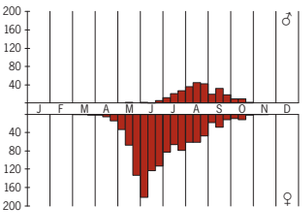
Habitat
In Nederland heeft deze soort voorkeur voor leemgronden en bodems met verdicht zand. Te vinden in bermen met bloemrijke, halfopen vegetatie, langs de rivieren, langs lössakkers, in leemgroeven en allerlei andere biotopen. Houdt niet van mul zand en komt dan ook nauwelijks in de duinen voor.

Levenswijze
Eén of twee generaties. Enige Nederlandse groefbij met (deels) twee volledige generaties per jaar. De bevruchte vrouwtjes verschijnen na het overwinteren in april/mei en vliegen tot ongeveer half juli. Zij produceren een eerste generatie van mannetjes en vrouwtjes, die van half juli tot half september vliegt en waarvan een deel van de vrouwtjes na bevruchting nieuwe nesten maken. In de nazomer en herfst verschijnt een kleinere tweede generatie, waarvan alleen de bevruchte vrouwtjes gaan overwinteren.
Nestelt solitair in de grond.
Als stuifmeelbronnen dienen hoofdzakelijk gele composieten, zoals biggenkruid, melkdistel en muizenoor. Ook andere plantenfamilies worden bezocht.
Sphecodes puncticeps is regelmatig bij de nesten waargenomen en is waarschijnlijk een broedparasiet (WESTRICH 1989B), mogelijk ook *S. crassus* (CELARY 1991). Ook *Nomada distinguenda* is zeer waarschijnlijk een broedparasiet (STÖCKHERT 1933, 1943).

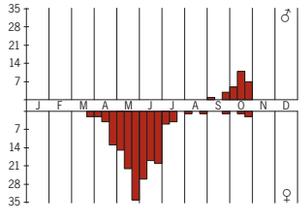
Lasioglossum xanthopus
roodbruine groefbij

FM

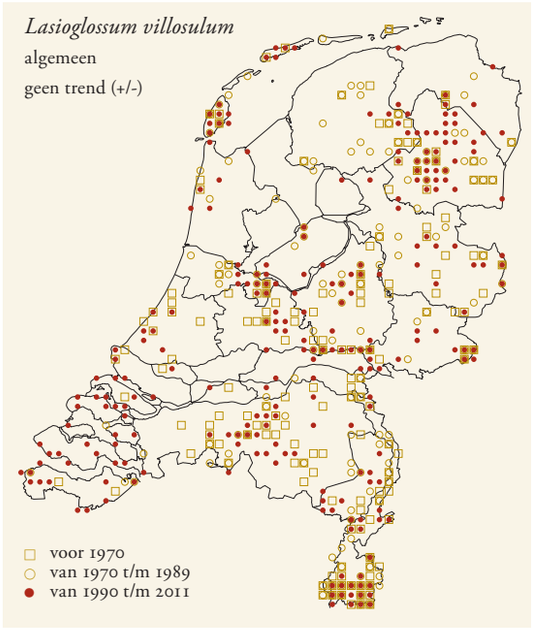
In Nederland grootste *Lasioglossum*-soort. Glanzend zwart; achterscheen en tars warm bruingeel. Vrouwtje met roestrode beharing op mesonotum en opvallende witte brede

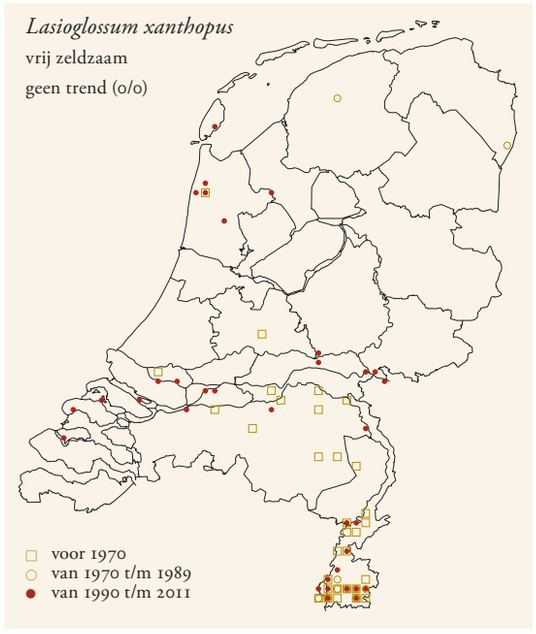


Lasioglossum villosulum



Lasioglossum xanthopus







Roodbruine groefbij *Lasioglossum xanthopus*, vrouwtje.

haarbandjes aan basis van tergiet 2-4, die zijwaarts het meest geprononceerd zijn. Mannetje veel slanker met vrij lange kop en antennen aan onderzijde okergeel; labrum zwart; tergieten 2-4 met brede doorlopende haarbandjes aan basis. Lengte vrouwtje en mannetje 11-12 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika (Marokko) en gematigde delen van Azië tot in Mongolië en Pakistan. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.

In Nederland is het areaal verbrokkeld. Komt vrij schaars voor in het heuvelland in Zuid-Limburg en hier en daar op oude dijken langs Maas, Waal en Rijn tot in de Biesbosch. Verder is er nog een aantal geïsoleerde vindplaatsen, zoals de Westfriese Zeedijk in Noord-Holland. Recent aangetroffen op Texel. Er lijkt zich een trend te ontwikkelen waarbij de bloemrijke dijken in de lagere delen van ons land in vergelijking met de Limburgse heuvels voor deze soort aan belang winnen.

Habitat

In ons land op lemige bodems: op de hellingen van de Zuid-Limburgse heuvels en op oude dijklichamen in het lager gelegen deel van ons land. Steeds in goed ontwikkelde kruidenrijke graslandvegetaties met een overvloedig aanbod van nectar en stuifmeel.

Levenswijze

De mannetjes vliegen laat in het jaar en worden (wellicht ook daarom) slechts weinig gezien. Waarnemingen van vrouwtjes na het voorjaar zijn bij ons zelfs uiterst zeldzaam. Bijzonder is dat mannetjes in zuidelijkere streken soms ook overwinteren. Misschien is dat op sommige plaatsen zelfs de norm, gezien het feit dat op 8 april 1993 beide seksen in aantallen werden gezien in de Hoge Atlas in Marokko (EDWARDS & TELFER 2001). Gezien de zeldzaamheid in de late zomer en het soms overwinteren van mannetjes, is er vermoedelijk iets bijzonders aan de hand met de levenscyclus. In Nederland zou, speculatief, aan de volgende mogelijkheid gedacht kunnen worden: misschien zoeken vele van de nieuwe mannetjes direct na het uitvliegen de vrouwtjes in de nesten op om daar te paren en gaan zowel de mannetjes als de bevruchte vrouwtjes vervolgens in een groot aantal gevallen direct in diapauze, waarna verreweg de meeste mannetjes tijdens de winter sterven.

Nestelt vermoedelijk solitair, mogelijk subsociaal. Ieder vrouwtje bouwt in het voorjaar haar eigen nest. De nesten liggen verspreid (niet in kolonies). De nestgang, die afhankelijk van de helling van de locatie vrijwel recht tot bochtig verloopt, bereikt een lengte van 44-49 cm. De 7-8 eivormige broedcellen grenzen ieder direct aan de nestgang en liggen dicht onder elkaar op een diepte van 31-37 cm. Iedere cel wordt voorzien van een 4 mm dik pollenbolletje, waarop een ei wordt gelegd. Daarna sluit het vrouwtje de broedcellen af met een zeer dun wandje, vervaardigd van bodempartikeltjes en aangelegd in concentrische ringen. Als alle cellen gereed zijn, sluit het vrouwtje de nestingang van binnenuit af en vult gedeeltes van de nestgang met grond op. Vervolgens trekt ze zich terug in het onderste deel. De uitgekomen larven ontwikkelen zich zeer snel: binnen twee weken is de pollenbal geconsumeerd, daarna worden faeces uitgescheiden en drie of vier dagen later volgt de verpopping (PESENKO ET AL. 2000).

Polylectisch. In Nederland gevonden op een zestal plantenfamilies. Met name geregeld gevangen op duifkruid, margriet, paardenbloem en gele kruisbloemen zoals herik. Ook gevonden op grote centaurie.



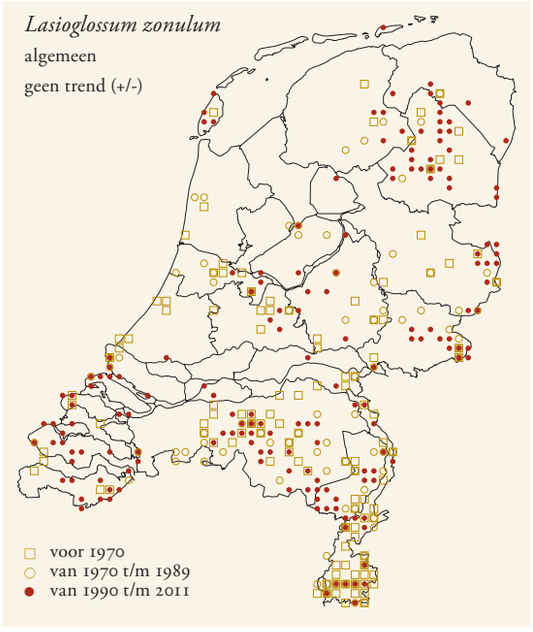
Glanzende bandgroefbij *Lasioglossum zonulum*, vrouwtje.

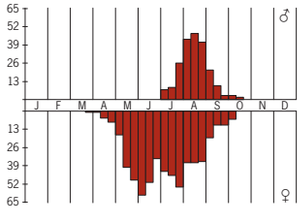
Sphecodes spinulosus is bekend als broedparasiet (CELARY 1991, WESTRICH 1989B).

Lasioglossum zonulum glanzende bandgroefbij

FM

Vrouwtje zwart met duidelijke witte banden over basis van tergieten; tergiet 1 met sterke glans (bij verwante en sterk gelijkende *Lasioglossum leucozonium* is dit tergiet matter). Mannetje met witte borstelige beharing op sterniet 6 beperkt tot smalle, overlangse zone in midden, in vorm gelijkend op een gestileerde afbeelding van een tulp (bij *L. leucozonium* anders gevormd). Lengte 7,5-10 mm.
Binnen het grote areaal worden verschillende ondersoorten onderscheiden, waarvan in Nederland de nominaatvorm voorkomt.





Lasioglossum zonulum

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië tot in Iran en China, en Noord-Amerika (zuidelijke helft Canada en noorden van de Verenigde Staten). In Europa van Midden-Finland tot rond de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland. In Nederland in een groot deel van het land, maar veel minder algemeen dan *Lasioglossum leucozonium*. Niet of nauwelijks in het hoge noorden en schaars in het (noord)westen en midden van het land.

Habitat

Vooral in open en halfopen terreinen die vaak nogal vochtig zijn. Kan onder gunstige omstandigheden vrij talrijk optreden, zoals in de Delta vlak achter de kustlijn op oude zandplaten of duinvlakken met een bloemrijke vegetatie; vroeger ook in open jonge bossen in Flevoland (DE ROND 1998). Verder onder andere in ruige weilanden, langs vennen en op droge richels in veengebieden.

Levenswijze

Eén generatie.
Solitair, maar soms overwintert de neststichtster samen met haar dochters in het nest, wat suggereert dat zij in het volgende jaar een tweede nakomelingschap zou kunnen produceren (GOLOEBNITSJAJA & MOSKALENKO 1991).
Rond de nestopening vormt zich een lage kegel met een doorsnede van 5 cm. De nestgang loopt vrijwel recht naar beneden. Na ongeveer 20 cm diepte eindigt deze in een wijde blinde gang. Vanaf een diepte van 10 cm worden korte zijgangetjes van 1-2 cm lengte gemaakt die ieder eindigen in een broedcel van 12 bij 9 mm. De celwanden zijn glad. De pollenbrij heeft een onregelmatige vorm en is nogal hard. Nadat de cellen bevoorraad zijn en de eieren gelegd, sluit het vrouwtje vanaf de binnenkant het nest af en wacht op het uitkomen van het broed. De jonge vrouwtjes graven, na gepaard te hebben, het geboortenest verder uit tot een diepte van 40-50 cm en leggen daarin ieder hun eigen overwinteringsplek aan. Het volgende voorjaar vliegen de jonge vrouwtjes uit en zullen ieder een nieuw nest stichten (PESENKO ET AL. 2000).
Polylectisch. Bloembezoek is gemeld van 11 verschillende plantenfamilies (WESTRICH 1989B). In Nederland heeft de soort een voorkeur voor gele composieten. Vooral groot streepzaad, guldenroede en diverse havikskruiden, waaronder schermhavikskruid, worden veel bezocht.
Broedparasieten zijn *Sphecodes monilicornis* (WESTRICH 1989B) en hoogstwaarschijnlijk ook *S. scabricollis*, die ook in ons land vaak samen met *Lasioglossum zonulum* wordt gevonden.

Macropis slobkousbijen

TP

Zwarte, weinig behaarde bijen met smalle witte haarbandjes op achterlijf. Typerend zijn 'slobkousjes' aan achterpoten van vrouwtje: dicht wit behaarde schenen die scherp afsteken tegen zwart behaarde dijen en duidelijk verbrede, zwart of bruin behaarde metatarsen. Mannetje met witgeel gezicht, verder geheel zwart en nagenoeg onbehaard. Lengte 7-12 mm.

Taxonomie

Macropis wordt opgedeeld in drie subgenera: *Macropis* s.s. (tien soorten), *Paramacropis* Popov & Guiglia, 1936 (één soort) en *Sinomacropis* Michener, 1981 (vijf soorten uit China) (MICHENER 2007). Beide Nederlandse soorten behoren tot het subgenus *Macropis* s.s.

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika. Ontbreekt in tropische gebieden en Centraal-Azië. De meeste soorten zijn beperkt tot het oosten van Azië (MICHEZ & PATINY 2005). Er zijn 16 soorten beschreven, waarvan er drie in Europa voorkomen en twee in Nederland.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering als prepop.

Mannetjes patrouilleren vooral langs bloemen van wederik, op zoek naar vrouwtjes. Ook zoeken ze op de nestplaatsen en nectarbloemen naar vrouwtjes. Gedurende de dag lijken de mannetjes zich te verplaatsen van de nesten naar de nectarplanten en in de middag naar de pollenplanten. Het uitzetten van geurvlaggen is niet waargenomen. De paring vindt waarschijnlijk vooral plaats op de bloemen, waarbij de dieren meteen uit de bloemen op de grond tuimelen. De vrouwtjes strekken hun achterpoten vaak de lucht in tijdens het bloembezoek. Dit gedrag wordt als een signaal gezien van de vrouwtjes om een paring af te weren, maar mogelijk voorkomt het vooral dat de meegedragen pollen en olie door de kroonbladeren van de achterpoten wordt gedrukt (MÜLLER ET AL. 1997). Lieftinck (1957) opperde dat de slobkousen van niet met pollen beladen vrouwtjes bij *Macropis europaea* mogelijk juist een signaalfunctie voor de mannetjes vervullen om te paren. Cane et al. (1983) namen bij *Macropis nuda* (Provancher, 1882) (niet in Nederland) echter waar dat mannetjes zich tijdens hun patrouillevluchten zowel op vrouwtjes met als zonder pollenladingen aan de achterpoten werpen, evenals op andere mannetjes. Vrouwtjes weren mannetjes af door eenmalig en synchroon de achterpoten omhoog te duwen, waarna ze deze houding verschillende minuten volhouden terwijl ze verdergaan met nectar drinken of voedsel verzamelen. Ongestoorde vrouwtjes op wederikbloemen gebruiken hun achterpoten om de meeldraden vast te grijpen, ook wanneer ze een volle pollenlading dragen.

De bijen graven ondiepe nesten in de grond, soms in groepen. De ovale broedcellen liggen vaak in groepen van twee tot vier, op 2,5-6,5 cm diepte in de grond. De bolle zijde van het spiraalvormig gemetselde deksel van de broedcel zit aan de binnenkant. De zijgangen worden met grond opgevuld. De ingang van het nest blijft steeds open.

De voedselmassa in de broedcel is broodvormig of ovaal, staat aan de voorkant op een voet en ligt tegen de achterkant van de celwand. De massa bestaat uit een mengsel van pollen en olie en misschien ook nog enige nectar (ROZEN & JACOBSON 1980). De broedcellen worden bekleed met een groengeel wasachtig, waterafstotend laagje, onder andere bestaand uit de olie die op wederikbloemen wordt verzameld (CANE ET AL. 1983).

De vrouwtjes van alle soorten van dit genus zijn oligolectisch op wederik. Michez & Patiny (2005) geven een overzichtstabel van de wederiksoorten die door de verschillende *Macropis*-soorten worden bezocht. De vrouwtjes vinden hun waardplanten waarschijnlijk via specifieke geuren van de bloemen (DÖTTERL & SCHÄFFLER 2007). Veel wederikbloemen scheiden geen nectar af (ANDERBERG ET AL. 2007), waardoor de bijen genoodzaakt zijn om voor nectar andere planten te bezoeken (MICHEZ & PATINY 2005, PEKKARINEN ET AL. 2003).



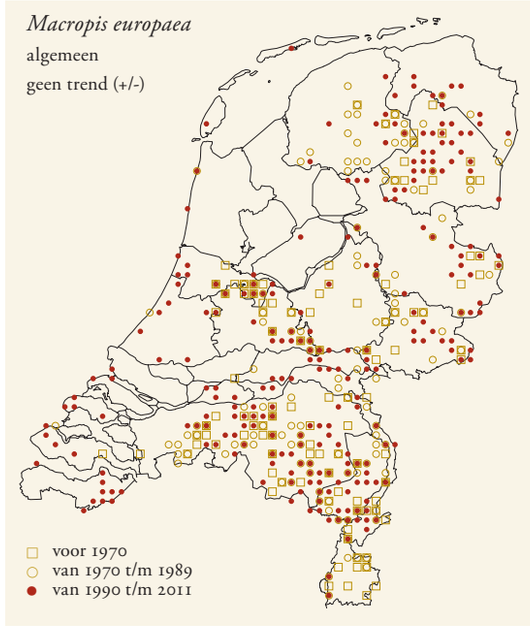
▲ Gewone slobkousbij *Macropis europaea*, vrouwtje.

Een unieke eigenschap van *Macropis*-soorten is dat de vrouwtjes bij het bloembezoek aan wederik een vette, olieachtige substantie verzamelen uit klieren, elaiophoren genoemd, bij wederik vooral gelegen op de bloemkroon. Het verzamelen van de olie gebeurt niet met de monddelen maar met behulp van de voor- en middenpoten, die hiervoor zijn voorzien van speciale kammetjes, borstels en dichte en sterk vertakte haren. Dötterl & Schäffler (2007) suggereren dat de poten van de bijen speciale organen ('chemoreceptoren') bezitten om de olie te detecteren; het verzamelen van de olie wordt gestart zodra deze organen in contact komen met de olie. De pollen die aan de achterpoten worden getransporteerd blijven niet droog, maar zien er door de menging met olie uit als een vochtige, geelbruine massa. Voor meer informatie over het bloembezoekgedrag van de vrouwtjes, zie Cane et al. (1983).

De bloemenolie van wederik is een noodzakelijk voedingsbestanddeel voor de larven van *Macropis*-soorten. De olie wordt door het vrouwtje met pollen en mogelijk enige nectar vermengd tot een soort pasta. Cane et al. (1983) suggereren dat de vrouwtjes de olie ook gebruiken om de broedcellen te bekleden, maar dit is sindsdien nooit bevestigd. De bij *Macropis*-soorten zwak ontwikkelde Dufourklier is mogelijk een aanwijzing voor een dergelijk gebruik van de olie; de uitscheidingen van deze klier worden door andere bijen onder andere gebruikt om de broedcellen te bekleden. Het ei ligt in de lengte op de voorkant van de pollenmassa. De larve eet het voedsel in twee weken op en spint daarna een cocon. Tegelijk met de start van het spinnen van de cocon scheidt de larve waterige ontlasting uit. De meeste ontlasting wordt echter afgescheiden voordat de larve de



Gewone slobkousbij *Macropis europaea*, vrouwtje op wederik.



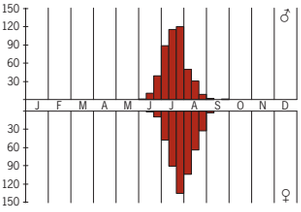
Macropis europaea gewone slobkousbij

TP

In het veld herkenbare zwarte, glanzende bij met haarbandjes op laatste achterlijfssegmenten, witte scheenbeharing en verbrede zwarte metatars aan achterpoot ('slobkous'). Lengte 8-9 mm.
In literatuur van vóór 1973 wordt deze soort vaak *Macropis labiata* genoemd.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Kazachstan. In Europa van Zuid-Noorwegen, Zweden en Finland tot in Noord-Portugal, Spanje, Italië en Griekenland, en van Engeland tot in Rusland. Een areaalkaart is te vinden in Michez & Patiny (2005).
In Nederland verspreid over nagenoeg het gehele land en lokaal talrijk. Of de soort werkelijk ontbreekt in de polders, zeeklei- en laagveengebieden is onduidelijk, omdat daar nauwelijks naar bijen wordt gezocht. Recent is de soort ook weer in het kustgebied aangetroffen, maar de populaties lijken daar tot op heden klein. Mogelijk heeft de aanplant en verwildering van puntwederik in stedelijke gebieden bijgedragen aan de westwaartse uitbreiding.



Macropis europaea

Habitat

Allerlei biotopen met natte terreindelen waar wederik in grote aantallen groeit, zoals greppels, taluds, oevers van wegen, sloten, beken, kanalen, plassen en uiterwaarden. Soms tot in de bebouwde kom.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als prepop in de cocon.
Mannetjes patrouilleren langs plantengroepen van wederik. De paring vindt plaats tijdens bloembezoek (LIEFTINCK 1957).
Nestelt in zelfgegraven holen in de grond die goed verborgen liggen. Bouwman (1920) vond een nest aan de rand van een voetpad in een laan met berkjes. Het bestond uit twee broedcellen op een diepte van ruim 10 cm. Malyshev (1929) vond vier broedcellen in een nest. Het nest was 3 cm diep met horizontale zijgangen van 1-4,5 cm naar de broedcellen. Lieftinck (1957) vond een nest met vier gangen die in verschillende richtingen bijna 20 cm onder de oppervlakte verliepen, waarvan er ten minste twee in een broedcel eindigden. De broedcellen worden bekleed met een groengele waterafstotende substantie en afgesloten met een spiraalvormig, gemetseld, concaaf deksel van kleiig zand. Larve en pop zijn beschreven door Rozen & McGinley (1974a).
Streng oligolectisch, gespecialiseerd op wederik. Bloembezoek van vrouwtjes voor stuifmeel en olie is in ons land beperkt tot drie soorten wederik. Op grote wederik zijn de meeste exemplaren waargenomen, gevolgd door moeraswederik. Tot op heden zijn slechts enkele waarnemingen bekend van bloembezoek van vrouwtjes op puntwederik. Bij de mannetjes zien we overigens eenzelfde patroon (zie ook MICHEZ & PATINY 2005, PETIT 1990). Deze wederiksoorten bevatten geen nectar en dus bezoeken de dieren ook voor hun eigen brandstof vele andere plantensoorten uit uiteenlopende families.
Lieftinck (1957) trof een groepje slapende mannetjes (ca.

rustfase ingaat en als de buitenste donkerbruine coconwand al gesponnen is. Van *Macropis europaea* en *M. nuda* zijn de larve en pop beschreven door McGinley (1989). De cocon van een Amerikaanse soort wordt beschreven door Rozen & Jacobson (1980). Deze bestaat uit drie lagen (twee lagen van zijde met daartussen een laag uitgesmeerde faeces), is aan de voorkant minder dicht gesponnen dan aan de achterzijde en de binnenste laag heeft een opening aan de voorkant. Deze opening dient waarschijnlijk voor de uitwisseling van zuurstof en koolzuurgas.
De koekoeksbij *Epeoloides coecutiens* is gekweekt uit de nesten van *Macropis fulvipes* (BOGUSCH 2005B).
Mannetjes en soms enkele vrouwtjes slapen vaak in groepen op wederik of andere planten in de buurt van de nestplaatsen.

20 mannetjes op 3-4 m²) op de knoppen van grote waterweegbree.
De koekoeksbij *Epeoloides coecutiens* is aangetroffen op de nestplaatsen van de gewone slobkousbij (STÖCKHERT 1933).

Macropis fulvipes bruine slobkousbij

TP

Zwarte, glanzende bij met haarbandjes op laatste achterlijfssegmenten, witte scheenbeharing en verbrede bruine metatars aan achterpoot ('slobkous'). Lijkt sterk op *Macropis europaea*, maar is iets groter en vrouwtje met metatars van achterpoot bruin behaard. Mannetje als *M. europaea*, maar labrum geheel wit. Lengte 9-10 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika (Algerije) en gematigde delen van Azië tot in Oost-Rusland. In Europa van Zuid-Finland (PEKKARINEN ET AL. 2003) tot aan de Middellandse Zee en van Nederland tot in Rusland. Een areaalkaart is te vinden in Michez & Patiny (2005).
In Nederland bekend van een zestal vindplaatsen in Noord-Brabant en Midden-Limburg uit de periode 1945-1993 en twee vindplaatsen in Zuid-Limburg (Camerich en Schin op Geul) in 2007.



Habitat

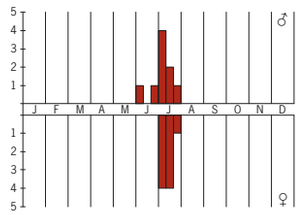
In Nederland langs taluds, greppels en bermen van weilanden en in de bebouwde kom. Steeds in de buurt van populaties van grote wederik. In Duitsland en Rusland vooral in bosgebieden (MALYSHEV 1929, WESTRICH 1989B). Aangepast maaibeheer is een van de belangrijkste maatregelen ter bescherming van deze soort.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als prepop in cocon. Weinig Nederlandse vliegtijdgegevens. Vliegt in het buitenland twee weken vroeger dan *Macropis europaea*. Rond eind mei verpopt de larve. Drie weken later vliegt het imago uit. Direct nadat de mannetjes en vrouwtjes voor het eerst uitvliegen voeden ze zich met stuifmeel. Pas twee of drie dagen later beginnen de vrouwtjes met het verzamelen van plantaardig voedsel voor de larven. Eerst verzamelen ze op een vijftal vluchten alleen olie, waarmee ze de broedcel bekleden, daarna volgt een zevental vluchten waarbij olie en pollen en ook nectar worden verzameld om de broedcel te bevoorraden. Om één broedcel te bevoorraden moesten de vrouwtjes, gehouden in een vangkooi, gemiddeld 12 verzamelvluchten maken waarbij ze in totaal 460 bloemen bezochten. Voor meer details, zie Schäffler & Dötterl (2011).
De mannetjes vormen vliegbanen langs de wederikplanten.
Het vrouwtje graaft zelf haar nest in de grond. Bij grotere dichtheden lijkt er een tendens te zijn om in groepjes van circa zeven exemplaren te nestelen (MALYSHEV 1929). De nesten bestaan uit een hoofdgang met 1-3 vertakkingen (lineair vertakt type) aan het eind waarvan een of twee broedcellen liggen. De broedcellen bevinden zich slechts op 2,5 cm onder de grond. Evenals bij *M. europaea* hebben ook de broedcellen van deze soort een olijfgroen, waterafstotend laagje aan de binnenkant van de wand (VOGEL 1986).
Het ei is boogvormig en ligt op het voorste deel van de ovale pollenbal. Nadat de larve het voedsel heeft opgegeten, poept ze halfvloeibare uitwerpselen. De donkerbuine cocon wordt kort beschreven en afgebeeld door Malyshev (1929).
Oligolectisch, gespecialiseerd op wederik. In ons land alleen waargenomen op grote wederik. Vliegt in Rusland op penningkruid en in Zuid-Duitsland lokaal op puntwederik in botanische tuinen (WESTRICH 1989B). Voor nectar worden andere planten bezocht. In Nederland werd een vrouwtje aangetroffen op wolfspoot en een mannetje op es (zie ook MICHEZ & PATINY 2005).
Een vrouwtje van de koekoeksbij *Epeoloides coecutiens* is gekweekt uit een broedcel van deze soort (BOGUSCH 2005B).



Bruine slobkousbij *Macropis fulvipes*, mannetje.



Macropis fulvipes

Megachile behangersbijen

HN

De grootste bij ter wereld behoort tot dit genus: *Megachile pluto* Smith, 1869 uit Indonesië, waarvan het vrouwtje 39 mm lang is (MICHENER 2007). De Nederlandse soorten zijn wat bescheidener van formaat, maar nog altijd robuust.
Gedrongen bouw, doordat achterlijf nauwelijks groter is dan borststuk. Voorvleugel met twee even grote submarginale cellen en ellipsvormige marginale cel. Tussen klauwtjes ontbreekt hechtlapje (arolium). Vrouwtjes met afgeplat achterlijf met buikschuier. Grote kaken, die veel soorten gebruiken om stukjes blad uit te snijden, waarmee broedcellen bekleed worden. Tijdens bloembezoek maken vrouwtjes zoemend geluid en houden hierbij op karakteristieke wijze achterlijf omhoog. Bij mannetjes van veel soorten zijn tarsen van poot 1 afgeplat en wit. Deze mannetjes hebben een tand ventraal aan basis van bovenkaak, die functie heeft bij de paring. Lengte 9-18 mm.

Taxonomie

Michener (2007) onderscheidt binnen het genus *Megachile* s.l. een drietal groepen: de *Megachile*-, *Creightonella*- en *Chalicodoma*-groep. Gonzalez (2008) beschouwt *Chalicodoma* als een apart genus, een opvatting die in dit boek gevolgd wordt.

Verspreiding

Alle werelddelen behalve Antarctica. Wereldwijd ongeveer 1100 soorten. In Europa circa 70 soorten, waarvan 13 in Nederland.

Levenswijze

De Nederlandse soorten hebben doorgaans één generatie, al komt in sommige populaties een gedeeltelijke of volledige tweede generatie voor. Mannetjes vliegen eerder dan vrouwtjes.
De levenscyclus van *Megachile rotundata* dient hier als voorbeeld voor die van de Europese soorten. Van deze van oorsprong mediterrane soort en zijn broedparasiet *Coelioxys rufocaudata* is veel bekend omdat de soort gekweekt wordt als belangrijke bestuiver van luzerne (DORN & WEBER 1988).
Het eistadium (eind mei-begin juni) duurt twee tot vier dagen. Het eerste larvenstadium heeft een afgeplatte vorm en drijft op de nectar, boven in de cel. In de daaropvolgende tien dagen vinden vier vervellingen plaats en ontstaat het vijfde larvenstadium. Dit eet de rest van het voedsel op, leegt vervolgens zijn darmen en spint een cocon. Vanaf het uitkomen van het ei zijn nu ongeveer drie weken verlopen. Het is nu eind juli/begin augustus en de volgroeide larve (prepop) in de cocon gaat in diapauze. In het voorjaar van het volgende jaar vervelt de prepop en ontstaat de pop. Deze is eerst wit en wordt geleidelijk helemaal zwart. Dit stadium duurt één tot twee weken. Na het ontpoppen blijft de volwassen bij nog enige dagen in de cocon voordat hij zich een weg naar buiten bijt met zijn sterke kaken. De voorste nestcellen leveren mannetjes, die eerder uitkomen dan de vrouwtjes (DORN & WEBER 1988).
De levensduur van *Megachile*-mannetjes is geschat op drie tot zeven weken en die van vrouwtjes op vijf tot 12 weken (MÜLLER ET AL. 1996). Michener (1953b) meldt voor een mannetje van de Noord-Amerikaanse *M. brevis* Say, 1837 een levensduur van drie weken. Holm & Skou (1972) geven de sex-ratio's van uitgekweekte exemplaren van *M. centuncularis*, *M. leachella*, *M. rotundata* en *M. willughbiella*: er komen zeker driemaal zoveel mannetjes als vrouwtjes uit de nesten.
Het mannetje patrouilleert, meteen na het uitkomen, langs een vaste route tussen verschillende planten die door vrouwtjes bezocht worden. Komt het mannetje in contact met een vrouwtje dan pakt hij met zijn voorpoten haar kop vast. Hij fixeert de kop van het vrouwtje door de uitsteeksels op zijn voorheupen onder de achterrand van haar kop te brengen. Vervolgens brengt hij met behulp van de kaken de scapus (eerste antennelid) van iedere antenne van het vrouwtje in een klem, gevormd door een ventrale tand van de bovenkaak en de wang. Hierdoor komen de tarsen van zijn voorpoten, die geurklieren bevatten, in contact met de antennen van het vrouwtje (zie figuur). De rol van de geurklieren bij de paring is overigens niet duidelijk. De mannetjes van veel *Megachile*-soorten hebben voorpoten met verbrede tarsen. De randen daarvan dragen vaak een band van lange haren. Deze tarsharen bedekken tijdens de paring de ogen van het vrouwtje. De middelste poten omvatten het borststuk van het vrouwtje en met zijn achterpoten trekt hij haar achterlijf omhoog om haar te penetreren. Hierbij beweegt hij zijn antennen ritmisch van voor naar achter en vibreert met zijn vleugels. Als het vrouwtje wil paren steekt zij haar angel uit, waardoor de geslachtsopening vrij komt. Tijdens de inseminatie trekt het achterlijf van het mannetje ritmisch samen, zijn antennen bewegen nu zijwaarts en hij brengt een geluid voort, waarschijnlijk door zijn achterlijf samen te trekken. Het vrouwtje beëindigt de paring en staat hierna geen paringen meer toe. Het mannetje probeert met meerdere vrouwtjes te paren (DORN & WEBER 1988, WITTMANN & BLOCHSTEIN 1995).
Megachile-soorten nestelen solitair. Er zijn geen nestaggregaties bekend. Na de paring zoekt het vrouwtje een geschikte nestplaats. Dat kan bijvoorbeeld een stukje open grond zijn (*M. leachella*), een holle plantenstengel, een kevergang in het hout of een gang in een kunstnest (*M. willughbiella*). Soorten die hun nesten in stengels en gangen in hout maken (*M. ligniseca*), maken lineaire nesten. Soorten die (soms) in de grond nestelen, maken vaak een vertakt lineair nest, dat uit twee takken bestaat (*M. centuncularis*, *M. maritima).* Bij soorten die in bestaande holten hun nest maken onderzoekt het vrouwtje eerst de gang of holte. Daarna sleept ze heen en weer lopend met haar angel langs de wand, waarschijnlijk om een geurspoor aan te brengen. Als de gang te breed is gaat het vrouwtje deze vernauwen met behulp van losse stukjes blad (MICHENER 1953B, WALRECHT 1959). Na een paar oriëntatievluchten gaat ze op zoek naar bladeren van bijvoorbeeld roos of luzerne om nestmateriaal te verzamelen. Zij gaat op de bladrand zitten en snijdt met haar kaken rondom zichzelf een halve cirkel in het blad. Terwijl ze dat doet, rolt ze met haar voor- en middenpoten het loskomende stuk blad op en klemt het onder haar lichaam. Dan maakt ze het laatste stukje van het blad los en vliegt weg. Een vrouwtje haalt al haar nestmateriaal vermoedelijk van hetzelfde groepje planten (MICHENER 1953B).

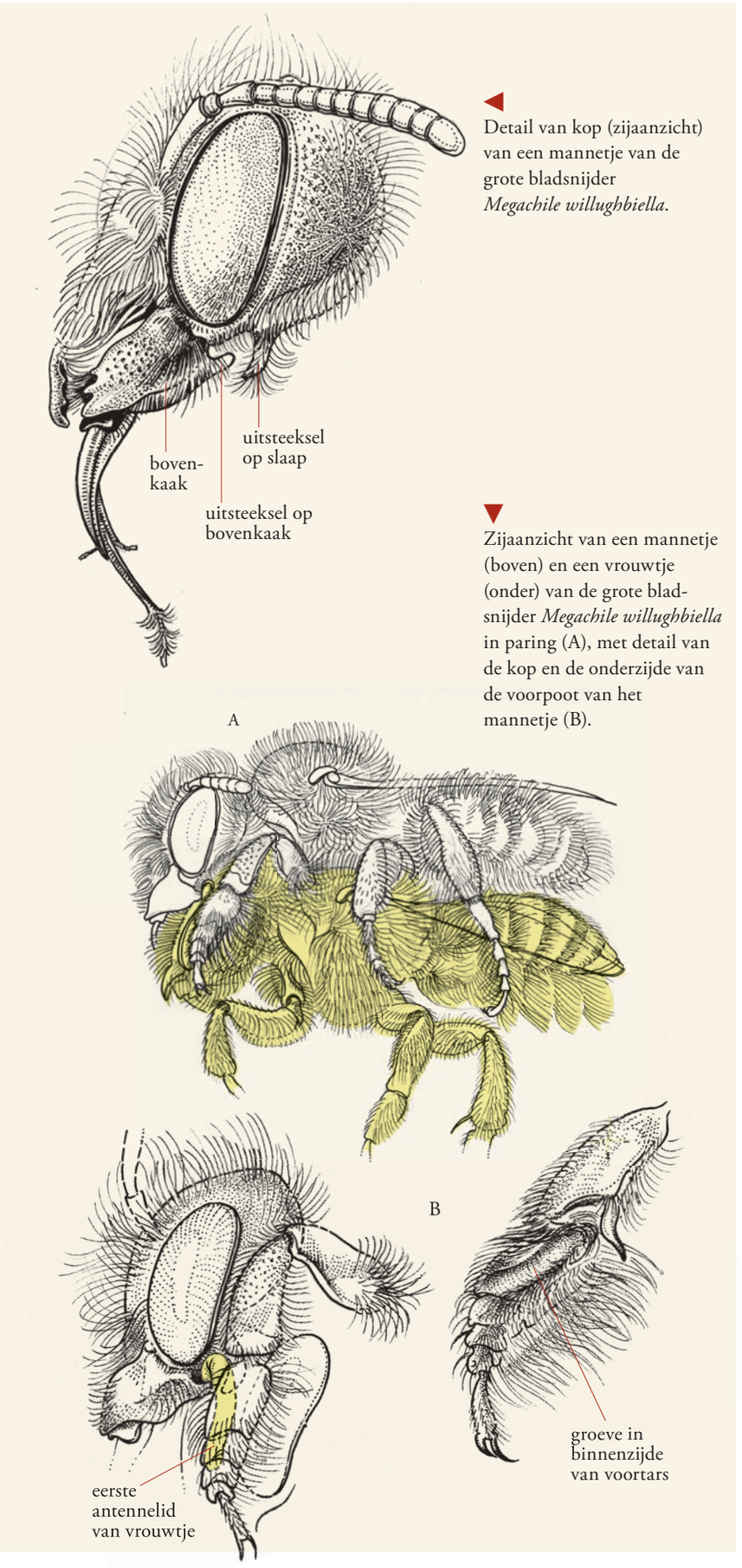
Wanneer de diameter van de nestgang groot genoeg is, begint het vrouwtje met de aanleg van een cel. Ze plaatst nu het bladstukje in de gang langs de wand, zodanig dat het deel dat naar het einde van de gang gericht is knikt en de bodem van de cel gaat vormen. Het volgende stukje wordt met behulp van speeksel en bladvocht aan het vorige geplakt. Als de cel klaar is, gaat het vrouwtje deze vullen met stuifmeel en nectar. Met haar laatste vlucht neemt ze alleen nectar mee. Ze spuwt dat op de stuifmeel-nectarvoorraad en legt haar ei op het laagje nectar. Ze sluit de cel af met een aantal cirkelvormige bladstukjes en begint aan de bouw van een nieuwe cel, boven op de oude. In de eerste cellen (achter in het nest) legt ze meestal bevruchte eieren, die zich ontwikkelen tot vrouwtjes. In de laatste cellen (bij de ingang) legt ze onbevruchte eieren, waaruit mannetjes ontstaan. Het nest wordt ten slotte met aarde of met een stevige prop gekauwd plantenmateriaal afgesloten (DORN & WEBER 1988). Een nest kan 2-10 cellen bevatten.

Megachile-vrouwtjes zijn buikverzamelaars en zijn over het algemeen polylectisch. Michener (1953b) onderscheidt voor *M. brevis* twee biotopen: een nectarbiotoop met bloemen die alleen als nectarbron dienen, en een nestbiotoop. De nectarbiotoop wordt vooral bezocht door de mannetjes, de tweede door de vrouwtjes. De nestbiotoop biedt niet alleen nestplaatsen, maar ook planten die pollen en nectar leveren.

Het mannetje bezoekt alle bloemen waaruit nectar te halen is. Het vrouwtje is kieskeuriger: veel soorten hebben een voorkeur voor vlinderbloemen om stuifmeel en nectar te verzamelen. Bij vlinderbloemen liggen stamper en meeldraden opgesloten in twee bloembladen. Pas als op die bladen kracht wordt uitgeoefend, bijvoorbeeld door een nectar zuigende bij – die dus een redelijk formaat moet hebben – springen de meeldraden en de stamper tevoorschijn en komt het stuifmeel terecht op de onderzijde en de kop van de bij. De bij veegt het stuifmeel met de voorpoten van haar kop en brengt dit via de midden- en achterpoten in de buikschuier. Tijdens dit proces gaat het achterlijf regelmatig omhoog. Het vullen van de buikschuier gebeurt van achter naar voren (MICHENER 1953B). Westerkamp (1977) beschrijft voor *M. centuncularis*, *M. maritima* en *M. willughbiella* een andere vorm van stuifmeel verzamelen, die in klokjes wordt toegepast: het vrouwtje veegt met haar buikschuier langs de stijl waarop het stuifmeel van de klokjesbloem inmiddels terecht is gekomen (meeldraden zijn eerder rijp); het stuifmeel aan de andere kant van de stijl veegt ze met haar achterpoten bijeen en brengt dat in haar buikschuier. Bij deze *Megachile*-soorten vult de buikschuier zich van voor naar achter met stuifmeel.

Broedparasieten als kegelbijen *Coelioxys* en knotswespen van het genus *Sapyga* hebben het voorzien op de voedselvoorraad in de cellen. De larve van de mierkever *Trichodes apiarius*, de 'bijenwolf', is een predator van de bijenlarven (MÜLLER ET AL. 1997) en eet ook de voedselvoorraden op. Als parasitoïden zijn bekend de bronswespen *Melittobia acasta* (DOROSHINA 1989, 1990), *Monodontomerus* (MÜLLER ET AL. 1997, ZEROVA & STOLBOV 1986), *Pteromalus* en *Leucospis* (MÜLLER ET AL. 1997, PEETERS & KUPER 2006) en wolzwevers.

Met name *Megachile rotundata* wordt gekweekt en wereldwijd verhandeld om als bestuiver van luzerne te dienen. In



◀ Detail van kop (zijaanzicht) van een mannetje van de grote bladsnijder *Megachile willughbiella*.

▼ Zijaanzicht van een mannetje (boven) en een vrouwtje (onder) van de grote bladsnijder *Megachile willughbiella* in paring (A), met detail van de kop en de onderzijde van de voorpoot van het mannetje (B).

Rusland worden ook *M. centuncularis* (DOROSHINA 1989, ROMASENKO 1983B) en *M. willughbiella* (BODNARCHOEK ET AL. 1988) gebruikt als bestuivers. Tuiniers kunnen soorten van dit genus lokken door het planten van bijvoorbeeld klokjes, vlinder- en lipbloemen en door het ophangen van kunstnesten.
Bij bijenvriendelijk natuurbeheer moet rekening gehouden worden met de nestelwijzen van de soorten uit dit genus. Dode plantenstengels kunnen nesten bevatten, dus deze moeten zo veel mogelijk blijven staan of liggen. Ook levende stengels van met name distels kunnen bewoond zijn. De nesten van de in de grond nestelende soorten liggen vrij dicht aan het oppervlak. Bij het plaggen van heidevelden dient men de nestplekken te ontzien.

Megachile alpicola
bergbehangersbij

HN

Tarsleden roodbruin. Vrouwtje met opgerichte zwarte haren op tergiet 6, sterniet 2-5 rood behaard, sterniet 6 zwart behaard. Mannetje met normale voortars, tergiet 6 met gave rand. Vrouwtje in het veld te verwarren met *M. centuncularis*, maar daarvan te onderscheiden aan zwarte behaaring van sterniet 5-6 (rood bij *M. centuncularis*). Lengte vrouwtje 10 mm, mannetje 7,5-9 mm.

Verspreiding
Noord-, Midden- en West-Europa tot in Centraal-Azië.
In Nederland was de soort bekend van de hogere zandgronden, het rivierengebied en een waarneming uit de duinen. Tegenwoordig komt ze alleen nog in Midden- en Zuid-Limburg voor en mogelijk nog in Drenthe.

Habitat
De soort heeft een voorkeur voor kapvlakten en bosranden. Ze komt ook in de stedelijke omgeving voor (BRECHTEL 1986, DORN & WEBER 1988, WESTRICH 1989B).

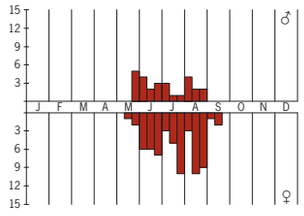
Levenswijze
Twee generaties. Mannetjes vliegen eerder dan vrouwtjes. De tweede generatie kan overwinteren als prepop (BRECHTEL 1986, WESTRICH 1989B).
Nestelt solitair. Het lineaire nest wordt aangelegd in bestaande holten, zoals gangen in hout en kunstnesten. De wanden van de broedcellen bestaan uit stukjes blad en de nestafsluiting is een plug van hetzelfde blad (BANASZAK & ROMASENKO 1998). De nestgang heeft een diameter van 5 mm. Eerst maakt het vrouwtje een eindwand van een paar ronde stukjes blad met een diameter van 5 mm. De wand van de cel bestaat uit twee tot drie langwerpige stukjes en de broedcelsluiting bestaat weer uit een paar ronde stukjes blad. Een nest bevat een tot vier geproviandeerde cellen. Na de laatste cel wordt een lengte van 10-15 mm opgevuld met trechtervormige stukjes blad en ten slotte sluit het vrouwtje het nest af met een 1 mm dikke wand van gekauwd plantaardig materiaal (BRECHTEL 1986).
Polylectisch op composieten, lipbloemen, vlinderbloemen en weegbreeachtigen (WESTRICH 1989B).
Als broedparasiet is *Coelioxys inermis* bekend (BLÜTHGEN 1925, WESTRICH 1989B).

Megachile analis
ericabij

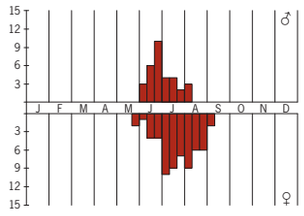
HN

Vrouwtje met tergiet 1-2 lang behaard, tergiet 6 wit viltig behaard; randen van tergieten zonder lichte haarbanden of -vlekken; scutellum in midden met bobbel; sterniet 2-4 rood behaard, sterniet 5-6 zwart behaard. Mannetje met voortars normaal gevormd, wit of geel van kleur. Romasenko (1989) beschrijft de bouw van de prepop. Lengte vrouwtje 10-12 mm, mannetje 10-11 mm.

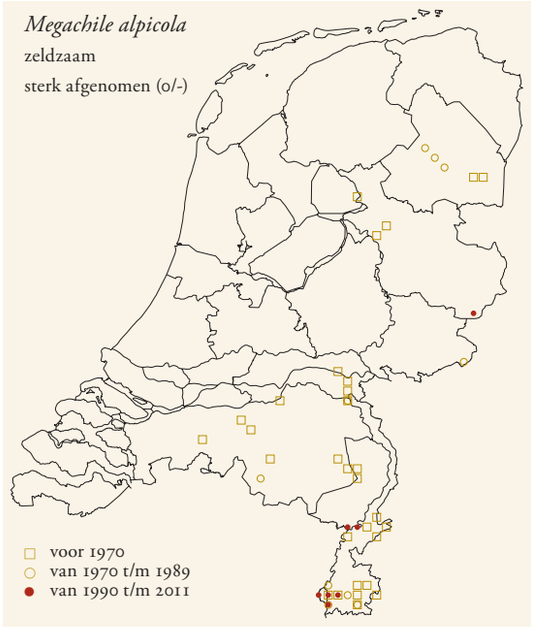
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië en de bergen van Sachalin. In Europa vooral in Noord- en West-Europa, in Midden- en Zuid-Europa alleen in ge-

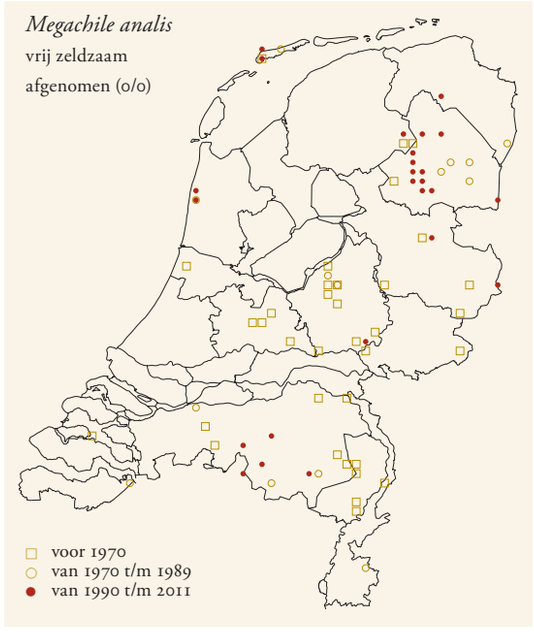


Megachile alpicola



Megachile analis





bergten (AMIET ET AL. 2004, DORN &WEBER 1988, ROMASENKO 1989, WESTRICH 1989B).
In Nederland op de hogere zandgronden en in de kalkarme duinen.

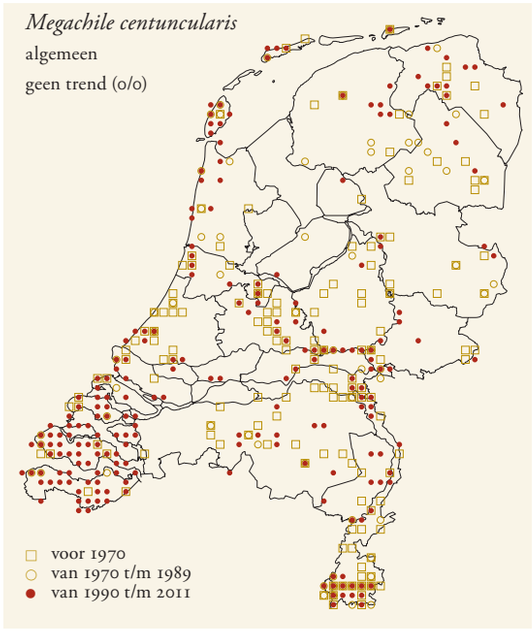
Habitat
Hoogveen en natte heide.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Nestelt solitair. Het vrouwtje graaft een nest in zandgrond, bijvoorbeeld in zandpaden of onder stenen (AMIET ET AL. 2004), of kiest een bestaande holte voor haar nest. Het gegraven lineaire nest loopt parallel aan het oppervlak op 2,5-5 cm diepte en bevat twee tot vijf cellen. De broedcelbekleding bestaat uit berken-, eiken- of rozenblad of berkenbast. De broedcel heeft een diameter van 6-8 mm en een lengte van 11-15 mm. Na de laatste aangelegde cel vult het vrouwtje de rest van de gang op met klei, zand of stukjes blad en bast (BANASZAK & ROMASENKO 1998, ROMASENKO 1989).
Polylectisch op klokjesachtigen, vlinderbloemen en in Nederland heiachtigen, vooral gewone dophei (BENNO 1952B; databestand EIS-Nederland). Haeseler (1980) meldt nectarroof bij dophei door zowel mannetjes als vrouwtjes.
Waarschijnlijk is *Coelioxys conica* een broedparasiet: deze soort is op dezelfde tijd en plaats waargenomen als *M. analis* (VAN DE NIEUWEGIESSEN 1997).

Megachile centuncularis tuinbladsnijder

HN

Vrouwtje met opgerichte haren op tergiet 6 en geheel rode buikschuier, zelden sterniet 6 zwart behaard. Mannetje met normaal gevormde, donkere voortars; rand van tergiet 6 in midden met zwakke inkeping. Lengte vrouwtje 9-12 mm, mannetje 8-11 mm.



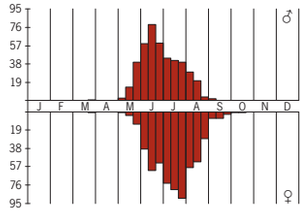


Een vrouwtje van de tuinbladsnijder *Megachile centuncularis* komt, beladen met stuifmeel in haar buikschuier, op de opening van haar nest aanvliegen.

Verspreiding
Europa, Centraal-Azië en Noord-Amerika. (AMIET ET AL. 2004). De soort komt verspreid over heel Nederland voor, vooral in dorpen en steden.

Habitat
Kapvlakten, bosranden en stedelijke omgeving.

Levenswijze
In Nederland één generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. In het Duitse Baden-Württemberg is sprake van een gedeeltelijke tweede generatie (WESTRICH 1989B) en in Oekraïne van twee generaties, de eerste van eind mei tot en met juli en de tweede van juli tot en met begin september (ROMASENKO 1983B). In een laboratorium in Oekraïne bij een temperatuur van 22ºC duurde de prepopfase 7-13 dagen en het popstadium acht dagen (ROMANSENKO 1983B). Waarschijnlijk overwintert het imago in dat land in de cocon. De cocon is ovaal, met een afgeplatte top, bruin, perkamentachtig en bedekt met grijze uitwerpselen (BANASZAK & ROMASENKO 1998). In onze streken is de prepop het overwinteringsstadium. Raw (1988) schat de tijd dat de mannetjes actief zijn op gemiddeld drie weken; voor de vrouwtjes is dat zeven weken.
Nestelt solitair, mogelijk soms in aggregaties. Het lineaire nest wordt gemaakt in allerlei holten, in dode stengels en takken, in de grond en in kunstnesten. In kunstnesten heeft ze een voorkeur voor gangen met een diameter van 6 mm (HOLM & SKOU 1972). Benno (1952b) zag vrouwtjes een nestgang uitgraven tussen stenen van een plaveisel. Het broedcelmateriaal bestaat uit zowel boomblad – bij voorkeur jong – als blad van kruiden. Een Engels vrouwtje had een duidelijke voorkeur voor rozenblad, tot verdriet van de tuinier (BALDOCK 2008). De ruimte tussen de laatste cel en de sluitprop wordt opgevuld met stukjes blad. De prop zelf bestaat uit een aantal ronde stukjes aan elkaar gekit blad.
Per nest maakt het vrouwtje twee tot 15 cellen met een diameter van 5-6 mm en een lengte van 12-13 mm (BANASZAK & ROMASENKO 1998, RAW 1988). Uit de achterste cellen komen



Megachile centuncularis

vrouwtjes, uit de voorste mannetjes. Het vrouwtje is actief in de periode 8.00-19.00 u. Per dag produceert ze één cel met proviand en ei (RAW 1988). Ze herkent haar nest aan de geur ervan (RAW 1992).
Polylectisch, op uiteenlopende plantenfamilies, zowel op inheemse als gekweekte soorten.
De knotswesp *Sapyga quinquepunctata* is zeker een broedparasiet. Hetzelfde geldt voor *Coelioxys elongata* en *C. inermis* en zeer waarschijnlijk voor *C. mandibularis* (ROMASENKO 1983B). De bronswespen *Melittobia acasta*, *Melittobia chalybii*, *Monodontomerus laticornis* en *Monodontomerus montivagus*, zijn parasitoïden van de bijenlarve (BALASZAK & ROMASENKO 1998, DOROSHINA 1989, 1990, ZEROVA & STOLBOV 1986). Hiervan is alleen *M. acasta* uit Nederland bekend.

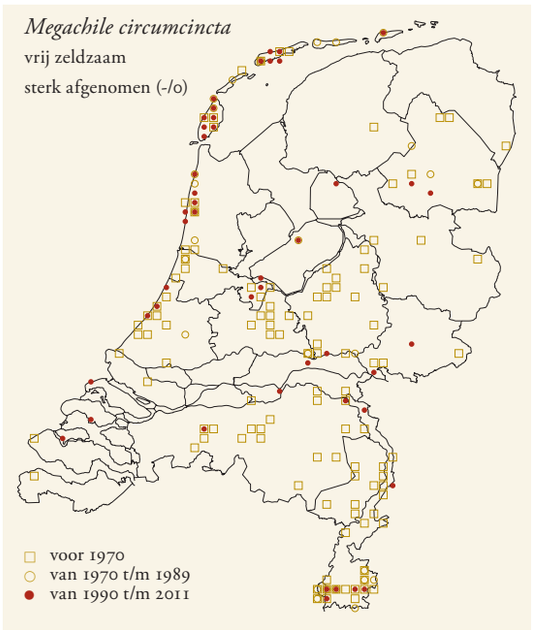
Megachile circumcincta ruige behangersbij

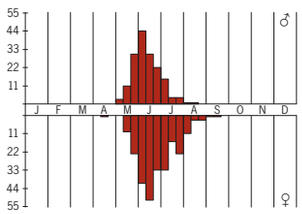
HN

Vrouwtje met donkere haren op voorhoofd en zonder bobbel op scutellum, lijkt verder sterk op *Megachile analis*. Mannetje: lid 1-4 van voortars afgeplat, hartvormig en wit; laatste antennelid verbreed en rond. Lengte vrouwtje 12-14, mannetje 11-13 mm.

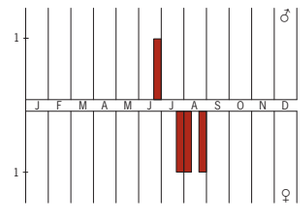
Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië tot in Mongolië (AMIET ET AL. 2004). In Europa vooral in het noorden en midden, in Zuid-Europa alleen in de bergen (WESTRICH 1989B).
In Nederland vroeger op alle zandgronden maar tegenwoordig vrijwel beperkt tot de kustduinen en het heuvelland.





Megachile circumcincta



Megachile genalis

Habitat

Droge graslanden (WESTRICH 1989B).

Levenswijze

Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Nestelt solitair. Het lineaire, vertakte nest wordt gemaakt in de bodem of in steile zand- of leemwandjes, ook wel in dood hout. Het vrouwtje gebruikt het blad van berk en wegedoorn voor de bouw van de nestcellen.
De bij graaft eerst een 3-5 cm lange gang schuin de grond in. Aan het einde van de gang graaft ze een horizontale gang, legt daarin 3-4 cellen aan en sluit de gang af met grond. Daarna graaft ze een tweede horizontale gang, vult ook deze met cellen en sluit de gang af. Beide gangen vormen een hoek van 60° en liggen 2-3 cm onder het oppervlak (BENNO 1945).
Polylectisch op klokjes, lipbloemen, ruwbladigen en vlinderbloemen. In Nederland wordt ze vooral op blauwe lupine en rolklaver aangetroffen (BENNO 1952B, databestand EIS-Nederland).
Coelioxys conica en *C. mandibularis* zijn waarschijnlijk broedparasiet. Ook *C. elongata* en *C. rufescens* komen in aanmerking (EDWARDS & ROY 2009).

Megachile genalis dikbekbehangersbij

HN

Kaken zeer breed en aan basis opgezwollen, bij vrouwtje met flinke knobbel. Tergiet 1-3 alleen opzij met witte haren. Vrouwtje met buikschuier rood; tergiet 4 met volledige haarband. Lengte vrouwtje 14 mm, mannetje 11-13 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië, oostelijk tot in Japan. In Europa voornamelijk in het midden en zuiden (AMIET ET AL. 2004).



In Nederland bekend van drie vrouwtjes uit Limburg in 1992, 2006 en 2009. Het lijkt erop dat de soort zich in ons land gevestigd heeft.

Habitat

Droog grasland (DORN & WEBER 1988), aan de rand van een rivierbos en ruderaal terrein (SCHWEITZER 2002, WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen waarschijnlijk eerder dan vrouwtjes. In Duitsland vliegt de soort van juni tot en met augustus (DORN & WEBER 1988).
Nestelt solitair. Het lineaire nest wordt gemaakt in stengels van kale jonker, kogeldistel en ui. Het vrouwtje gebruikt onder andere braambladeren voor de nestbouw. Ruhnke (1998, 2000) onderzocht in Duitsland in de omgeving van Halle/Saale circa 40 nesten. De bij kiest daar vooral levende, rechte, merghoudende stengels van beklierde kogeldistel. Zij knaagt van opzij een ovaal vlieggat in de stengel, dat 24-110 cm boven de grond ligt. Van daaruit knaagt ze eerst een gang naar beneden en dan één naar boven. Het merg wordt afgevoerd. Een paar nesten hadden alleen een gang naar beneden en enkele alleen een gang naar boven. Als de gang klaar is bouwt de bij eerst een paar cellen in de bovenste gang, daarna in de onderste gang. De gang is gemiddeld 29 cm lang en bevat gemiddeld 12 cellen. Als de bij klaar is met de cellen knaagt ze rond het vlieggat nog wat merg weg en daarmee sluit ze de onderste gang af. Het vrouwtje produceert per dag gemiddeld anderhalve cel. Balaszak & Romasenko (1998) vonden een tot 15 cellen per nest. De diameter van de cellen is 10-11 mm, de lengte 17-18 mm. De plug waarmee het nest wordt afgesloten bestaat uit vijf tot zes ronde stukjes blad.
Waarschijnlijk oligolectisch op composieten (RUHNKE 1998), vooral distels (CELARY & WIŚNIOWSKI 2002), bijvoorbeeld kale jonker (Schweitzer 2002) of speerdistel, zoals het vrouwtje uit Thorn (LI). Het vrouwtje van de Sint Pietersberg werd gevangen op beemdkroon.
Ruhnke (1998) noemt als belangrijkste parasiet een halmvlieg uit het genus *Lasiamba*. Dit is opmerkelijk, want de larven van de meeste soorten halmvliegen leven in stengels en voeden zich met plantaardig weefsel. Mogelijk verstoren de larven de nesten van *M. genalis* slechts, en is van parasitisme geen sprake. De blaaskopvlieg *Physocephala vittata* is een parasitoïd van de volwassen bij. Parasitoïden van de larven zijn de bronswesp *Melittobia acasta* en de sluipwespen *Aritranis explorator*, *A. fugitivus* en *Exeristes roborator*. Mogelijke broedparasieten zijn *Coelioxys inermis* en *C. mandibularis*.

Megachile lagopoda grote behangersbij

IR

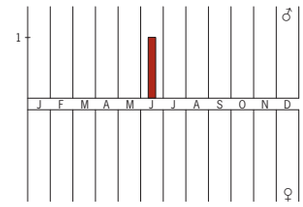
Grootste behangersbij in onze regio. Vrouwtje met fluweelachtig behaard borststuk en smalle haarbandjes op tergieten; beharing grotendeels geelbruin; scopa rood, op laatste sternieten geheel of gedeeltelijk zwart. Mannetje met sterk verbrede witte voortarsen en verdikte, kromme achterschenen. Lijkt in beide seksen sterk op *Megachile maritima.* Bij vrouwtje *M. lagopoda* is tergiet 6 echter aanliggend behaard (bij *M. maritima* afstaand), bij mannetje is lange beharing aan binnenzijde van voortarsen voor ongeveer helft zwart (bij *M. maritima* vrijwel geheel wit). Daarnaast zijn bij mannetje kaken geheel zwart in plaats van gedeeltelijk geelbruin. Lengte 14-18 mm.

Verspreiding
Europa met uitzondering van de Britse Eilanden en Noord-Scandinavië, Noord-Afrika, gematigd Azië met inbegrip van Japan. Met uitzondering van het zuiden momenteel in geheel Europa uitgesproken zeldzaam en sterk achteruitgegaan (NILSSON 2010, RASMONT ET AL. 1993, WESTRICH ET AL. 2008). Uit Noordrijn-Westfalen en België zijn respectievelijk geen (ESSER ET AL. 2010) en nagenoeg geen recente waarnemingen bekend.
In Nederland slechts met zekerheid waargenomen in 2011 (een mannetje in Gronsveld (LI)). Mogelijk betreft dit een zwervend of versleept exemplaar, maar tegelijkertijd is het opmerkelijk dat de soort niet eerder in ons land is aangetroffen. Zo is er een redelijk aantal Belgische waarnemingen met een duidelijke concentratie rond het Maasdal tot aan de Nederlandse grens. Ook uit de aan Limburg grenzende Duitse deelstaat Noordrijn-Westfalen zijn enkele waarnemingen bekend. Overigens meende Ritsema de soort reeds in 1881 in Valkenburg (LI) te hebben verzameld (ANONYMUS 1882), maar volgens Van der Zanden (1982) hebben alle oudere meldingen betrekking op *Megachile maritima*. Dit laatste blijft opmerkelijk gezien het areaal van *M. lagopoda* en het feit dat Ritsema al bekend was met *M. maritima* voor zijn vermeende *M. lagopoda*-vangst (RITSEMA 1879). Het lijkt verstandig om het oude binnenlandse materiaal van *M. maritima* nogmaals grondig te controleren. Het nagenoeg ontbreken van recente waarnemingen uit aangrenzend Duitsland en België maakt het verschijnen van *M. lagopoda* in Nederland des te opmerkelijker.



Habitat
Warme en droge gebieden. In Midden- en West-Europa relatief veel aangetroffen in groeven en langs wijngaarden, maar ook wel in stedelijk gebied, op braakliggende, ruderale terreinen en droge graslanden (BELLMANN 1998, HAUSL-HOFSTÄTTER 2007, NILSSON 2010, WESTRICH 1989B).

Levenswijze
Eén generatie. Vliegt in Duitsland en Zwitserland van juni tot augustus (AMIET ET AL. 2004, WESTRICH 1989B).



Megachile lagopoda

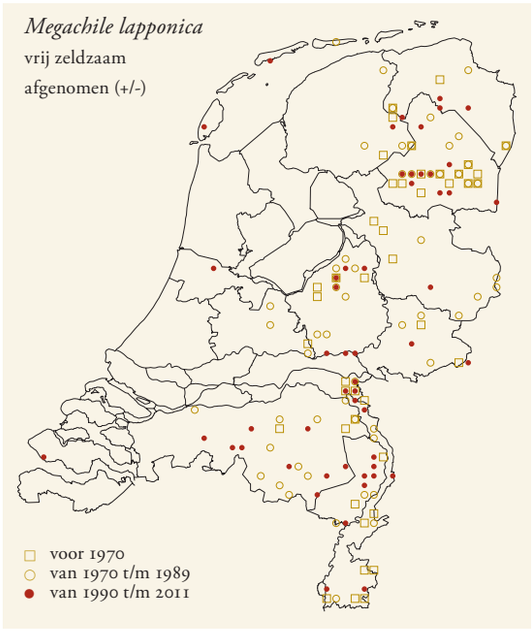
Nesten worden aangelegd in de grond in zelfgegraven gangen of in bestaande holten (NIEMELÄ 1936, NILSSON 2010). Het nest is lineair of lineair vertakt met twee tot 12 broedcellen per nest. De individuele broedcellen zijn 12-14 mm lang, 6-8 mm breed en geheel omkleed met in de omgeving verzamelde stukjes blad. De nestafsluiting bestaat uit een prop van 10-15 bladstukjes die aan de randen aan elkaar zijn gekleefd (BANASZAK & ROMASENKO 2001).
Polylectisch, maar hoofdzakelijk op composieten, met name distels en knoopkruid (BANASZAK & ROMASENKO 2001, NILSSON 2010, WESTRICH 1989B). De achteruitgang in Zweden wordt zelfs direct in verband gebracht met het grootschalig verdwijnen van knoopkruidrijke begroeiingen (NILSSON 2010). Het Nederlandse mannetje werd waargenomen op beemdkroon. Omdat *M. lagopoda* relatief vaak in ruderale, tijdelijke successiestadia wordt aangetroffen, vermoedt Nilsson (2010) dat de soort vrij gemakkelijk nieuwe leefgebieden koloniseert. Afstanden tot 10 km zouden gemakkelijk overbrugbaar zijn.
Koekoeksbijen zijn *Coelioxys conoidea* en *C. obtusispina* Thomson, 1872 (niet in Nederland) (BANASZAK & ROMASENKO 2001, NILSSON 2010, WESTRICH 1989B). De laatste soort is binnen Europa alleen uit Zweden bekend. Doronin (1996) meldt op basis van kweekgegevens dat de goudwesp *Hedychridium coriaceum* eveneens als parasiet optreedt.

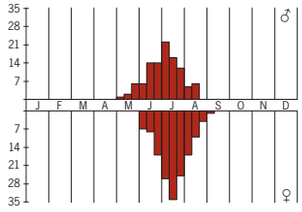
Megachile lapponica
Lapse behangersbij

HN

Vrouwtje met stompe buitenste spoor van achterscheen; tergiet 6 zwart behaard en met enige opstaande haren. Mannetje met tergiet 6 dun, licht behaard; achterrand in midden hoekig uitgesneden. Ten minste tarsleden 3-5 van alle poten lichtbruin doorschijnend. Lengte vrouwtje 10-12 mm, mannetje 9-11 mm.

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Kamtsjatka en Japan. In Europa beperkt tot de noordelijke helft (PETIT 2002, WESTRICH 1989B).
In Nederland is de soort sinds 1958 bekend. Ze heeft zich gevestigd op de hogere zandgronden en op enkele plaatsen in de duinen.





Megachile lapponica

Habitat
Arme bossen en kapvlakten, ruderale terreinen.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Nestelt solitair. Het nest wordt gemaakt in bestaande gangen in paaltjes, dennenstammen en kunstmatige nestblokken. Voor de broedcelbouw worden stukjes blad van wilgenroosje gebruikt (VEGTER 1961). De stukjes blad worden vooral uit de bovenste bladeren gesneden; dit gebeurt in vier tot vijf seconden. Het nest wordt afgesloten met stukjes schors (PETIT 2002). De afstand tussen het nest en groeiplaatsen van wilgenroosje is 100-250 m (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002). Het vrouwtje doet in Zuid-Rusland 4-7 minuten over het verzamelen van een portie stuifmeel (ROMANKOV & ROMANKOVA 1998).
Oligolectisch. Het vrouwtje heeft een duidelijke voorkeur voor wilgenroosje, al bezoekt zij ook andere planten, zoals klaver en rolklaver (PETIT 2002; databestand EIS-Nederland). Mogelijk heeft de binding van *M. lapponica* aan wilgenroosje vooral te maken met de zachte, makkelijk snijdbare bladeren van deze plant (PETIT 2002).
Coelioxys inermis is zeer waarschijnlijk een broedparasiet (LEFEBER 1979A). Deze soort wordt gezien bij wilgenroosjes waar *M. lapponica* stukjes blad, nectar en stuifmeel haalt (PETIT 2002).

Megachile leachella
zilveren fluitje

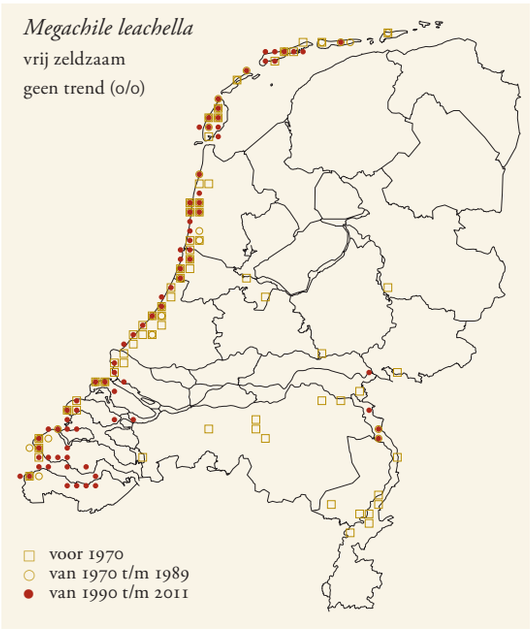
HN

Vrouwtje met witte buikschuier; achterranden van tergiet 3-4 niet dicht bestippeld; tergiet 6 heeft basaal twee witte viltvlekken. Mannetje met tarsleden 2-5 van voorpoot bruin en normaal van vorm; tergiet 6 dicht, witviltig behaard en achterrand met tanden. Te verwarren met *Megachile pilidens*; bij vrouwtje van die soort zijn achterranden van tergieten 3-4 dicht bestippeld; bij mannetje *M. pilidens* zijn tarsleden 2-5 van voorpoot geelwit (PEETERS ET AL. 2006). Lengte vrouwtje 10-11 mm, mannetje 8-10 mm.
Vanwege de hoge zoemtoon van het vrouwtje noemde Jac. P. Thijsse deze soort het zilveren fluitje.

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika. In Europa van Zuid-Zweden tot in het noordelijk deel van Midden-Europa. In West-Europa vooral aan de kust (DORN & WEBER 1988).
In Nederland vooral in de duinen; in het zuiden in het rivierengebied en op de hogere zandgronden.

Habitat
Droog duingrasland en stuifzandgebieden.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Het overwinteringsstadium is de prepop (WESTRICH





Zilveren fluitje
Megachile leachella, vrouwtje slepend met een stukje blad voor de bekleding van haar nest.

1989B). De ovale cocon is perkamentachtig, bruinpaars, met een platte top en van buiten bedekt met een dunne laag uitwerpselen van de larve (BANASZAK & ROMASENKO 1998).
Nestelt solitair, soms in grote aggregaties van circa 1000 individuen (BALDOCK 2008). Het vrouwtje kiest als nestplaats bestaande holten, zoals gangen in hout of holle stengels, of ze graaft zelf het nest in weinig begroeide zandgrond, bijvoorbeeld in een verticale wand. Het is een lineair of vertakt lineair nest met 1-5 cellen van 4-5 mm doorsnede en 10-15 mm lengte. De wand van de broedcel bestaat bijvoorbeeld uit berkenblad. Holm & Skou (1972) melden als nestmateriaal bladstukjes van iep, sering, goudenregen, robinia en wilg. De nestgang wordt opgevuld met zand.
Polylectisch. Vooral rolklaver, maar ook distels en slangenkruid worden bezocht.
Coelioxys mandibularis is gekweekt uit de nesten en is dus een zekere broedparasiet. Baldock (2008) trof bij nestaggregaties *C. rufescens* aan. Banaszak & Romasenko (1998) noemen *C. elongata* en *C. inermis* als broedparasieten en Westrich (1989b) vermeldt *C. afra*. Zerova & Stolbov (1986) vonden de bronswespen *Monodontomerus obsoletus* (niet in Nederland) en *Melittobia acasta* als parasitoïden van de larven.

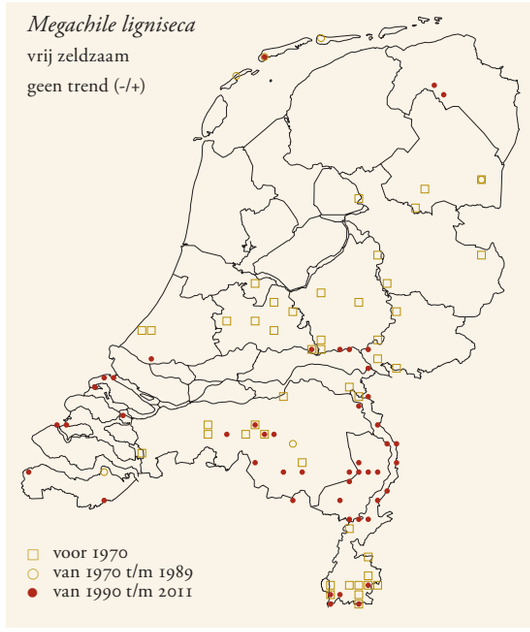
Megachile ligniseca distelbehangersbij

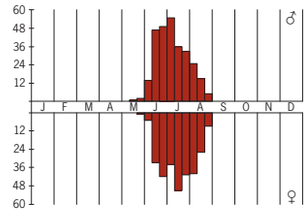
HN

Vrouwtje met smalle, breed onderbroken bruine haarbanden langs achterranden van tergieten; sterniet 2-4 oranjegeel, sterniet 5-6 zwart. Mannetje: tergiet 5 zonder witte haarband; tergiet 6 dun behaard; achterrand van tergiet 6 met grote, halfcirkelvormige uitsnijding. Vrouwtje kan in het veld verward worden met *Megachile willughbiella* (RAEMAKERS 2004B), maar *M. ligniseca* is robuuster en heeft witte haarbandjes op achterranden van laatste tergieten. Lengte vrouwtje 13-15 mm, mannetje 11-14 mm.

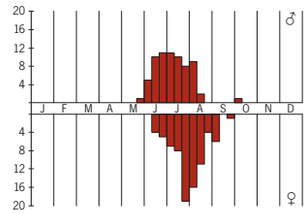
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Japan (VAN DER ZANDEN 1982). In Europa in het midden, noorden en oosten (DORN & WEBER 1988).
In Nederland bekend uit het rivierengebied, de duinen, het heuvelland en de hogere zandgronden.

Habitat
Open plekken in bossen en in bosranden, ook in stedelijk gebied (BALDOCK 2008, RAEMAKERS 2004B, ROMASENKO 1983A). In het uiterste zuidoosten van Rusland is de soort heel gewoon en komt voor in bossen, weilanden, bij het strand en in dorpen en stadjes (ROMANKOV & ROMANKOVA 1998).





Megachile leachella



Megachile ligniseca

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. De cylindrische cocon is perkamentachtig, donkerbruin, heeft een platte top en is bedekt met grijsgele uitwerpselen. Nestelt solitair. De soort nestelt in Rusland in bestaande gangen in dood hout met een doorsnede tot 9 mm, zoals gangen veroorzaakt door vraat van de wilgenhoutrups (ROMASENKO 1983A). Van de nestopeningen is 60% op het oosten gericht. Het nest bestaat uit 2-9 cellen met een diameter van 7-8 mm en een lengte van 14-15 mm. Het bouwmateriaal is afkomstig van stevige bladeren van berk, roos en esdoorn. Tussen de laatstgebouwde cel en de prop van gekauwd hout die het nest afsluit, zijn 1-2 lege kamertjes. Het ei wordt bovenop een vloeibaar mengsel van nectar en stuifmeel gelegd. In het voorjaar duurt het bouwen van een cel zes uur en het proviandeeren 10 uur. Het vrouwtje is per dag 9,5 uur actief. Zij bouwt en proviandeert dus één cel per twee dagen. In de zomer gaat het veel sneller. Eén geobserveerde bij haalde stuifmeel van een akkermelkdistel op slechts 4 m van het nest (BANASZAK & ROMASENKO 1998, ROMANKOV & ROMANKOVA 1998).
Polylectisch. Bloembezoek is waargenomen op composieten, klokjesachtigen, lipbloemen en vlinderbloemen (ROMANKOV & ROMANKOVA 1998). In Nederland heeft de soort een voorkeur voor distels van het genus *Cirsium*, vandaar zijn nieuwe Nederlandse naam. Vroeger werd de soort klaverbehangersbij genoemd (RAEMAKERS 2004B).
Waarschijnlijk is *Coelioxys alata* een broedparasiet (Jelle Devalez pers. med.).

Megachile maritima kustbehangersbij

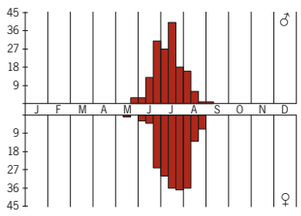
HN

Vrouwtje met duidelijke, ononderbroken banden op tergieten; sterniet 2 wit behaard; sterniet 3-4 oranjegeel behaard; sterniet 5-6 zwart behaard. Mannetje met tarsleden 1-4 van voortars afgeplat en wit; laatste drie tergieten bruin behaard (van opzij bekijken). Te verwarren met *M. willughbiella*, maar mannetje te onderscheiden aan zwarte tarsen (oranje bij *M. willughbiella*), vrouwtje aan korte haren op voortarsen (lang bij *M. willughbiella*). Lengte vrouwtje 15-17 mm, mannetje 13-15 mm.

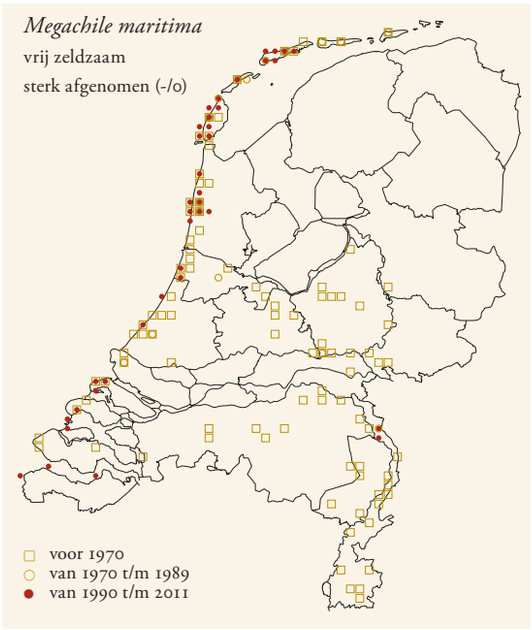
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië.
In Nederland in de gehele duinstreek, inclusief de Waddeneilanden. In het binnenland recent alleen nog noordelijk langs de Maas, in het natuurgebied 'Maasduinen'. Vroeger op veel meer plaatsen op de hogere zandgronden.

Habitat
Warme en zandige plekken, zoals duinstruweel, warme droge hei, kalkgrasland (BALDOCK 2008) en ruderale terreinen.

Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Nestelt solitair, soms in kleine aggregaties (BALDOCK 2008). Het nest ligt in de grond, liefst tussen wortels van grassen, en onder stenen, enkele centimeters onder het oppervlak. De hoofdgang loopt schuin naar beneden. Volgens Westrich (1989b) bevat een nest 12 broedcellen, volgens Banaszak & Romasenko (1998) bevat het lineaire, vertakte nest 1-4 cellen. Een cel heeft een diameter van 12 mm en een lengte van 20 mm. Het vrouwtje gebruikt stukjes blad van diverse bomen en heesters, onder andere van berk. Na sluiting van de laatste cel wordt de gang met zand opgevuld (BANASZAK & ROMASENKO 1998, WESTRICH 1989B).
Polylectisch. Bloembezoek is waargenomen op composieten, klokjesachtigen (zandblauwtje), ruwbladigen, teunisbloemachtigen, valeriaan, vlinderbloemen en weegbreeachtigen (WESTRICH 1989B; databestand EIS-Nederland).
Broedparasieten zijn waarschijnlijk *Coelioxys conoidea*, *C. elongata* en *C. mandibularis* (BANASZAK & ROMASENKO 1998, EDWARDS & TELFER 2001).



Megachile maritama



Megachile pilidens rotsbehangersbij

HN

Vrouwtje met witte buikschuier; sterniet 6 zwart behaard; achterrand van tergiet 3-4 dicht bestippeld. Mannetje met tarsleden 2-5 van voorpoot hartvormig en wit. Te verwarren met vrouwtje *Megachile leachella*, maar bij die soort zijn achterranden van tergiet 3-4 echter niet dicht bestippeld (PEETERS ET AL. 2006). Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en West-Azië. In Europa in Midden-, Zuid- en Oost-Europa.
In Nederland sinds 2005 regelmatig in Zuid-Limburg waargenomen.

Habitat
Droge, warme en stenige biotopen zoals groeven en kalkgraslanden.

Levenswijze
Waarschijnlijk één generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes.

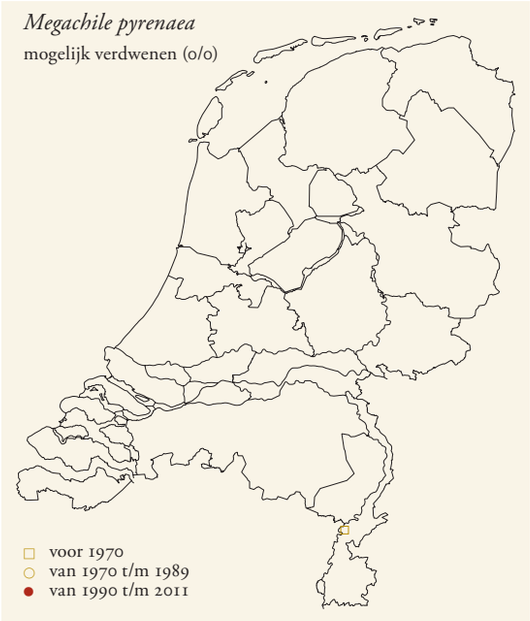


Nestelt solitair in bestaande holten onder stenen, in muren of in de grond. Graaft soms zelf een nest.
Polylectisch, met een voorkeur voor vlinderbloemen, zoals luzerne en rolklaver. Ook op composieten en vetplanten.
Zeer waarschijnlijk is *Coelioxys afra* een broedparasiet (WESTRICH 1989B).

Megachile pyrenaea
Pyrenese behangersbij

HN

Vrouwtje met knobbel op scutellum; buikschuier rood; sterniet 6 zwart. Mannetje met normale voortarsen; tergiet 5 bedekt met lichte, korte haren; tergiet 6 met dunne en lichtgekleurde beharing, de gave achterrand van tergiet 6 vertoont kleine inkeping. Lengte vrouwtje 11-13 mm, mannetje 10-11 mm.



Verspreiding
Noord-, West- en Zuid-Europa, Turkije en de Kaukasus.
In Nederland is in 1968 in Echt (LI) een mannetje gevangen, waarschijnlijk een verdwaald exemplaar.

Habitat
Droge, warme en stenige biotopen zoals groeven en kalkgraslanden.

Levenswijze
Vermoedelijk één generatie.
Nestelt solitair in bestaande holten in de bodem onder stenen, in dood hout en in holle stengels. Gebruikt stukjes blad van berk, roos en robinia.
Polylectisch, met een voorkeur voor vlinderbloemen, maar ook gevonden op composieten.
De kegelbij *Coelioxys elongata* is zeer waarschijnlijk een broedparasiet.

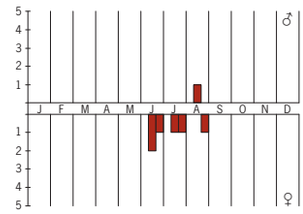
Megachile rotundata
luzernebehangersbij

HN

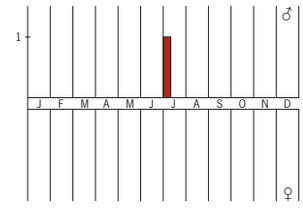
Vrouwtje met buikschuier wit, meestal achterrand van sterniet 5-6 zwart behaard; onderrand van clypeus in midden met kort tweepuntig uitsteeksel. Mannetje met donkere viltvlek op zijkant van tergiet 2; tergiet 3-4 zwart behaard; tergieten 5-6 wit behaard. Lengte vrouwtje 8-9 mm, mannetje 7-8 mm.
Holm & Skou (1972) gebruiken voor deze soort de naam *M. pacifica* (Panzer, 1798) op grond van het feit dat het typemateriaal van *M. rotundata* niet overeenkomt met de gangbare interpretatie van deze naam. In 1977 is echter bepaald dat de naam *M. rotundata* (Fabricius, 1787) van toepassing blijft op de soort die in de literatuur altijd zo genoemd is (DORN & WEBER 1988).

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en Klein-Azië. Ingevoerd in Noord-Amerika, Nieuw-Zeeland en Australië als bestuiver van

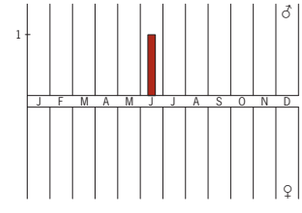




Megachile pilidens



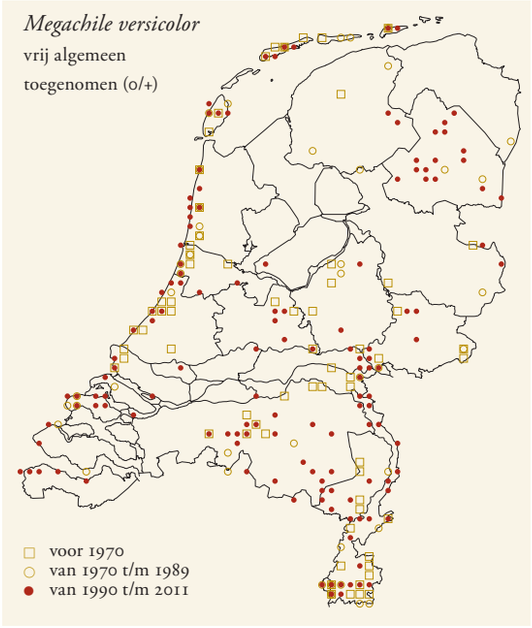
Megachile pyrenaea



Megachile rotundata



Grote bladsnijder
Megachile willughbiella,
mannetje.



commercieel verbouwde luzerne (DORN & WEBER 1988).
In Nederland is in 2009 in Groesbeek (GE) een mannetje gevangen (SCHREVEN 2011A). Een zoektocht op deze plek in 2010 heeft geen extra exemplaren opgeleverd.

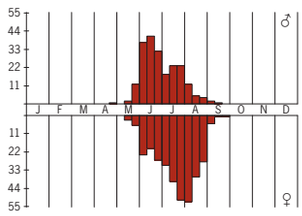
Habitat
Zandvlakten, groeven en parken.

Levenswijze
Eén generatie. Het mannetje bij Groesbeek is gevangen op 17 juni. In het buitenland vliegt de soort van begin juni tot begin september.
Nestelt solitair, in kunstnesten soms in aggregaties. Nestelt in holle plantenstengels, ook in dakriet, in gangen in dood hout, soms in de grond en in leemwanden.
Polylectisch. Bloembezoek is waargenomen op lelieachtigen, lipbloemen, schermbloemen, vetplanten en vlinderbloemen.
Als broedparasiet is *Coelioxys echinata* Förster, 1853 (niet in Nederland) bekend (AMIET ET AL. 2004).

Megachile versicolor gewone behangersbij

HN

Vrouwtje met tergiet 6 zonder afstaande zwarte beharing; buikschuier rood, maar op sterniet 5-6 zwart. Mannetje met witte ononderbroken band op tergiet 5; tergiet 6 in midden met kleine inkeping en brokkelige rand; tarsleden 2-4 van voorpoot roodbruin. Lengte vrouwtje 11-12 mm, mannetje 9-11 mm.



Megachile versicolor

Verspreiding
Heel Europa, tot in Turkije.
In Nederland in het kustgebied, op de hogere zandgronden en in het heuvelland.

Habitat
Bosranden, kapvlakten, heiden, tuinen en parken.

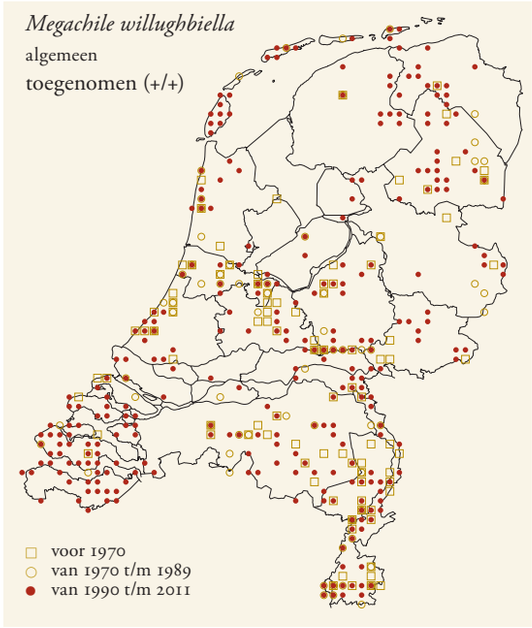
Levenswijze
Eén generatie. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. In het Duitse Baden-Württemberg treedt van eind juli tot begin september een gedeeltelijke tweede generatie op. Nakomelingen van de tweede generatie overwinteren als prepop in de cocon (WESTRICH 1989B). Dit geldt in Nederland waarschijnlijk ook voor nakomelingen van de eerste generatie. De ontwikkeling van een mannetje van de tweede generatie duurt 33-47 dagen, die van een vrouwtje 50-55 dagen (BRECHTEL 1986).
Nestelt solitair in dood hout en plantenstengels, in bestaande of zelfgeknaagde gangen, ook in kunstnesten. De volgende gegevens zijn ontleend aan Brechtel (1986), die twee nesten beschrijft van de tweede generatie. De doorsnede van de nestgang is 5-6 mm. De eerste celwand bestaat uit een paar ronde stukjes blad en de zijwand uit twee lagen bladeren. Elk nest bevat zes cellen die 10-13 mm lang zijn. Na de laatste cel vult het vrouwtje de gang met opgerolde stukjes blad, daarna maakt ze een wand van een paar ronde stukjes blad en ten slotte sluit ze het nest met een wand, die uit twee laagjes plantenkauwsel bestaat.
Polylectisch, met een voorkeur voor vlinderbloemen; ook op composieten.
Broedparasieten zijn *Coelioxys mandibularis* (zeker) en *C. inermis* (waarschijnlijk) (BALDOCK 2008).

Megachile willughbiella grote bladsnijder

HN

Vrouwtje met sterniet 2-4 oranjegeel behaard, sterniet 5-6 zwart. Mannetje met tarsleden 1-4 van voorpoot afgeplat en wit; laatste drie tergieten donker behaard (van opzij bekijken). Voor verschillen met *M. ligniseca* zie die soort. Lengte vrouwtje 14-16 mm, mannetje 12-14 mm.

Verspreiding
Europa, het Midden-Oosten (Iran), Siberië en Japan. In Europa overal.
In Nederland overal.



Habitat

Vooral in tuinen en parken, verder onder andere langs bosranden en in boomgaarden.

Levenswijze

Eén generatie, in warme en lange zomers soms twee. Mannetjes verschijnen eerder dan vrouwtjes. Overwintert als prepop (WESTRICH 1989B).

Een gemerkt mannetje patrouilleerde 14 dagen rond een aantal bloeiende klokjes in een stadstuin. Er werden geen verjagingen van andere mannetjes waargenomen. Af en toe stootte het mannetje tegen het achterlijf van een vrouwtje dat in een bloem zat, maar er werden geen copulaties waargenomen (HN eigen waarneming) .

Nestelt solitair, soms communaal (WESTRICH 1989B). Na de paring zoekt het geïnsemineerde vrouwtje een nestplaats. Die kan zowel in de grond als in dood hout zijn (BENNO 1952B), soms zelfs in de aarde van bloempotten (BALDOCK 2008). Meestal echter is het een boorgang (van bijvoorbeeld een kever) in dood hout. Een enkele keer knaagt het vrouwtje zelf een gang in rot hout (BODNARCHOEK ET AL. 1988). Romankov & Romankova (1998) beschrijven een nest dat gegraven is in de laag as bij een vuur. Dit lineaire, vertakte nest lag gedeeltelijk onder een steen. De gang had een doorsnede van 9 mm. De hoofdgang vormde met het oppervlak een hoek van 25° en was 10 cm lang. Aan het einde liep de gang een paar cm door en splitste zich in drie gangetjes met aan het einde een of twee cellen. Aan het einde van de hoofdgang ging ook een gang naar boven. Deze had drie zijgangen met aan het einde ook weer een of twee cellen. De cellen waren 10 × 20 mm. Ze werden gemaakt van stevig blad van ratelpopulieren, op een afstand van 10-15 m van het nest. Bodnarchoek et al. (1988) vermelden voor Oekraïne gemiddeld 4,5 cel per nest in dood hout. Holm & Skou (1972) melden 2-6 cellen per nest en geven als grootte van de cocon 7 × 13 mm.

Het vrouwtje is in de ochtend vooral met de nestbouw bezig, in de middag vindt de proviandering plaats en op het einde van de middag legt ze een ei en sluit ze de cel af. Soms begint ze in de avond aan de bouw van een volgende cel (ROMAKOV & ROMAKOVA 1998).

De nesten bevinden zich in dood hout, dikke rietstengels, aarden kanten of kunstnesten (WESTRICH 1989B). Het celmateriaal is afkomstig van onder andere berk, eik en roos.

Polylectisch. Bloembezoek is waargenomen op composieten, heiachtigen, klokjesachtigen en vlinderbloemen (ROMANKOV & ROMANKOVA 1998; databestand EIS-Nederland). De soort is in Oekraïne een belangrijke bestuiver van commercieel verbouwde luzerne (BODNARCHOEK ET AL. 1988).

Als broedparasieten worden genoemd *Coelioxys conica* (zeer waarschijnlijk), *C. elongata* (waarschijnlijk) en *C. rufescens* (BALDOCK 2008). Uit Japan wordt de blaaskopvlieg *Physocephala obscura* (niet in Nederland) als parasitoïd gemeld (MAETA ET AL. 1997B). Ook worden de bronswespen *Monodontomerus obscurus* en *Pteromalus venustus* (niet in Nederland) genoemd (BANASZAK & ROMASENKO 1998).

Melecta rouwbijen

TP

Bijen ter grootte van hommel, zwart of bruinachtig behaard met lichte haarvlekken op zwarte achterlijf en op poten. Geen scopa aan poten om stuifmeel te verzamelen. Scutellum aan weerszijden met tand (door dichte beharing soms moeilijk te zien). Seksen moeilijk van elkaar te onderscheiden. Mannetje met 13 en vrouwtje met 12 antenneleden. Lengte 10-18 mm.

Taxonomie

Melecta wordt, samen met *Thyreus* en nog zeven andere genera tot het tribus Melectini gerekend (MICHENER 2007). Het genus wordt door Michener (2007) in vijf subgenera opgedeeld en omvat een aantal zeer verschillende soorten die door sommige auteurs (LIEFTINCK 1972, POPOV 1955) in aparte genera werden ondergebracht, zoals *Eupavlovskia* Popov, 1955, *Paracrocisa* Alfken, 1937 en *Pseudomelecta* Radoszkowski, 1865. Het genus is echter parafyletisch en een wereldwijde revisie is gewenst (MICHENER 2007). De twee Nederlandse soorten behoren tot het subgenus *Melecta* s.s.

Verspreiding

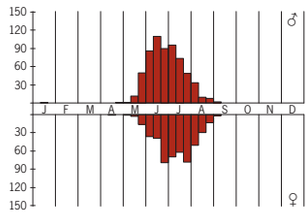
Europa, Noord-Afrika, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika. Wereldwijd ongeveer 60 soorten, het merendeel uit Eurazië. In Noordwest- en Midden-Europa vijf soorten, in Nederland twee.

Levenswijze

Eén generatie.

Broedparasieten van bijen uit de genera *Anthophora* en *Habropoda* Smith, 1854. Van dit laatste genus komen geen soorten voor in ons land.

Alleen de biologie van de Amerikaanse soort *Melecta separata* Cresson, 1879 is uitgebreid bestudeerd (THORP 1969). Deze is vergelijkbaar met wat bekend is van Europese soorten. In tegenstelling tot de meeste koekoeksbijen leggen de vrouwtjes hun ei in een reeds afgesloten broedcel van hun gastheer. Ze boren daarbij een gaatje in het aarden deksel van de broedcel. Daarna steken ze de achterlijfspunt door



Megachile willughbiella

het gaatje en plakken een ei aan de binnenkant van het deksel van de broedcel of tegen de bovenkant van de wand van de broedcel, terwijl het ei van de gastheer op de voedselvoorraad drijft. Ten slotte metselen ze het deksel weer met aarde dicht. Tijdens het graafwerk aan het nest van de gastheer wordt het *Melecta*-vrouwtje vaak aangevallen door *Anthophora*-vrouwtjes. De vrouwtjes verblijven 45-105 minuten in het gastheernest en het afsluiten van de broedcel kost ongeveer 10 minuten, waarbij ze grond en plantendelen uit de directe omgeving gebruiken. *Melecta separata* veroorzaakte meer dan 20% sterfte bij haar gastheer *Anthophora edwardsii* Cresson, 1878.

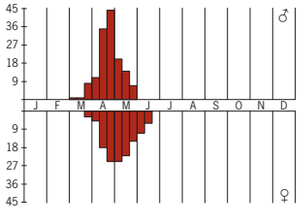
De eieren, het eerste larvenstadium, de volgroeide larven (prepoppen) en poppen van enkele soorten zijn beschreven (MCGINLEY 1989, ROZEN 1991, ROZEN & ÖZBEK 2003). De incubatietijd van de eieren bedraagt minder dan zes dagen, die van de gastheren van het genus *Anthophora* meer dan zeven dagen. Het eerste larvenstadium is zeer mobiel, dorsoventraal afgeplat en heeft een sterk gesclerotiseerde kop met lange, sikkelvormige kaken en een paar lange antennen. De jonge larve doodt eerst het ei van de gastheer of de jonge larve en eventueel andere *Melecta*-larven, vervelt en begint daarna aan de voedselvoorraad. Als de volwassen larve genoeg heeft gegeten, leegt ze haar darmen over de gehele inhoud van de broedcel. De larven spinnen een dunne, perkamentachtige, stevige cocon, die direct tegen de celwand aan ligt en waarbij ook fecaliën in de buitenste laag worden verwerkt. Karakteristiek binnen de Melectini (zie ook *Thyreus*) zijn de twee kwastjes met spitse borstels op het borststuk van de poppen (zie ook afbeelding in LOONSTRA 2012). De verpopping van 22 exemplaren in een laboratorium duurde 28-34 dagen. De soorten overwinteren als volledig ontwikkeld imago in de broedcel (THORP 1969).

Rouwbijen bezoeken voor nectaropname graag lipbloemen. Als hyperparasieten van *Melecta* werden in Noord-Amerika de mierwesp *Sphaeropthalma unicolor* en een ongedetermineerde wolzwever aangetroffen (THORP 1969). De nachtactieve mierwesp was op één plek verantwoordelijk voor een sterfte van 11,3% van de 71 broedcellen die *Melecta*-eieren bevatten. Ook werd in een broedcel aangetoond dat soms meerdere *Melecta*-vrouwtjes eieren leggen in dezelfde broedcel.

Om te slapen bijten de bijen zich vaak met de kaken aan plantendelen vast.



Bruine rouwbij *Melecta albifrons*, pas uitgekomen mannetje rustend op een broedcel van de gewone sachembij *Anthophora plumipes*.



Melecta albifrons

Melecta albifrons bruine rouwbij TP

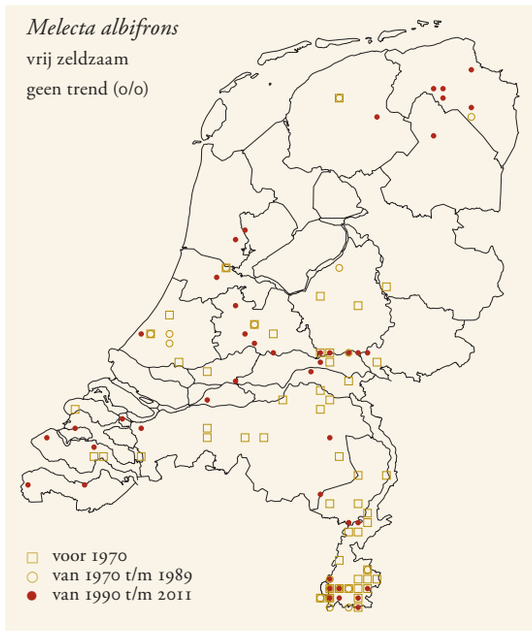
Beharing bruingeel. Lengte en tekening variabel. Makkelijk te verwarren met de verwante *Melecta luctuosa*. Lengte 9-17 mm.

De kleurvariatie binnen deze soort is groot. Desondanks onderscheidt Lieftinck (1980) drie ondersoorten: *M. a. albifrons*, *M. a. albovaria* Erichson, 1841 en *M. a. nigra* Spinola, 1806.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en aangrenzende delen van Azië tot aan de Kaspische Zee en in Iran. In Europa van Denemarken en Letland tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.

In Nederland verspreid over het gehele land. Plaatselijk talrijk. Recente meldingen komen steeds meer uit grote steden.



Habitat

Vooral in de buurt van steile zand- en leemwanden, bijvoorbeeld in groeven of leemdepots in uiterwaarden. Ook in steden en dorpen bij oude muren en in tuinen met bakken gevuld met leem, waarin de gastheer nestelt, kan men de dieren aantreffen.

Levenswijze

Eén generatie.

Een copula is gefotografeerd en beschreven door onder anderen Bellmann (1998), Jacobi (2005) en Lüthje (1997). Een geobserveerde paring duurde circa vijf minuten. Hier-

bij wisselden bewegingen van antennen, poten, vleugels en achterlijf elkaar af (JACOBI 2005).
Koekoeksbij van *Anthophora*-soorten. In Nederland is *A. plumipes* de belangrijkste gastheer. Malyshev (1928) toont een foto van het ei van *Melecta albifrons* in een nest van *A. plumipes*. Het ei van de ondersoort *albovaria* wordt uitgebreid beschreven en afgebeeld door Rozen & Özbek (2003). Semichon (1904, 1911, 1922, 1925) beschrijft larve en pop. Ook Van Lith (1947) geeft een korte beschrijving van de pop. Foto's en beschrijvingen van Nederlandse larven en poppen zijn opgenomen in Loonstra (2009, 2012), die negen geparasiteerde broedcellen van *A. plumipes* vond op een totaal van 50.
Bezoekt in Nederland vooral dovenetel, kattenkruid, longkruid en zenegroen voor nectar.
Deze bijen slapen terwijl ze zich met de kaken vastbijten aan plantenstengels (BLÖSCH 2006).

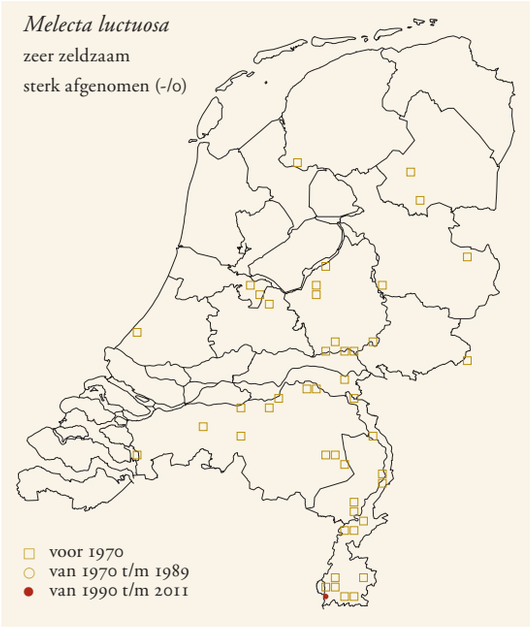
Melecta luctuosa
witte rouwbij

TP

Stevig gebouwde bij met op achterlijf en poten helderwitte viltvlekken op zwarte ondergrond. Afgevlogen exemplaren makkelijk te verwarren met *Melecta albifrons* en *Thyreus orbatus*. Lengte 14-16 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en westelijk Centraal Azië. In Europa van Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland voor 1950 wijd verbreid. Na vondsten in 1953 in Nijmegen (GE), Heerlen, Schaesberg en Welten (LI) en in 1966 in Geysteren (LI) zou het tot 2000 duren tot de soort weer werd gevonden op de Sint Pietersberg (LI).

Habitat
Vooral in groeven, langs steile leemwanden, waar ook de gastheren nestelen.





Witte rouwbij *Melecta luctuosa*, vrouwtje.

Levenswijze
Eén generatie.
Koekoeksbij van *Anthophora*-soorten. Belangrijkste gastheer is waarschijnlijk *A. aestivalis.* In Nederland komen ook *A. retusa* (LIEFTINCK 1980) en *A. plagiata* als mogelijke gastheren in aanmerking.
Soika (1936) beschrijft het eerste larvenstadium.
Bloembezoek voor nectar is in ons land waargenomen op dovenetel, hondsdraf, kattenkruid, parelzaad en slangenkruid.

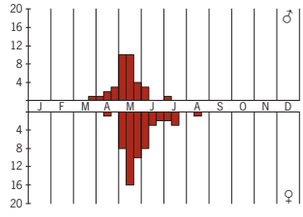
Melitta
dikpootbijen

TP

Sterk behaarde bijen die veel op *Andrena*-soorten lijken, maar met verdikte laatste tarsleden. Vrouwtjes ook zonder dijringvlok (floccus/flocculus) aan dijring (trochanter) en zonder ooggroeven (foveae facialis), terwijl mannetjes geen duidelijke basale plaat hebben aan basis van achterscheen. Meestal met smalle of brede haarbanden op achterranden van tergieten. Sommige mannetjes met verdikte antennele-den. Met kennis van specifieke vliegplanten en deze morfologische kenmerken zijn de vier Nederlandse soorten in het veld te herkennen. Lengte 8-15 mm.

Taxonomie
Michez & Eardley (2007) onderscheiden twee subgenera: *Melitta* s.s. met zeven soorten en *Cilissa* Leach, 1812 met 36 soorten. *Melitta haemorrhoidalis* valt onder *Cilissa*, de andere drie Nederlandse soorten worden tot *Melitta* s.s. gerekend.

Verspreiding
Europa, gematigde delen van Azië, Afrika en Noord-Amerika. Voor areaalkaart zie Michez & Eardley (2007). Wereldwijd 43 soorten, waarvan de meeste voorkomen in Eurazië en Noord-Amerika. In Europa 16 soorten, waarvan vier in Nederland. Areaalkaarten van *Melitta*-soorten



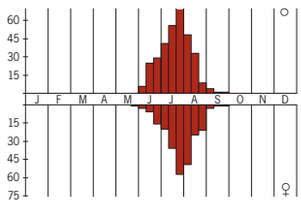
Melecta luctuosa

zijn te vinden in Michez & Eardley (2007).
In het zuiden van Engeland, België en Duitsland is *Melitta dimidiata* Morawitz, 1876 gevonden (BAKER 1965, MICHEZ & EARDLEY 2007, WESTRICH 1989B). Dit is een oligolectische soort die op esparcette vliegt. Deze plant wordt bij ons aangeplant als voedergewas of in tuintjes, en handhaaft zich in kleine aantallen in kalkgraslanden in Zuid-Limburg. De inheemse populatie van esparcette lijkt echter te klein om een populatie van *M. dimidiata* te herbergen.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintering als prepop in een cocon.
De mannetjes patrouilleren langs de vliegplanten van de vrouwtjes. Ze slapen alleen of in een groepje op bloemen en andere plantendelen.
De bijen nestelen in zelfgegraven solitaire nesten in de grond. Grote nestkolonies zijn niet bekend. Van de bouw van de nesten is weinig bekend. Alleen de nestbouw van *Melitta leporina* is meermaals onderzocht (CELARY 2006, MALYSHEV 1923B, TIRGARI 1968).
De chemische samenstelling van de uitscheidingen van de kopklieren van de mannetjes lijkt sterk op die van de Dufourklieren van de vrouwtjes. De Dufourklier is bij *Melitta*-soorten opvallend groot en produceert waarschijnlijk de afscheidingen waarmee de broedcel wordt afgesmeerd (CANE ET AL. 1983).
Wereldwijd zijn veel soorten van dit genus oligolectisch op diverse plantenfamilies, maar er zijn ook polylectische soorten, die op meer dan vier plantenfamilies stuifmeel verzamelen. Vlinderbloemen zijn voor de meeste soorten de belangrijkste stuifmeelbron. *Melitta*-soorten mengen de pollen met nectar voordat zij het transporteren.
Melitta leporina is de enige soort van dit genus waarvan de volwassen larve en de pop beschreven zijn (ROZEN & MCGINLEY 1974A).
Nomada-soorten zijn bekend als koekoeksbij. De vier Nederlandse *Melitta*-soorten hebben waarschijnlijk alle *N. flavopicta* als broedparasiet. Ook *N. emarginata* komt in aanmerking als koekoeksbij.

Klokjesdikpoot
Melitta haemorrhoidalis, mannetje.





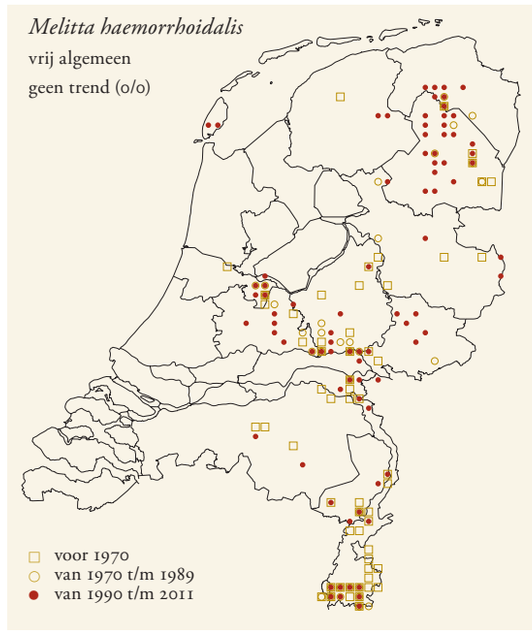
Melitta haemorrhoidalis

Melitta haemorrhoidalis klokjesdikpoot

TP

Kop en borststuk bruin behaard, vaak ook met zwarte haren op borststuk. Vrouwtje met zeer smalle witte haarbandjes op achterrand van tergieten; achterlijfspunt oranjegeel. Mannetje met enigszins zaagvormige antennen. Lengte 11-13 mm.

Verspreiding
Europa, van Schotland en Midden-Finland tot de Pyreneeën en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland verspreid over de hogere zandgronden, op Texel en in Zuid-Limburg. Plaatselijk gewoon tot talrijk.



Habitat
Zonnige bosranden, droge schraallanden en kalkgraslanden. Vooral talrijk aangetroffen in parken en (heem)tuinen in stedelijke gebieden, waar klokjes in aantal aanwezig zijn.

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert waarschijnlijk als prepop.
Het nest wordt gegraven in de grond. Waarschijnlijk ligt het tussen de begroeiing en wordt het daarom zelden gevonden. Van het eiland Man in de Ierse Zee is een kleine nestgroep gemeld in een zandige houtwal (EDWARDS 1998).
Oligolectisch, gespecialiseerd op klokjes. In Nederland zijn vrouwtjes en mannetjes vooral waargenomen op grasklokje. Ook op ruig klokje en breed klokje werden meermaals vrouwtjes waargenomen.
Koekoeksbij is vermoedelijk *Nomada emarginata* (WESTRICH 1989B, WOLF 1950) en mogelijk *N. flavopicta* (TENGÖ & BERGSTRÖM 1976B).
Mannetjes slapen vaak in bloemen van klokjes, maar ook in die van cichorei en kaasjeskruid.

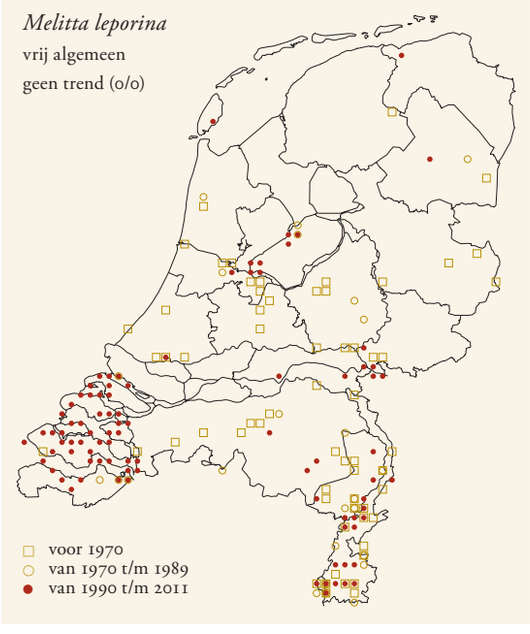
Melitta leporina
klaverdikpoot

TP

Kop, borststuk en tergiet 1 met geelbruine beharing, op borststuk gemengd met zwarte haren. Achterlijf met brede haarbanden. Mannetje lijkt sterk op mannetje *Dasypoda hirtipes*, maar onderkant van antennen oranje. Lengte 11-13 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië, van Turkije en Iran tot in China en Mongolië. In Europa van Zuid-Finland tot in Spanje en van Engeland tot de Kaukasus.
In Nederland verspreid over het hele land. Het zwaartepunt ligt waarschijnlijk in klei- en lössgebieden. Recent ook op Texel ontdekt.



Habitat

Bloemdijken en bermen, graslanden en ruderale terreinen.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als prepop.
De mannetjes patrouilleren langs bloeiende planten waarop vrouwtjes foerageren.
Nestelt in zelfgegraven nesten in de grond, vaak in harde, kleiige bodems. De solitaire nesten liggen vaak aan de voet van graspollen, beschaduwd door hogere begroeiing. Zowel kleine als grote nestgroepen zijn bekend (EDWARDS 1998). Van de rechte hoofdgang splitsen onder een rechte hoek zijgangen af. De solitaire broedcellen liggen horizontaal op het eind van de zijgangen. Er worden maximaal 15 broedcellen gebouwd en elke kamer wordt met een wasachtig secreet afgesmeerd (CELARY 2006, MALYSHEV 1917, 1923, TIRGARI 1968). Volwassen larve (prepop) en pop zijn beschreven door Rozen & McGinley (1974a).
Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen. Elders in Europa graag op luzerne, maar in Nederland meestal op witte klaver. De pollen worden gemengd met nectar getransporteerd.
Simmelhag (1954) bestudeerde de vliegactiviteit op luzerne gedurende het jaar en gedurende de dag op het Deense eiland Møn. De soort vloog daar vooral eind juli en was minder actief bij harde wind. De optimale vliegactiviteit werd vastgesteld bij temperaturen van 19-24°C, tussen 5.00 en 19.00 uur, met een optimum tussen 11.00 en 13.00 uur. Als koekoeksbij is *Nomada flavopicta* bekend (YARROW 1941).
De mannetjes slapen elke avond samen op planten (AMIET ET AL. 2007, YARROW 1940).

Melitta nigricans
kattenstaartdikpoot

TP

Beharing grotendeels zwart. Tarsleden oranje. Lengte 10-12 mm.



▼ Kattenstaartdikpoot *Melitta nigricans*, vrouwtje vliegend bij bloemen van grote kattenstaart, met aan de achterpoten grote klompen van het kenmerkend groene stuifmeel van deze plant.

Verspreiding

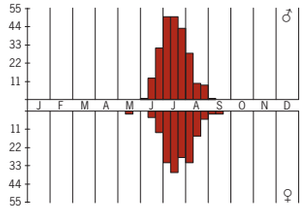
Europa en Noord-Afrika (Marokko). In Europa van Nederland tot in Portugal en van Nederland tot in Rusland.
In Nederland vooral in het zuiden en midden, ook op de pleistocene gronden in het oosten van Zeeuws-Vlaanderen. Breidt zich noord- en westwaarts uit langs de rivieren. Inmiddels ook een kleine populatie langs de Haagse Beek in Den Haag.

Habitat

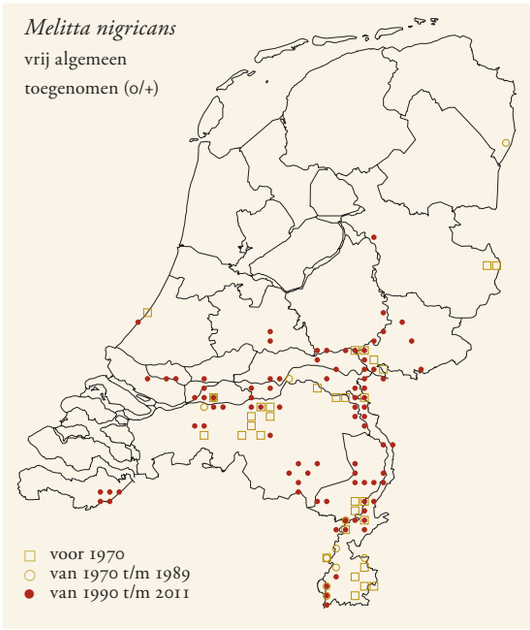
Langs rivieren, plassen, poelen, greppels en beken waar de voedselplant in ruim aanwezig is. Ook in stedelijke gebieden.

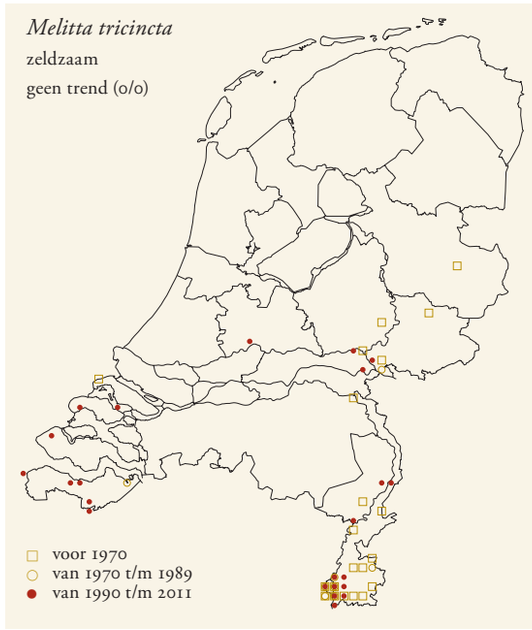
Levenswijze

Eén generatie. Overwintert waarschijnlijk als prepop.
De mannetjes patrouilleren vaak in aantal rond groeiplaatsen van grote kattenstaart.
Het nest wordt gegraven in de grond.
Oligolectisch, in Nederland alleen aangetroffen op grote kattenstaart. De vrouwtjes dragen na bloembezoek opvallende,



Melitta leporina





groene pollenklompjes aan de achterpoten. De pollen worden met nectar gemengd getransporteerd.
Koekoeksbij is waarschijnlijk *Nomada flavopicta*.
Mannetjes slapen soms in grote groepen bij elkaar op grote kattenstaart.

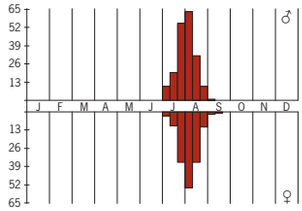
Melitta tricincta ogentroostdikpoot

TP

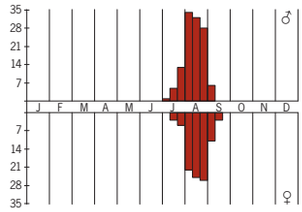
Kop en borststuk bruin behaard, op borststuk gemengd met zwarte haren. Achterlijf met duidelijke witte haarbandjes op achterrand van tergieten. Lengte 10-12 mm.
Literatuurvermeldingen onder de oude naam *Melitta melanura* kunnen in ons land zowel exemplaren van *M. tricincta* als *M. nigricans* betreffen. Deze verwante soorten zijn pas sinds Alfken (1905) van elkaar onderscheiden.

Verspreiding

Europa, van Zuid-Zweden tot op Sicilië en van Zuid-Engeland tot in Rusland.
In Nederland vooral in het zuidoosten en zuidwesten. Zeer lokaal, maar plaatselijk talrijk. In Zeeland recent op diverse nieuwe plekken aangetroffen (CALLE & JACOBUSSE 2008). Waarschijnlijk komt de soort op geschikte plekken in het rivierengebied van Midden-Nederland meer voor. De noordelijkste vindplaats is Almelo (OV) in 1942. De noordelijkste recente vindplaats is Nieuwegein (UT) in 2006.



Melitta nigricans



Melitta tricincta

Habitat

Uiteenlopende open, bloemrijke biotopen, zoals zonnige ruderale terreinen, vochtige graslanden en dijken langs rivieren, droge hellingen en kalkgraslanden.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert waarschijnlijk als prepop.
Mannetjes patrouilleren vaak talrijk rond de bloeiende planten waarop vrouwtjes foerageren.
Het nest wordt gegraven in de grond tussen de begroeiing.

Nomada wespbijen

JS

Slanke bijen, die door de zeer korte beharing en het vaak contrastrijke kleurenpatroon van geel, ivoorwit, rood en zwart meer op wespen dan op bijen lijken. Antenne verhoudingsgewijs lang. Vrouwtjes met kenmerkende haarband aan achterrand van tergiet 5. Verschillen van *Sphecodes*-soorten met name door het typische gedrag: op zoek naar nesten van de gastheer vliegen *Nomada*-vrouwtjes vaak langzaam en laag tussen vegetatie en over de bodem, *Sphecodes*-vrouwtjes lopen hierbij meer. Lengte 4-14 mm.

Taxonomie

In totaal zijn 795 soorten beschreven (ALEXANDER & SCHWARZ 1994). Er zijn echter ook nog veel soorten niet beschreven. Schwarz (Oostenrijk) heeft in zijn collectie 100 onbeschreven soorten uit het Palearctische gebied (Maximilian Schwarz pers. med.). Voor westelijk Noord-Amerika noemt Alexander (1994) nog minstens 110 onbeschreven soorten. Laatstgenoemde verdeelt het genus in 16 soortgroepen plus één alleenstaande (Noord-Amerikaanse) soort. Uit zeven van deze groepen komen in ons land vertegenwoordigers voor (SMIT 2004).

Verspreiding

Alle continenten behalve Antarctica, met de meeste soorten op het noordelijk halfrond. Het Middellandse Zeegebied is een van de soortenrijkste regio's. In Nederland zijn tot op heden 48 soorten aangetroffen (RAEMAKERS 2009A, SMIT 2004, SMIT

Oligolectisch, gespecialiseerd op ogentroost en helmogentroost. In Nederland zijn de vrouwtjes vooral op rode ogentroost aangetroffen. De pollen worden met nectar gemengd getransporteerd. Mannetjes bezoeken dezelfde bloemen voor nectar.
Nomada flavopicta is bekend als koekoeksbij.



◀ Signaalwespbij *Nomada signata*, vrouwtje.

& MEGENS 2006). In ons land komen de meeste soorten voor in Zuid-Limburg en op de hogere zandgronden en de minste in de zeekleipolders.

Levenswijze

Mannetjes en vrouwtjes verschijnen ongeveer tegelijkertijd, hoewel bij enkele soorten de mannetjes iets eerder vliegen. Bij nagenoeg alle soorten worden er veel meer vrouwtjes dan mannetjes waargenomen. Dit komt waarschijnlijk door opvallende gedrag van de vrouwtjes, die zich vaak en gedurende langere tijd bij de nesten van de gastheren ophouden.

Nomada-soorten vliegen gedurende ongeveer dezelfde periode als hun gastheren (GEBHARDT & RÖHR 1987). Veel soorten vliegen daarom al vroeg in het voorjaar. Dylewska (1987) heeft de *Andrena*-soorten, in veel gevallen gastheer van *Nomada*-soorten, ingedeeld in vroege voorjaarssoorten, late voorjaarssoorten en zomersoorten. Zij hanteerde daarbij de hieronder genoemde maatstaven (gebaseerd op Poolse gegevens):

- vroege voorjaarssoorten komen tevoorschijn wanneer de gemiddelde dagtemperatuur (gemeten over 24 uur) boven de 5°C ligt en de temperatuur in de zon kan oplopen tot boven de 21°C. Dat begint meestal ergens in maart en loopt door tot eind april, begin mei;
- late voorjaarssoorten verschijnen bij een gemiddelde dagtemperatuur van boven de 10°C. Dat is van half mei tot eind juni;
- zomersoorten verschijnen wanneer de gemiddelde dagtemperatuur boven de 15°C ligt. Dat is meestal in de klimatologische zomer: juli, augustus tot in september (oktober).

In tabel 2 is de fenologie van de Nederlandse *Nomada*-soorten weergegeven volgens de indeling van Dylewska (1987). Een aantal voorjaarssoorten heeft later in het jaar nog een tweede generatie, die meestal veel kleiner is dan de eerste, op een enkele uitzondering na (*N. fucata*). Van een aantal soorten is het optreden van een tweede generatie nog niet met zekerheid vastgesteld, maar wordt dit wel vermoed (zie tabel 2). De voorjaarssoorten overwinteren als volwassen bij, van de zomersoorten is het overwinteringsstadium onbekend.

◀◀ **Tabel 2**
Indeling van de Nederlandse *Nomada*-soorten in categorieën op basis van hun vliegtijden (naar DYLEWSKA 1987).

	Aantal soorten	Soorten
vroegevoorjaars-soorten	22	*N. alboguttata*, *N. bifasciata*[2]?, *N. conjungens*, *N. fabriciana*[2], *N. ferruginata*, *N. flava*, *N. flavoguttata*[2]?, *N. fucata*[2], *N. fulvicornis*[2], *N. goodeniana*[2], *N. lathburiana*[2]?, *N. leucophthalma*, *N. marshamella*[2], *N. moeschleri*, *N. mutica*, *N. obscura*, *N. panzeri*, *N. ruficornis*, *N. signata*, *N. succincta*, *N. villosa*, *N. zonata*[2]
latevoorjaars-soorten	17	*N. armata*, *N. distinguenda*[2], *N. femoralis*, *N. furva*[2]?, *N. fuscicornis*, *N. guttulata*, *N. integra*[2]?, *N. melathoracica*, *N. mutabilis*, *N. opaca*, *N. piccioliana*, *N. rhenana*[2], *N. sexfasciata*, *N. sheppardana*[2], *N. similis*, *N. stigma*, *N. striata*
zomersoorten	8	*N. argentata*, *N. baccata*, *N. emarginata*, *N. errans*, *N. flavopicta*, *N. obtusifrons*, *N. roberjeotiana*, *N. rufipes*

[2] = twee generaties
? = optreden van tweede generatie onzeker

▼ **Tabel 3**
Aantal parasiterende Nederlandse *Nomada*-soorten per gastheergenus.

Genus gastheer	Aantal parasiterende *Nomada*-soorten
Andrena	39
Eucera	1
Lasioglossum	3
Melitta	2
Panurgus	2

▼▼ **Tabel 4**
Mate van zekerheid over relatie tussen *Nomada*-soorten en hun gastheer/gastheren.

Mate van zekerheid	Aantal soorten
zeker	9
zeer waarschijnlijk	35
waarschijnlijk	3

Nomada-vrouwtjes maken zelf geen nest, maar leggen eieren in het nest van andere solitaire bijen (zie hoofdstuk 7). Verreweg de meeste Nederlandse soorten van het genus parasiteren bij een of meer soorten *Andrena*. Enkele zijn broedparasiet bij *Eucera*, *Melitta*, *Lasioglossum* of *Panurgus* (tabel 3). Er zijn soorten die bij meer dan één gastheer parasiteren, maar vaak is dan wel een hoofdgastheer aan te wijzen.
Slechts weinig relaties tussen *Nomada*-soorten en hun gastheren zijn met zekerheid vastgesteld (tabel 4). In de soortteksten is de mate van zekerheid over de relatie aangegeven, zoals uitgelegd wordt in hoofdstuk 7. Een wespbij kan in voorkomende gevallen de koloniegrootte van de gastheer behoorlijk negatief beïnvloeden (FRABERGER 2005).
Er zijn aanwijzingen dat mannetjes van enkele soorten geurferomonen afzetten op planten (ALCOCK 1978, SMIT 2005, 2006B), vermoedelijk om daarmee een ontmoeting met vrouwtjes te bewerkstelligen. Andere mannetjes patrouilleren langs nestplaatsen of voedselplanten. Vaak vliegen ze daarbij samen met de mannetjes van hun gastheer. Bij de balts omstrengelen de mannetjes herhaaldelijk de antennen van het vrouwtje met hun eigen antennen. Ze kronkelen ze als een kurkentrekker om die van het vrouwtje en geven daarbij dan met hun antennen geurstoffen af (SCHINDLER 2005).
Zoeken naar nesten van de gastheer vindt in eerste instantie op zicht plaats (CANE 1983). Een *Nomada*-vrouwtje onderzoekt alle mogelijke nestholtes in de grond. Geuren spelen uiteindelijk een belangrijke rol bij het vaststellen van de nestholte van de juiste gastheer. Als een gastheernest eenmaal gelokaliseerd is, prent het wespbijvrouwtje zich de locatie in en bezoekt het nest later verschillende keren (GEBHARDT & RÖHR 1987, LINSLEY & MACSWAIN 1955). Een nest dat reeds voorzien is van stuifmeel, is qua geur aantrekkelijker dan een leeg nest (CANE 1983). Wanneer twee *Nomada*-vrouwtjes van dezelfde soort elkaar tegenkomen bij een gastheernest, dan gedragen ze zich agressief en proberen elkaar weg te jagen (GEBHARDT & RÖHR 1987, LINSLEY & MACSWAIN 1955). Vrouwtjes van de *Andrena*-gastheer gedragen zich buiten het nest niet agressief ten opzichte van de *Nomada*-vrouwtjes. Tengö & Bergström (1978) veronderstellen dat dit wordt veroorzaakt door het feit dat het *Nomada*-vrouwtje dezelfde geur heeft als het *Andrena*-vrouwtje. Deze geur zou afkomstig zijn uit klieren in de kop van het mannetje, die hij met zijn kaakklieren zou overdragen tijdens de paring. Zij hebben het paargedrag echter niet onderzocht. Een *Andrena*-vrouwtje dat een een *Nomada* in het nest tegenkomt, gedraagt zich wel degelijk agressief (SCHINDLER 2005).
Wanneer een *Nomada*-vrouwtje bij een vervolgbezoek aan de nestholte constateert dat het *Andrena*-vrouwtje aanwezig is, betrekt zij een observatiepost vlak bij de nestingang. Hierbij gaat ze in de 'loerhouding' zitten om het nest te observeren. Ze zit dan roerloos, met de kop naar de nestingang. Als de gastheer weggevlogen is, gaat het *Nomada*-vrouwtje het nest binnen. Indien *Nomada* parasiteert bij een *Andrena*-soort waarvan vrouwtjes de nestingang bij vertrek afsluiten, dan graaft zij deze open. In een aantal gevallen wordt het nest daarna weer afgesloten, echter niet altijd. Waarschijnlijk onderzoekt zij in het nest of er een geschikte open broedcel is waarin ze haar eieren kan afzetten. *Nomada* legt meestal twee eieren per broedcel, soms drie of vier, op voor de soort vaste plekken in de wand (LINSLEY & MACSWAIN 1955, MICHENER 2000). Sommige soorten verbergen de eieren helemaal in de celwand. Bij andere soorten, zoals *N. ruficornis*, zitten de eieren slechts voor de helft in de celwand. Voor verschillende soorten *Nomada* zijn zeer verschillende tijden gemeten die de vrouwtjes doorbrengen in het nest van de gastheer, waarbij waarschijnlijk de eieren afgezet worden. Gebhardt & Röhr (1987) klokten voor *N. goodeniana* 6-12 minuten, voor *N. leucophthalma* 15-27 minuten en voor *N. rufipes* 14-19 minuten.
De niet-parasitaire bijen van de familie Apidae, waartoe ook *Nomada* behoort, hebben vier ovariolen per ovarium. Vrouwtjes van *Nomada* hebben er echter in principe vijf, maar volgens Alexander & Rozen (1987) is er veel variatie. Het aantal kan verschillen tussen soorten, maar ook tussen individuen en zelfs tussen de ovaria van één individu. Tengö & Baur (1993) troffen echter bij 89,7% van de door hen onderzochte vrouwtjes van *N. lathburiana* vijf ovariolen in elk ovarium aan. Grote *Nomada*-vrouwtjes hebben meer en grotere oöcyten (eicellen) in hun ovariolen en leggen dus grotere eieren. Deze zijn langwerpig en enigszins gebogen. Ze komen na ongeveer een week uit, mede afhankelijk van de temperatuur. De pas uitgekomen larve gaat eerst op zoek naar andere *Nomada*-eieren en vernietigt deze. Ze worden echter niet opgegeten. Vervolgens gaat de larve naar het ei van de gastheer en voedt zich daarmee (LINSLEY & MACSWAIN 1955). Pas daarna gaat de larve eten van de opgeslagen stuifmeelvoorraad. Gedurende deze periode vervelt de larve enkele keren. De gehele ontwikkeling van ei tot imago duurt een paar weken.
Nomada-soorten bezoeken bloemen alleen voor nectar en bloembezoek is in principe niet gespecialiseerd: ze bezoeken de bloemen van zeer uiteenlopende planten (voor een overzicht per soort zie SMIT 2004).
De bijen slapen 's nachts verborgen in bloemen, of ze bijten zich vast aan plantendelen, zoals stengels en bladeren.

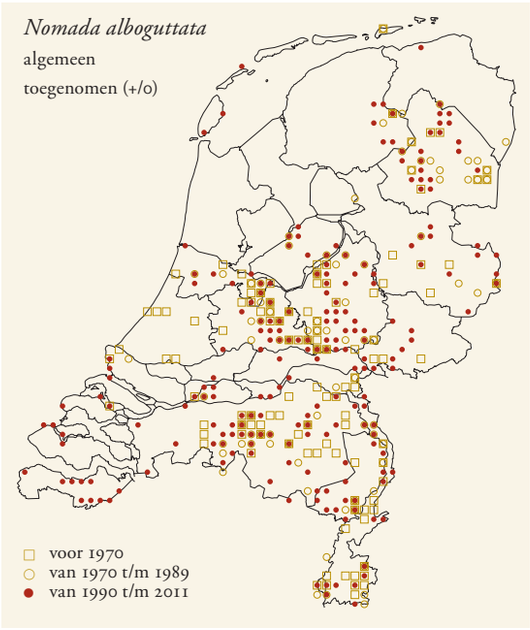
Nomada alboguttata bleekvlekwespbij

JS

Borststuk zwart met vier rode lengtestrepen, achterlijf rood met geelwitte zijvlekken. Vrouwtje met lange, gebogen, zwarte scheendorentjes. Mannetje alleen microcopisch van *Nomada baccata* te onderscheiden. Lengte 7-10 mm.
De taxonomie van deze soort is onduidelijk. Schwarz et al. (1996) noemen vier vormen, die fenologisch en ten dele ook morfologisch te onderscheiden zijn en bovendien elk een andere gastheer hebben (zie onder 'Levenswijze'). Een vorm is *N. baccata*, die we in dit boek als aparte soort beschouwen. Sann et al. (2010) hebben moleculair en morfologisch onderzoek gedaan naar vorm 1 en *N. alboguttata* s.s. Zij vonden morfologische verschillen tussen beide vormen, maar geen verschil in DNA. Volgens hen duidt dit op een groep die zich evolutionair gezien recent gesplitst heeft.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en Noord-Azië. In Europa wijd verspreid.
In Nederland verspreid over het hele land. Uit het westen van het land zijn er sinds 1980 slechts sporadische meldingen, maar in Zeeland vanaf 2000 enkele malen gevonden





Bleekvlekwespbij *Nomada alboguttata*, mannetje.

(JACOBUSSE 2001). Vermoedelijk komen alle vier de vormen die Schwarz et al. (1996) onderscheiden in Nederland voor. In dit boek volgen wij deze opvatting. Over verschillen in verspreiding is vanwege determinatieproblemen echter niets bekend.

Habitat

Meestal vliegend boven kaal zand waargenomen, bijvoorbeeld op zandverstuivingen en zandpaden in bossen en heidevelden.

Levenswijze

Twee of meer generaties. Het Nederlandse materiaal is, mede door gewijzigde taxonomische inzichten, niet goed onderzocht op de aanwezigheid van *Nomada baccata*, dus het hier gepresenteerde vliegtijddiagram van *Nomada alboguttata* bevat waarschijnlijk nog gegevens van die soort. De werkelijke vliegtijd van het *N. alboguttata*-complex, zonder de gegevens van *N. baccata*, loopt vermoedelijk tot aan juli.

Tot nu toe is alleen *Andrena barbilabris* met zekerheid als gastheer vastgesteld, op basis van het uitgraven van de nesten (WITT 1992), maar waarschijnlijk is ook *A. ventralis* gastheer (WESTRICH 1989B). Ook De Rond (1997) meldt het samen voorkomen van *A. ventralis* en *N. alboguttata*, in Flevoland. Van de door Schwarz et al. (1996) onderscheiden vormen zou 'vorm 1' in april bij *Andrena ventralis* parasiteren, vorm 2 (*N. alboguttata* s.s.), die van april tot mei vliegt, bij *A. barbilabris*. In juni vliegt 'vorm 3', waarvan de gastheer onbekend is. De vierde vorm is *N. baccata* (zie daar).

Nomada argentata
zwarte wespbij

JS

Donkere wespbij: kop en borststuk overwegend zwart met enige bruinrode tekening, achterlijf egaal bruinrood. Zijkant van propodeum van vrouwtje geheel dicht en wit behaard. Lengte 7-9 mm.

Verspreiding

Beperkt tot Midden- en Oost-Europa.

In Nederland verdwenen. Er zijn slechts 23 exemplaren gevangen, verspreid over het oostelijk deel van het land. Van der Vecht (1934) meldde deze soort voor het eerst, de laatste vangst dateert van 1951 bij Echt (LI).

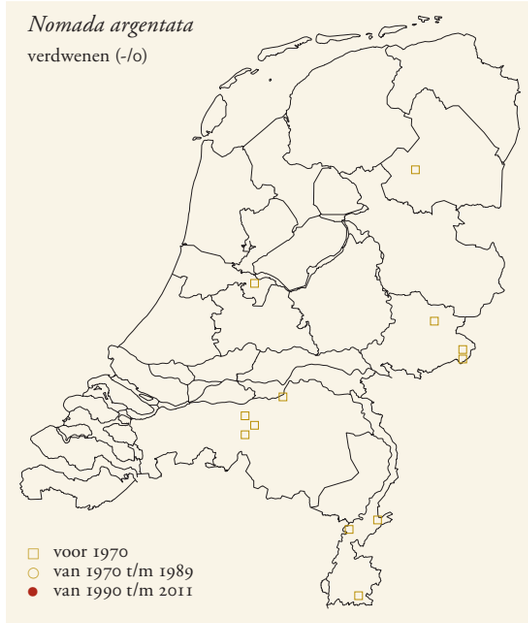
Habitat

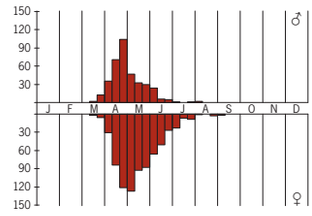
In Nederland alleen bekend van blauwgraslanden (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze

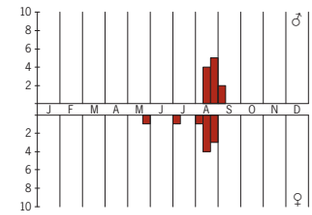
Eén generatie. Vloog van juli tot begin september, maar in 1927 waren er eind mei enkele vondsten.

Deze soort is in ons land alleen op duifkruid waargenomen (LEFEBER 1984).





Nomada alboguttata



Nomada argentata



Knautiawespbij
Nomada armata, vrouwtje op bloem van beemdkroon in de knop.

De enige zeer waarschijnlijke gastheer is de eveneens uit Nederland verdwenen *Andrena marginata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Nomada armata knautiawespbij

JS

Kop en borststuk zwart met rood of roodgeel gekleurde delen. Achterlijf rood met gele vlekken, tergiet 1 vooraan zwart. Vrouwtje met gele vlekken op tergiet 2-4, mannetje op tergiet 2-6. Labrum aan basis met brede glanzende strook, met grote tand iets onder het midden. Dij 1 van mannetje opvallend sterk verbreed, met stompe punt, aan voorzijde hol en sterk glanzend. Lengte 10-12 mm.

Verspreiding

Europa, van Finland tot in Spanje en van Engeland tot in Griekenland.
In Nederland alleen in Limburg, op twee oude vangsten in Noord-Brabant na.

Habitat

Stroomdalgrasland, kalkgrasland en bloemrijke bermen in het heuvelland (REEMER ET AL. 1999; JS eigen waarneming).

Levenswijze

Eén generatie.
Vaak op beemdkroon, samen met de gastheer (JS eigen waarneming), maar ook aangetroffen op hoge gele composieten (LEFEBER 1984).
De gastheer is nog niet met zekerheid vastgesteld, maar is zeer waarschijnlijk *Andrena hattorfiana* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

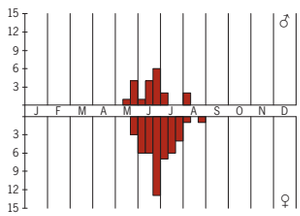
Nomada baccata kleine bleekvlekwespbij

JS

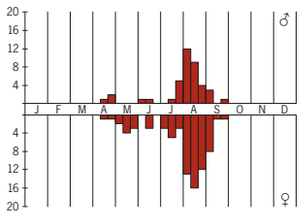
Borststuk zwart met vier rode lengtestrepen, achterlijf rood met geelwitte zijvlekken. Vrouwtje met lange, gebogen, zwarte scheendorentjes. Mannetje alleen microcopisch van *Nomada alboguttata* te onderscheiden. Lengte vrouwtje 6-7 mm, mannetje 6-8 mm.
Zie opmerkingen over taxonomische status bij *N. alboguttata*.

Verspreiding

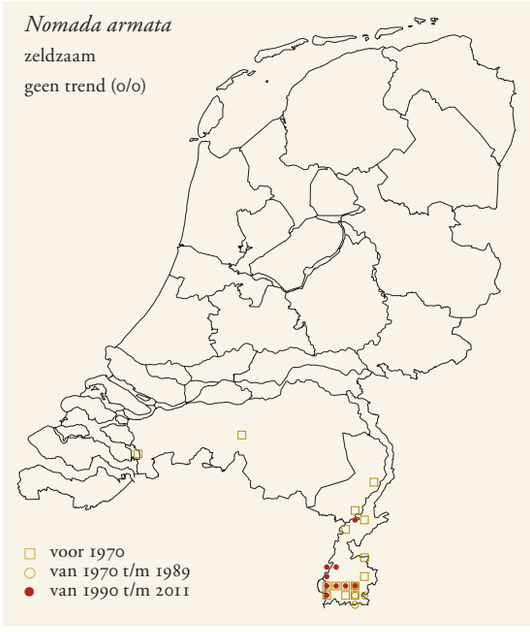
Beperkt tot Noord- en Midden-Europa. Ook in Engeland, in tegenstelling tot *N. alboguttata* (PERKINS 1919).
In Nederland voornamelijk op de zandgronden, elders verspreid, maar alleen uit Zuid-Limburg en het noordoosten van het land zijn recente vangsten bekend. De verspreidingskaart geeft geen goed beeld, daar in het Nederlandse materiaal deze soort niet altijd van *N. alboguttata* is onderscheiden.

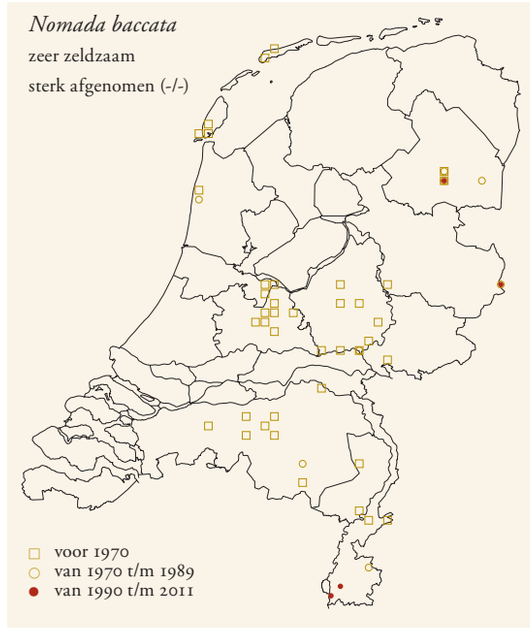


Nomada armata



Nomada baccata





Habitat
Door verwarring met *Nomada alboguttata* is de Nederlandse habitat niet bekend. Deze soort is in Franken (Duitsland) alleen waargenomen in zandgebieden (STÖCKHERT 1933).

Levenswijze
Eén generatie. Meldingen uit het voorjaar hebben betrekking op een andere soort (SCHWARZ ET AL. 1996). De waarschijnlijke gastheer *Andrena argentata* vliegt echter wel in twee generaties (ALFKEN 1913, MÖSCHLER 1938, PERKINS 1919, SCHWARZ ET AL. 1996, STÖCKHERT 1954).

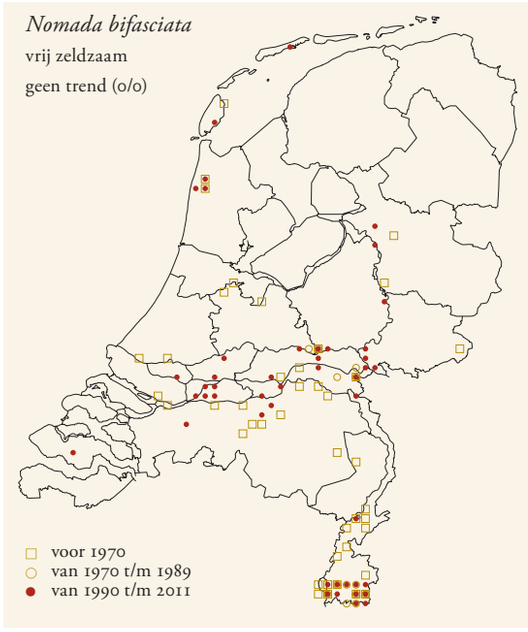
Nomada bifasciata
bonte wespbij

JS

Kop en borststuk zwart. Scutellum met kleine, gele middenvlek. Achterlijf rood, tergieten aan basis en achterrand zwart, tergiet 2-6 met gele banden, vaak op 2-3 onderbroken en opgevuld met rood. Sternieten bij vrouwtje rood, in tegenstelling tot sterk gelijkende *Nomada fucata*, die gele banden op sternieten (3)4-5 heeft. Mannetjes alleen onder de microscoop te onderscheiden. Lengte vrouwtje 10-11 mm, mannetje 9-11 mm.

Verspreiding
Beperkt tot Zuid- en Midden-Europa en de Canarische Eilanden.
In Nederland nagenoeg beperkt tot de zuidelijke helft. Er zijn twee uitzonderingen: Texel en de omgeving van Eenigenburg (NH), waarvan ook recente vondsten zijn. Ook de gastheer *Andrena gravida* heeft in deze omgeving een geïsoleerde populatie.
Uiterwaarden (REEMER ET AL. 1999) en grazige hellingen, zoals dijken.

Levenswijze
Eén generatie. Enkele meldingen uit juli en begin augustus duiden op een mogelijke tweede generatie. Ook van de gastheer zijn er vondsten uit die periode.
Andrena gravida is de enige zeer waarschijnlijke gastheer (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

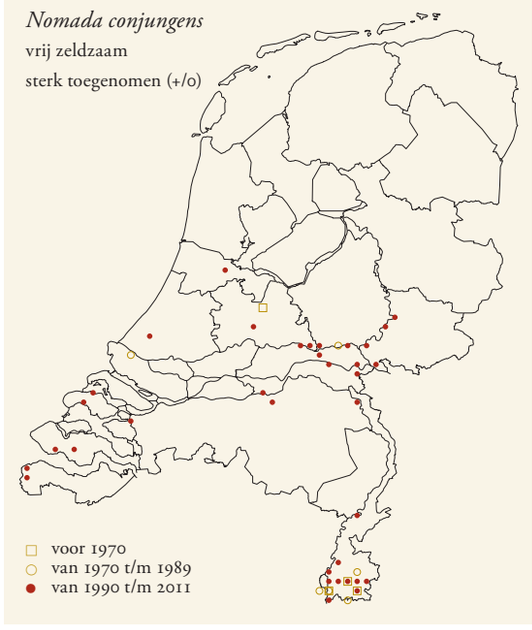


Nomada conjungens
langsprietwespbij

JS

Slank. Antennen langer dan borststuk. Kop en borststuk zwart met rood gekleurde delen. Achterlijf rood, tergieten vooraan vaak zwart, tergiet 2-3(4) met gele vlekken. Mannetje: tergiet 5 met smalle gele streep, tergiet 6 met gele middenvlek. Lengte vrouwtje 8-10 mm, mannetje 7-10 mm.

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika. In Europa in West-, Midden- en Zuid-Europa, inclusief Engeland.
In Nederland beperkt tot zuidelijke helft. Er zijn veel meer recente dan oude vangsten, wat op een toename duidt (SMIT 1999). De eerste Nederlandse vangst was in Valkenburg (LI; VAN DER VECHT 1930).



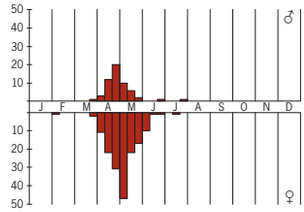
Habitat
Spoorwegterreinen, uiterwaarden, steile wegbermen, ruigten en holle wegen.

Levenswijze
Eén generatie.
De enige zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena proxima* (PERKINS 1919).

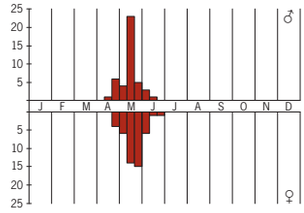
Nomada distinguenda
langsprietdwergwespbij

JS

Heel kleine donkere *Nomada*. Kop en borststuk zwartbruin met enkele rode delen, achterlijf roodbruin. Vrouwtje met dichte witte haarvlekken op zijkanten van propodeum. Mannetje met gele vlekken op zijkanten van tergieten, achterrand



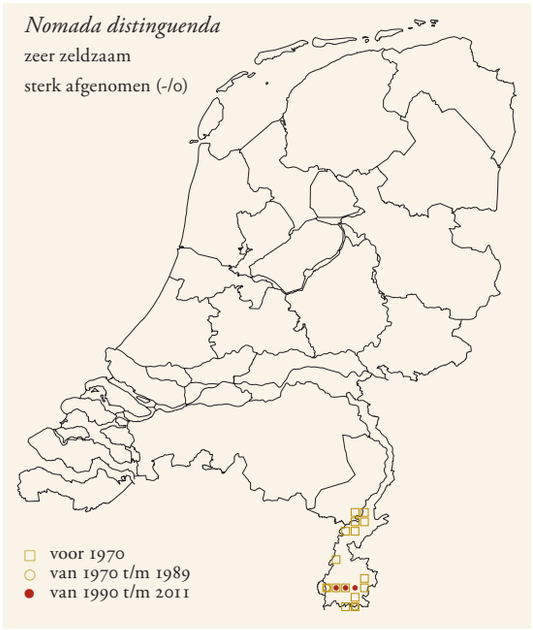
Nomada bifasciata



Nomada conjungens

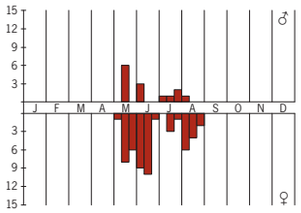
van tergiet 7 diep ingesneden. Lengte vrouwtje 5-7 mm, mannetje 5-6 mm.

Verspreiding
Midden- en Zuid-Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Afghanistan.
In Nederland alleen in Midden- en Zuid-Limburg, met weinig recente vangsten. Voor het eerst gemeld door Van der Vecht (1930).

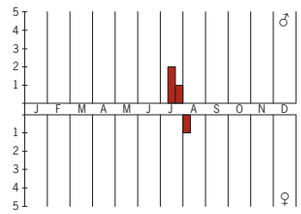


Habitat
Groeven (REEMER ET AL. 1999). Westrich (1989b) noemt ook rivierdalen.

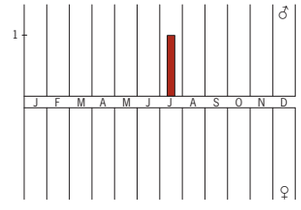
Levenswijze
Twee generaties.
De vrij algemene *Lasioglossum villosulum* is zeer waarschijnlijke gastheer, *L. parvulum* waarschijnlijk eveneens (STÖCKHERT 1933, 1943, VERHOEFF 1891).



Nomada distinguenda



Nomada emarginata



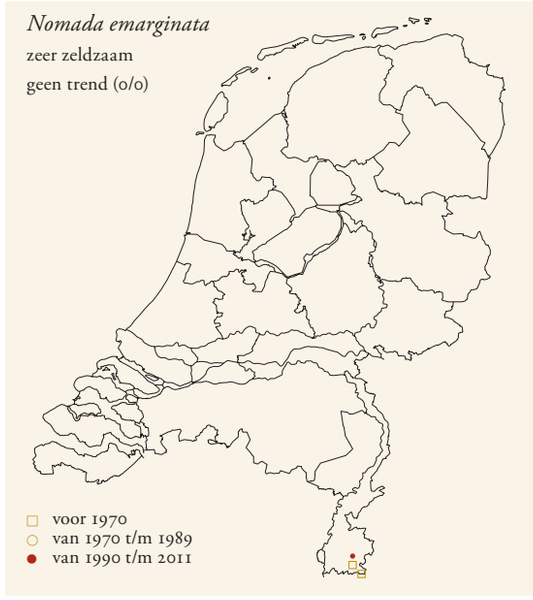
Nomada errans

Nomada emarginata doornloze wespbij

JS

Gedrongen, met veel geel. Kop en borststuk zwart met gele vlekken. Scutellum met twee gele vlekken, die soms samenvloeien. Achterlijf zwart met grote gele vlekken of banden. Poten roestrood, bij vrouwtje vaak met geel, bij mannetje met zwart. Top van tibia afgerond, zonder doornjes. Tergiet 1-2 bij vrouwtje soms rood in plaats van zwart. Lengte vrouwtje 9-12 mm, mannetje 7-11 mm.

Verspreiding
Midden- en Oost-Europa en Zuidwest-Azië.
In Nederland beperkt tot het uiterste zuiden van Zuid-Limburg. Met zekerheid bekend van vier locaties: Mechelen op 2 augustus 1952, Vaals op 29 juli 1968, Kunderberg op 19 juli 2000 en bij De Piepert op 19 juli 2000. Alle vondsten betroffen mannetjes.



Habitat
Schraalland (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Een generatie.
De soort foerageert uitsluitend op kleine tijm, vlak over de grens in Plombières (België) (LEFEBER 1971B; JS eigen waarneming), maar volgens Westrich (1989b) worden verschillende soorten planten bezocht.
Zeer waarschijnlijk broedparasiet bij *Melitta haemorrhoidalis* (WESTRICH 1989B).

Nomada errans zwartbuikwespbij

JS

Donker met ivoorwitte vlekken. Kop vrouwtje zwart met roodgekleurde delen, kop mannetje zwart met geelwitte



delen. Borststuk zwart met ivoorwitte delen. Achterlijf zwart, achterranden van tergieten rood doorschijnend. Mannetje met ivoorwitte vlekken op zijkant van tergieten. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding
Vooral Zuid-Europa, sporadisch in Midden-Europa, tot voor kort (1982) ook in Engeland.
In ons land slechts één keer gevangen, bij Venlo, waarschijnlijk eind negentiende eeuw.

Habitat
Nederlandse habitat niet bekend. In Engeland in grasland met open plekken (EDWARDS & TELFER 2002).

Levenswijze
Het enige exemplaar, een mannetje, uit ons land is gevangen op 14 juli (jaar onbekend). In het buitenland één generatie in juli-augustus (WESTRICH 1989B).
Zeer waarschijnlijke gastheren zijn *Andrena nitidiuscula* (ENSLIN 1922, STÖCKHERT 1933, 1954) en *Panurgus calcaratus* (KNERER 1980B).

Nomada fabriciana
rood-zwarte dubbeltand

JS

Tamelijk slank, kop en borststuk overwegend zwart. Achterlijf rood, tergiet 1 vooraan zwart, bij vrouwtje soms meer tergieten vooraan zwart. Mannetje op tergiet 2-3 met gele zijvlekken, vrouwtje daar soms met gele zijvlekken. Kaken aan het eind tweetandig. Mannetje met achterrand van tergiet 7 diep ingesneden. Lengte vrouwtje 8-10 mm, mannetje 7-10 mm.
Schindler (2008) vermoedt dat *Nomada fabriciana* uit twee soorten bestaat. Het verschil in afmeting tussen exemplaren van deze soort is inderdaad veel groter dan bij de meeste *Nomada*-soorten (JS & Matthias Schindler eigen waarneming).

Verspreiding
Europa. Van Nederland tot in Spanje en Griekenland en van Groot-Brittannië tot in Rusland.
In Nederland over het hele land verspreid, met uitzondering van de Waddeneilanden. In de noordelijke helft minder algemeen.

Habitat
Allerlei biotopen, ook in steden.

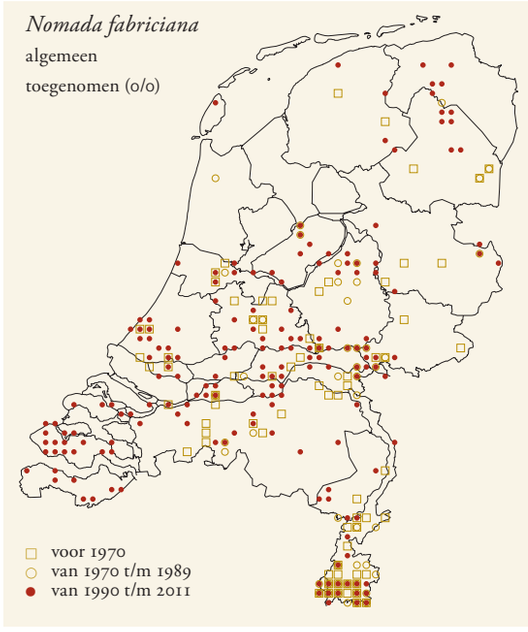
Levenswijze
Twee generaties. Tweede generatie veel minder talrijk.
Mogelijk zetten mannetjes feromonen af op bladranden van struikjes (SMIT 2005).
Twee zekere gastheren zijn vastgesteld: *Andrena bicolor* en *A. chrysosceles* (SCHINDLER 2005, 2008, WESTRICH 2006). Daarnaast is waarschijnlijk ook *A. angustior* gastheer (PERKINS 1919, TSCHARNTKE 1984). De vliegtijd van vrouwtjes komt het meest overeen met die van *A. chrysosceles*, in iets mindere mate met die van *A. angustior*. Dit zou er op kunnen duiden dat in ons land *A. chrysosceles* de hoofdgastheer is. Gogala (1999) vermeldt ook *A. fulvata* als gastheer. Ook *A. nigroaenea* wordt genoemd als gastheer (zie die soort).

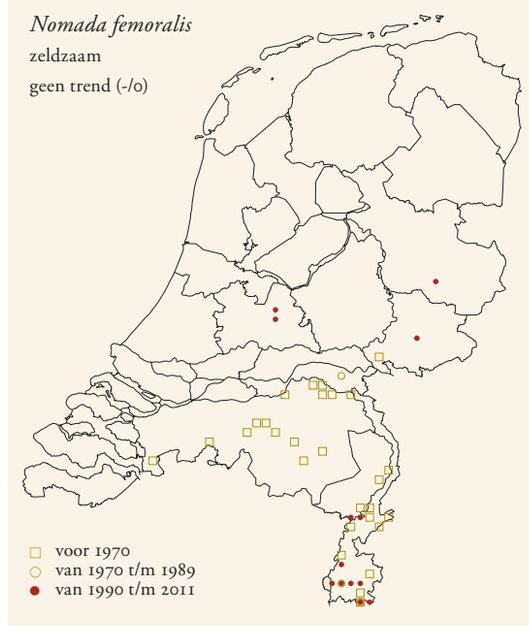
Nomada femoralis
dubbeldoornwespbij

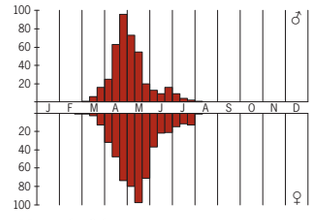
JS

Kop en borststuk zwart met roodgekleurde delen. Mannetje met roodgeel gekleurde delen op kop. Vrouwtje met lange, afstaande, grijswitte beharing op propodeum. Voordij van mannetje aan onderkant sterk verbreed, met grote, vlakke, driehoekige tand. Lengte vrouwtje 8-10 mm, mannetje 7-9 mm.

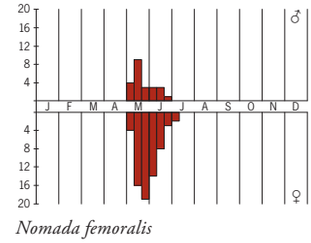
Verspreiding
Zuid-Europa, sporadisch in Midden-Europa.
In Nederland beperkt tot het zuidoosten. Recente vangsten komen vooral uit Midden- en Zuid-Limburg. Daarnaast







Nomada fabriciana



Nomada femoralis

recent gevonden bij Hengelo (GE) in 2005, bij Vorden (GE) in 2008, bij Elsen (OV) in 2009, in Soesterberg (UT) in 2010, en in Winterswijk (GE) in 2011.

Habitat
Droog schraalland (REEMER ET AL. 1999).

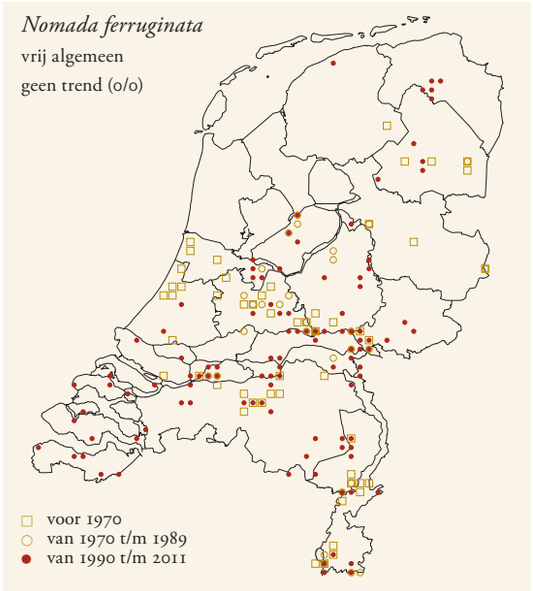
Levenswijze
Eén generatie.
Als gastheer is *Andrena humilis* met zekerheid vastgesteld (STÖCKHERT 1933); mogelijke gastheer is *Andrena fulvago* (KOCOUREK 1966).

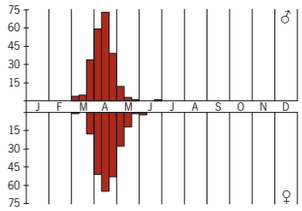
Nomada ferruginata geelschouderwespbij

JS

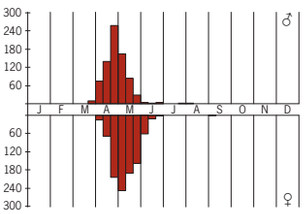
Slanke *Nomada*. Kop en borststuk overwegend zwart, achterlijf rood. Vrouwtje: kop en borststuk met roodgekleurde delen, calli (schouderbultjes) heldergeel. Tergiet 1 vooraan zwart; tergiet 2(3) met gele zijvlekken. Mannetje: kop en borststuk met gele en rode delen, tergiet 1 vooraan zwart, soms meer tergieten vooraan zwart, tergiet 2-4 met gele zijvlekken, tergiet 5-6 met gele banden. Lengte vrouwtje 8-10 mm, mannetje 7-9 mm.

Verspreiding
Noord- en Midden-Europa.
Bekend uit een groot deel van Nederland, inclusief Zeeland.





Nomada ferruginata



Nomada flava

Habitat
Enigszins ruige terreinen, zoals spoordijken, bermen, uiterwaarden en overhoeken.

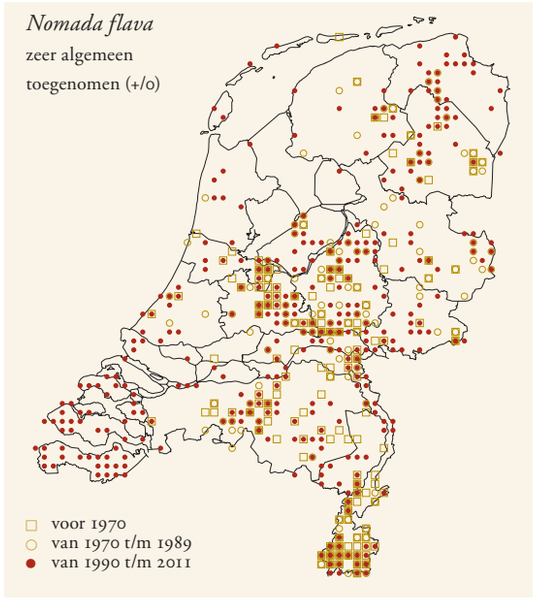
Levenswijze
Eén generatie.
Als enige, zeer waarschijnlijke gastheer wordt *Andrena praecox* vermeld (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, DE ROND 1986, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). In Flevoland is herhaaldelijk gezien dat *Nomada ferruginata* de nesten van deze soort binnen ging (BAIS ET AL. 1986).

Nomada flava gewone wespbij

JS

Achterlijf rood, tergieten vooraan vaak zwart, met brede gele banden, bij mannetje eerste twee vaak onderbroken. Vrouwtje met kop en borststuk zwart met veel rood, mesoscutum met vier brede rode strepen. Mannetje met kop en borststuk zwart met rode en gele delen. Vrouwtje te onderscheiden van *N. signata* door brede rode strepen op borststuk en zwart propodeum (vrouwtje *Nomada signata* heeft smalle rode strepen op borststuk en gele vlekken op propodeum). Mannetje te onderscheiden van *N. signata* doordat afstaande beharing op middendij maximaal even lang is als helft van dijdikte (bij *N. signata* ongeveer even lang als dijdikte). Lengte vrouwtje 8-12 mm, mannetje 8-13 mm.

Verspreiding
Noord- en Midden-Europa.
In Nederland overal algemeen en plaatselijk talrijk.



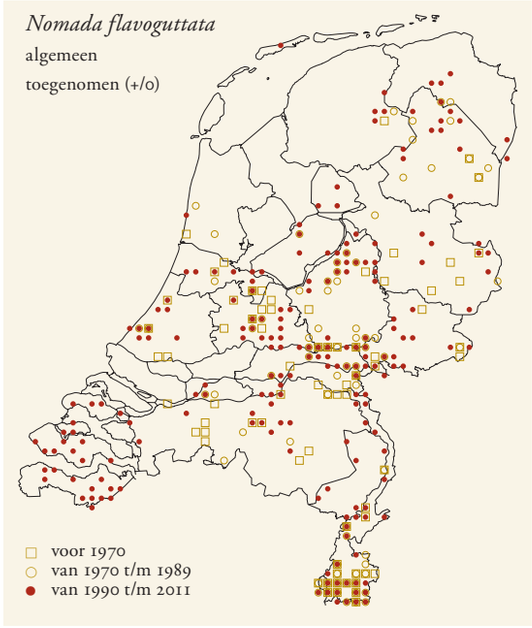
Habitat
Allerlei biotopen, zoals bermen, dijken, bossen, bosranden, heidevelden en afgravingen.

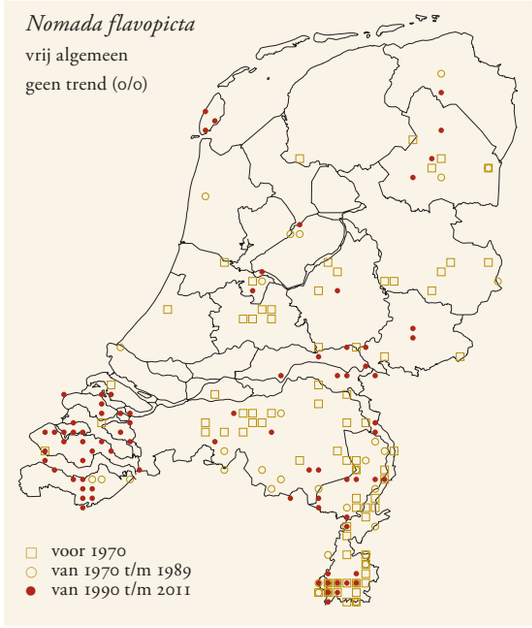
Levenswijze
Eén generatie.
Gastheren zijn (zeer) waarschijnlijk *Andrena carantonica*, *A. nigroaenea* en *A. nitida* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B) en mogelijk ook *A. ferox* (EDWARDS & TELFER 2002).

Nomada flavoguttata gewone kleine wespbij

JS

Achterlijf grotendeels rood of bruinrood, tergiet 1 vooraan zwart, vaak meer tergieten deels zwart, tergiet 2-3 vaak met





kleine gele zijvlekken. Kop en borststuk zwart met rood gekleurde delen, mannetje soms met wat geel(rood) op kop. Van *Nomada sheppardana* te onderscheiden door duidelijke gele vlekken op achterlijf (ontbreken bij *N. sheppardana*). Lengte 5-7 mm.

Verspreiding
Europa en Noord-Azië. In Europa wijd verbreid.
In geheel Nederland.

Habitat
Allerlei terreinen, zoals spoorwegen, bermen, dijken, ruigten, afgravingen en bosranden, ook in steden.

Levenswijze
In de zeer lange vliegtijd zijn geen duidelijke generaties te onderscheiden. Waarschijnlijk is er echter wel een tweede generatie, net als bij enkele gastheren.
Parasiteert bij zandbijen van de *Andrena minutula*-groep. Zeer waarschijnlijke gastheren zijn *A. falsifica*, *A. minutula*, *A. minutuloides*, *A. semilaevis* en *A. subopaca* (PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Nomada flavopicta zwartsprietwespbij

JS

Kop, borststuk en achterlijf met veel geel. Borststuk aan bovenkant spaarzaam behaard of kaal. Achterlijf zwart, met gele banden of gele zijvlekken. Coxa 1 met puntig doorntje. Top van achterscheen zowel bij mannetje als vrouwtje zonder dorentjes. Vrouwtje vaak met (geel-)rood op kop. Lengte vrouwtje 9-12 mm, mannetje 7-11 mm.

Verspreiding
Europa en Azië. Van Zweden tot in Spanje en van Engeland tot in Siberië.
In Nederland over het hele land, maar weinig waarnemingen uit het noorden en noordwesten. Dankzij intensief onderzoek in de laatste jaren is er een groot aantal recente meldingen uit Zeeland.

Habitat
Uiterwaarden, bermen en (spoor)dijken (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Eén generatie.
Bezoekt hoofdzakelijk composieten.
De belangrijkste, zeer waarschijnlijke gastheer is *Melitta leporina* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B, WOLF 1950). Overige, zeer waarschijnlijke, gastheren zijn *M. haemorrhoidalis* en *M. tricincta* (WESTRICH 1989B). Vegter (1977) meldt *Dasypoda hirtipes* als gastheer, wat verder nergens in de literatuur vermeld wordt. Op Texel is *N. flavopicta* waargenomen in de Zandkuil, waar geen *Melitta*'s voorkomen, maar wel een kolonie van *D. hirtipes*.

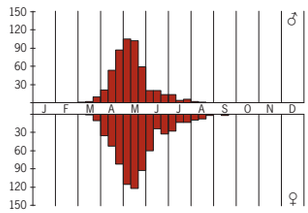
Nomada fucata kortsprietwespbij

JS

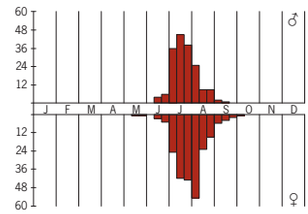
Kop en borststuk zwart, met (helder)geel gekleurde delen. Scutellum met centrale gele vlek. Antennen bij vrouwtje kort en tamelijk dik. Achterlijf zwart, tergiet 1 met rode band, andere tergieten met gele band, soms de eerste onderbroken. Vrouwtje te onderscheiden van vrouwtje *Nomada bifasciata* door gele banden op sterniet (3)4-5. Mannetjes van beide soorten alleen onder de microcoop te onderscheiden. Lengte vrouwtje 9-10 mm, mannetje 7-10 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en West-Azië.
Algemeen over heel Nederland, maar zeldzaam in het noorden.

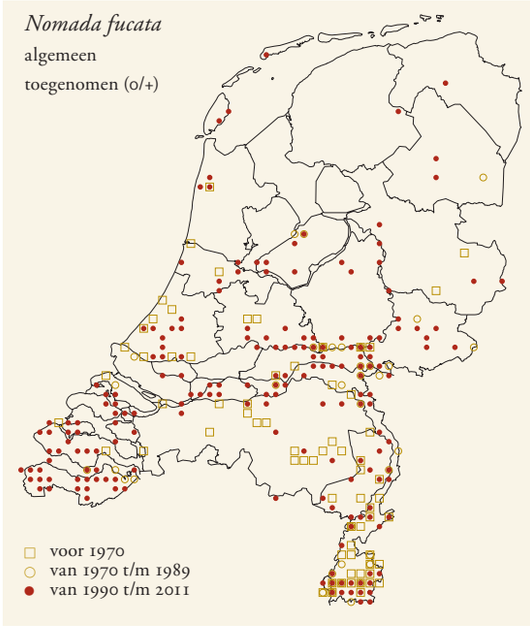
Habitat
Allerlei biotopen, van heidevelden tot stadstuinen.

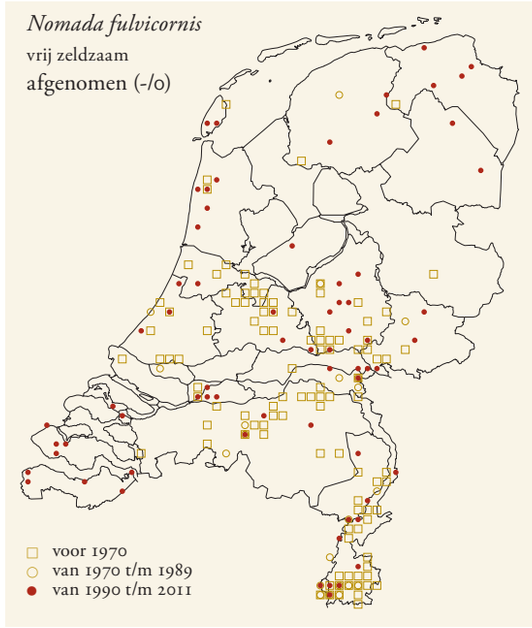


Nomada flavoguttata



Nomada flavopicta

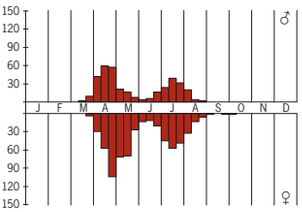




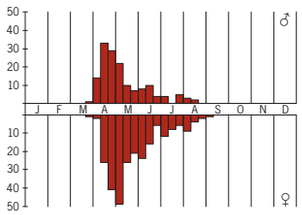
Levenswijze
Twee generaties. Volgens literatuuropgaven uit ons land en uit het buitenland zou de tweede generatie talrijker zijn dan de eerste (GEURTS 1950, PERKINS 1919). Dit blijkt echter niet uit het vliegtijddiagram.
Schindler & Wittmann (2004) beschrijven kort het paringsgedrag van deze soort.
Andrena flavipes is een zekere gastheer (SCHINDLER 2005). Vrouwtjes zijn vaak waar te nemen wanneer zij langzaam en laag over de nestplaatsen van *A. flavipes* heen en weer vliegen, speurend naar een geschikt nest. Met een snelle groei van *A. flavipes* kan ook het aantal individuen van *Nomada fucata* sterk toenemen (CALLE & DOBBELAAR 2007).



Een slapend mannetje van de roodsprietwespbij *Nomada fulvicornis*, zich vastbijtend in een plantenstengel.



Nomada fucata



Nomada fulvicornis

Nomada fulvicornis
roodsprietwespbij

JS

Borststuk en achterlijf met veel geel. Kop zwart, bij vrouwtje met (geel)rode delen, bij mannetje met gele delen. Borststuk zwart met gele delen. Kop en borststuk lang, lang afstaand bruingeel behaard. Achterlijf zwart met grote gele vlekken op tergiet 1-3 en gele banden op tergiet 4-5(6). Op tergiet 1 kunnen vlekken soms rood zijn en zelfs aaneenvloeien tot rode band. Kan in het veld verward worden met *Nomada marshamella*; daar alleen microscopisch van te onderscheiden (SMIT 2004). Lengte vrouwtje 9-13 mm, mannetje 8-12 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en Noord-Azië. In Europa van Finland tot in Spanje en van Engeland tot in Griekenland.
In Nederland verspreid over het land.

Habitat
Uiterwaarden, (spoor)dijken, ruigten en heidevelden (REEMER ET AL. 1999).

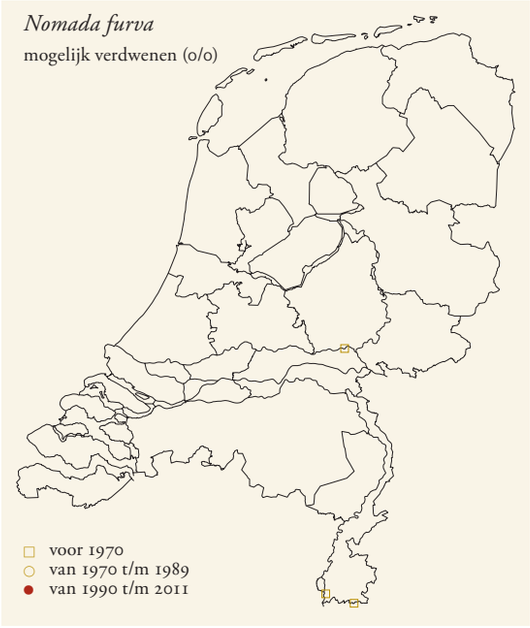
Levenswijze
Twee generaties.
De hoofdgastheren zijn zeer waarschijnlijk *Andrena pilipes* en *A. tibialis*. Mogelijk zijn ook *A. agilissima*, *A. bimaculata*, *A. curvungula*, *A. nigroaenea*, *A. similis* en *A. thoracica* gastheren (ALFKEN 1913, DYLEWSKA 1987, KOCOUREK 1966, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933).

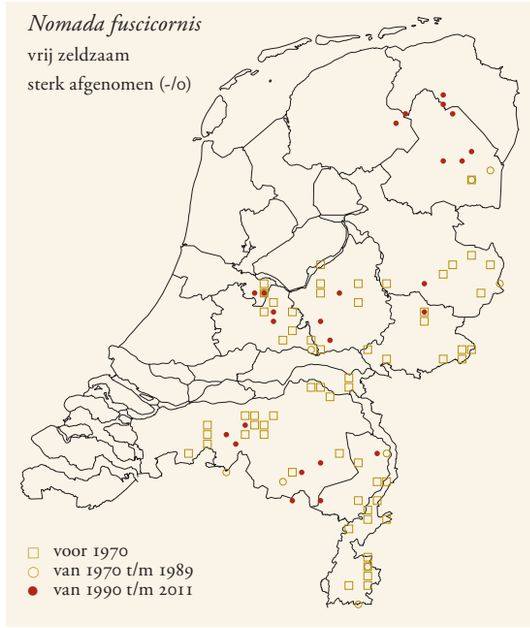
Nomada furva
glanzende dwergwespbij

JS

Heel kleine *Nomada*. Kop en borststuk bij beide seksen zwart met rode delen. Vrouwtje: achterlijf roodachtig, variabel, soms erg donker, soms met kleine roestgele zijvlekken. Mannetje: achterlijf bruinzwart, alle tergieten met geelwitte zijvlekken, die naar binnen in punt uitlopen. Lengte 4-6 mm.

Verspreiding
Beperkt tot Midden- en Zuid-Europa. Wordt sporadisch aangetroffen, hoewel gastheren in Europa niet zeldzaam zijn.





In Nederland van drie vindplaatsen bekend: Oosterbeek (GE; 1879), Gronsveld (LI; 1957) en Cottessen (LI; 1969).

Habitat
Schraalland (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
In Nederland in mei, juni en juli gevangen. Vliegt in Duitsland in twee generaties, van eind april tot half juni en van eind juli tot eind augustus (WESTRICH 1989B).
Parasiteert bij kleine bijen van het genus *Lasioglossum*. Perkins (1919) heeft deze *Nomada* uitgegraven uit nesten van *L. minutulum*. Verder zijn *L. morio*, *L. leucopus* en *L. punctatissimum* zeer waarschijnlijk gastheren (STÖCKHERT 1933). Perkins (1919) noemt ook *L. nitidiusculum* als waarschijnlijke gastheer. Mogelijk zijn er nog andere gastheren (WESTRICH 1989B).

Nomada fuscicornis bruinsprietwespbij

JS

Donkere *Nomada*. Kop en borststuk verspreid bestippeld, met duidelijke glanzende tussenruimtes; zwart met rode delen, bij mannetje hier en daar geel(rood). Achterlijf bruinrood, alle tergieten vooraan zwart. Achterscheen van vrouwtje met enkele kleine donkere doornties, die niet op eindrand maar er iets voor staan. Lengte vrouwtje 5-7 mm, mannetje 5-8 mm.

Verspreiding
Europa en Noord-Afrika. In Europa van Denemarken tot in Portugal en van Frankrijk tot in Rusland. In Nederland vroeger tamelijk algemeen op de hogere zandgronden en in Limburg, echter weinig recente vangsten.

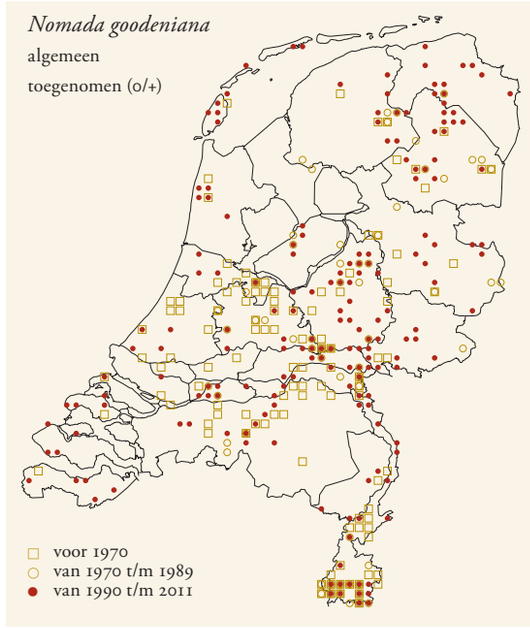
Habitat
Droge heide, spoorwegterreinen, zandwegen (REEMER ET AL. 1999).

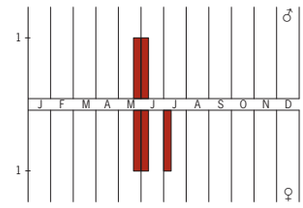
Levenswijze
Eén generatie.
Als enige en zekere gastheer is *Panurgus calcaratus* bekend (STÖCKHERT 1933).

Nomada goodeniana smalbandwespbij

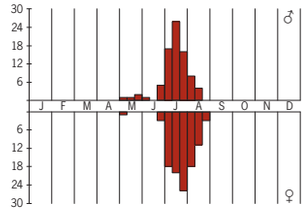
JS

Veel gele tekening, poten grotendeels oranje. Kop en borststuk zwart met geel gekleurde delen, achterlijf zwart met smalle gele banden op alle tergieten, die op tergiet 1 vaak onderbroken. Lijkt veel op *Nomada succincta*. Zie Diestelhorst & Lunau (2008) voor onderscheid tussen deze soorten. Lengte vrouwtje 10-14 mm, mannetje 10-13 mm.
Lange tijd als vorm of ondersoort van *Nomada succincta* beschouwd (o.a. SCHEUCHL 1995), maar wordt tegenwoordig

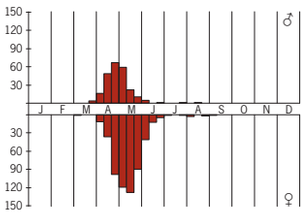




Nomada furva



Nomada fuscicornis



Nomada goodeniana



Smalbandwespbij
Nomada goodeniana,
vrouwtje.

als aparte soort gezien (DIESTELHORST & LUNAU 2008, KUHLMANN 1997, SCHWARZ ET AL. 1996).

Verspreiding
Van Noord-, Midden- en Oost-Europa tot in Siberië.
In Nederland wijd verspreid en algemeen.

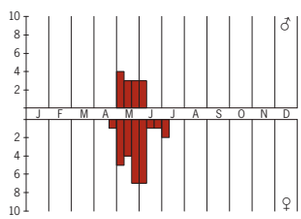
Habitat
Allerlei biotopen, ook binnen de bebouwde kom.

Levenswijze
Twee generaties, de tweede veel kleiner.
Diverse *Andrena*-soorten komen als zeer waarschijnlijke gastheren in aanmerking: *A. cineraria*, *A. nigroaenea*, *A. nitida*, *A. tibialis* (ALFKEN 1913, GEBHARDT & RÖHR 1987, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933). Gebhardt & Röhr (1987) zagen vrouwtjes herhaaldelijk open nesten van *A. cineraria* binnensluipen, waar ze 6-12 minuten bleven. Mogelijk zijn ook *A. thoracica* (PERKINS 1919) en *A. schencki* gastheer.

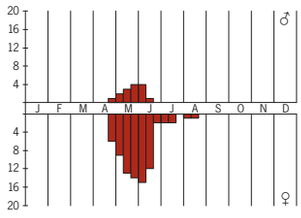
Nomada guttulata gedrongen wespbij

JS

Geheel rood en zwart van kleur. Kop vrouwtje zwart met rode delen, kop mannetje zwart met roodgele delen. Borststuk zwart met rode delen. Achterlijf rood, tergiet 1 bij vrouwtje vooraan zwart, bij mannetje alle tergieten vooraan zwart. Kaak met stompe punt. Lengte vrouwtje 7-9 mm, mannetje 6-8 mm.

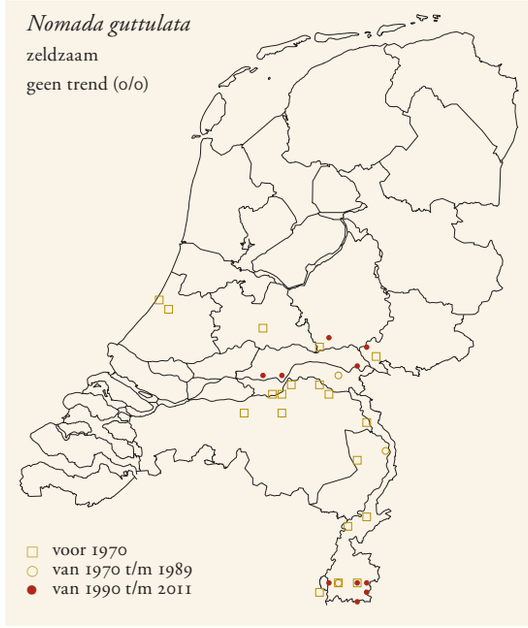


Nomada guttalata



Nomada integra

Verspreiding
Europa en Noord-Azië. In Europa van Zweden tot in Spanje en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland recent in het zuidoosten, voornamelijk in het rivierengebied. In 1879 is de soort enkele keren gemeld van Valkenburg (ZH).



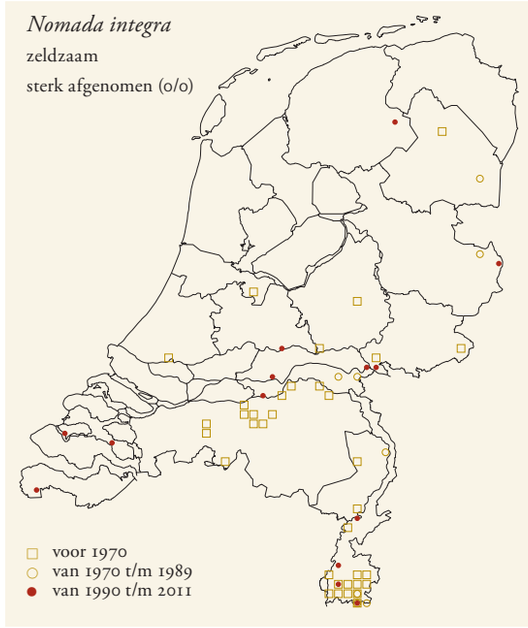
Habitat
Uiterwaarden, spoorterreinen, holle wegen langs weilanden (REEMER ET AL. 1999, SMIT 2008).

Levenswijze
Eén generatie.
Enige, zeer waarschijnlijke, gastheer is *Andrena labiata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, RAEMAKERS 2000, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B), maar mogelijk komt ook *A. potentillae* Panzer, 1809 (niet in Nederland) als gastheer in aanmerking (STÖCKHERT 1933).

Nomada integra tweekleurige wespbij

JS

Geheel rood en zwart van kleur. Kop vrouwtje zwart met rode delen, kop mannetje zwart met gele delen. Borststuk



zwart met rode delen. Achterlijf rood, tergieten met zwarte vlekken of banden. Antenneleden 6-10 van mannetje met knobbeltje aan achterzijde. Lengte vrouwtje 5-8 mm, mannetje 5,5-9 mm.

Verspreiding
Europa, van Finland tot in Portugal en van Engeland tot in Griekenland.
In Nederland sporadisch in het zuiden en oosten. Er zijn slechts weinig recente vangsten.

Habitat
Droog schraalland (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Eén generatie met een lange vliegtijd, die precies overeenkomt met die van de gastheer. *Andrena humilis* is zeer waarschijnlijk een gastheer (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B), *Andrena fulvago* waarschijnlijk ook (GRÜNWALDT & GRÜNWALDT 1939).

Nomada lathburiana roodharige wespbij

JS

Kop en borststuk opvallend dicht en afstaand roodgeel behaard. Kop vrouwtje zwart met oranje delen, kop mannetje zwart met gele delen. Borststuk zwart met gele delen. Achterlijf zwart, tergiet 1 met rode band, overige tergieten met gele band, op tergiet 2-3 soms in midden roodachtig onderbroken. Achterscheen van vrouwtje met enkele dikke stompe, deels rode en deels zwarte doorntjes. Mannetje: antenneleden 5-13 met tandje aan achterzijde. Lengte vrouwtje 10-13 mm, mannetje 9-13 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en Noord-Azië. In Europa van Noorwegen tot in Spanje en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland voornamelijk op de hogere zandgronden en in Zuid-Limburg. Zeldzaam in het westen.

Habitat
Bosranden, afgravingen en spoorwegterreinen.

Levenswijze
Vermoedelijk twee generaties: vooral gevonden van eind maart tot begin juni, maar vangsten uit juli en augustus (ook in buitenland; WESTRICH 1989B) duiden op een tweede generatie.
Er zijn twee zekere gastheren bekend: *Andrena cineraria* (GEBHARDT & RÖHR 1987) en *A. vaga* (BISCHOFF 2003, FRIESE 1923).

Nomada leucophthalma vroege wespbij

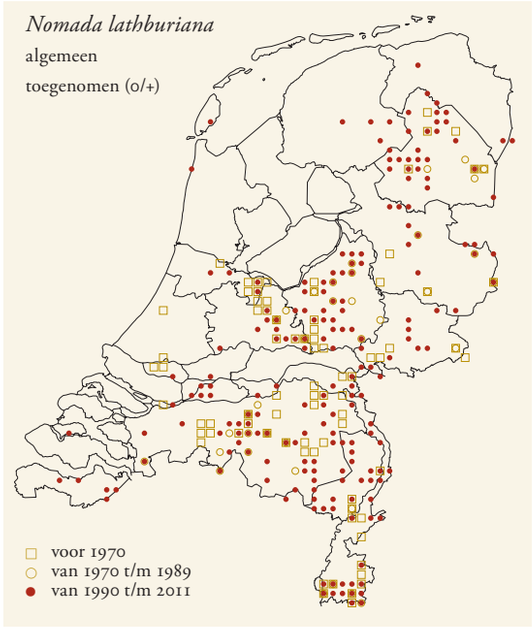
JS

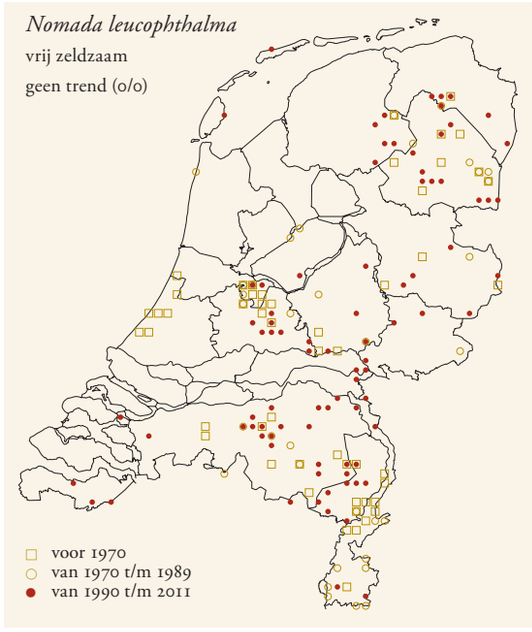
Kop en borststuk zwart met rode delen en met lange afstaande beharing, bij vrouwtje bruin of donkerbruin, bij mannetje grijsbruin. Achterlijf bruinrood of zwartbruin, tergieten vooraan en achteraan vaak zwart. Vrouwtje: tergiet 2-3 met twee grote zijvlekken, tergiet 4-5 met gele band. Mannetje: tergiet 2-6 met gele band, op tergiet 2-3 sterk versmald of onderbroken. Lengte vrouwtje 8-12 mm, mannetje 7-11 mm.

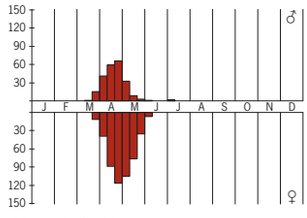
Verspreiding
In Europa van Noorwegen tot in Spanje en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland verspreid over het land, plaatselijk vrij algemeen.

Habitat
Bosranden, afgravingen en ruigten.

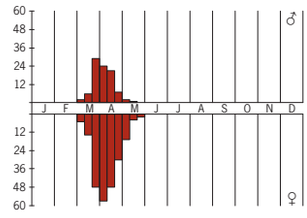
Levenswijze
Eén generatie. Een late vangst van een mannetje op 20 juni valt buiten de reguliere vliegtijd.
De belangrijkste gastheer is *Andrena clarkella*, zo blijkt uit opgegraven vrouwtjes en een mannetje uit de nesten van deze zandbij (GEBHARDT & RÖHR 1987). *Andrena apicata* is een







Nomada lathburiana



Nomada leucophthalma

zeer waarschijnlijke gastheer (ALFKEN 1913, CHAMBERS 1968, MÖSCHLER 1938, PERKINS 1919).
Bloembezoek is waargenomen op verschillende soorten wilg.

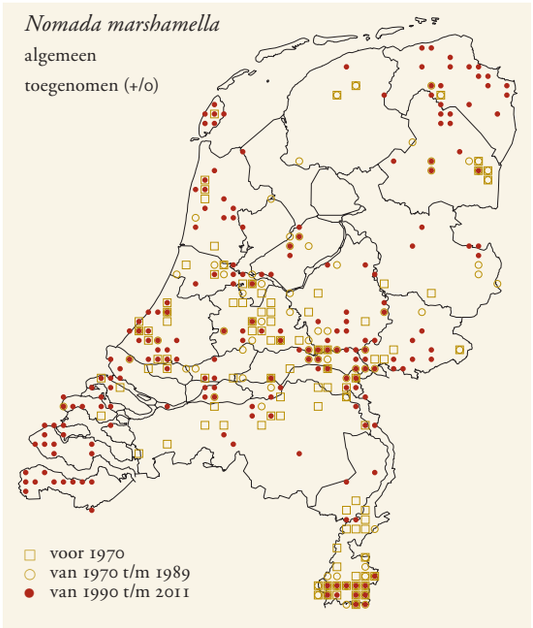
Nomada marshamella donkere wespbij

JS

Kop zwart, bij vrouwtje met (geel-)rode delen, bij mannetje met gele delen. Borststuk zwart met gele delen, tegulae rood. Achterlijf zwart met gele banden, op eerste tergieten vaak onderbroken. Lengte vrouwtje 8-14 mm, mannetje 8-13 mm.

Verspreiding

Europa en Noord-Azië, wijd verbreid.
In Nederland in het hele land.

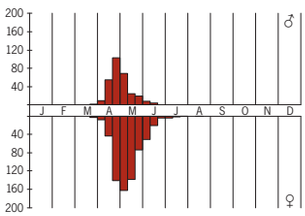


Habitat

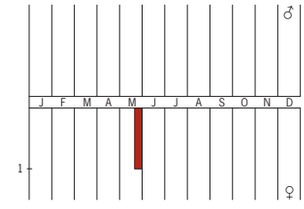
Allerlei terreinen, inclusief stedelijke bebouwing.

Levenswijze

Vermoedelijk een grote voorjaarsgeneratie en een kleine zomergeneratie (LEFEBER 1971A, VAN DER VECHT 1930).
De belangrijkste, zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena carantonica* (PAXTON ET AL. 1996A, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Een andere, zekere gastheer is *A. ferox* (SMIT 1996). Zeer waarschijnlijke gastheren zijn *A. nigroaenea* (MÖSCHLER 1938, STÖCKHERT 1933) en *A. rosae* (STÖCKHERT 1933). Volgens Stöckhert (1933) zou ook *A. nitida* in aanmerking komen als gastheer, hetgeen door Westrich (1989b) ten zeerste betwijfeld wordt. Perkins (1919) noemt *A. trimmerana*.



Nomada marshamella



Nomada melathoracica

Nomada melathoracica vlekpootwespbij

JS

Zwart met veel gele tekening. Borststuk zwart met gele tekening op pronotum, calli, tegulae, twee vlekken op scutellum, vlekken op mesopleuren en op propodeum. Achterlijf met brede gele banden op alle tergieten, die op tergiet 1-2 bij vrouwtje vaak en bij mannetje soms zeer smal onderbroken zijn. Lengte vrouwtje 12-14 mm, mannetje 11-13 mm.

Verspreiding

Zuid- en Midden-Europa. Overal zeldzaam (WESTRICH 1989B).
In Nederland op 23 mei 2008 is eenmalig een vrouwtje gevonden op de Sint Pietersberg bij Maastricht (LI; RAEMAKERS 2009A).



Habitat

Bloemrijk kalkgrasland.

Levenswijze

Eén generatie.
Waarschijnlijk is *Andrena agilissima* gastheer (AMIET ET AL. 2007, WESTRICH 1989B) en mogelijk *A. pilipes* (PETIT 1975B).

Nomada moeschleri eendoornwespbij

JS

Achterlijf helderrood met gele vlekken. Achterscheen aan het uiteinde met één stevige doorn. Kaak aan top tweetandig. Kop zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met gele delen. Borststuk zwart met rode delen. Lengte vrouwtje 9-11 mm, mannetje 8-11 mm.

Verspreiding

Noord- en Midden-Europa, tot aan de Alpen.
In Nederland één keer gevangen, in de buurt van Nijkerk (GE) in 2004 (SMIT & MEGENS 2006).

Habitat

Het enige Nederlandse exemplaar is gevangen in een smalle strook natte hei, ingeklemd tussen bossen van eiken en grove dennen. Deze biotoop sluit goed aan bij meldingen in buitenlandse literatuur (SAURE 1995, VAN DER SMISSEN 1995).



Levenswijze
De Nederlandse vangst was van 16 mei. In Duitsland vliegt deze soort in een generatie van eind april tot midden juni. Waarschijnlijk is *Andrena haemorrhoa* gastheer (SAURE 1995, VAN DER SMISSEN 1995), mogelijk ook *A. fucata* en *A. helvola* (SAURE 1995, VOITH 1995).

Nomada mutabilis
rode wespbij

JS

Kop zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met roodgele delen. Borststuk zwart met enkele rode delen. Achterlijf rood, tergiet 1 vooraan zwart. Mannetje: achterdij basaal aan onderkant met groef, met daarin opvallend geelwit haarbosje. Lengte vrouwtje 8-11 mm, mannetje 8-10 mm.



Verspreiding
Europa en Centraal-Azië. In Europa in het midden en zuiden. Uit Nederland verdwenen. Alleen gevonden tussen 1942 en 1960 in Midden-Limburg. Voor het eerst gemeld uit Lerop (LI; SANDERS 1949), waar bijna alle meldingen van deze soort vandaan kwamen.

Habitat
Droog schraalland (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Eén generatie.
Als enige, zeer waarschijnlijke, gastheer is *Andrena chrysopyga* bekend (ALFKEN 1913, ENSLIN 1922, KOCOUREK 1966, SANDERS 1950, STÖCKHERT 1933). Volgens Kocourek (1966) en Möschler (1938) is waarschijnlijk ook *A. labialis* een gastheer.

Nomada mutica
gele wespbij

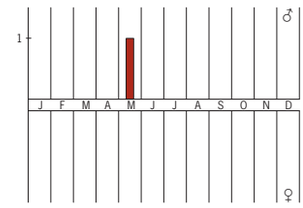
JS

Slanke soort met veel geel gekleurde delen op kop en lichaam. Poten rood. Antenne verhoudingsgewijs lang. Achterlijf zwart, alle tergieten met brede gele banden. Achterscheen van vrouwtje zonder dorentjes aan top. Lengte vrouwtje 8-12 mm, mannetje 9-12 mm.

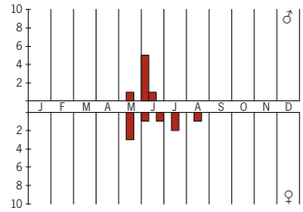
Verspreiding
Zuid- en Midden-Europa.
In 1995 voor het eerst in ons land gevangen bij Berg en Dal (GE; SMIT 1996) en in latere jaren daar ook aangetroffen. Dit is in Nederland de enige vindplaats van zowel deze soort als de gastheer.

Habitat
In Nederland alleen bekend van een extensief begraasde, glooiende ponyweide met een rij oude eikenbomen, gelegen naast bos. De nesten van de waarschijnlijke gastheer bevinden zich in een op het zuiden gerichte helling.

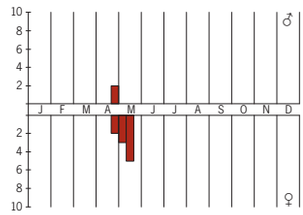




Nomada moeschleri



Nomada mutabilis



Nomada mutica

Levenswijze
Eén generatie.
De enige bekende en zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena ferox* (SMIT 2006A, STÖCKHERT 1933).



Donkere dubbeltand
Nomada obscura,
vrouwtje.

Nomada obscura
donkere dubbeltand

JS

Tamelijk donkere soort. Kaak tweetandig. Kop en borststuk zwart met donkerrode delen, achterlijf zwart met witte vlekken of banden. Vrouwtje vaak met rode band op tergiet 1-3. Lengte 7-9 mm.

Verspreiding
Noord- en Midden-Europa.
In Nederland zeer zeldzaam, bekend van verspreid liggende vindplaatsen, voornamelijk op de hogere zandgronden. Soms plaatselijk talrijk. Voor het eerst uit Nederland gemeld van de Deurnese Peel (NB; BENNO 1948A) en daar ook in 2010 nog aangetroffen.

Habitat
Droge heide, zandafgraving (CÖLLN & JAKUBZIK 2009, REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Eén generatie.
Bloembezoek is waargenomen op boswilg *Salix caprea* (BENNO 1948).
De enige, zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena ruficrus* (BENNO 1948, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933).

Nomada obtusifrons
platkielwespbij

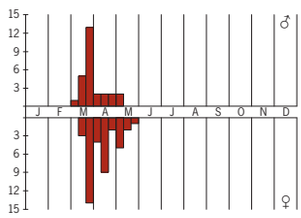
JS

Tussen de antenne-inplantingen bevindt zich een platte richel, geen scherp gerande kiel zoals bij andere *Nomada*-soorten. Kop zwart met roodachtige delen, bij mannetje geelrood. Borststuk zwart met enkele rode delen. Achterlijf roodbruin tot zwartbruin met kleine witte vlekken op de tergieten. Lengte vrouwtje 5-8 mm, mannetje 5-7 mm.

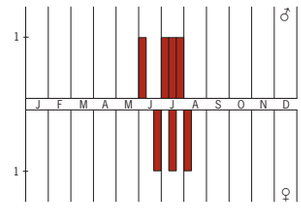
Verspreiding
Noord-, Midden- en Oost-Europa.
In ons land bekend van enkele oude vindplaatsen in het midden en oosten van Gelderland en een in Zuid-Limburg. Eerste melding door Koornneef (1925).

Habitat
Bosranden (REEMER ET AL. 1999), in België in 2003 gevonden op een kapvlakte (BAUGNÉE 2003).

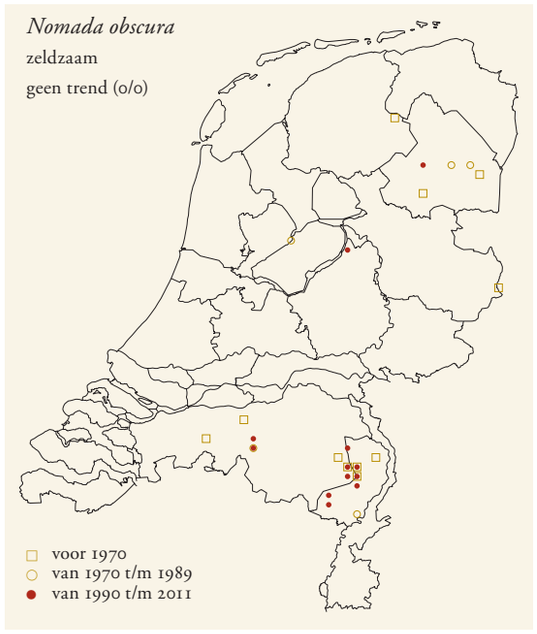
Levenswijze
Eén generatie.

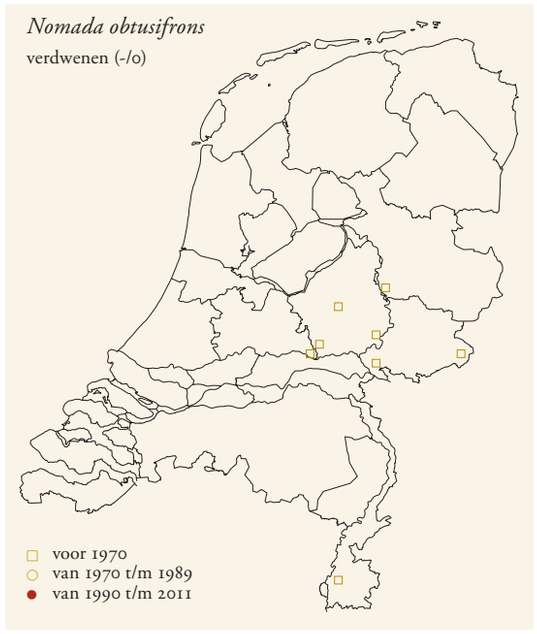


Nomada obscura



Nomada obtusifrons





Zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena coitana*, waarschijnlijke gastheer *A. tarsata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933).

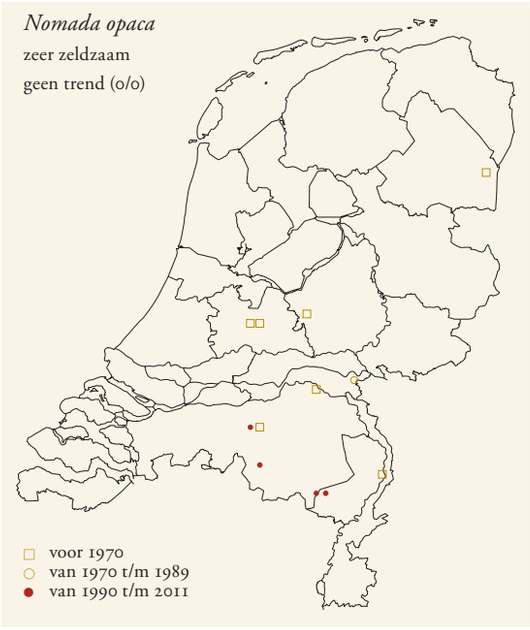
Nomada opaca
boswespbij

JS

Nogal donkere soort. Kaak tweetandig. Kop zwart, bij vrouwtje met rode delen, mannetje met geel. Borststuk zwart met rode delen. Achterlijf roodbruin, tergieten vaak vooraan en achteraan zwart, tergiet 2, (3) en 4-5 met gele vlekken. Lengte vrouwtje 7-9 mm, mannetje 8-10 mm.

Verspreiding

Zuid- en Midden-Europa.
In Nederland in het midden en zuidoosten, met als enige uitzondering Emmen (DR). Recente vangsten zijn bekend uit de omgeving van Weert (LI) en De Brand bij Udenhout, Netersel en Westelbeers (alle drie NB).



Habitat

Bosranden (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze

Eén generatie.
De enige gastheer is zeer waarschijnlijk *Andrena fulvida* (KOCOUREK 1966, STÖCKHERT 1933).

Nomada panzeri
sierlijke wespbij

JS

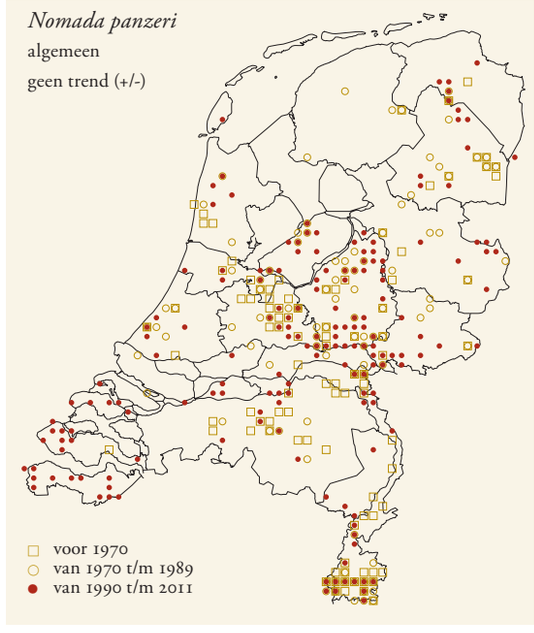
Slanke soort. Kop zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met geel. Borststuk zwart met rode delen. Achterlijf bruinrood, tergieten vaak vooraan en achteraan zwart. Tergiet 2-3 met gele zijvlekken, tergiet 4-5 (6) met gele middenvlek. Lengte vrouwtje 7-11 mm, mannetje 6-11 mm.



▲ Sierlijke wespbij *Nomada panzeri*, vrouwtje.

Verspreiding

Europa en Noord-Azië. In Europa overal, behalve in het zuiden.
In heel Nederland algemeen.

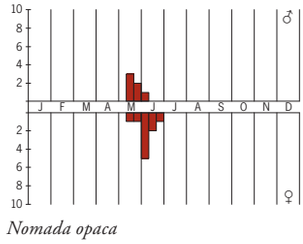


Habitat

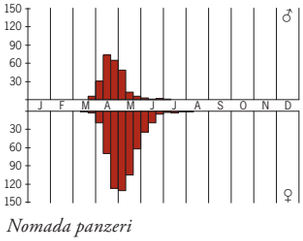
Allerlei biotopen.

Levenswijze

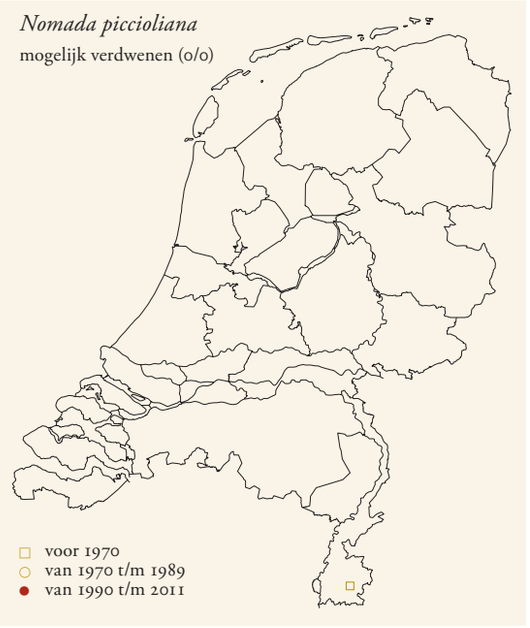
Eén generatie.
Andrena fulva is zekere gastheer (PAXTON & POHL 1999). Verschillende soorten van de *helvola*-groep (*A. fucata*, *A. helvola*, *A. lapponica*, *A. synadelpha*, *A. varians*) zijn zeer waarschijnlijk eveneens gastheren (PERKINS 1919, RICHARDS 1946, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

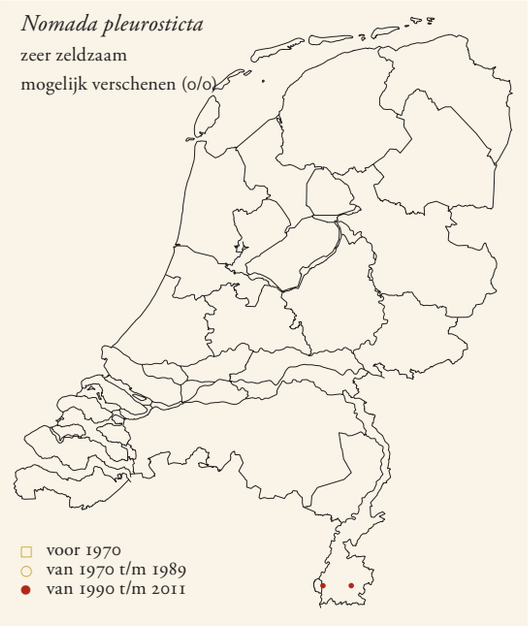


Nomada opaca



Nomada panzeri





Nomada piccioliana
kalkgraslandwespbij

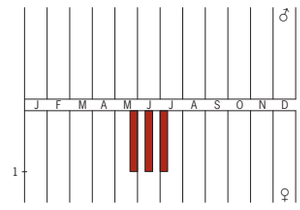
JS

Kop en borststuk zwart, vrouwtje met rode of geelrode delen, mannetje met gele delen. Achterlijf bruinrood, tergiet 1 vooraan zwart, vrouwtje met achterranden van tergieten zwart, mannetje met voorranden zwart. Tergieten met gele vlekken, bij mannetje vaak samenvloeiend tot banden. Lengte vrouwtje 7-10 mm, mannetje 6-9 mm.

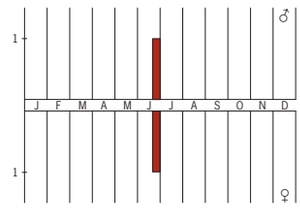
Verspreiding
Zuid- en Midden-Europa.
In Nederland slechts drie meldingen, alle drie vrouwtjes en alle drie van de Vrakelberg bij Colmont (LI): 30 mei 1966, 1 juni 1924 en 11 juni 1966 (LEFEBER 1971B).

Habitat
Kalkgrasland (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Eén generatie.
De enige bekende, zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena combinata* (STÖCKHERT 1941, 1954), die sinds 1977 niet meer in ons land is waargenomen.



Nomada piccioliana



Nomada pleurostica

Nomada pleurosticta
neushoornwespbij

JS

Kop zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met gele delen. Borststuk zwart met enkele rood gekleurde delen. Achterlijf rood, tergiet 1 vooraan zwart, tergiet 4-5 vooraan met zwarte band. Mannetje: dij 3 aan onderkant tot halverwege met dichte, meest aanliggende, witte behaaring. Lengte vrouwtje 7-10 mm, mannetje 8-11 mm.

Verspreiding
Midden- en Zuid-Europa, Turkije, Noord-Afrika. Ook in België, waar de soort al geruime tijd bekend is van de Sint Pietersberg (LEFEBER 1967, PETIT 1987, 1998; TP eigen waarneming). In Nederland voor het eerst gevonden in 2005. Intussen drie waarnemingen: Kunderberg (2005), Maastricht (twee in 2011).

Habitat
Kalkrijk grasland.

Levenswijze
Eén generatie.
De enige, zeer waarschijnlijke, gastheer is *Andrena polita* (ALFKEN 1913, PETIT 1987, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Nomada rhenana
kale wespbij

JS

Vrouwtje nogal gedrongen, mannetje slanker. Kop en borststuk zwart met gele of geelrode delen; bij vrouwtje aan bovenkant spaarzaam en kort behaard. Vrouwtje met rood achterlijf, tergiet 1 vooraan zwart. Mannetje met bruinrood tot zwartbruin achterlijf en gele vlekken op tergieten. Lengte vrouwtje 6-10 mm, mannetje 8-9 mm.

Verspreiding
West- en Midden-Europa, Noordwest-Afrika.
In Nederland tot 1961 plaatselijk algemeen in het Rijk van Nijmegen en Limburg, maar daarna kennelijk uit ons land verdwenen. De gastheer is nog onverminderd aanwezig.

Habitat
Droge heide (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Twee generaties. De tweede generatie lijkt talrijker dan de eerste.
De enige, zeer waarschijnlijke, gastheer is *Andrena ovatula* (STÖCKHERT 1933, 1941, 1954, WESTRICH 1989B).



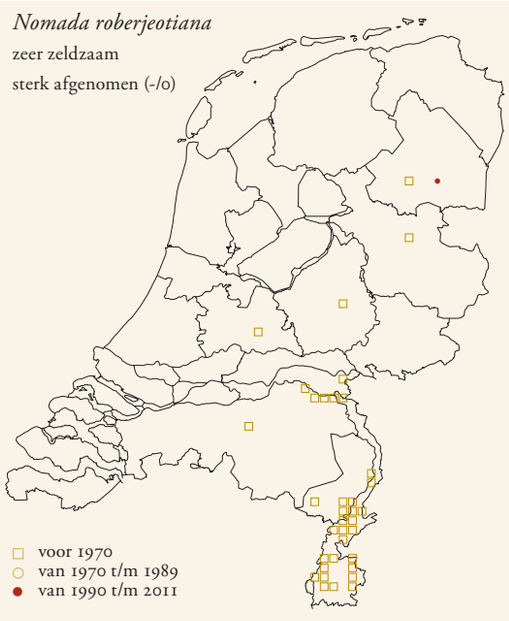
Nomada roberjeotiana
kleine bonte wespbij

JS

Achterlijf vaak met opvallende lichte vlekken. Mesonotum dicht bestippeld, met duidelijk glanzende tussenruimtes, scutellum minder dicht bestippeld. Vrouwtje nauwelijks behaard op kop en borststuk, propodeum kaal. Kop en borststuk zwart, vrouwtje met roestrode delen, mannetje met gele delen. Achterlijf bruinzwart met rode band op tergiet 1 of 2, overige tergieten met ivoorkleurige vlekken of banden. Lengte vrouwtje 7-10 mm, mannetje 7-9 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en West-Azië.
In Nederland in het zuidoosten voor 1963 plaatselijk talrijk (SANDERS 1951), nu zeer zeldzaam. In 2006 drie vangsten bij Gees (DR).



Habitat

Droge heide (REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze

Eén generatie.
Zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena tarsata* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933), mogelijk ook *A. coitana* (ALFKEN 1913, PETIT 1977). Westrich (1989b) vermoedt dat er nog een andere gastheer is, omdat de soort in Baden-Württemberg het meest gevangen is op plaatsen waar deze *Andrena*-soorten niet voorkomen. *Andrena fuscipes* is mogelijk gastheer (BRECHTEL 1986, SCHMID-EGGER ET AL. 1995, SCHEUCHL 1995) en *A. denticulata* waarschijnlijk ook (SMIT & VAN DER MEER 2007, VENNE & BLEIDORN 2003).

Nomada ruficornis
gewone dubbeltand

JS

Kop en borststuk donker, achterlijf met gele vlekken of banden. Kaak tweetandig. Kop zwart, vrouwtje met rode delen, mannetje met gele delen. Borststuk zwart met rode delen. Achterlijf van vrouwtje roodbruin, van mannetje roestrood, tergieten vooraan met zwarte band. Tergieten met gele vlekken of banden. Lengte vrouwtje 8-10 mm, mannetje 7-11 mm.

Verspreiding

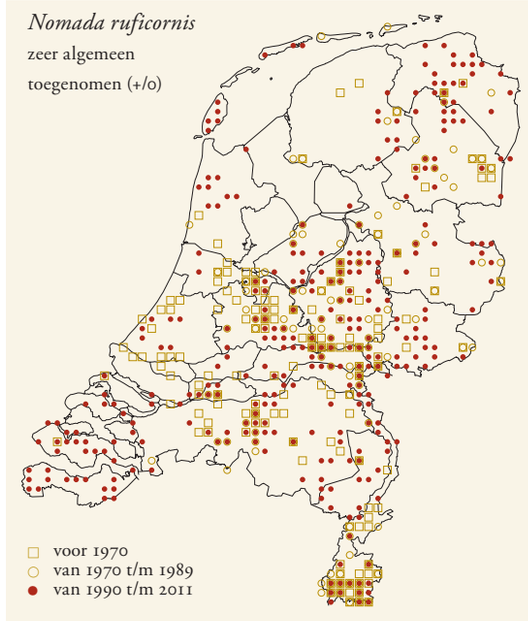
Noord-, Zuid- en Midden-Europa, naar het oosten tot in Rusland.
In Nederland over het hele land algemeen.

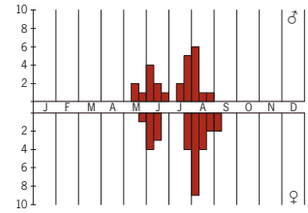
Habitat

Allerlei biotopen, zoals bosranden, dijken, heidevelden, ruigten, spoorwegterreinen en uiterwaarden.

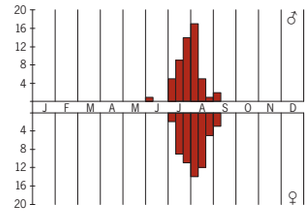
Levenswijze

Eén generatie, die overeenkomt met de vliegtijd van de waarschijnlijke gastheer.

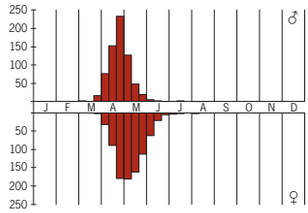




Nomada rhenana



Nomada roberjeotiana



Nomada ruficornis

Enige, zeer waarschijnlijke gastheer, is *Andrena haemorrhoa* (ALFKEN 1913, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Nomada rufipes
heidewespbij

JS

Zwart, gele vlek op borststuk, gele vlekken op achterlijf, poten rood. Mesonotum tamelijk grof bestippeld, met duidelijke, glanzend gladde tussenruimtes. Scutellum spaarzaam bestippeld, glad en glanzend. Kop en borststuk zwart, bij vrouwtje met geelrode delen, bij mannetje met gele of ivoorwitte delen. Kort en zeer spaarzaam behaard, propodeum kaal. Coxa 1 met spits doornje. Achterlijf zwart, tergiet 2-3 met gele vlekken, tergiet 4-5(6) met gele band. Lengte vrouwtje 6-9 mm, mannetje 7-9 mm.

Verspreiding
Heel Europa.
In Nederland voornamelijk op de hogere zandgronden, met enkele vindplaatsen in de kuststreek en een oude op Ameland.

Habitat
Struikheigebieden.

Levenswijze
Eén generatie, met een zeer vroege waarneming van eind mei.
Belangrijkste en zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena fuscipes* (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B), maar parasiteert waarschijnlijk eveneens bij *A. denticulata* (PERKINS 1919, THEUNERT 2006B) en mogelijk bij *A. simillima* en *A. nigriceps* (THEUNERT 2006B, WESTRICH 1989B).



Heidewespbij *Nomada rufipes*, vrouwtje.

Nomada sexfasciata
grote wespbij

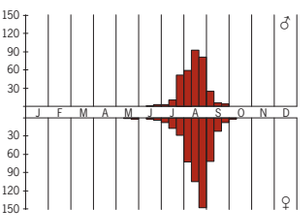
JS

Onze grootste *Nomada*. Wang relatief breed, eenderde tot helft van breedte van kaakbasis. Kop en borststuk zwart met geelgekleurde delen. Achterlijf zwart, tergieten met gele vlekken (1-3) en banden (4-6). Lengte 12-14 mm.

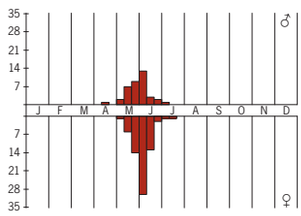
Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en West-Azië. Van Zweden tot in Spanje en van Engeland tot in Griekenland.
In Nederland verspreid in de zuidoostelijke helft, maar recent alleen gevangen in Midden- en Zuid-Limburg.

Habitat
Droog schraalland (REEMER ET AL. 1999).

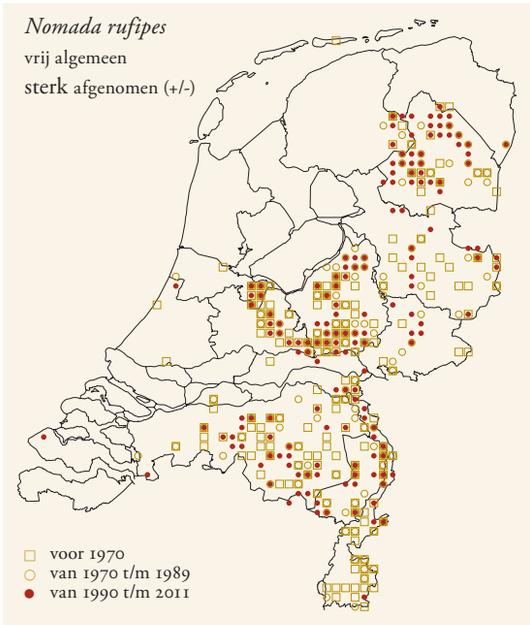
Levenswijze
Eén generatie.
Zeer waarschijnlijke gastheren zijn *Eucera longicornis* en

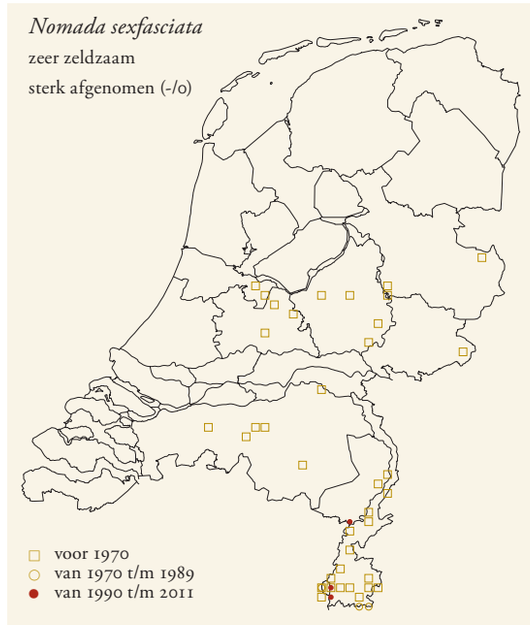


Nomada rufipes



Nomada sexfasciata



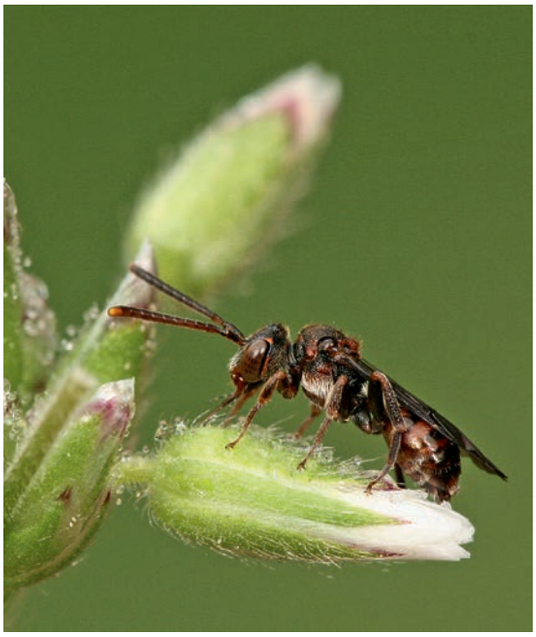


E. nigrescens (ALFKEN 1913, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Mogelijk is ook *E. interrupta* Baer, 1850 (niet in Nederland) gastheer (WESTRICH 1989B).

Nomada sheppardana
geeltipje

JS

Vrij donkere soort. Kop en borststuk zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met geelrode delen. Achterlijf vrouwtje glad, sterk glanzend, bruinrood, tergieten vooraan en achteraan donker, soms tergiet 2 met vage gele zijvlekken. Achterlijf mannetje bruinzwart, tergiet 1-5 met gele zijvlekken, tergiet 6 met gele band. Lengte vrouwtje 4-7 mm, mannetje 4-6 mm. Vrouwtje van *Nomada flavoguttata* te onderscheiden door ontbreken van gele vlekken op achterlijf.



Verspreiding
Noord-, Zuid- en Midden-Europa, Japan.
In Nederland algemeen, behalve in westen en uiterste noorden.

Habitat
Allerlei biotopen, zoals afgravingen, bermen, bosranden, spoorwegterreinen, stedelijke bebouwing en uiterwaarden.

Levenswijze
Twee generaties, maar tweede generatie erg zeldzaam (HAESELER 1982, STÖCKHERT 1943). Van der Vecht (1930) meldt dat de tweede generatie in ons land het grootst is, uit het vliegtijddiagram blijkt echter dat deze erg klein is.
Gastheren zijn bijen van het genus *Lasioglossum*, zeer waarschijnlijk *L. nitidiusculum* (ENSLIN 1922, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B) en *L. sexstrigatum* (HAESELER 1982A, VEGTER 1971, 1977). Westrich (1989b) vermoedt dat ook andere *Lasioglossum*-soorten gastheer kunnen zijn.

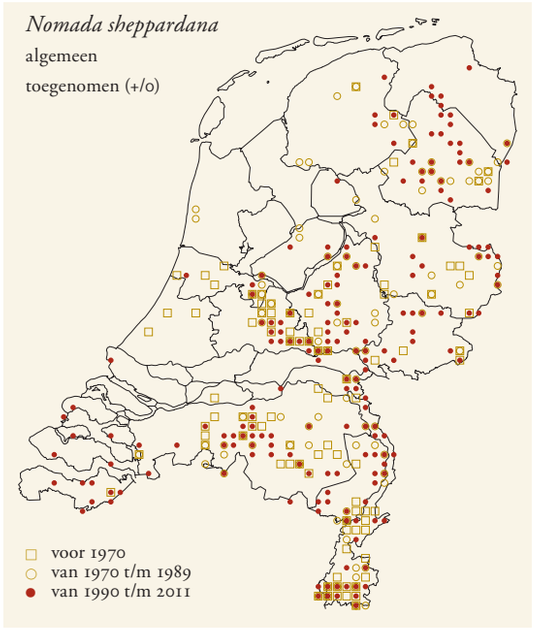
Nomada signata
signaalwespbij

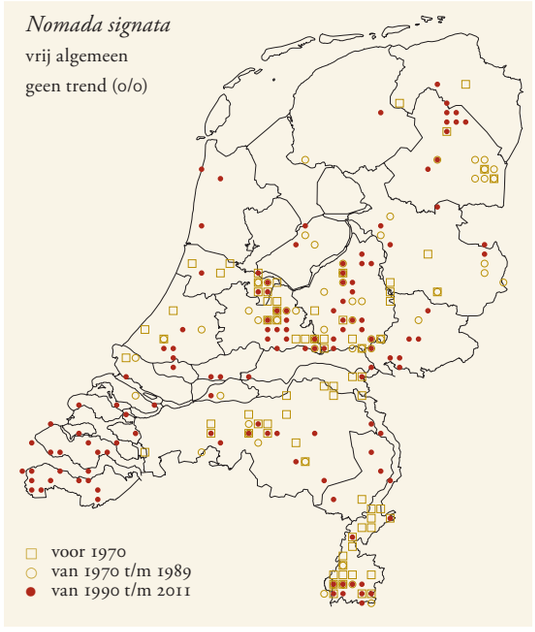
JS

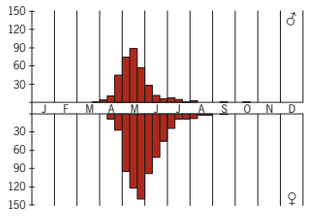
Veel geel op lichaam. Vrouwtje: kop zwart met geelrode delen, borststuk zwart met gele en rode delen. Mannetje: kop zwart met gele delen, borststuk zwart met gele of rode delen. Achterlijf bruinzwart, tergieten met gele banden. Tergiet 1 bij vrouwtje met rode band, bij mannetje met gele vlekken. Vrouwtje te onderscheiden van *Nomada flava* door afstaande beharing op borststuk en gele vlekken op propodeum. Mannetje te onderscheiden van *N. flava* door lange, afstaande beharing op middendij, ongeveer even lang als dikte van dij (bij mannetje *N. flava* maximaal de helft van dikte van dij). Lengte vrouwtje 8-13 mm, mannetje 9-13 mm.

Verspreiding
Noord- en Midden-Europa.
In Nederland algemeen.

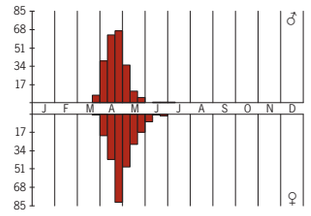
◀◀ Geeltipje *Nomada sheppardana*, vrouwtje.







Nomada sheppardana



Nomada signata



Borstelwespbij
Nomada stigma,
mannetje.

Habitat
Allerlei biotopen, zoals afgravingen, bosranden, heidevelden en stedelijke bebouwing.

Levenswijze
Eén generatie.
De enige, zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena fulva* (GUSENLEITNER 1983, PERKINS 1919, SCHROEDER 1922, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Nomada similis matglanswespbij

JS

Achterlijf overwegend rood. Kop en borststuk zwart, vrouwtje met rode delen, mannetje met geelrode delen. Borststuk tamelijk grof en dicht bestippeld, met glanzende tussenruimtes. Tergieten tamelijk grof en dicht bestippeld, mat. Achterlijf bruinrood, voorste helft tergiet 1 zwart, overige tergieten vooraan met zwarte band. Mannetje met gele vlekken op tergiet 2-3. Lengte vrouwtje 8-9 mm, mannetje 9-10 mm.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika, Noord-Azië. In Europa van Zuid-Zweden tot in Spanje en van Frankrijk tot in Rusland.
In Nederland verspreid op de hogere zandgronden, plaatselijk talrijk.

Habitat
Droog schraalland (REEMER ET AL. 1999), heidevelden.

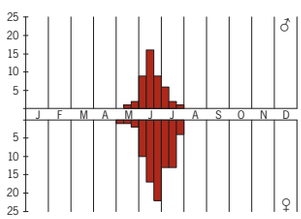
Levenswijze
Eén generatie.
De enige, zeer waarschijnlijke gastheer is *Panurgus banksianus* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

Nomada stigma borstelwespbij

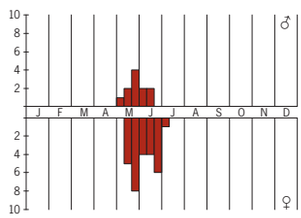
JS

Rood-zwarte soort. Tergiet 5 van vrouwtje met sterke, borstelachtige haarband, die uit kortere en langere haren bestaat, veel grover dan bij andere *Nomada*-soorten. Mesonotum en scutellum van vrouwtje dicht en grof bestippeld, met duidelijke, glanzende tussenruimtes. Kop en borststuk zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met geelrode delen. Antenneleden 5-10 van mannetje met tamelijk puntig knobbeltje op achterzijde. Achterlijf rood, tergiet 1 vooraan zwart, enkele tergieten zwart gevlekt. Lengte vrouwtje 10-12 mm, mannetje 9-11 mm.

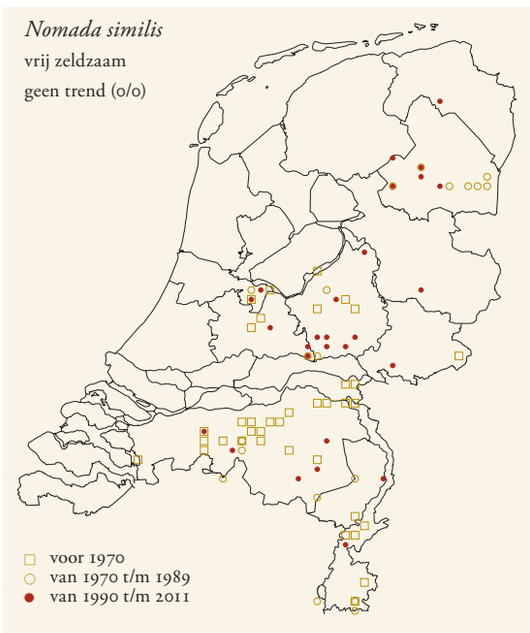
Verspreiding
Europa, West-Azië en Noord-Afrika.

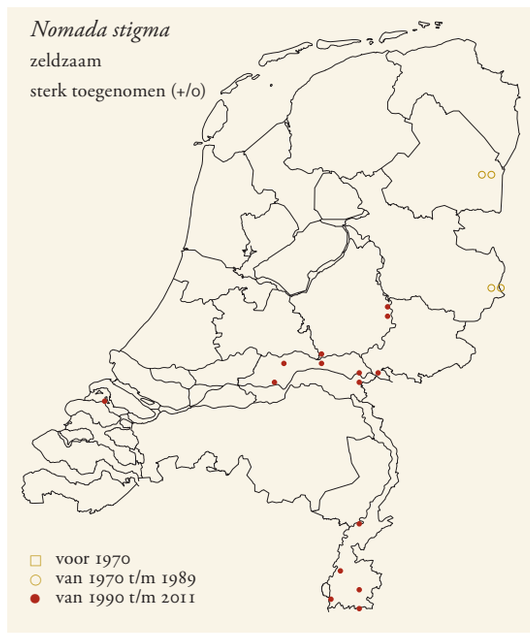


Nomada similis



Nomada stigma





In ons land bekend van enkele oude vindplaatsen bij Emmen (DR) en Losser (GE) uit de jaren 1970-1973. Recent is daar nog een aantal vindplaatsen bijgekomen in het midden en zuidoostelijke deel van het land. Sanders (1953) meldt deze soort voor het eerst voor de Nederlandse fauna.

Habitat
Groeves en uiterwaarden (RAEMAKERS 2000, REEMER ET AL. 1999).

Levenswijze
Eén generatie.
Als zeer waarschijnlijke gastheer is *Andrena labialis* bekend (ENSLIN 1922, MÖSCHLER 1938, STÖCKHERT 1933, SANDERS 1953) en de soort is ook in Nederland gevonden bij de nesten van *A. labialis* (LEFEBER 1973). Waarschijnlijk is *A. schencki* eveneens gastheer (ALFKEN 1913) en komt *A. chrysopyga* ook in aanmerking (WESTRICH 1989B). *Nomada stigma* is in Duitsland waarschijnlijk ook broedparasiet van *A. decipiens* Schenck, 1861 (niet in Nederland).

Nomada striata stomptandwespbij

JS

Tergieten met gele vlekken. Scutellum met glanzende tussenruimtes tussen grove bestippeling. Top van kaak recht afgesneden. Kop en borststuk zwart met rode delen, bij mannetje kop met geelrode delen. Achterlijf bruinrood, tergiet 1 vooraan zwart, overige tergieten vooraan vaak met smalle zwarte band. Tergiet 2-5(6) met gele vlekken. Lengte vrouwtje 8-9 mm, mannetje 9-10 mm.

Verspreiding
Europa en Noord-Azië. In Europa van Noorwegen tot in Portugal en van Engeland tot in Rusland.
In Nederland op de hogere zandgronden. Het aantal recente vondsten is relatief klein en vooral afkomstig uit de oostelijke helft van het land.

Habitat
Droge heide (REEMER ET AL. 1999), bosranden.

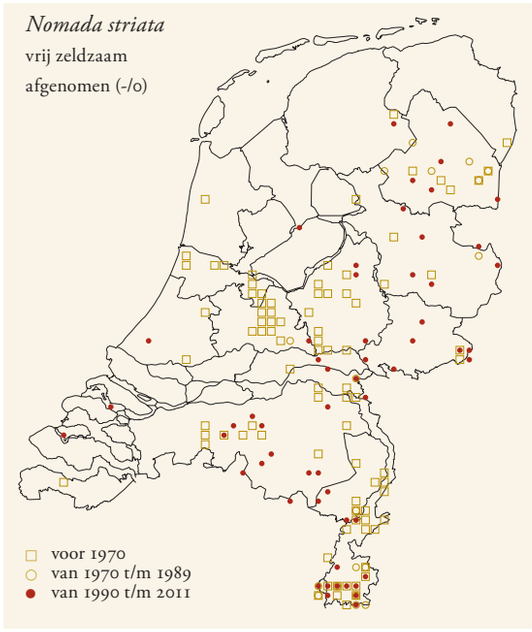
Levenswijze
Eén generatie.
Belangrijkste gastheer is zeer waarschijnlijk *Andrena wilkella* (ALFKEN 1913, KOCOUREK 1966, PERKINS 1919, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Waarschijnlijk zijn *A. gelriae*, *A. intermedia*, *A. similis* en *A. ratisbonensis* Stöckhert, 1924 (niet in Nederland) eveneens gastheer (KOCOUREK 1966, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Mogelijke gastheer is *A. pandellei* (WESTRICH 1989B). Alle genoemde gastheren behoren tot de *A. ovatula*-groep.

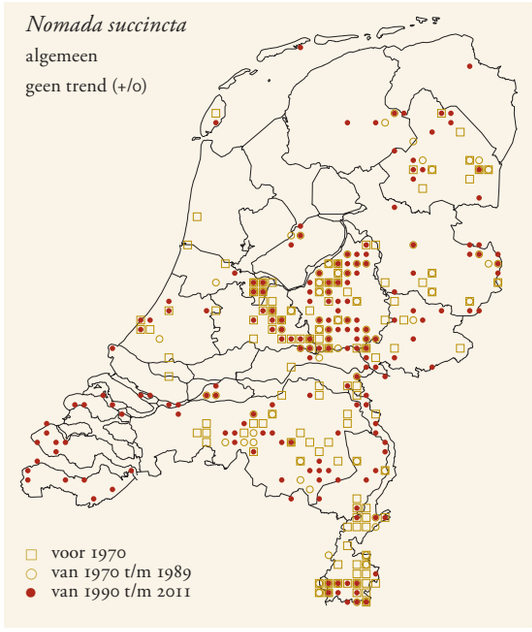
Nomada succincta geelzwarte wespbij

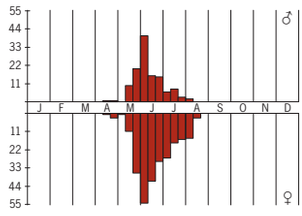
JS

Zwart met veel gele tekening. Kop en borststuk zwart, met gele delen. Achterlijf zwart, tergieten met brede, gele banden, de eerste zelden onderbroken. Mannetje met achtertrochanter en achterdij aan basis met dichte geelwitte haarvlek. Verschilt van *Nomada goodeniana* door grotendeels gele poten en meestal donkere veeg aan binnenkant achterscheen (*N. goodeniana* meestal met oranje poten en zonder donkere veeg). Lengte vrouwtje 10-12 mm, mannetje 10-13 mm.
Lange tijd is *N. goodeniana* als vorm of ondersoort van *N. succincta* beschouwd (o.a. SCHEUCHL 1995), maar tegenwoordig worden beide als aparte soorten gezien (DIESTELHORST & LUNAU 2008, KUHLMANN 1997, SCHWARZ ET AL. 1996).

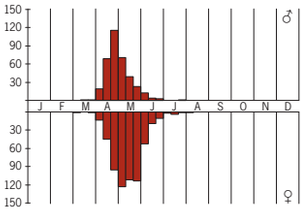
Verspreiding
Alleen in Europa, van Noorwegen tot Gibraltar en van Engeland tot in Griekenland.
In Nederland algemeen, met weinig meldingen uit het noorden.







Nomada striata



Nomada succincta

Habitat
Allerlei biotopen, zoals afgravingen, bosranden, dijken, heidevelden, spoorwegterreinen en uiterwaarden.

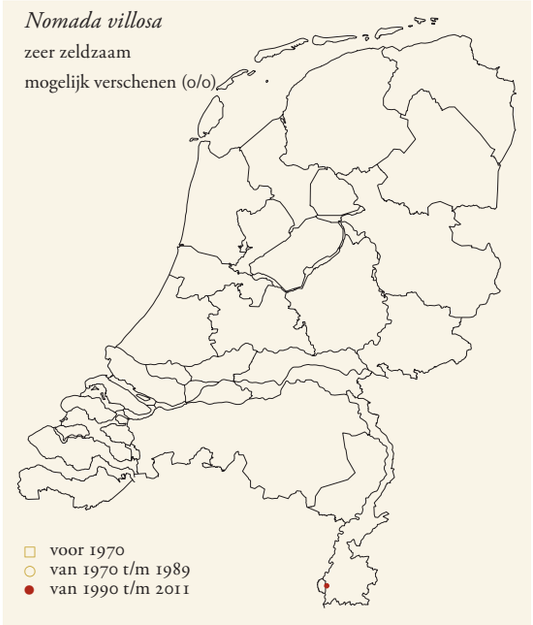
Levenswijze
Eén generatie.
Belangrijkste gastheer is zeer waarschijnlijk *Andrena nitida* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B). Andere gastheren zijn waarschijnlijk *A. nigroaenea* (STÖCKHERT 1933) en mogelijk *A. curvungula* (KOCOUREK 1966).

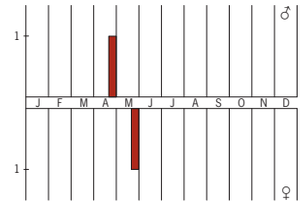
Nomada villosa
grote stomptandwespbij

JS

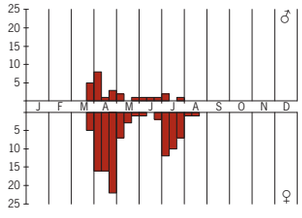
Achterlijf vrouwtje donkerrood met gele zijvlekken op tergiet 2 en geheel geel tergiet 6. Mannetje op tergiet 2-3 met ovale gele vlekken, tergiet 4-5 met gele banden of gele vlekken, tergiet 6 met middenvlek. In het veld niet te onderscheiden van *Nomada striata*, mannetje onder microscoop te herkennen aan mat scutellum (deels glanzend bij *N. striata*). Lengte 10-12 mm.

Verspreiding
Noord-Europa.
In Nederland in 2006 voor het eerst twee vrouwtjes gevangen, op de Sint Pietersberg bij Maastricht (LI) (IR eigen waarneming), in 2007 twee mannetjes op de Hoge Fronten in Maastricht.





Nomada villosa



Nomada zonata

Habitat
Ruigte (JS eigen waarneming), met name bloemrijk grasland, met overgangen naar schraal grasland (IR pers. med.).

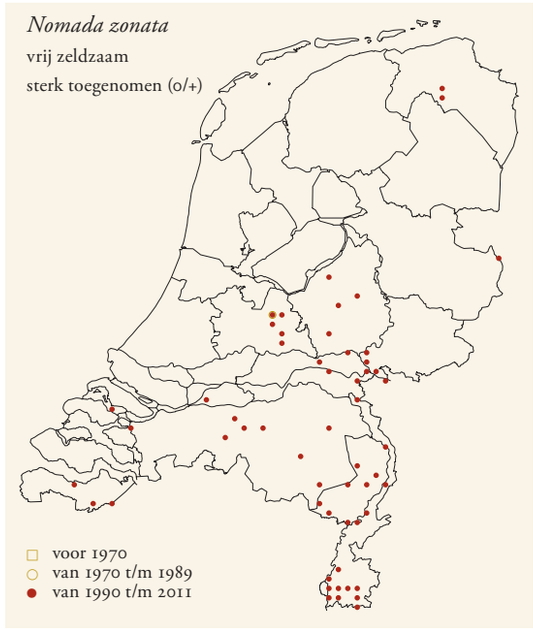
Levenswijze
Eén generatie. De Nederlandse exemplaren zijn gevangen op 27 april en 27 mei. In Duitsland vliegt de soort van midden april tot eind mei (WESTRICH 1989B).
Gastheer is waarschijnlijk *Andrena lathyri* (STÖCKHERT 1933).

Nomada zonata
variabele wespbij

JS

Achterlijf met donkere vlek op middendeel. Mesonotum grof en zeer dicht bestippeld, zonder glanzende tussenruimtes. Kop en borststuk zwart, bij vrouwtje met rode delen, bij mannetje met gele delen. Achterlijf bruinrood tot bruinzwart, tergiet 1 vooraan zwart, overige tergieten op voor- en achterrand vaak zwart, tergiet 2-4 met grote, gele zijvlekken, tergiet 5(6) met gele middenvlek. Lengte 7-9 mm.

Verspreiding
Midden- en Zuidwest-Europa, Noord-Azië.
In Nederland in het zuidoosten. In 1995 voor het eerst gevangen, in de Millingerwaard (GE; SMIT 1996). Sindsdien heeft de soort zich behoorlijk uitgebreid en komt plaatselijk massaal voor.



Habitat
Natuurontwikkelingsgebieden in uiterwaarden, afgravingen, dorpstuin.

Levenswijze
Twee generaties.
Zeer waarschijnlijk parasiet bij *Andrena dorsata*. Blüthgen (1951) heeft acht vrouwtjes waargenomen die de nestingangen van deze gastheer onderzochten en opengroeven. De nestgangen waren dichtgegooid met losse aarde. De meldingen van *A. ovatula* en *Halictus maculatus* als gastheren (STÖCKHERT 1941) houdt Westrich (1989b) voor onwaarschijnlijk.

Osmia
metselbijen

IR & HN

Gedrongen, vaak sterk behaarde, bijna cylindrisch gebouwde bijen met ovaal achterlijf. Kop groot en vaak voorzien van uitsteeksels. Voorvleugel met twee, ongeveer even gro-

te, submarginale cellen; marginale cel aan uiteinde afgerond. Klauwtjes met hechtlapje, in tegenstelling tot *Megachile*. Vrouwtjes met buikschuier voor vervoer van stuifmeel. Sommige soorten met metaalachtige glans. Snelle vliegers. Het verwante genus *Hoplitis* heeft op het scutum twee duidelijke parapsidale lijnen. Bij *Osmia* zijn deze lijnen elk gereduceerd tot een stip. Lengte 8-10 mm.

Taxonomie

De Nederlandse *Osmia*-soorten worden tot vier verschillende subgenera gerekend (MICHENER 2007, MÜLLER 2010, SCHWARZ ET AL. 1996); zie daarvoor de systematische naamlijst. Bellmann (1997) pleit echter voor een andere indeling op grond van overeenkomsten in het nestbouwgedrag. Voor de Nederlandse soorten zou dat betekenen dat *O. bicolor* in subgenus *Helicosmia* wordt geplaatst. Zie voor de genera-indeling in dit boek de genustekst van *Hoplitis.*

Verspreiding

Alle werelddelen behalve Antarctica. Wereldwijd zijn 337 soorten beschreven, waarvan de meeste voorkomen in Europa, Noord-Afrika, gematigde delen van Azië en Noord-Amerika. Slechts enkele soorten komen voor in tropisch Azië en Zuid-Amerika (MICHENER 2007). In Nederland twaalf soorten.

Levenswijze

Zeer variabele nestbouw. Sommige soorten nestelen achter boomschors (*O. uncinata*) en bewonen lichte bossen. Andere graven zelf een nest in open duinen, bijvoorbeeld *O. maritima*, dus die verkiezen open zand. Veel soorten nestelen in allerlei gaten, tot sleutelgaten aan toe (*O. bicornis*, *O. caerulescens*). Het zijn soorten die de menselijke bewoning niet schuwen en graag kunstnesten gebruiken. De 'helicofiele' soorten, die in slakkenhuizen nestelen, komen voor in gebieden met een kalkrijke bodem, zoals de kalkrijke duinen (*O. aurulenta* en *O. spinulosa*) en het heuvelland (*O. bicolor*).

Osmia bicornis is een van de best bestudeerde solitaire bijen. Indien niet anders vermeld hebben onderstaande gegevens over voortplantingsgedrag, broedzorg en ontwikkeling betrekking op deze soort. De gegevens zijn vooral ontleend aan O'Toole & Raw (1991) en O'Toole (2000). Ongetwijfeld geldt de informatie in grote lijnen ook voor de andere *Osmia*-soorten.

In het algemeen duurt het eistadium maar een paar dagen. Na drie vervellingen – soms eerder – defeceert de larve in het vierde stadium en begint hij een cocon te spinnen. In de cocon gaat de larve over in de prepop. Die verandert in een pop en na een maand komt het imago uit de pophuid. Die overwintert in de cocon en komt in voorjaar of zomer uit de cocon tevoorschijn. De ontwikkeling duurt voor mannetjes en vrouwtjes ongeveer even lang, maar mannetjes worden eerder actief.

Sommige mannetjes gedragen zich territoriaal door rond een stronk met veel gaten een territorium te bezetten. Zodra een vrouwtje in het territorium verschijnt, probeert het mannetje met haar te paren. Territoriale mannetjes vertonen onderling een hiërarchie. Andere mannetjes patrouilleren rond nestplaatsen en voedselplanten (SEIDELMAN 1999). Soms vindt de paring al in het nest plaats, maar meestal daarbuiten.

Het vrouwtje gaat meteen na uitkomen op zoek naar bloemen voor nectar en stuifmeel. Al op haar eerste foerageertocht wordt ze lastiggevallen door paringsbeluste mannetjes, die proberen haar te grijpen. Zij staat één mannetje toe met haar te paren. Tijdens de paring, waarbij het mannetje het vrouwtje met zijn middelste pootpaar vastpakt, wrijven beide dieren de antennen langs elkaar. Dit kan een paar minuten tot een half uur duren, voordat een of meer copulaties plaatsvinden. Een copulatie duurt een paar seconden. Na de paring laat het mannetje het vrouwtje los en gaat op zoek naar een volgend vrouwtje.

Het vrouwtje paart slechts een keer en gaat na de paring op zoek naar een bestaande holte om het nest te bouwen, bijvoorbeeld een oude kevergang, holle stengel of oud bijennest. Vaak nestelt een aantal vrouwtjes bij elkaar.

Binnen het genus bestaat variatie in de mate van specialisatie in bloembezoek. Zo is *O. bicornis* uitgesproken polylectisch, terwijl *O. leaiana* oligolectisch is op Asteraceae. Müller et al. (1997) melden dat bij onder andere *O. aurulenta* de beharing op clypeus en voorhoofd een rol speelt bij verzamelen van stuifmeel. Tussen de lange haren staan korte gekronkelde haren, die het stuifmeel vasthouden. Bij *O. bicornis* ligt op het labrum vaak een laagje stuifmeel, wat doet vermoeden dat het labrum een rol speelt bij het verzamelen of opslaan van stuifmeel.

Onder de belagers van de nesten van *Osmia*-soorten zijn broedparasieten, die een ei of jonge larve doden en de voedselvoorraad opeten. Dit zijn knotswespen van het genus *Sapyga*, tubebijen *Stelis*, waarschijnlijk ook kegelbijen *Coelioxys* en mijten. De mijtensoort *Chaetodactylus osmiae* kan massaal voorkomen in nestcellen van *O. bicornis*. De mijt *Tortonia dogaressa* komt voor bij andere *Osmia*-soorten (FAIN ET AL. 1992). Als parasitoïden van *Osmia*-larven zijn bekend: goudwespen uit de genera *Chrysis* en *Chrysura*, bronswespen uit de genera *Leucospis*, *Melittobia*, *Monodontomerus* en *Pteromalus*, en wolzwevers Bombyliidae. Deze eten de larven dus op. Enkele soorten mierkevers zijn bekend als rovers van *Osmia*-larven. De fruitvlieg *Cacoxenus indagator* komt waarschijnlijk op nectar in nesten af. De larven van deze vlieg doden de bijenlarve en eten het voedsel op.

Voor de mens zijn *O. bicornis* en *O. caerulescens* interessant als bestuiver, omdat ze gemakkelijk in grote aantallen zijn te houden of te kweken in kunstmatige nestgelegenheid (TASEI 1972).

Osmia aurulenta
gouden slakkenhuisbij

HN

Vrouwtje met kop, borststuk en tergiet 1 bruinrood behaard, overige tergieten kort roodbruin behaard met smalle, roodbruine achterranden. Buikschuier oranjerood. Oudere exemplaren verbleken. Mannetje slanker, geheel geelgrijs behaard en met roodgeel laatste achterlijfssegment. Lengte 8-10 mm.

Verspreiding

West-, Midden- en Zuid-Europa en Zuidwest-Azië.

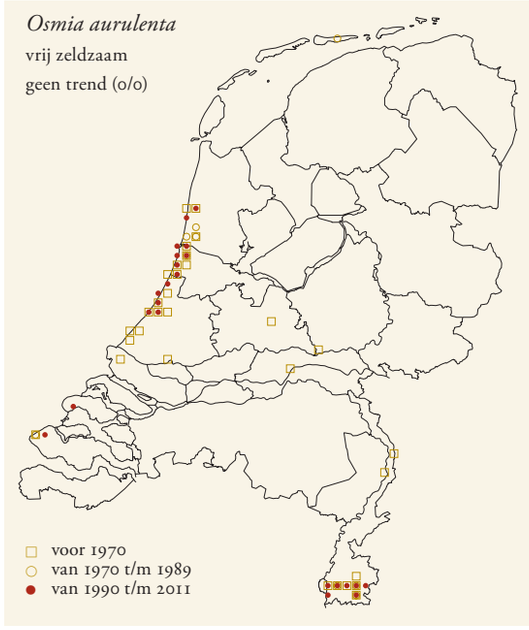
In Nederland liggen de vindplaatsen in het heuvelland, langs de rivieren en in de kalkrijke duinen tussen Walcheren (ZE) en Bergen aan Zee (NH). Recente vondsten zijn beperkt tot de duinen en het heuvelland.





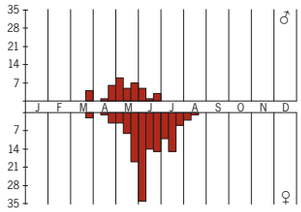


Een vrouwtje van de gouden slakkenhuisbij *Osmia aurulenta* inspecteert een leeg huisje van een gewone tuinslak.



Habitat
Droge kalkgraslanden en droge duingraslanden.

Levenswijze
Eén generatie. Het imago overwintert in de cocon in het slakkenhuis.
Er is waargenomen dat mannetjes in een gebied geursporen aanbrengen op planten om vrouwtjes te lokken, en daarnaast regelmatig slakkenhuizen controleren op vrouwtjes (MÜLLER ET AL. 1997). Ook vertonen sommige mannetjes territoriumgedrag rond lege slakkenhuisjes (O'TOOLE & RAW 1991). Komt een vrouwtje in de buurt, dan probeert hij te paren. Andere mannetjes jaagt hij weg. Mogelijk leidt het vrouwtje uit de kwaliteit van de woning iets af over de kwaliteit van het mannetje. Waarschijnlijk zijn, net als bij *O. bicornis*, sommige mannetjes territoriaal en andere niet. Mannetjes slapen alleen of in kleine groepen in een leeg slakkenhuis.
Het vrouwtje nestelt in een leeg slakkenhuis, in ons land voornamelijk van gewone tuinslak, maar de soort kan ook nestelen in de grotere huizen van de wijngaardslak. Ze verplaatst het slakkenhuis niet. In het huisje van de eerste soort worden 1-4 cellen lineair aangelegd, in de grotere huizen 7-12 cellen. De cellen liggen dan in de buurt van de opening naast elkaar. Bovendien brengt het vrouwtje op de grote huizen aan de buitenkant stukjes gekauwd plantenmateriaal aan. De wanden worden eveneens gemaakt van gekauwd plantenmateriaal, dat ze als bolletjes vervoert. Ze maakt eerst achterin de schelp een scheidingswand van gekauwd plantenmateriaal. Daarna markeert ze met twee richels de plaats van de scheidingswand van de cel. Vervolgens vult ze deze cel met nectar en pollen, legt een ei en maakt een sluitingswand. Hiervoor heeft ze ongeveer een dag nodig. Bij de keuze van een slakkenhuis spelen gewicht, kleur en geur waarschijnlijk geen rol. Meer van belang zijn vermoedelijk de vorm (een kogelvormig lichaam van bepaalde afmetingen) en de aanwezigheid van een spiraalvormige gang.
In Duin en Kruidberg (NH) bleek op een paar vierkante meter 7,5% van de slakkenhuizen bewoond (HN eigen waarneming). Aan de kust van Wales, in Engeland, is een bezettingsgraad van 61% gemeten (O'TOOLE & RAW 1991).
Polylectisch. Bij lipbloemen kamt het vrouwtje met gekronkelde haren op clypeus en voorhoofd stuifmeel uit de helmhokken. Zowel in de duinen als in Zuid-Limburg gaat de voorkeur uit naar rolklaver, andere vlinderbloemen en lipbloemen. Daarnaast foerageert de soort in de duinen veel op slangenkruid.
Er zijn geen koekoeksbijen van deze soort bekend. De knotswesp *Sapyga quinquepunctata* wordt wel in de buurt van de nesten waargenomen; één exemplaar werd uit een nest gekweekt (HN eigen waarneming). Fain et al. (1992) troffen de mijt *Chaetodactylus osmiae* op deze bij aan. De goudwespen *Chrysura cuprea* en de uit de buurlanden bekende *C. trimaculata* treden op als parasitoïden. Een enkele keer pakt een zanglijster een bewoond slakkenhuisje mee.



Osmia aurulenta

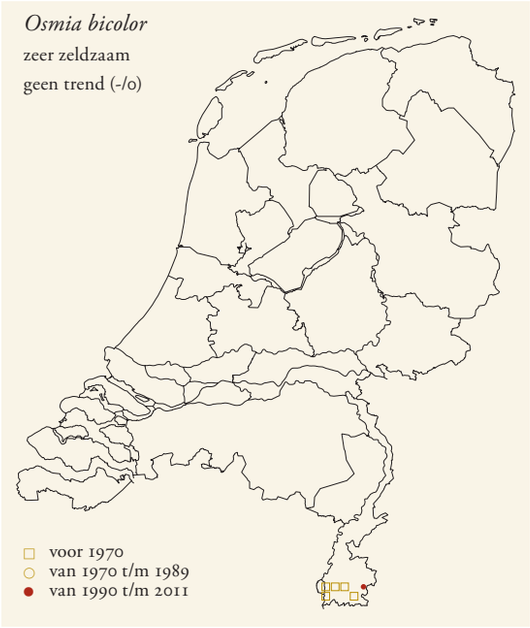
Osmia bicolor tweekleurige slakkenhuisbij HN

Vrouwtje met kop en borststuk zwart behaard, achterlijf rood behaard. Kop zonder uitsteeksels. Mannetje onopvallend bruin gekleurd. Lengte 8-10 mm.

Verspreiding

Europa en West-Azië. In Europa van Zuid-Scandinavië tot in Middellandse Zeegebied en van Nederland tot in Rusland.

In Nederland tot de jaren 1950 regelmatig gevonden in Zuid-Limburg, maar sindsdien is slechts één mannetje gevangen, in 1991 te Simpelveld (LI). Momenteel zijn er waarschijnlijk geen populaties meer, maar nog wel bij Luik, België, zodat bij verder landschappelijk herstel van het mergelland, en van kalkgrasland in het bijzonder, terugkeer van deze soort verwacht mag worden.



Habitat

Bosranden, droge kalkgraslanden en spoorwegemplacementen. De bodem moet kalkrijk zijn in verband met het voorkomen van huisjesslakken. De soort nestelt in lege slakkenhuizen.

Levenswijze

Eén generatie. In het voorjaar vindt de ontwikkeling van ei tot laatste larvenstadium plaats. In het begin van de zomer spint de larve een stevige, bruine cocon, waarin de verpopping plaatsvindt. Aan het eind van de zomer komt het imago uit de pop en overwintert in de cocon. In het volgende voorjaar komt het imago uit de cocon, breekt steentje voor steentje de celwand en de afsluitwand af en komt naar buiten. Mannetjes patrouilleren rond slakkenhuizen, in de hoop dat er een vrouwtje uit komt waarmee ze kunnen paren.

Het vrouwtje maakt meestal een ééncellig nest in slakkenhuisjes, onder andere van de in ons land algemene tuinslak en heesterslak, maar ook in die van de zeldzamere gewone struikslak en jonge wijngaardslak. Vermoedelijk nestelt *O. bicolor* ook in de huisjes van andere grote huisjesslakken.

Vóór de nestbouw kruipt het vrouwtje rond de schelp, draait er wat aan en zet hem met de punt naar boven loodrecht op de grond, de opening iets naar beneden wijzend. Vervolgens kauwt ze stukjes blad en brengt dit materiaal aan op het huisje, vooral bovenop. Hierdoor ontstaat op de schelp een vlekkenpatroon. Dit gedrag, dat tot op heden niet verklaard is, komt ook voor bij andere *Osmia*-soorten die in slakkenhuizen nestelen (MÜLLER ET AL. 1997). Het vrouwtje haalt haar 'plantenspecie' vooral van roosachtigen als bosaardbei en grote pimpernel. Ze legt noch een eerste wand, noch een drempel aan en begint meteen met foerageren. In 30-40 vluchten vult ze haar ene cel met nectar en stuifmeel. Dat neemt 4-6 uur in beslag. Ze legt een ei en begint aan de afsluitwand van de cel, die ze maakt van plantenspecie. Dan vult ze de ruimte in het slakkenhuis op met steentjes, stukjes hout en dergelijke. Terwijl ze hiermee bezig is draait ze af en toe de schelp, zodat het materiaal goed op zijn plaats valt. Hierna sluit ze de schelp af met plantenspecie vermengd met steentjes. De schelp wordt nu met de mond naar de grond gedraaid. Komt de mond niet tegen de grond, dan graaft het vrouwtje grond onder de schelp vandaan, net zo lang tot deze goed ligt. Daarna verbergt ze het slakkenhuis onder een laag strooisel, bijvoorbeeld dennennaalden, soms een vuistgrote hoop. Zo is ze twee dagen in de weer voor de zorg van één nakomeling.

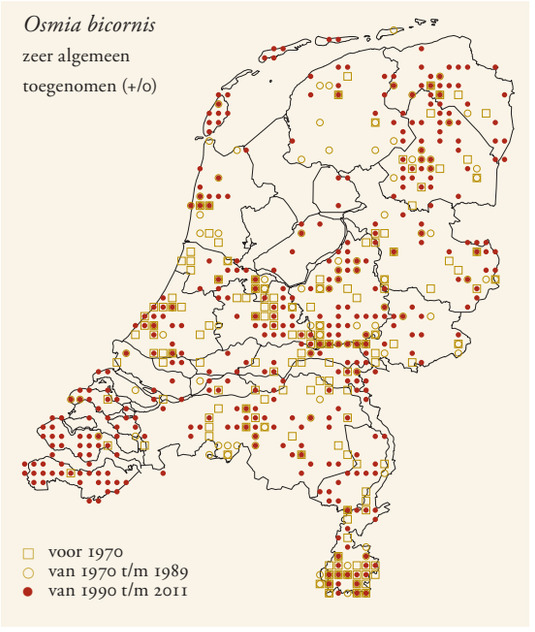
Polylectisch, verzamelt zelfs stuifmeel van windbestuivers, zoals weegbree en zegge.

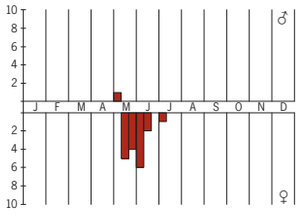
Parasitoïden zijn de goudwespen *Chrysura cuprea* en de niet in Nederland voorkomende *C. trimaculata*. In België is de mijt *Tortonia dogaressa* als parasiet aangetroffen (FAIN ET AL. 1992).

Osmia bicornis
rosse metselbij

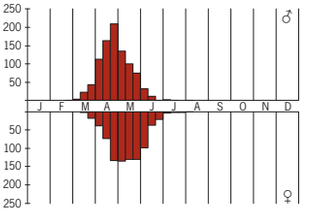
HN

Vrouwtje met blauwe metaalglans op kop en borststuk, achterlijf bronskleurig glanzend. Kop en tergiet 4-6 zwart behaard, borststuk bruingrijs, tergiet 1-3 roodbruin, buikschuier rood. Clypeus aan beide zijden met gebogen 'hoorntje', in midden met tweepuntige lap. Mannetje blauwgroen glanzend en roodbruin behaard, gezicht en onderzijde borststuk witgeel behaard, kruin en tergiet 4-7 zwart behaard. Lengte 8-12 mm.





Osmia bicolor



Osmia bicornis





▲
Rosse metselbij
Osmia bicornis,
mannetje.

▶▶
Rosse metselbij *Osmia bicornis*,
vrouwtje bij nestopening,
beladen met stuifmeel
in haar buikschuier.

Tot voor kort werd deze soort *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758) genoemd (WESTRICH & DATHE 1997).

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Iran en Centraal-Azië. In Europa van zuidelijk Fennoscandië tot aan Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (AMIET ET AL. 2004).
In Nederland verspreid over het hele land, vooral in de buurt van bebouwing.

Habitat

Overal waar voldoende bovengrondse nestelgelegenheid beschikbaar is, zoals holle stengels, holten en kunstnesten, met in de buurt vochtige, leemachtige grond en bloeiende planten.

Levenswijze

Eén generatie.
Het ei meet 2,1 × 4,0 mm en wordt met een uiteinde in het voedsel gelegd. De larve vervelt gedurende enkele weken enkele malen, waarna hij een cocon spint. Over de precieze larvale ontwikkelingsduur en het aantal vervellingen is de beschikbare informatie niet eenduidig (O'TOOLE & RAW 1991, WESTRICH 1989B). Bij de verpopping is het van levensbelang dat de kop in de richting van de nestopening wijst; vermoedelijk gebruikt de larve de structuurverschillen in de licht gekromde tussenwanden om zich te oriënteren (O'TOOLE & RAW 1991). Exemplaren in de cocon zijn al te seksen: vrouwtjes zijn groter en hebben een zwart behaarde clypeus, terwijl deze bij mannetjes geel is (GLADIS 1991). Het maagdelijke vrouwtje weegt 90,9 mg, het jonge mannetje 49,1 mg (MADDOCKS & PAULUS 1987).
De levensduur van het vrouwtje is 10-12 weken en zij produceert 18 eieren (RAW 1972). Gladis (1991) meldt dat het vrouwtje gemiddeld 15 cocons nalaat. Het mannetje leeft korter en verschijnt ongeveer een week voor het vrouwtje. Wanneer hij in het nest, op zijn weg naar buiten, een inactieve voorganger ontmoet, dan bijt hij diens cocon open en maakt de bewoner aldus wakker, omdat hij er anders niet langs kan. Is deze bij dood dan bijt hij hem stuk, om de versperde doorgang weer vrij te maken (RAW 1972).
Mannetjes hebben twee strategieën om te paren. Sommige gedragen zich territoriaal door rond grote nestelplaatsen een gebied te bezetten, in de hoop met uit het nest komende vrouwtjes te paren. Bij een onderzoek in Zuid-Engeland bleek een op de twaalf mannetjes dit gedrag te vertonen (O'TOOLE & RAW 1991). Deze territoriale mannetjes vertonen een onderlinge hiërarchie. Ze vinden een vrouwtje met behulp van reuk en zicht. Soms vindt de paring al in het nest plaats, maar meestal daarbuiten (MALYSHEV 1937). Andere mannetjes patrouilleren rond nestplaatsen en voedselplanten. Komen ze elkaar tegen dan vertonen ze geen agressie. Zodra ze een vrouwtje tegenkomen proberen ze met haar te paren (SEIDELMANN 1999).
Het vrouwtje staat één mannetje toe met haar te paren. Ze vallen of landen samen op de grond of op een blad. Het mannetje zit bovenop het vrouwtje, dat tijdens de paring af en toe scherpe zoemgeluiden laat horen. Hij houdt zijn lange antennen voorwaarts en naar beneden gericht. Af en toe loopt het vrouwtje een stukje, met hem op haar rug. Intussen proberen andere mannetjes het mannetje weg te duwen, meestal zonder succes. Het stel blijft 5-30 minuten op elkaar zitten en kan in deze tijd meerdere malen copuleren; één copulatie duurt acht seconden (MADDOCKS & PAULUS 1987, WESTRICH 1989B). Het geïnsemineerde vrouwtje paart niet meer en begint twee dagen nadat ze uit het nest kwam aan de bouw van een nest (MADDOCKS & PAULUS 1987). Het mannetje gaat na de paring op zoek naar andere paringsbereide vrouwtjes.
Het vrouwtje nestelt in bestaande holten, zoals oude kevergangen, holle stengels of dakriet. Ook holten die eerder als bijennest zijn gebruikt komen in aanmerking. Nesten zijn zelfs gevonden in een sleutelgat, de tuit van een theepot, een oude klok en tussen de plooien van een slaapkamergordijn in een flat op zevenhoog. Vaak nestelt een aantal

vrouwtjes bij elkaar. De soort is makkelijk met kunstnesten te lokken. In kunstnesten toont een vrouwtje voorkeur voor buisjes met een diameter van 6-7 mm en 1-2 m boven de grond (JACOB-REMACLE 1990, MALYSHEV 1937, VICENS ET AL. 1993).
Na inspectie van de holte – ze klopt hierbij met haar antennen op de wanden terwijl ze om haar as draait – reinigt ze deze (MALYSHEV 1937). Endres (1998) vindt grote individuele verschillen in de duur van deze inspectiefase: 1-10 minuten, soms meerdere malen een minuut gedurende een uur, afgewisseld met bouwactiviteiten. Ze voert vervolgens een aantal oriëntatievluchten uit en gaat modder zoeken. Op lemige, vochtige plekken zijn vaak verschillende vrouwtjes aan het werk. Soms halen ze de klei uit een soort mijn (NIEUWENHUIJSEN 2009A, RAEMAKERS 2000, VAN DER SPEK 2007). De bij maakt een kleiballetje van 3 × 3 mm en een gewicht van circa 18,5 mg en vliegt terug naar haar nestholte (MADDOKS & PAULUS 1987, NIEUWENHUIJSEN 2009A). Aan het einde daarvan brengt ze een laagje klei aan. Na twee tot drie moddervluchten is de laag klaar. Het oppervlak dat naar de nestopening wijst, maakt ze glad. Na nog een moddervlucht legt ze op enige afstand van de achterwand rondom de binnenzijde van de nestholte een drempel aan, 'Fabres drempel' genoemd naar de beroemde Franse entomoloog Jean-Henri Fabre die dit verschijnsel voor het eerst beschreef (FABRE 1915). Dit is het begin van een tussenwand. Het vrouwtje maakt uitsluitend tussenschotten, de zijkanten bekleedt ze niet met leem.
Nu begint de foerageerfase, die voor een broedcel 3,5-8 uur kan duren (MADDOCKS & PAULUS 1987). Het vrouwtje verzamelt op haar eerste vlucht uitsluitend stuifmeel, dat achterin de cel komt te liggen. Op de volgende foerageertrips verzamelt ze zowel nectar als stuifmeel. Ze gaat eerst het nest in om de nectar uit haar krop in de cel te spuwen. Daarna komt ze weer te voorschijn, draait zich om en gaat met haar achterlijf naar de cel gericht het stuifmeel uit haar buikschuier verwijderen (BELLMAN 2003, ENDRES 1998, MALYSHEV 1937). Eén vlucht duurt ongeveer 10 minuten en ze vervoert per vlucht 9-14 mg voedsel. Ze voert per cel circa 19 foerageervluchten uit (MADDOCKS & PAULUS 1987, STROHM ET AL. 2002). Raw (1972) vermeldt per cel, bedoeld voor een vrouwtje, 22-23 pollenladingen en voor een mannetje 16-19 ladingen. Gemiddeld bevat een cel 187 mg voedsel met een verhouding pollen / nectar van 0,98 / 0,02 (MADDOCKS & PAULUS 1987).
Het vrouwtje legt een ei als de cel genoeg voedsel bevat. Als ze de laatste voedselportie in de cel heeft gebracht, maakt ze met haar achterpoten het laatste deel van haar achterlijf grondig schoon. Ze kruipt dan het nest uit, draait zich om, loopt terug en bewerkt de voedselvoorraad met kaken en tong. Vervolgens maakt ze een kleine kom in het voedsel, waarin straks het ei wordt vastgeplakt. Ze kruipt weer het nest uit, draait zich weer om en begint het ei te leggen. Dat duurt ongeveer 20 seconden. Daarna kruipt ze het nest uit om specie te gaan halen om Fabres drempel uit te bouwen tot een volledige tussenwand (ENDRES 1998). De duur van de 'bouwsessies' is vrij constant, namelijk steeds een uur (MADDOCKS & PAULUS 1987). Het vrouwtje maakt gemiddeld 8 vluchten van 2-3 minuten om leemballetjes te halen (RAW 1972, STROHM ET AL. 2002). Bij goed weer neemt het maken van de drempel, provianderen, leggen van het ei en sluiten van de cel 1-1,5 dag in beslag (MALYSHEV 1937, RAW 1972). Wordt tijdens de bouwfase een tussenwand beschadigd dan repareert het vrouwtje die. Dit doet ze nogmaals als ze na haar eerste foerageervlucht nog een beschadigde wand aantreft. Is ze in haar foerageerfase, dan repareert ze geen wanden meer; soms verlaat ze dan zelfs het nest. Dat doet ze ook als een pas gelegd ei wordt verwijderd. Legt men tijdens de foerageerfase een ei uit een ander nest op de plek waar het ei lag, dan verwijdert het vrouwtje dat ei en gaat verder met foerageren (RAW 1972).
Het vrouwtje maakt per nest 1-12 broedcellen, gemiddeld 5 (DE GROOT 1974, JACOB-REMACLE 1990, RAW 1972, VICENS ET AL. 1993). Een vrouwelijke cel is 10-12 mm lang, een mannelijke 8-11 mm (JACOB-REMACLE 1990, VICENS ET AL. 1993). Tussen afsluiting van de laatste cel en afsluiting van het nest laat ze een lege ruimte. Deze 'nepcel' of vestibule voorkomt waarschijnlijk dat de legboor van sluipwespen het broed bereikt. Het nest wordt afgesloten met een kleiprop van 1-3 mm dik (VICENS ET AL. 1993). Een vrouwtje maakt tijdens haar leven meestal vier tot vijf nesten.
Vaak neemt een vrouwtje het nest van een ander vrouwtje over, tot wel 85% bij een nestaggregatie. Neemt het vrouwtje het nest over tijdens de bouwfase dan bouwt ze verder aan het nest. Neemt ze het over tijdens de foerageerfase dan foerageert ze verder. Dit verschijnsel heeft niets te maken met tekort aan nestelgelegenheid, want tijdens deze waarnemingen was er voldoende plaats (MADDOCKS & PAULUS 1987).
Polylectisch (WESTRICH 1989B), zowel wat betreft stuifmeel als nectar. Sommige populaties kunnen echter monolectisch zijn (HALLMEN & VAN LEEUWEN 1990). Voor de mens is *O. bicornis*, omdat ze in grote aantallen van nestkasten gebruik maken, mogelijk belangrijk als bestuiver van bijvoorbeeld luzerne en fruit (TASEI 1972, VAN DER STEEN 1999, VICENS ET AL. 1993). Kunstnesten en cocons worden inmiddels op grote schaal commercieel verhandeld.
Als broedparasieten zijn bekend *Stelis phaeoptera*, de spekkever *Megatoma undata* en de mijten *Thyrophagus spec.* en *Chaetodactylus osmiae* (DE GROOT 1974, MALYSHEV 1937, RAW 1972, VICENS ET AL. 1993). Larven van laatstgenoemde mijt komen via de volwassen bij in het nest, doden de larve, eten van de voedselvoorraad en ontwikkelen zich tot volwassen mijten. Ze paren in de cel en leggen hun eieren in het stuifmeel. Hun larven eten de rest van het stuifmeel en overwinteren in de cel. In het voorjaar liften ze mee met de uitkomende bijen. Uit een geobserveerde cel kwamen 7742 mijtenlarven en op één bij zijn er 3878 geteld (DE GROOT 1974). De wolzwever *Anthrax anthrax* en de fruitvlieg *Cacoxenus indagator* hebben het vooral voorzien op nog open cellen. Ze leggen hun ei in de voedselvoorraad. Na sluiting van de cel doodt de vliegenlarve de bijenlarve en eet de voedselvoorraad op (GLADIS 1991, SEIDELMANN 2006, VICENS ET AL. 1993). Er zijn vele soorten parasitoïden bekend (hun larven eten de gastheerlarve op). Voorbeelden zijn goudwesp *Chrysis ignita* (RAW 1972) en bronswespen *Melittobia acasta* (VICENS ET AL. 1993), *Monodontomerus obsoletus* (in 48% van de nesten volgens VICENS ET AL. 1993), *M. dentipes* en *M. obscurus* (RAW 1972). Laatstgenoemde soort is verantwoordelijk voor de dood van 43% van de bijenlarven.
Gladis (1991) stelt voor om de soort kweken als demonstratie van een solitaire bij in dierentuinen en meldt dat de poppen als apenvoer kunnen dienen.



Broedcellen van de blauwe metselbij *Osmia caerulescens* in een stengel. De larven voeden zich met paars gekleurd stuifmeel.

Osmia caerulescens
blauwe metselbij

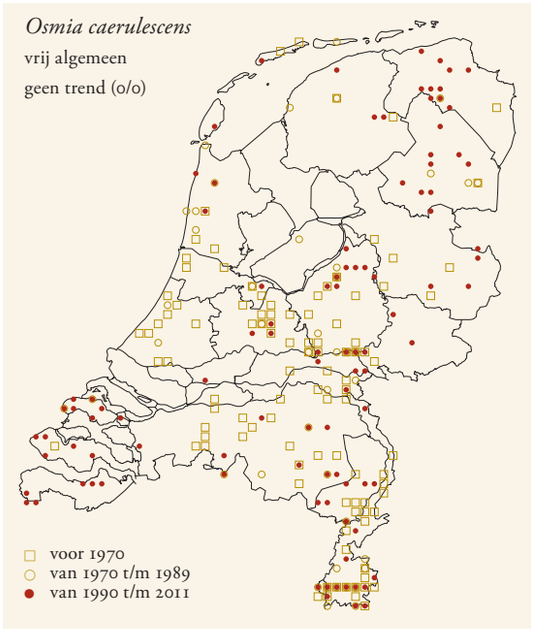
IR

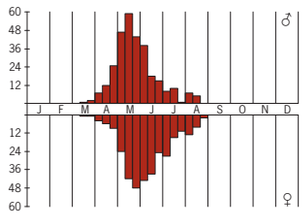
Vrouwtje met blauwe metaalglans, geelgrijze beharing en haarbandjes op de tergieten. Buikschuier zwart. Mannetje met sterke groengouden metaalglans, geelbruine beharing en haarbandjes op tergiet 3-5; achterrand van tergiet 7 met twee tandjes. Mannetje moeilijk te onderscheiden van *O. leaiana* en *O. niveata*. Lengte 8-10 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Zuidwest- en geheel noordelijk Azië. Versleept naar Noord-Amerika en vermoedelijk ook naar India (DROEGE 2008, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B).

In Nederland verspreid over het land, vrij algemeen in het zuiden, veel schaarser in het noorden. Vooral in het noorden is recent sprake van toename.





Osmia caerulescens

Habitat

In Nederland vooral in stedelijk gebied, met name in tuinen en op braakliggende terreinen. Daarnaast langs warme, bloemrijke bosranden, in groeven en op spoorwegterreinen.

Levenswijze

Heeft partiële tweede generatie. De laatste jaren zijn in Zuid-Limburg bij herhaling nog in oktober jonge vrouwtjes waargenomen (IR eigen waarneming), wat zelfs op een mogelijke partiële derde generatie in warme jaren wijst. Overwintering vindt plaats als volwassen dier in een cocon. Nesten worden in allerhande bestaande holten aangelegd, zoals in dood hout, holle stengels, gaten in muren, leem- en kalkwanden. Kunstnesten worden doorgaans snel gevonden, waarbij holten met een diameter van 4-5 mm de voorkeur genieten (BRECHTEL 1986, WESTRICH 1989B). Oude nesten worden vaak hergebruikt. De nesten bevatten 1-7 lineair georiënteerde broedcellen, waarbij de celtussenwanden en de nestafsluiting zijn gemaakt van fijngekauwd bladmateriaal. Een vrouwtje kan gedurende haar leven 5-10 nesten vervaardigen. Voor de proviandering van één broedcel zijn circa twintig foerageervluchten noodzakelijk.

Polylectisch, maar sterke voorkeur voor lipbloemen, vlinderbloemen en slangenkruid (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming). In tuinen vaak op andoorn, gamander, kattenkruid en lavendel, in het buitengebied vaak op bosandoorn, gewone rolklaver, hondsdraf, kruipend zenegroen, slangenkruid en witte dovenetel. Vrouwtjes hebben speciale beharing op de clypeus om het stuifmeel van de (vanwege de bloembouw) boven de bijenkop hangende helmhokjes van lipbloemen af te borstelen (MÜLLER 1996A).

Als koekoeksbij is *Stelis ornatula* bekend (WESTRICH 1989B), maar deze parasiet wordt zelden bij de nesten gesignaleerd. Daarentegen is de op het broed parasiterende knotswesp *Sapyga quinquepunctata* in Nederland wel regelmatig bij de nesten te vinden (BRECHTEL 1986; IR eigen waarneming). Brechtel (1986) stelde vast dat ook *S. clavicornis* eieren in de nesten legt. Daarnaast worden de bronswesp *Melittobia acasta* en de diefkever *Ptinus sexpunctatus* als parasieten genoemd (TSCHARNTKE ET AL. 1998).

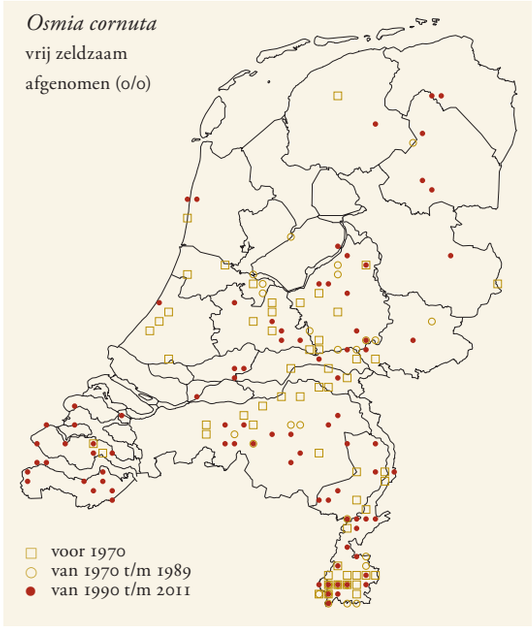
Osmia cornuta gehoornde metselbij IR

Hommelachtig. Vrouwtje met kop en borststuk zwart behaard, achterlijf en buikschuier rood behaard. Onderrand clypeus zijdelings met 'hoorntjes'. Mannetje met geelwit behaard gezicht, kruin en borststuk zwart behaard, achterlijf rood behaard, lichaam met zwakke metaalglans. Lengte 11-15 mm.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Zuidwest- en geheel noordelijk Azië (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). In Californië geïntroduceerd als bestuiver (DROEGE 2008).

In Nederland verspreid over het land, vrij algemeen in het zuiden, schaars in het noorden. Uitgesproken antropogeen en de laatste jaren duidelijk in aantal en areaal toegenomen.



Habitat

In Nederland vrijwel uitsluitend in en rond stedelijk gebied, met name in tuinen en bij oude gebouwen. Slechts hier en daar nestelt de soort in meer natuurlijke situaties, bijvoorbeeld in steile leemhellingen langs rivieren, beken en in groeven.

Levenswijze

Eén generatie. Een van de vroegst vliegende Nederlandse bijen: bij temperaturen van meer dan 10°C verschijnen de eerste dieren vaak al in februari. Overwintering vindt plaats als volwassen dier in een cocon.

Nesten worden in bestaande holten aangelegd, vaak in gaten in muren, soms in leemwanden en tegenwoordig steeds meer in holle stengels en boorgaten in hout van op bijen gerichte nesthulp. Gaten met doorsnede van 7-9 mm genieten de voorkeur (BRECHTEL 1986, WESTRICH 1989B). Oude nesten worden vaak hergebruikt. De nesten bevatten tot twaalf lineair aangelegde broedcellen, waarbij de tussenwanden



▲ Gehoornde metselbij *Osmia cornuta*, vrouwtje.

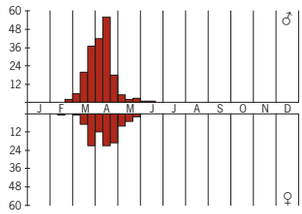
en de nestafsluiting worden gemaakt van vochtige leem vermengd met speeksel. Deze leem wordt vaak op één en dezelfde plek verzameld en regelmatig maakt *O. cornuta* gebruik van dezelfde verzamelplaatsen als *O. bicornis* (WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming). Broedcellen van mannetjes liggen het dichtst bij de nestopening en zij verschijnen in het voorjaar dan ook 4-12 dagen eerder dan vrouwtjes. De uitkomende vrouwtjes worden opgewacht door de mannetjes die voor de nestplaats zwermen en zitten te wachten bij de nestopeningen.

Uitgespoken polylectisch, foerageert op een breed spectrum aan vroeg bloeiende plantensoorten. Economisch interessant als bestuiver van fruit, te meer daar de soort bij een groot aanbod bloemvast is (WESTRICH 1989B) en een efficiëntere en bij lage temperaturen actievere bestuiver blijkt dan de honingbij (MONZON ET AL. 2004, VICENS & BOSCH 2000A, 2000B). In Duitsland worden de cocons van en nesthulp voor *O. cornuta* commercieel verhandeld.

Koekoeksbijen zijn niet bekend, maar de soort wordt stelselmatig belaagd door de fruitvlieg *Cacoxenus indagator*, de mijt *Chaetodactylus osmiae* en incidenteel door de wolzwever *Anthrax anthrax* (KRUNIĆ ET AL. 2005; IR eigen waarneming). Ook zijn er altijd veel diefkevers bij door *Osmia cornuta* bewoonde nesthulp aanwezig (BRECHTEL 1986, WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming).

Osmia leaiana kauwende metselbij IR

Vrouwtje met geelgrijze beharing, achterlijf dun behaard. Middenveld van propodeum glimmend, buikschuier rood, clypeus slechts zwak uitgerand met glimmende voorrand en twee tandjes in het midden. Mannetje met sterke groengouden metaalglans, roodbruin behaard, achterlijf dun behaard met ijle haarbandjes op tergiet 3-5, achterrand van tergiet 7 met twee tandjes, metatars achterpoot met tandje. Mannetje moeilijk te onderscheiden van *O. niveata* en *O. caerulescens*. Lengte 8-10 mm.

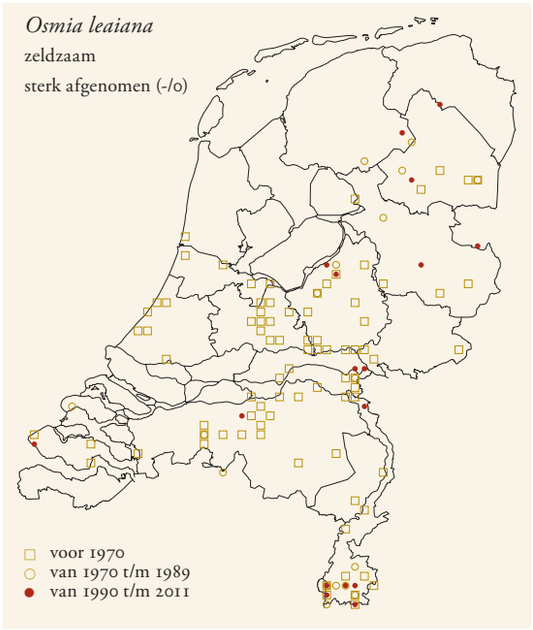


Osmia cornuta

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Zuidwest- en geheel Noord-Azië (MÜLLER 2011, PROSHCHALYKIN 2007, WESTRICH 1989B).

In Nederland verspreid op de hogere zandgronden, rivierengebied, Zuid-Limburg en de duinen. Steeds lokaal en zeldzaam. In vergelijking met de eerste helft van de twintigste eeuw opvallend weinig waarnemingen in de laatste decennia. Mogelijk zijn veel oude vangsten, gezien het vermelde bloembezoek, fout gedetermineerd (Theo Peeters pers. med.).



Habitat

In Nederland langs structuurrijke, warme bosranden, in oude boomgaarden, opengekapt bos, ruigten in stedelijk gebied en tuinen. Lijkt in Zuid-Limburg te profiteren van de herintroductie van 'middenbosbeheer', waarbij zoom- en ruigtesoorten weer meer kans krijgen.

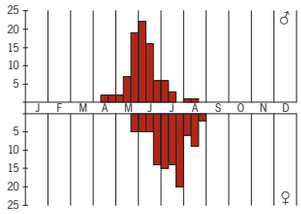
Levenswijze

Eén generatie. Overwintering vindt plaats als volgroeide larve in een cocon. Soms vinden twee overwinteringen plaats en duurt de ontwikkeling tot volwassen bij dus twee jaar. Volgens Westrich (2002) vindt die tweede overwintering als larve plaats, volgens Raw (1974) als imago. Vermoedelijk is dit 'overliggen' gunstig voor oligo- en monolectische soorten, die op deze manier jaren met weinig bloei van de waardplanten kunnen overbruggen.

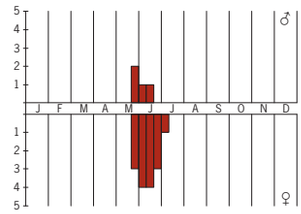
Nesten worden in bestaande holten aangelegd zoals in dood hout, holle stengels en gaten in muren. Ook nesthulp wordt geaccepteerd, waarbij holten met diameter van circa 5 mm de voorkeur genieten (TSCHARNTKE ET AL. 1998, WESTRICH 1989B). Het aantal broedcellen per nest is waarschijnlijk vrij klein. Gathmann et al. (1994) vonden in totaal negen cellen in twee nesten in voor bijen opgehangen rietstengels. De tussenwanden en de nestafsluiting worden gemaakt van fijngekauwd bladmateriaal.

Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). In Nederland vooral waargenomen op vederdistelsoorten, vooral speerdistel en knoopkruid, maar ook op echt bitterkruid, gewoon biggenkruid en haviksкruid.

Als koekoeksbijen zijn *Stelis phaeoptera* en *S. punctulatissima* bekend (BANASZAK & ROMASENKO 2001, WESTRICH 1989B). Daarnaast worden de knotswesp *Sapyga quinquepunctata*, de fruitvlieg *Cacoxenus indagator* en de bronswesp *Melittobia acasta* als parasieten genoemd (TSCHARNTKE ET AL. 1998).



Osmia leaiana



Osmia maritima

Osmia maritima waddenmetselbij

IR

Vrouwtje met bovenkant kop, bovenkant borststuk en tergiet 1 roodbruin behaard, tergiet 2 deels zwart, deels roodbruin behaard, tergiet 6 aanliggend grijs behaard. Rest achterlijf inclusief buikschuier zwart behaard. Mannetje grotendeels geelgrijs behaard, op tergiet 2-7 vosbruin. Metatars achterpoot met knobbel, sterniet 6 in midden met tweelobbig uitsteeksel. Lengte 10-12 mm.

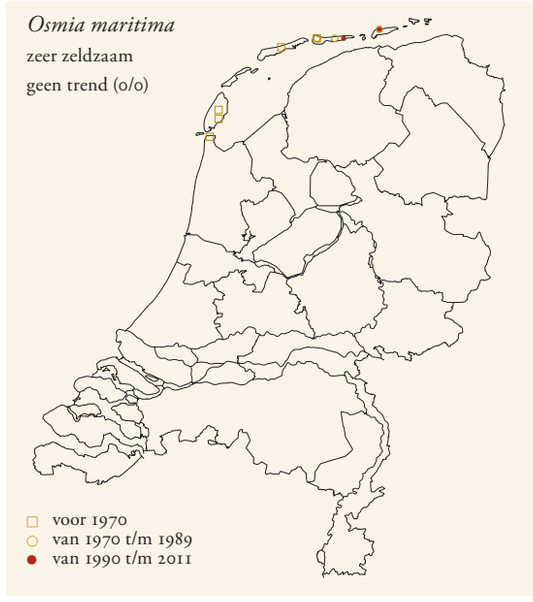
Verspreiding

Europa, Centraal- en Noordoost-Azië, mogelijk ook in Noord-Amerika (RIGHTMYER ET AL. 2010). In Europa langs en nabij kusten van Oostzee en noordoostelijke Noordzee, maar niet in Groot-Brittannië (BANASZAK & ROMASENKO 2001, HAESELER 1982B, MÜLLER 2011, PROSHCHALYKIN 2007, WESTRICH 1989B).

In Nederland, waar de soort de zuidwestgrens van zijn areaal bereikt, beperkt tot de Waddeneilanden, afgezien van een vangst bij Huisduinen (NH). Gezien het beperkte Europese areaal wordt de Nederlandse populatie van internationaal belang geacht (REEMER ET AL. 1999). Het aantal oude en recente waarnemingen is echter klein en de abundantie en stabiliteit van voorkomen vallen momenteel niet goed in te schatten.

Habitat

In Nederland uitsluitend aangetroffen in kustduinen, maar precieze biotoopgegevens zijn niet bekend, afgezien van een foeragerend vrouwtje in de grijze duinen van Schiermonnikoog (IR eigen waarneming). Op de Duitse Waddeneilanden is *O. maritima* vrijwel uitsluitend aange-



troffen in de ontkalkte, vastgelegde, maar nog niet verboste duinen. Hier nestelen vrouwtjes in steilkantjes van zuidoost-geëxponeerde duinhellingen (HAESELER 1982B).

Levenswijze

Eén generatie. De ontwikkeling van ei tot imago verloopt snel en overwintering vindt plaats als imago in een cocon. Mannetjes verschijnen 5-7 dagen voor de vrouwtjes. De levensduur van mannetjes is 4-5 weken, van vrouwtjes 7-8 weken. Mannetjes bezetten vaste vluchtbanen langs favoriete voedsel- en rustplekken. Hier zoeken ze niet alleen naar onbevruchte vrouwtjes, maar verjagen ze ook andere mannetjes van hun route. Bij mooi weer maken ze 16-18 patrouillevluchten per uur.

De zelfgegraven nestgang is kort en bevat aan het eind doorgaans één broedcel. Broedcellen zijn opgebouwd uit fijngekauwd blad, vermengd met wat zand. Het bladmateriaal is hoofdzakelijk afkomstig van hondsviooltje, maar ook teunisbloem wordt gebruikt. Bij goede weersomstandigheden kan een cel per dag worden gebouwd, wat neerkomt op gemiddeld 22 vluchten voor het verzamelen van plantenmastiek en 24 voor de voedselbevoorrading. Twee vrouwtjes bouwden gedurende hun leven 32 broedcellen, waarvan vier niet volledig voltooid werden. Dit komt neer op circa 14 potentiële nakomelingen per vrouwtje.

Polylectisch, maar in Nederland uitsluitend op gewone rolklaver waargenomen (vier waarnemingen). Op de Duitse Waddeneilanden worden vooral gewone rolklaver en duinroosje bezocht (HAESELER 1982B). Andere stuifmeelbronnen zijn onder andere muizenoor, rode klaver, smalle wikke en zilverschoon (WESTRICH 1989B).

Stelis ornatula is als koekoeksbij uit de nesten gekweekt (HAESELER 1982B). Daarnaast worden de knotswespen *Sapyga quinquepunctata* en *S. similis* als broedparasieten genoemd (VAN DER ZANDEN 1982).

Osmia niveata zwartbronzen houtmetselbij IR

Vrouwtje met geelbruine beharing, achterlijf slechts dun behaard met ijle haarbandjes op de tergieten. Middenveld van propodeum glimmend, buikschuier rood, clypeus duidelijk boogvormig uitgerand en met tand in midden. Mannetje met sterke groengouden metaalglans, roodbruin behaard, achterlijf dun behaard met ijle haarbandjes op tergiet 4-5. Achterrand van tergiet 7 met twee tandjes, metatars van achterpoot met tandje. Mannetje moeilijk te onderscheiden van *O. niveata* en *O. caerulescens*. Lengte 9-10 mm.

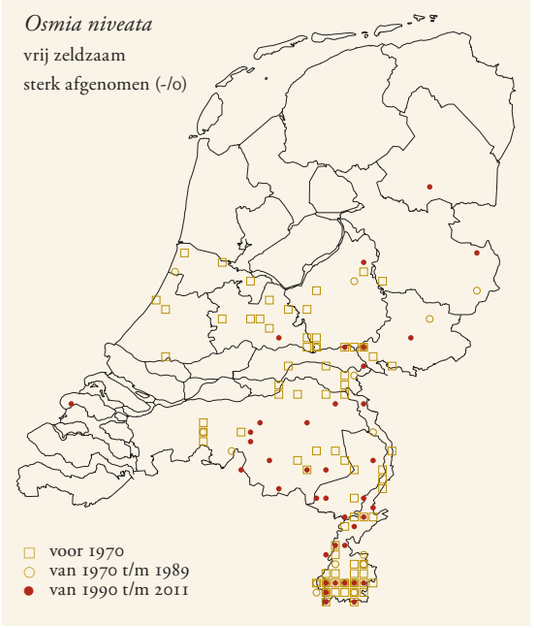
Verspreiding

Europa, Noord-Afrika, Zuidwest-Azië en China (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B).

In Nederland verspreid in de zuidoostelijke helft van het land. Slechts enkele waarnemingen uit de duinen. Zeldzaam, maar in Zuid- en Midden-Limburg wat algemener.

Habitat

In Nederland op bloemrijke graslanden, langs structuurrijke, warme bosranden, in oude boomgaarden, in ruigten in stedelijk gebied en in tuinen.



Levenswijze

Eén generatie. Overwintering vindt plaats als volgroeide larve in een cocon. In een tweejarig onderzoek van Brechtel (1986) overwinterden alle larven tweemaal. Ook Westrich (2002) stelde vast dat larven een tweede winter kunnen 'overliggen'. Vermoedelijk is deze eigenschap gunstig voor oligo- en monolectische soorten, die zo jaren met weinig bloei van de waardplanten kunnen overbruggen.

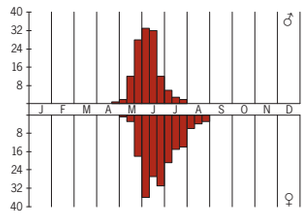
Nesten worden in bestaande holten aangelegd, zoals in dood hout, holle stengels en gaten in muren. Nesthulp wordt geaccepteerd, waarbij holten met diameter van 3,5-5 mm de voorkeur genieten (BRECHTEL 1986, WESTRICH 1989B). De tussenwanden en de nestafsluiting worden gemaakt van fijngekauwd bladmateriaal. In aangeboden nesthulp vond Brechtel (1986) 2-6 broedcellen per nest. Een door hem gemerkt vrouwtje bleef 71 dagen leven en vervaardigde in de tijd vier nesten met in totaal tien broedcellen.

Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten, met sterke voorkeur voor distels (subfamilie Carduoideae; MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). In Nederland hoofdzakelijk waargenomen op knoopkruid en vederdistelsoorten (vooral speerdistel, ook akkerdistel) en daarnaast op kruldistel en soorten als echt bitterkruid en groot streepzaad.

Als koekoeksbij is *Stelis phaeoptera* bekend en ook *S. punctulatissima* komt mogelijk in aanmerking (BANASZAK & ROMASENKO 2001, WESTRICH 1989B). Daarnaast worden de knotswespen *Sapyga clavicornis* en *S. quinquepunctata* als broedparasieten genoemd (BANASZAK & ROMASENKO 2001, BRECHTEL 1986, VAN DER ZANDEN 1982).

Osmia parietina boommetselbij IR

Vrij slank. Beide seksen met zwakke blauwgroene metaalglans. Vrouwtje roodbruin behaard, maar dunne achterlijfsbeharing op tergiet 3-5 meestal zwart (maar snel verblekend) en op tergiet 6 aanliggend en grijs. Buikschuier zwart. Mannetje geelbruin behaard maar op clypeus en

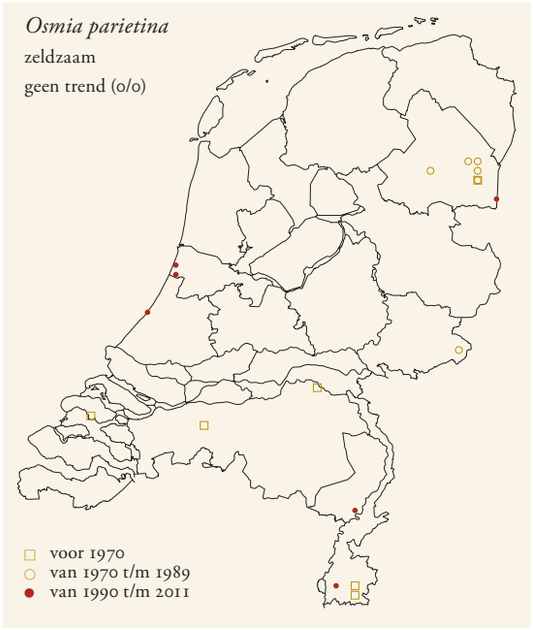


Osmia niveata

onderkant van lichaam wit. Tergiet 6 met kleine inkeping in midden, achterrand van tergiet 7 met twee tandjes. Wordt regelmatig verward met *O. uncinata*. Lengte 7-9 mm.

Verspreiding

Europa, Turkije en Oost-Aziatisch Rusland (AMIET ET AL. 2004, BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Geheel Europa, maar in het zuiden alleen in gebergten.
In Nederland schaars op de hogere zandgronden, in de kustduinen en in Zuid-Limburg. Ook elders in Europa zelden talrijk. Door de incidentele waarnemingen is de status moeilijk in te schatten, maar waarschijnlijk is sprake van een lichte toename. Mogelijk profiteert de soort van het ouder worden en het sparen van dood hout in de Nederlandse bossen.

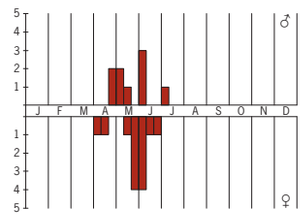


Habitat

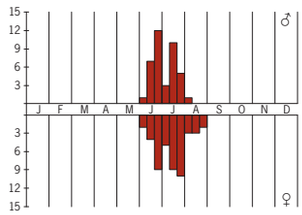
Elders in Europa doorgaans aangetroffen op zonnige plekken in bosrijke landschappen, zoals bosweiden, kapvlakten, langs bosranden en in open bossen (WESTRICH 1989B). Naar het zich laat aanzien passen de Nederlandse vindplaatsen in deze landschapsbeschrijving, zoals Van der Meer (1999) bijvoorbeeld aangeeft voor Meijendel (ZH).

Levenswijze

Eén generatie. Soms overwinteren de larven tweemaal en duurt de ontwikkeling tot volwassen bij dus twee jaar (WESTRICH 2002).
Nestelt in bestaande holten in hout, met name vraatgangen, maar ook in oude nesten van andere bijen en wespen, in holten in en tussen stenen en in nesthulp in de vorm van boorgaten in hout (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). In Nederland kweekte Lefeber (1971b) drie vrouwtjes uit een weipaal. De wanden tussen de broedcellen en de afsluiting van de nestgang worden gemaakt van fijngekauwd bladmateriaal (WESTRICH 1989B).
Polylectisch, met duidelijke voorkeur voor vlinderbloemen, met name gewone rolklaver (MAWDSLEY ET AL. 2005, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Ook in Nederland herhaaldelijk waargenomen op gewone rolklaver, maar ook op kruipbrem, rode en blauwe bosbes en slangenkruid. In hoeverre op deze planten ook stuifmeel werd verzameld is niet bekend.
Koekoeksbijen zijn niet bekend. De knotswesp *Sapyga similis* (WESTRICH 2002) is een zekere broedparasiet en ook de goudwespen *Chrysura austriaca* en *C. hirsuta* (niet in Nederland) worden als parasieten genoemd (BANASZAK & ROMASENKO 2001, VAN DER ZANDEN 1982).



Osmia parietina



Osmia spinulosa

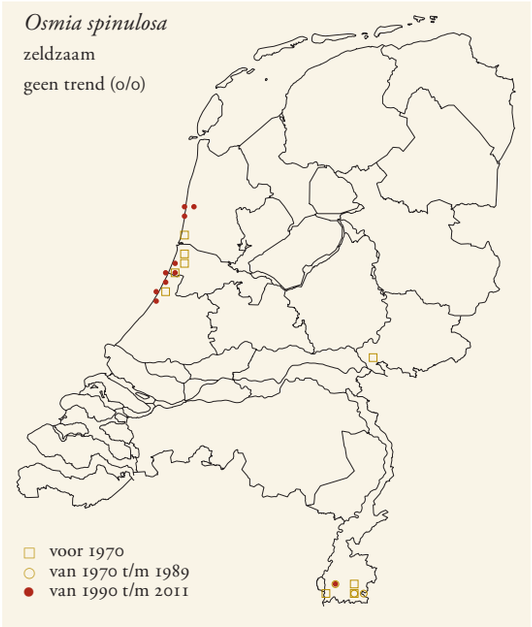
Osmia spinulosa
gedoornde slakkenhuisbij

HN

Vrouwtje donkerbruin, kop en borststuk vuilwit behaard. Tergiet 1-3 met onderbroken, tergiet 4-5 met volledige witte haarbanden, buikschuier oranjerood. Scutellum aan weerszijden met een doorntje, achterrand van scutellum ligt boven postscutellum en basis van propodeum. Mannetje slanker, geelwit behaard, sterniet 1 met opvallende doorn. Lengte 7-8 mm.
Michener (2007) plaatst deze soort in het genus *Hoplosmia*, dat hij van *Hoplitis* afsplitst. Van der Zanden (1982) rekent de soort tot het genus *Anthocopa*. In dit boek wordt Müller (2011) gevolgd, die deze soort in het genus *Osmia* plaatst.

Verspreiding

West-, Midden- en Zuid-Europa.
In Nederland alleen in het heuvelland en in de kalkrijke duinen tussen Katwijk (ZH) en Bergen aan Zee (NH).



Habitat

Droge kalkgraslanden en droge graslanden van de kalkrijke duinen, het 'zeedorpenlandschap'. Er moeten zowel genoeg bloeiende composieten als huisjesslakken voorkomen.

Levenswijze

Tenzij anders vermeld zijn alle volgende gegevens gebaseerd op onderzoek in Zwitserland door Müller (1994).
Het mannetje leeft ongeveer zes weken, het vrouwtje 11.

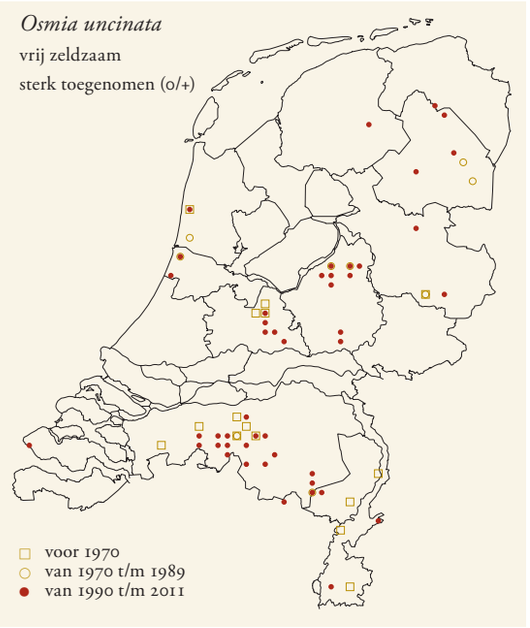
Het eistadium duurt enige dagen. De ontwikkeling van ei tot prepop duurt ongeveer drie weken. De soort overwintert als prepop. De prepop gaat het volgend voorjaar over in het popstadium, soms pas na een tweede winter (partivoltinisme).
Het mannetje zoekt naar vrouwtjes binnen een bepaald areaal met bloeiende voedselplanten. De bloemen zijn de ontmoetingsplaats voor deze bijen, niet de slakkenhuisjes, in tegenstelling tot andere bijensoorten die in slakkenhuisjes nestelen, zoals *O. aurulenta*. Zodra het mannetje op de bloem iets waarneemt dat op een vrouwtje lijkt, stort hij zich daarop. Als het inderdaad een vrouwtje is, copuleren de dieren op de bloem of ze vallen op de grond en copuleren daar. Het vrouwtje paart maar één keer. De vliegbanen van de mannetjes overlappen elkaar soms, maar de dieren zijn niet agressief jegens elkaar en er is dus geen sprake van territoria.
Nesten worden gebouwd in lege slakkenhuizen. De verschillende nestbouwfasen zijn samengevat in tabel 5. Vaak liggen nesten van verschillende vrouwtjes in elkaars buurt, maar dat leidt niet tot agressief gedrag. Het vrouwtje zoekt, langzaam vliegend, een slakkenhuis. Soms doet ze dat lopend, als het huis wat verborgen ligt. Valt een huis in de smaak dan volgt een korte inspectie. Is een keus gemaakt dan blijft ze tot wel zes minuten in het huis. Soms draait ze de schelp wat.
In Zwitserland worden nesten aangelegd in de huisjes van *Zebrina detrita* (niet in Nederland), gewone struikslak, heideslak, tuinslakken en kleine huisjes van de wijngaardslak. Bij een keuzeproef blijken vrouwtjes een voorkeur te hebben voor gewone struikslak en heideslak, soorten die vrij kleine, platte huisjes maken. De eerste komt bij ons alleen in Zuid-Limburg voor, de tweede is algemeen in Limburg en de kalkrijke duinen. Een poging om *O. spinulosa* te kweken uit huisjes van de gewone tuinslak uit de duinen bij Egmond, waar zowel de bij als de slak veel voorkomen, is niet geslaagd (NIEUWENHUIJSEN & WIERING 1996).
Voordat een vrouwtje plantenmateriaal gaat verzamelen voor aanleg van de eerste broedcel, voert ze een oriëntatievlucht uit van steeds groter wordende cirkels. Naarmate ze bekender wordt met de plaats van haar nest, nemen de cirkels in aantal en grootte af. Ze haalt (in Zwitserland) het plantenmateriaal ('specie') voor de aanleg van celdrempels en -wanden van zachte blaadjes van vooral kleine pimpernel en ganzeriksoorten op 0,5-4 m van haar nest. Ze bijt stukjes van het blad af en vervoert die als een 1 mm groot balletje. Is de eerste drempel, die ze aanlegt in de mondrand van het slakkenhuis, klaar, dan kan het foerageren beginnen. *Osmia spinulosa* brengt geen specie aan op de buitenkant van de schelp, zoals bijvoorbeeld *O. aurulenta.* Heeft ze stuifmeel en nectar gehaald dan rust ze eerst voor het nest op een steen en beweegt haar kaken, misschien om de nectar in te dikken. Dan gaat ze, kop vooruit, het nest in om de nectar te deponeren. Daarna draait ze zich om en gaat achterwaarts het nest in om het stuifmeel uit haar buikschuier te kammen. Is een cel gevuld dan wordt de drempel uitgebouwd tot een afsluitende wand. De kant naar de cel toe is ruw, de buitenkant glad. Waarschijnlijk gebruikt de larve dit verschil in textuur om zich te oriënteren voordat hij zich inspint (O'TOOLE & RAW 1991). Nu bouwt het vrouwtje óf een nieuwe drempel van een nieuwe cel, óf, op enige afstand van de celwand, een wand die het nest afsluit. Het vrouwtje maakt 1-3 cellen, gemiddeld 2. Is het nest klaar, dan draait ze het slakkenhuis zodanig dat de opening naar de grond gericht is. Gedurende haar leven maakt een vrouwtje ongeveer 20 broedcellen, wat neerkomt op ongeveer 10 tweecellige nesten per vrouwtje.
Oligolectisch, gespecialiseerd op composieten. In de kustduinen wordt de soort vooral aangetroffen op echt bitterkruid en schermhavikskruid. Het vrouwtje voert in de bloem karakteristieke bewegingen uit als ze het stuifmeel in haar buikschuier opneemt. Soms neemt ze met wippende bewegingen van het achterlijf direct pollen in de buikschuier op, soms brengt ze met haar achterpoten het stuifmeel in de schuier. Tijdens het verzamelen van pollen neemt ze ook nectar op. 's Nachts of bij slecht weer schuilen de dieren in lege slakkenhuizen; de vrouwtjes schuilen soms in hun nest.
Als parasitoïden van de larven zijn de bronswespen *Pteromalus apum*, *P. venustus* en *Melittobia acasta* bekend, en voorts de wolzwever *Anthrax aethiops* en de goudwespen *Chrysura cuprea*, *C. trimaculata* en waarschijnlijk *C. dichroa* (EDWARDS 2007, MÜLLER 1994). De meeste hiervan komen niet in Nederland voor. De tubebij *Stelis odontopyga* Noskiewicz, 1926 (niet in Nederland) is als broedparasiet gemeld (NOSKIEWICZ 1925).

Osmia uncinata bosmetselbij IR

Vrouwtje grotendeels roodbruin behaard, clypeus en tergiet 2-5 echter donkerbruin tot zwart en tergiet 6 aanliggend grijs behaard. Buikschuier zwart. Mannetje geelgrijs behaard en tergiet 6 (zwak) en 7 uitgerand. Metatars van achterpoot

Nestbouwfase	Gemiddeld aantal vluchten	Gemiddelde duur van de fase
inspecteren en uitkiezen van slakkenhuis	-	1 uur
plantenspecie aandragen en bouw van eerste drempel	5,4	20 minuten
vullen van cel met nectar en pollen	28,7	12,5 uur
leggen van ei	-	4 minuten
aandragen van specie en bouwen van tussenwand	12	42 minuten
aandragen van specie en maken van nestafsluiting	28,5	1 uur 20 minuten
draaien van het huis zodat mond naar de grond gericht is	-	1 minuten
na enige tijd controleren van nestafsluiting, eventueel repareren:		
tijd tussen sluiten en laatste reparatie	-	maximaal 29 dagen

Tabel 5
De nestbouwfasen van *Osmia spinulosa*, samengevat voor een eencellig nest (MÜLLER 1994).



met knobbel en naar het uiteinde verdikt. Lijkt sterk op *O. parietina*. Lengte 8-10 mm.

Verspreiding

Noord- en Midden-Europa, noordelijk Azië (BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 2011, PROSHCHALYKIN & KUPIANSKAYA 2005, WESTRICH 1989B).

In Nederland verspreid over de hogere zandgronden, lokaal in de Hollandse duinen en in Zuid-Limburg. Zeldzaam, maar door lage dichtheden vrijwel zeker hier en daar over het hoofd gezien. De laatste jaren wat vaker waargenomen, waarschijnlijk vanwege het ouder worden van de Nederlandse bossen en sparen van dood hout.

Habitat

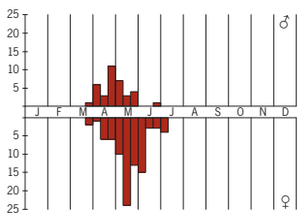
In Nederland hoofdzakelijk in open bossen, langs bosranden, op bospaden, in bosweiden en op kapvlakten. Ook in het buitenland bewoont de soort dergelijke biotopen (ELSE 1997A, WESTRICH 1989B).

Levenswijze

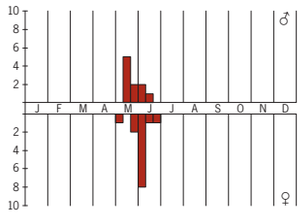
Eén generatie.

Nesten worden zelden gevonden maar lijken voornamelijk in en onder schors van naaldbomen te worden aangelegd. Bouwman (1922) vermeldt een nest in de schors van een grove den. Ook Stöckhert (1933) vond de nesten in de schors van dennenstammen en -stronken en in stukken op de grond liggende dennenschors. Amiet et al. (2004) en Müller (2011) noemen het nestelen in vraatgangen en boorgangen in hout. Over de broedcelbouw is eveneens weinig bekend. Op basis van kaakmorfologie vermoedt Else (1997a) dat de celwanden van fijngekauwd bladmateriaal worden gemaakt.

Uitgesproken polylectisch (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). In Nederland relatief veel waargenomen op braam, hondsdraf, paardenbloem enrode en blauwe bosbes. Op de meeste van deze planten wordt ook daadwerkelijk stuifmeel verzameld (WESTRICH 1989B; IR eigen waarneming).



Osmia unicata



Osmia xanthomelana

Koekoeksbijen zijn niet bekend. De knotwesp *Sapyga similis* en de niet in Nederland voorkomende goudwesp *Chrysura hybrida* (niet in Nederland) zijn broedparasieten (BANASZAK & ROMASENKO 2001, THEUNERT 1995, VAN DER ZANDEN 1982).

Osmia xanthomelana grote metselbij IR

Vrouwtje grotendeels roodbruin behaard, met uitzondering van de zwart behaarde tergieten 3-6. Buikschuier zwart, clypeus zwak boogvormig uitgerand. Mannetje roodbruin behaard met haarbandjes op tergieten. Tergiet 7 tweetandig. Lengte 11-15 mm.

Verspreiding

Europa en Centraal-Rusland (MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Geheel Europa maar in midden en zuiden beperkt tot middel- en hooggebergten. In West- en Noord-Europa ook in laagland.

In Nederland waargenomen in Zuid- en Midden-Limburg, oostelijk rivierengebied en Waddeneilanden. Voor het laatst waargenomen op Terschelling in 1969. De altijd al zeldzame soort geldt als verdwenen en is ook elders in West- en Midden-Europa zeer sterk achteruitgegaan. De dichtstbijzijnde populatie bevindt zich vermoedelijk in Luxemburg (FEITZ ET AL. 2003) of mogelijk nog in zuidelijk België (RASMONT ET AL. 1993).



Habitat

De Nederlandse habitat is nooit goed beschreven. De waarnemingen duiden op een voorkomen in open landschappen met schraal, bloemrijk grasland. Dit sluit aan bij historische waarnemingen op kalkgrasland in Noord-Engeland (ROBINSON 1996). In Duitsland vliegt de soort op de overgang van bos naar schraal grasland en op droge hellingen (WESTRICH 1989B), in Groot-Brittannië momenteel alleen nog aangetroffen bij kliffen met zacht gesteente (ELSE 1997B).

Levenswijze
Eén generatie. De ontwikkeling is al in de herfst voltooid en de dieren overwinteren als imago in een cocon.
Vrouwtje bouwt bovengrondse, vrijliggende, tonvormige broedcellen van leem. Meestal betreft het groepjes van 4-7 cellen, soms ook solitaire cellen, die verstopt liggen onder dichte graspollen of, lokaal en incidenteel, in holten in de grond of in hout (ENSLIN 1920, MÜLLER 2011, WATERHOUSE 1844, WESTRICH 1989B). Het lemige bouwmateriaal wordt tot op 250 m afstand verzameld (WESTRICH 1989B). Geschikte nestplaatsen worden vaak vele jaren achter elkaar gebruikt (ENSLIN 1920).
Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen (BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). In Nederland tot dusver uitsluitend waargenomen op gewone rolklaver. Foerageert in het buitenland ook veel op paardenhoefklaver (ELSE 1997B, FEITZ ET AL. 2003, MÜLLER 2011, WESTRICH 1989B). Voor nectar werden in Nederland ook braam, schermhavikskruid en vals muizenoor bezocht.
Koekoeksbijen zijn niet bekend. Wel is de goudwesp *Chrysura hirsuta* (niet in Nederland) door kweek als parasiet bekend en komen knotswespen *Sapyga similis* en *S. quinquepunctata* als broedparasieten in aanmerking (ELSE 1997B, ENSLIN 1920, VAN DER ZANDEN 1982).

Panurgus roetbijen

TP

Glanzend zwarte bijen, bovenzijde bijna kaal. Mannetje met stevige vierkante kop. Vrouwtjes van dit genus zijn over het algemeen moeilijk te onderscheiden. Lengte 7-12 mm.

Taxonomie
Michener (2007) onderscheidt drie subgenera: *Flavipanurgus* Warncke, 1972, *Panurgus* s.s. en *Simpanurgus* Warncke, 1972, waarbij de twee Nederlandse soorten beide onder *Panurgus* s.s. vallen. Hij merkt op dat het mogelijk is dat zijn genus *Panurgus* parafyletisch is.

Verspreiding
Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië. Er zijn 34 soorten beschreven (PATINY & MICHEZ 2007). Vooral Spanje en Noord-Afrika zijn soortenrijk. In Midden- en West-Europa komen drie soorten voor, waarvan twee in Nederland. *Panurgus dentipes* Latreille, 1811 zou in de toekomst in ons land gevonden kunnen worden: de dichtstbijzijnde recente populaties van deze soort zijn waargenomen in de buurt van het West-Duitse Trier (WEIGAND 2006).

Levenswijze
Eén generatie. Overwintering als prepop.
Mannetjes hebben twee voortplantingstactieken. Sommige patrouilleren langs voedselplanten of controleren nestplekken via vaste vliegbanen. Andere wachten uren of dagenlang op bloemhoofdjes tot een vrouwtje langs komt, waarbij ze geen territoriumgedrag vertonen. Het is niet bekend waarom sommige mannetjes deze laatste strategie volgen, maar het zou te maken kunnen hebben met leeftijd, fysiologie of formaat, waarbij bepaalde mannetjes de competitie van het patrouilleren vermijden.
Vrouwtjes paren meermaals met verschillende mannetjes. De paringen vinden vooral op bloemhoofdjes plaats en duren 10-180 seconden (gemiddeld 60). Ook tijdens het verzamelen van stuifmeel zijn copulaties waargenomen. Vrouwtjes accepteren een paring soms al binnen vijf seconden na de voorgaande. Tijdens het paren vibreren mannetjes in dubbele pulsen met hun vleugels in rusthouding. Als een mannetje op een bloem door een ander mannetje wordt benaderd, reageert het door zijn poten in de lucht te steken aan de kant waar hij benaderd wordt (TENGÖ ET AL. 1988).
Het vrouwtje graaft haar nest in de grond, vaak in kleine of grote groepen in open zandige bermen, ruderale terreinen en in of direct langs zandpaden. Naast solitaire komen ook communaal nestelende soorten voor. Broedcellen, steeds bekleed met een glimmend secreet, liggen horizontaal en solitair op een diepte van 5-20 cm aan het uiteinde van zijgangen die aftakken van een hoofdgang.
Het kogelvormige pollenbroodje, bestaande uit stuifmeel en nectar, wordt tegen de achterkant van de broedcel geplaatst. Het ei van 2,2-2,5 mm lengte wordt op de bovenkant van het pollenbroodje gelegd (ROZEN 1971). Tot op heden zijn larven van zes soorten en poppen van twee soorten beschreven (MCGINLEY 1989, ROZEN 1971). De larven spinnen geen cocon.
Panurgus-soorten verzamelen stuifmeel bij voorkeur op gele composieten van de subfamilie Cichorioideae, zoals biggenkruid, havikskruid en leeuwentand. Omdat deze bij warm weer vaak rond de middag hun bloemhoofdjes sluiten, treft men *Panurgus*-vrouwtjes in ons land vooral in de ochtend op bloemen. De vrouwtjes woelen zich draaiend op hun zij door de bloemhoofdjes om stuifmeel te verzamelen. De pollen worden bij *Panurgus*, net als bij *Andrena*, droog in de lange achterscheenbeharing naar de nesten getransporteerd, in tegenstelling tot de soorten van de meest verwante genera van de subfamilie Panurginae zoals *Panurginus* Nylander, 1848 en *Camptopoeum* Spinola, 1843, die de pollen voor vervoer bevochtigen met nectar. Bij regenachtig weer ziet men mannetjes dikwijls op hun zij liggend weggedoken in dichtgevouwen bloemhoofdjes van bijvoorbeeld gewoon biggenkruid of vertakte leeuwentand. Ook overnachten ze vaak in de bloemhoofdjes.
De nesten worden bezocht door soortspecifieke koekoeksbijen van het genus *Nomada*. Ook de bloemvlieg *Leucophora grisella* is als nestparasiet vastgesteld (STÖCKHERT 1922, onder de naam *Ammomyia grisea*).

Panurgus banksianus grote roetbij

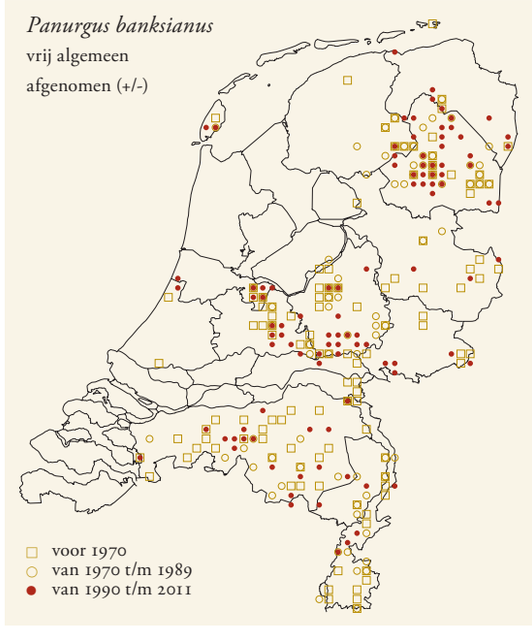
TP

Zwarte, vrij glanzende, spaarzaam behaarde bij. Vrouwtje met ruige oranje scheenbeharing op achterpoten. Mannetje zonder tand op achterdij, wat hem onderscheidt van kleinere *P. calcaratus*. Lengte 10-12 mm.

Verspreiding
Europa, van Finland tot in Spanje en van Zuid-Engeland tot in Turkije en Oeral.



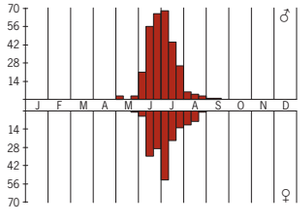
Grote roetbij
Panurgus banksianus,
mannetje.



In Nederland vrij algemeen in de oostelijke zand- en lössgebieden. Lokaal talrijk. In het westen alleen gevonden op Texel en in de binnenduinrand rond Vogelenzang (NH).

Habitat

Korte, grazige schraallanden, heideterreinen en bermen op zand- en lössgronden.



Panurgus banksianus

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering als prepop.

Mannetjes zwermen talrijk langs gele composieten waarop vrouwtjes foerageren, of over de nestplaatsen. Bij de paring storten zich twee of drie mannetjes tegelijkertijd op een vrouwtje en deze kunnen na elkaar met hetzelfde vrouwtje paren. Een paring duurt van 10 seconden tot wel 5 minuten. Een derde of vierde mannetje kan echter geweerd worden. Ook op een later tijdstip in de broedtijd accepteert een vrouwtje nog paarlustige mannetjes, maar of daarbij nog sperma wordt overgedragen is onduidelijk.

Nestelt in open grond, vaak in groepen. Zover bekend van het genus *Panurgus* bouwt alleen het vrouwtje van *P. banksianus* twee ingangen tot het nest. Deze liggen 2-6 cm van elkaar en zijn door een ondergrondse boog verbonden. De eerste nestingang wordt gebruikt om het uitgegraven zand op te bergen; daarop verschijnt dan ook een zandhoopje. De andere blijft open tijdens het foerageren. Pas rond de middag, na de laatste voedselvlucht, wordt deze nestgang afgesloten met een zandpropje, dat met de punt van het achterlijf wordt aangebracht. Soms, als het zand van de gegraven gangen niet ondergronds verwerkt kan worden, wordt zelfs nog een derde ingang gegraven en wordt ook de tweede opgevuld met zand en een zandhoopje (MÜNSTER-SWENDSEN 1970).

Waarschijnlijk bouwt een vrouwtje maar één nest. Nielsen (1934) vond slechts één of twee broedcellen per nest, maar Münster-Swendsen (1970) noemt er 4-10 en ontrafelde ook de ingewikkelde nestbouw. De broedcellen liggen op een diepte van 6-14 cm en worden bekleed met een waterwerend, glimmend vlies. Ze worden bij zonnig weer tussen 8.00-14.00 uur geproviandeerd. De pollenkogel van gemiddeld 69 mg wordt pas op het eind van de nestproviandering gevormd, ongeveer 1,5 uur nadat het nest is afgesloten. De eileg en het sluiten van de broedcel duren ongeveer tien minuten en worden gevolgd door de bouw van een nieuwe zijgang. Voor het bevoorraden van een broedcel zijn acht verzamelvluchten nodig. Afhankelijk van het 'dagritme' (openen en sluiten) van de bloemen kan per dag één broedcel worden gevuld. Vrouwtjes zijn tot op 100-300 m foeragerend van hun nest aangetroffen (MÜNSTER-SWENDSEN 1968).

Het gebogen ei is ongeveer 2,5 mm lang en wordt bovenop de laatste helft van de pollenkogel gelegd. Het is met de kleurloze achterkant stevig aan de pollenbal bevestigd; de voorkant ligt er vrij op. De incubatietijd duurt bij 21°C drie dagen (MÜNSTER-SWENDSEN 1970). De eischaal bedekt de achterkant van het eerste larvenstadium nog voor de helft. Daarmee zit de larve vast aan de pollenbal en kan er zo niet afvallen. De larve consumeert de pollen in ongeveer 10-12 dagen; het legen van de darminhoud van de volgroeide larve start ongeveer drie dagen daarna. De volgroeide larve ligt op zijn rug en poept tegen de achterwand van de broedcel. Voor en na defecatie ligt de larve in gebogen positie, waarbij kop en anus elkaar bijna raken. Zie Micheli (1931) en Michener (1953a) voor beschrijving van de larve. Het popstadium duurt in het laboratorium 17 dagen bij 22°C en 11 dagen bij 30°C. Na het verpoppen, ongeveer drie weken voor het uitvliegen, verblijft de bij nog drie dagen in de broedcel voordat hij uitvliegt (als het weer het toelaat).

Oligolectisch, gespecialiseerd op gele composieten van subfamilie Cichorioideae. In Nederland is bloembezoek van vrouwtjes vastgesteld op biggenkruid, havikskruid, leeuwentand en streepzaad. Beide seksen zijn waargenomen op honingorchis, vermoedelijk voor nectar.

Koekoeksbij is zeer waarschijnlijk *Nomada similis* (STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B).

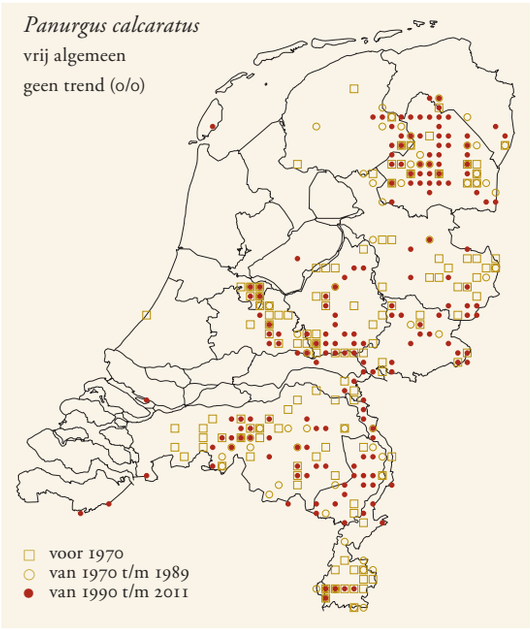
Panurgus calcaratus
kleine roetbij

TP

Zwarte, vrij glanzende, spaarzaam behaarde bij. Vrouwtje met ruige oranje scheenbeharing op achterpoten. Mannetje met kanteelvormige tand op de achterdij, wat hem onderscheidt van grotere *P. banksianus*. Vrouwtje in het veld niet te onderscheiden van meer warmteminnende *Panurgus dentipes* Latreille, 1811, die ook in ons land kan opduiken. Mannetje van die soort heeft spitse tand op heup van achterpoot. Lengte 7-9 mm.

Verspreiding

Europa, van Finland tot in Spanje en van Zuid-Engeland tot in Turkije en Oeral.
In Nederland vrij algemeen in oostelijke zand- en lössgebieden. Lokaal talrijk. Slechts twee vindplaatsen in de kuststreek: Noordwijk (ZH) in 1958 en Texel in 2010.



Habitat

Kortgrazige, heischrale graslanden en bermen op zand- en lössgronden.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als prepop.
Nestelt in de grond, leeft facultatief communaal, dat wil zeggen dat nestingangen door meerdere vrouwtjes kunnen worden gedeeld (2-20 exemplaren), maar dat ook solitair levende vrouwtjes voorkomen (LEVERMANN 2000). Levermann (2000) vond gemiddeld 1,8 vrouwtjes (maximaal 5) in 13 nesten. De nesten worden vaak hergebruikt door vrouwtjes die zich in hetzelfde nest ontwikkeld hebben. De nestingangen liggen meestal zeer dicht bij elkaar, zijn onregelmatig en met kleine zandhoopjes omgeven. De broedcellen die in Nederland werden opgegraven lagen op een diepte van 10-25 cm en de nestgangen waren 5-6 mm breed. De cellen waren ovaal van vorm en ongeveer 6 × 8 mm (LOONSTRA 2010B). Broedcellen zijn bekleed met een secreet dat als een glanzend laagje opdroogt. Ze liggen op het eind van horizontale zijgangen, die na proviandering en eileg met zand worden opgevuld. Bij de bevoorrading van de broedcel wordt eerst in een aantal vluchten stuifmeel verzameld, waarna met behulp van nectar en misschien ook eigen speeksel een volkomen rond balletje van 3 mm doorsnede wordt geboetseerd. Daarna wordt het balletje overgoten met nectar, het ei van ongeveer 1,8-2 mm lengte op het balletje



Kleine roetbij
Panurgus calcaratus,
paring op een gele composiet.



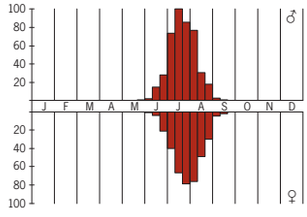
Kleine roetbij
Panurgus calcaratus, broedcel
met ei en voedselvoorraad.



Kleine roetbij
Panurgus calcaratus,
broedcel met rustlarve.



Kleine roetbij
Panurgus calcaratus,
broedcel met pop.



Panurgus calcaratus

gelegd en de broedcel afgesloten met zand (LOONSTRA 2010B). De aanvankelijk wit tot crèmekleurige larve wordt na het eten van het stuifmeel vrijwel geheel geel en ontdoet zich pas van fecaliën nadat de gehele voedselvoorraad is opgegeten. Het uitscheiden geschiedt in pulsen; de fecaliën worden tegen de achterwand van de broedcel gepropt. Na het uitscheiden is de larve weer geheel wit tot crèmekleurig. De larven overwinteren als prepop en liggen op hun rug. Ze spinnen enkele draden rondom zichzelf en aan de bovenzijde van de broedcel, mogelijk om hun positie tijdens het overwinteren te consolideren. Een exemplaar gevonden op 25 juli verpopte op 2 juni van het daaropvolgende jaar. Een aantal exemplaren verpopte niet in het daaropvolgende jaar, hetgeen zou kunnen duiden op overliggen van prepoppen (LOONSTRA 2010B). Knerer (1980b) vond in augustus in de nesten naast larven en eieren van het nieuwe broed ook poppen en vers uitgekomen imago's van het voorgaande jaar. Tussen vrouwtjes die eenzelfde nestingang gebruiken werd geen communicatie waargenomen. De nesten worden nooit bewaakt of verdedigd, ook niet als *Nomada fuscicornis* massaal aanwezig is. *Panurgus calcaratus* opent het nest halverwege de ochtend, maakt gemiddeld vijf voedselvluchten en sluit het in het begin van de middag (LEVERMANN ET AL. 2000). De larve is beschreven door Micheli (1936) en Michener (1953a). Loonstra (2010b) geeft foto's van broedcel, ei, rustlarve en pop (zie ook foto's op p. 427).
Oligolectisch, gespecialiseerd op gele composieten van de subfamilie Cichorioideae. In Nederland worden vrouwtjes vooral waargenomen op biggenkruid, havikskruid, leeuwentand en streepzaad. Mannetjes bezoeken ook diverse andere bloemen.
Als koekoeksbijen zijn *Nomada fuscicornis* en *N. errans* bekend (KNERER 1980B, STÖCKHERT 1933).

Rophites slurfbijen

TP

Vrij breedgebouwde bijen, met op het achterlijf haarbandjes die op de voorste tergieten soms onderbroken zijn. Lange tong. Voorvleugel met twee submarginale cellen. Kenmerkend voor vrouwtje zijn de doorns op het voorhoofd. Mannetje slanker dan vrouwtje en met lange antennen, die aan onderzijde oranje gekleurd zijn. Lengte 5-11 mm.

Taxonomie

Rophites vormt samen met *Dufourea* en 11 andere genera de subfamilie Rophitinae. De onjuiste schrijfwijze *Rhophites* is veel gebruikt in de literatuur tussen 1896-1975. Michener (2007) onderscheidt drie subgenera: *Flavodufourea* Ebmer, 1984, *Rophites* s.s. en *Rhophitoides* Schenck, 1861. Dit laatste subgenus wordt ook vaak als genus gezien (AMIET ET AL. 1999, EBMER 1993, LAGET 2005, SCHWAMMBERGER 1975). De Nederlandse soort behoort tot het subgenus *Rophites* s.s.

Verspreiding

Europa, Noord-Afrika en gematigde delen van Azië tot in Noordoost-China. In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Nederland tot in Rusland (EBMER & SCHWAMMBERGER 1986). Uit dit areaal zijn 19 soorten beschreven (PATINY & MICHEZ 2007). *Rophites*-soorten komen vaak slechts lokaal voor. In Midden-Europa leven drie soorten, waarvan een bekend is uit Nederland.

Levenswijze

Eén generatie. Overwintering als prepop in een cocon.
Voor zover bekend graven vrouwtjes hun nest, tot 15-25 cm diep, in lemige zandgrond. Nesten bestaan uit een hoofdgang met korte zijgangen, ieder met 1-2 broedcellen. Nestelt onder gunstige omstandigheden in groepen.
Ei en larve van *R. algirus trispinosus* Pérez, 1903 (niet in Nederland) worden beschreven en afgebeeld door Rozen (1993), de larve van *R.* (*Rhophitoides*) *canus* Eversmann, 1852 door Enslin (1921). Zie de soorttekst voor de ontwikkeling van *R. quinquespinosus*.
Rophites-vrouwtjes zijn oligolectisch en verzamelen stuifmeel van lipbloemen. In de bloemen hiervan liggen de meeldraden onder de bovenlip. Geholpen door vibraties met de vleugelspieren (buzzing), borstelt het vrouwtje met de doorns op haar voorhoofd stuifmeel van de meeldraden. Ze brengt het daarna via voor- en middenpoten naar de scopa op de achterschenen (MÜLLER 1996A, WESTRICH 1989A).
De koekoeksbij *Biastes emarginatus* Schenck, 1853 (niet in Nederland) leeft als broedparasiet bij bijen van het genus *Rophites*. Ook de bloemvlieg *Leucophora grisella* is als nestparasiet vastgesteld (STÖCKHERT 1922, onder de naam *Ammomyia grisea*).

Rophites quinquespinosus slurfbij

TP

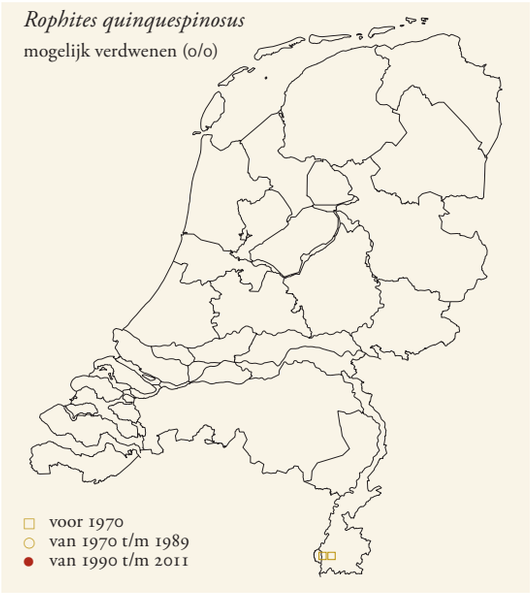
Donker gekleurde bij met lange tong en vrij korte, lichtgekleurde beharing. Achterlijf met duidelijke haarbandjes. Vrouwtje op voorhoofd met ongeveer 25 doorns. Lengte 8,5-10,5 mm.

Verspreiding

Europa en gematigde delen van Azië, tot in Zuid-Siberië en Noordwest-China (NIU ET AL. 2005). In Europa van Zuid-Zweden tot aan de Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland, maar vooral in het zuiden en midden (EBMER & SCHWAMMBERGER 1986).
In Nederland alleen gevonden op de Bemelerberg (LI) en de Sint Pietersberg (LI). De eerste melding stamt uit 1950 van de Bemelerberg (WIERING 1951). Op de Sint Pietersberg is de soort in 1954 voor het eerst gevonden. Op beide vindplaatsen zijn in 1954-1956 vele vrouwtjes en mannetjes verzameld. Afgaande op het aantal verzamelde dieren namen beide populaties daarna snel in aantal af. In 1956 is het laatste dier verzameld bij Slavante, een deel aan de oostkant van de Sint Pietersberg dat inmiddels is afgegraven. De laatste vondst is van de Bemelerberg in 1968 (LEFEBER 1969).

Habitat

In Nederland gevonden op twee warme kalkgraslanden, in het buitenland ook op ruderale terreinen. Nestelt in lemige zandgrond.





Slurfbij
Rophites quinquespinosus,
vrouwtje.

Levenswijze

Eén generatie.

Mannetjes vliegen snel en grillig, zoals *Anthidium*-soorten, en maken hierbij een luid en hoog zoemend geluid.

Nestelt solitair, meestal in groepjes van 20-30 nesten (WESTRICH 1989B). Wiering (1958) telde in 1955 op de Bemelerberg een groep van ongeveer 50 nesten in open grasvegetatie op lemige helling.

Het nest bestaat uit een hoofdgang van 15-23 cm lengte en 6 mm doorsnede die schuin de grond in loopt. Ongeveer 5-7 mm zijdelings van de hoofdgang worden de kogelronde broedcellen aangelegd, 8-10 per nest. Ze liggen 5-15 cm onder het aardoppervlak en zijn via een korte zijgang met de hoofdgang verbonden. De zijgang wordt na proviandering met aarde afgesloten. Soms worden twee broedcellen vlak achter elkaar gebouwd, slechts gescheiden door een propje aarde van 2 mm. De nestgangen en broedcellen zijn gladgestreken, maar aan de binnenkant niet met een duidelijk laagje bezet. De ingang van de nesten blijft steeds open (STÖCKHERT 1922).

Het stuifmeelbroodje is kogelrond en 5 mm in doorsnede. Het ei is sterk glanzend, melkwit, iets gekromd, 2,0 × 0,5 mm. Het wordt, waarschijnlijk met behulp van een uitscheiding van het vrouwtje, aan de bovenzijde van de pollenkogel vastgehecht. Stöckhert (1922) meldt een nest waarin verschillende broedcellen niet waren afgesloten met een zandprop en ook geen ei bevatten. Hij vermoedt dat de eileg pas plaatsvindt nadat enkele broedcellen zijn gebouwd en bevoorraad. De volwassen larve spint een tegen de broedcelwanden aanliggende cocon en scheidt daarna pas zijn fecaliën uit. Deze smeert hij vooral tegen de achterkant van de cocon. De cocon bestaat uit twee lagen en is aan de binnenzijde van de voorkant dichter gesponnen (ROZEN 1993, STÖCKHERT 1922). Op 7 juli 1919 werden vier cocons met daarin twee prepoppen en twee jonge poppen opgegraven; een daarvan ontwikkelde zich begin juli tot een volwassen vrouwtje (STÖCKHERT 1922).

Oligolectisch, gespecialiseerd op lipbloemen. Op de Sint Pietersberg vloog de soort op stinkende ballote, op de Bemelerberg op betonie. Het vrouwtje heeft opvallend gekromde borstels op het voorhoofd, waarmee het stuifmeel wordt verzameld (MÜLLER 1996B).

Mannetjes overnachten vaak in groepen op de vliegplanten. Als koekoeksbij is *Biastes emarginatus* (Schenck, 1853) waargenomen, een soort die in ons land nooit is aangetroffen. Ook de bloemvlieg *Leucophora grisella* is als nestparasiet vastgesteld (STÖCKHERT 1922, onder de naam *Ammomyia grisea*).

Sphecodes bloedbijen

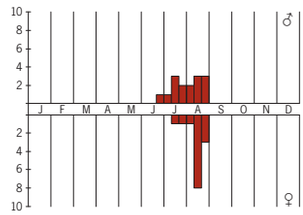
JR

Spaarzaam behaarde bijen met glanzend rood achterlijf en zwart borststuk, zonder duidelijke verzamelharen aan poten of achterlijf. In het veld is verwarring met een enkele vergelijkbaar gekleurde groefbij *Lasioglossum* of zandbij *Andrena* nog mogelijk, maar onder de loep verraadt de spaarzame beharing al snel de ware identiteit. Bloedbijen zijn nauw verwant aan groefbijen *Halictus* en *Lasioglossum*, wat goed te zien is aan de sterk gekromde basale ader in de voorvleugel. Lengte 4-15 mm.

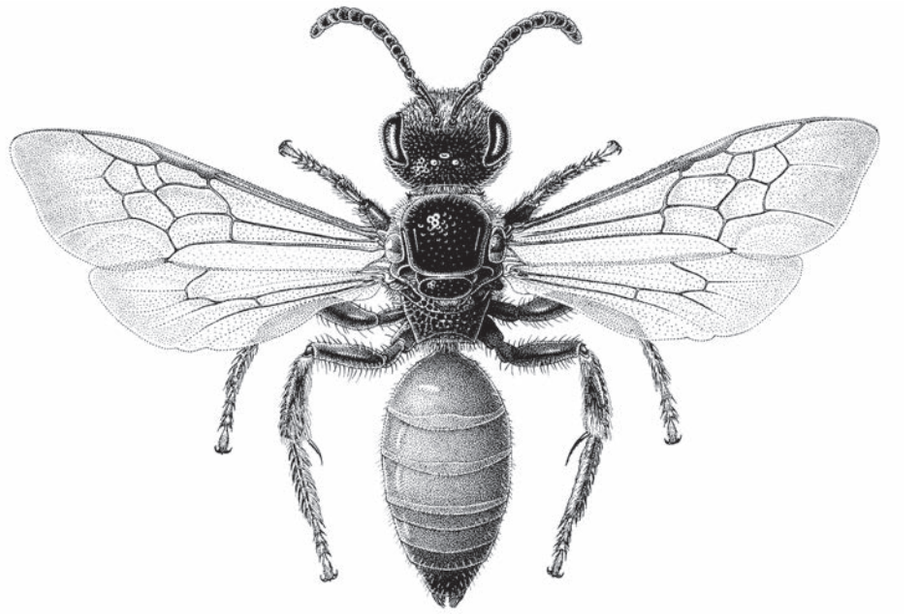
Verspreiding

Alle werelddelen behalve Antarctica. Er zijn ongeveer 320 soorten beschreven. Uit Europa zijn 40 soorten bekend, uit Nederland 20. Bij toenemende opwarming van het klimaat zijn mogelijk nog drie andere soorten in Nederland te verwachten: *Sphecodes cristatus* Hagens, 1882, *S. pseudofasciatus* Blüthgen, 1925, en *S. zangherii* Noskiewicz, 1931.

Het verspreidingsgebied van de meeste Nederlandse soorten beperkt zich tot de hogere zandgronden, het oostelijk rivierengebied en de duinstreek. Uit zeeklei- en veengebieden zijn weinig waarnemingen bekend. Enkele soorten met een Midden-Europese verspreiding vinden we binnen ons land vrijwel uitsluitend in Midden- en Zuid-Limburg. Een uitzondering als *S. albilabris* is daarentegen hoofdzakelijk te vinden in de kustduinen.



Rophites quinquespinosus



Dikkopbloedbij
Sphecodes monilicornis,
vrouwtje.

Levenswijze

Het vliegtijddiagram van de meeste *Sphecodes*-soorten lijkt op dat van de groefbijen. In het voorjaar zijn doorgaans alleen vrouwtjes te vinden; deze hebben als imago overwinterd. In late zomer en vroege herfst, wanneer de gastheren sterk in aantal zijn afgenomen, verschijnen de verse dieren van beide seksen. Op het eerste gezicht lijkt sprake van twee generaties, maar in feite vindt er maar een keer per jaar voortplanting plaats. De dieren die in volwassen toestand hebben overwinterd paren niet meer en het nageslacht daarvan produceert in dat jaar geen broed meer.

Paring vindt vermoedelijk kort na het verlaten van het popstadium plaats. Slechts van de grote, goed herkenbare *S. albilabris* is een paring beschreven. Mannetjes van deze soort zoeken op bloemen naar vrouwtjes en vermoedelijk gaat dit bij de meeste *Sphecodes*-soorten zo. Na de paring zoeken vrouwtjes een schuilplaats om te overwinteren. Ze graven zich in of kruipen in bestaande gangen van andere bijen of angeldragende wespen. Sladen (1895) groef eind augustus een volwassen vrouwtje *S. reticulatus* op dat zich in een soort nestkamer bevond. De Rond (2004) observeerde hoe een vrouwtje *S. albilabris* zich in de nazomer ingroef en twee weken later op enkele tientallen centimeters diepte onbeweeglijk in het vochtige zand bleek te zitten. Overwinteren van vrouwtjes die in het najaar bevrucht zijn, is bij Halictinae overigens een normaal verschijnsel.

Mannetjes brengen na de paring hun tijd voornamelijk op bloemen door, veelal distels en schermbloemen. Ze sterven gewoonlijk in de late zomer of herfst. Bij hoge uitzondering lukt het een enkel exemplaar te overwinteren.

Sphecodes majalis, *S. rubicundus* en *S. spinulosus* zijn voorjaarssoorten, en hun levenscyclus lijkt wel wat op die van veel zandbijen. Zowel mannetjes als vrouwtjes overwinteren in het popstadium en verschijnen in het voorjaar. Dan vindt ook de paring plaats. De larven groeien op gedurende het zomerseizoen en imago's zijn na het voorjaar niet meer te vinden. Van soorten met een gastheer die lang actief is, zoals *S. miniatus* met gastheer *Lasioglossum sexstrigatum*, blijven vrouwtjes een groot deel van de zomer talrijk, maar aangezien mannetjes niet in het voorjaar worden gevonden zullen alle eieren van de vrouwtjes het voorgaande jaar bevrucht moeten zijn.

Voor zover bekend houden alle *Sphecodes*-soorten er een kleptoparasitaire levenswijze op na en worden de gastheren voornamelijk gezocht onder soorten van andere genera uit de familie Halictidae, zoals *Halictus* en *Lasioglossum*. Enkele in ons land voorkomende *Sphecodes*-soorten hebben zich gespecialiseerd op broed van zandbijen *Andrena*, en voor één soort is een zijdebij *Colletes* de belangrijkste gastheer. Van de meeste *Sphecodes*-soorten zijn meerdere gastheren bekend. Gewoonlijk worden deze gezocht binnen één bijenfamilie, maar van enkele *Sphecodes*-soorten zijn er sterke aanwijzingen dat ze zowel bij Andrenidae als bij Halictidae parasiteren. Blüthgen (1934) kon zich dat niet voorstellen, omdat de koekoeksbij dan een veelheid aan verdedigingstactieken, geuren en bouwstructuren zou moeten kunnen onderscheiden. Bogusch et al. (2006) constateren dat individuele *Sphecodes*-vrouwtjes zich slechts op één gastheersoort concentreren, maar dat hun soortgenoten wel degelijk andere voorkeuren kunnen ontwikkelen, zelfs binnen een gezamenlijke biotoop.

Vrouwtjes die overwinterd hebben gaan in het voorjaar op zoek naar een gastheer. Ze graven uitstekend. Om bij broedkamers van een gastheer te komen moet soms flink wat zand uit de tijdelijk afgesloten nestingang worden verwijderd. Aan de kaken van oudere *Sphecodes*-vrouwtjes is te zien dat deze hierbij intensief worden gebruikt. Zodra de vleugelranden beginnen te rafelen, kunnen de zijtandjes en spitse uiteinden van de kaken al voor de helft zijn weggesleten. Dit kan determinatie soms bemoeilijken.

Larven leven van de voedselvoorraad die de gastheer heeft aangelegd. Een *Sphecodes*-vrouwtje moet dus proberen een gastheernest binnen te dringen en op zoek te gaan naar een voltooide nestkamer (LEGEWIE 1925). Daarbij kan ze in nesten van sociale gastheersoorten op flink wat tegenstand rekenen. Bij solitaire gastheren worden zelden gevechten waargeno-

men. Binnen vertakte neststelsels zijn voltooide cellen dikwijls niet afgesloten. Voor een *Sphecodes*-vrouwtje is aanwezigheid van ei of larve het teken dat de stuifmeelvoorraad compleet is en geschikt voor haar eigen broed. Om te voorkomen dat haar larve concurrentie ondervindt van de gastheerlarve, zal de bloedbij deze als eerste verwijderen. Vervolgens legt ze zelf een ei op het stuifmeelklompje en sluit de cel met aarde, waarbij ze kaken en pygidium gebruikt (SICK ET AL. 1994). Het pygidium is bij de meeste soorten vrij smal, maar bij *S. ephippius*, *S. pellucidus* en *S. rubicundus* opmerkelijk breed en ruw, wat mogelijk wijst op een verschil in gebruik ervan. Soms zijn bij deze drie soorten resten van stuifmeel zichtbaar op het pygidium.

Om een geschikt gastheernest te vinden kunnen vrouwtjes op gezichts- en reukvermogen afgaan, maar er is ook vastgesteld dat ze soms hun gastheren achtervolgen om zich naar de nesten te laten loodsen (HERRMANN 2006). Bij eusociaal levende Halictinae is dat vrij eenvoudig omdat alle werksters naar dezelfde nestingang vliegen. Daarom staan bij deze soorten meestal werksters in de nestingang op wacht om indringers tegen te houden. Van *S. monilicornis* is gedetailleerd beschreven hoe het vrouwtje vrijwel alle werksters van de gastheer uitmoordt en naar buiten sleept om in alle rust de nestkamers te bezoeken (LEGEWIE 1925). Deze soort, met haar massieve kop en gespierde kaken, is zelfs in staat om werksters te onthoofden. De meeste andere bloedbijen lijken minder moordzuchtig en worden soms zelfs door de gastheren getolereerd.

Het uiterlijk van *Sphecodes* verraadt een agressieve overlevingsstrategie. De felrode kleur van het achterlijf lijkt in niets op die van de gastheren en geeft de indruk een signaalkleur te zijn. Het harde, meestal gladde pantser is nauwelijks doordringbaar voor vijandige angels of kaken. De doorns op de buitenzijde van de achterschenen dienen ongetwijfeld voor het verkrijgen van grip tijdens gevechten in de nestgangen.

Sphecodes albilabris grote bloedbij

JR

Nederlands grootste *Sphecodes*-soort. Vrouwtje met tergiet 1-5 gewoonlijk rood, achterschenen soms rood aangelopen, vleugels donkerbruin berookt, beharing van mesonotum zwartbruin. Achterlijf mat vanwege dichte punctering. Gezicht dicht wit behaard. Mannetje met lange antennen, leedjes sterk gebold. Vrouwtje 11-15 mm, mannetje 9-15 mm.

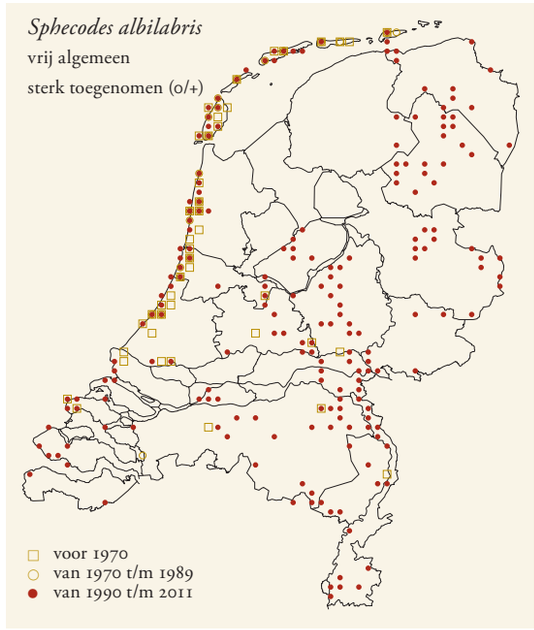
Verspreiding

Europa oostwaarts tot voorbij Oeral, Noord-Afrika, Turkije en Midden-Oosten. Wijd verspreid over Europa, vooral langs kusten en rivieren, maar ontbreekt in Groot-Brittannië en Scandinavië.

In Nederland aan de kust zeer talrijk, in het binnenland verspreid. Na 1950 aan de kust ter hoogte van de Randstad minder talrijk, evenals de gastheer *Colletes cunicularius*. Oorzaak zou de verdroging kunnen zijn ten gevolge van waterwinning. Daarentegen zijn veel recente waarnemingen bekend uit het oostelijke deel van het land en uit Flevoland.



Grote bloedbij
Sphecodes albilabris, vrouwtje bij de nestopening van een grote zijdebij *Colletes cunicularius*.

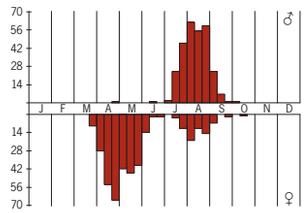


Habitat

Open, zandige terreinen met hoge grondwaterstand. Een uitgesproken soort van duinen en zandige oevers. In de duinen aanwezig van zeereep tot binnenduinrand. Kalk- of zoutgehalte van de bodem is kennelijk niet van invloed, maar aanwezigheid van wilgen is van levensbelang voor de gastheer.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer, paart in de nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen van eind maart tot juni. Vanaf midden juli vliegt de nieuwe generatie van beide seksen. Mannetjes zijn nog laat in de herfst te vinden op bloemen, maar sterven voor de winter. De vrouwtjes graven vanaf eind augustus een ondergrondse schuilplaats (DE



Sphecodes albilabris

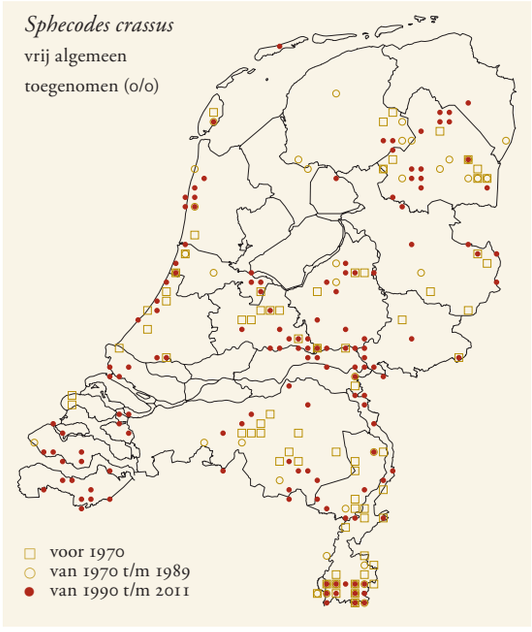
ROND 2004) om volgend voorjaar weer tevoorschijn te komen. *Colletes cunicularius* is de enig bekende gastheer in Nederland. Omdat vrouwtjes *Sphecodes albilabris* nog tot laat in de zomer vliegen is de verleiding groot om ze als koekoeksbij aan een zomerse bijensoort te koppelen. Hoewel dit door verschillende auteurs werd verondersteld, is het bewijs daarvoor in Noordwest-Europa nooit geleverd. In zuidelijkere delen van Europa is echter een relatie met de niet in Nederland voorkomende zomersoort *Melitturga clavicornis* (Latreille, 1806) vastgesteld (ROZEN 1965) en wordt *Halictus sexcinctus* als gastheer in het voorjaar vermoed (MARTIN 2012). Celary (1991) noemt *H. quadricinctus* als gastheer.
In de lente zijn vrouwtjes nauwelijks te betrappen op het zoeken van voedsel. Bij hoge uitzondering wordt paardenbloem bezocht. In augustus kan men mannetjes op diverse composieten en schermbloemen aantreffen, maar speerdistel en koninginnenkruid zijn dan bij beide seksen favoriet.

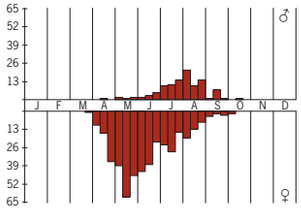
Sphecodes crassus
brede dwergbloedbij

JR

De meest robuust gebouwde kleine soort. Punctering op mesonotum doorgaans meer verspreid dan bij *Sphecodes geoffrellus*, waar kleine exemplaren mee te verwarren zijn. Achterdij bultig verdikt en middenveld van middensegment breed rechthoekig. Pygidium van vrouwtje zeer smal. Mannetje met korte viltbandjes op antenneleden. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding
Europa tot in Oost-Azië, Noord-Afrika, Turkije en Iran. In Europa voornamelijk in gematigde streken, maar noordelijk tot in Schotland, Zweden en Finland. Rond de Middellandse Zee enkele verspreide vindplaatsen.
In Nederland minder algemeen en zelden talrijk. Vindplaatsen vrij gelijkmatig verdeeld over de hogere zandgronden en kuststrook. De oudste vindplaatsen lagen overwegend in de zuidelijke helft van het land, maar op vele daarvan na 1950 niet meer waargenomen. Afgezien van een redelijke aanwas van nieuwe vindplaatsen, vooral in het oostelijk deel van het rivierengebied, lijkt de soort in verstedelijkte gebieden sterk achteruit te zijn gegaan.





Sphecodes crassus

Habitat
Uiteenlopende landschappen met leemhoudende of zandige bodem, zoals bosranden, bermen, ruigten en akkers.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paring in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen van eind maart tot eind juni. Medio mei het talrijkst. In het vliegtijddiagram tekent zich geen duidelijke zomergeneratie af, maar vanaf begin juli zullen hoofdzakelijk jonge vrouwtjes vliegen.
Koekoeksbij van bodembewonende groefbijen. Vermoedens over de mogelijke gastheren lopen uiteen. Westrich (1989b), verwijzend naar Stöckhert (1933), noemt *Lasioglossum pauxillum* als hoofdgastheer. De verspreiding van die soort valt in Nederland inderdaad grotendeels samen met die van *Sphecodes crassus*. Als tweede belangrijke optie wijst Westrich op *L. punctatissimum*, waarvan de verspreiding in Nederland eveneens vergelijkbaar is met die van *S. crassus*. Alfken (1912a) vermoedt *L. quadrinotatulum* en *L. nitidiusculum* als gastheren. Celary (1991) noemt tevens *L. villosulum* en *L. nitidiusculum*. Het postuur van de vrouwtjes kan bij *S. crassus* sterk variëren (onder andere VEGTER 1993), wat te verklaren is door gastheren van uiteenlopend formaat.
Volgens Westrich (1989b) is bloembezoek waargenomen op diverse composieten, ereprijs, reseda, schermbloemen en kleine roosachtigen.

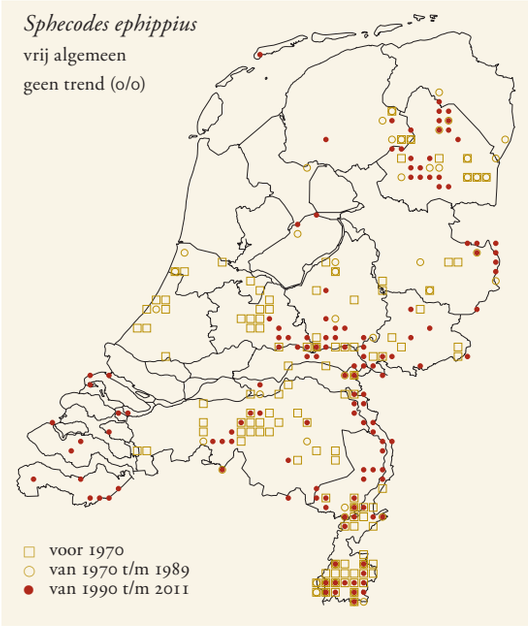
Sphecodes ephippius
bosbloedbij

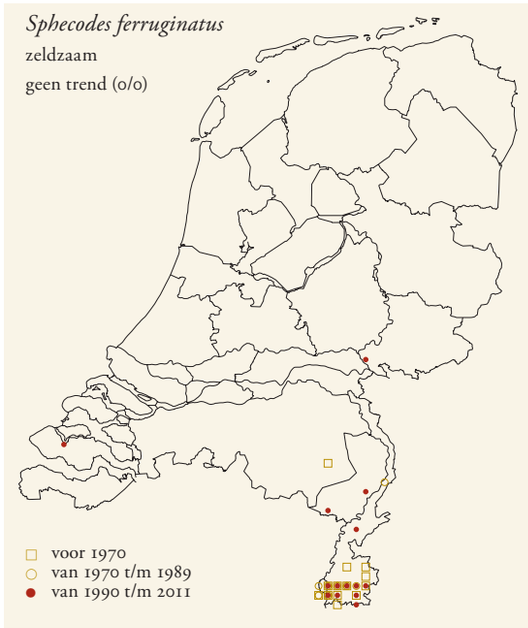
JR

Mesonotum en voorhoofd krachtig gepuncteerd met puntgrote glanzende tussenruimten. Voorkant tergiet 1 van vrouwtje veel spaarzamer behaard dan bij *Sphecodes pellucidus*. Pygidium verbreed en gekorreld, maar minder breed dan van *S. pellucidus*. Grote exemplaren van *S. rubicundus* te onderscheiden door donkere achterlijfspunt en enige glans op voorhoofd. Vrouwtje 6-8 mm, mannetje 5-8 mm.

Verspreiding
Europa oostwaarts tot ver in Azië, Noord-Afrika, Turkije en Midden-Oosten. Verspreid over vrijwel geheel Europa, inclusief eilanden in Middellandse Zee, maar afwezig ten noorden van Ierland en Zuid-Scandinavië.
In Nederland vroeger redelijk algemeen op de hogere zandgronden, maar op veel plaatsen niet meer teruggevonden. In Noord-Holland, Zuid-Holland en Utrecht op veel plekken verdwenen. Anderzijds toont de oostelijke helft van het land veel nieuwe vindplaatsen. In Zuid- en Midden-Limburg is het aantal nieuwe waarnemingen op oude vindplaatsen opvallend groot.

Habitat
Vlakke, met kruiden begroeide delen van bosranden, ruigten of schrale graslanden op droge zandgrond, lichte zavel of löss.





Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen van eind maart tot eind juni.
Koekoeksbij van bodembewonende bijensoorten. Van deze bloedbij worden relaties met zeer uiteenlopende gastheren vermoed, van groefbijen als *Halictus maculatus*, *H. tumulorum* en een reeks *Lasioglossum*-soorten tot zandbijen als *Andrena argentata*, *A. barbilabris* en *A. chrysopyga* (ALFKEN 1913, BISCHOFF 1927, WESTRICH 1989B). Meldingen van relaties met zandbijen kunnen mogelijk berusten op verwarring met de nauw verwante *Sphecodes rubicundus*. Belangrijkste gastheren zijn ongetwijfeld soorten uit het subgenus *Lasioglossum*, met name *L. leucozonium* (STÖCKHERT 1933). Van de door Vegter (1993) vermoede relatie met *Lasioglossum prasinum* kan in Drenthe bij uitzondering sprake zijn, maar het verspreidingspatroon van die groefbij wijkt onder andere in Zuid-Limburg sterk af van dat van *S. ephippius*.
Bezoekt volgens Westrich (1989b) diverse composieten, ganzerik, honingklaver, schermbloemen, struikhei en wilg.

Sphecodes ferruginatus
roestbruine bloedbij

JR

Evenals *Sphecodes hyalinatus* herkenbaar aan stompe zijhoeken van pronotumvoorrand en dicht gepuncteerde mesonotum met rond profiel, maar kop en borststuk zijn krachtiger gerimpeld. Achterdij vaak sterk verbreed, slapen in bovenaanzicht bol. Antenneleden van mannetje met smalle viltvlekken. Vrouwtje 6-8 mm, mannetje 5-6 mm.

Verspreiding
Europa, Turkije en Iran, oostelijker in Azië niet bekend. In Europa beperkt tot gematigde streken. Schaars in Zuid-Europa, goed vertegenwoordigd in Ierland, Engeland en Finland.
In Nederland vrij zeldzaam, behalve in het zuidoosten. De hoge concentratie van waarnemingen in Zuid-Limburg zet zich voort in het Belgische heuvelland. Na 1980 behalve in Zuid-Limburg ook gevonden in het oostelijk rivierengebied.

Habitat
Schraal begroeide delen van droge graslanden en ruigten op leemhoudende grond of löss in heuvelachtig landschap.

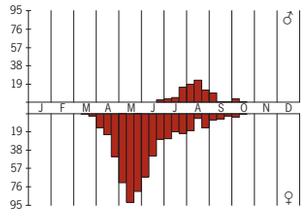
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en worden van half april tot half juni waargenomen. Van begin juli tot medio september vliegt de nieuwe generatie.
Koekoeksbij van bodembewonende groefbijen. In Westrich (1989b) worden kleine gastheren genoemd als *Lasioglossum fulvicorne*, *L. laticeps* en *L. pauxillum*. Celary (1991) voegt daar nog *L. fratellum* aan toe. Onder exemplaren van *S. ferruginatus* lopen verschillen in lichaamslengte meer uiteen dan bij zustersoort *S. hyalinatus*, ongetwijfeld vanwege bredere keuze aan gastheren van uiteenlopende grootte.
Westrich (1989b) vermeldt bloembezoek op gewone berenklauw en struikhei.

Sphecodes geoffrellus
glanzende dwergbloedbij

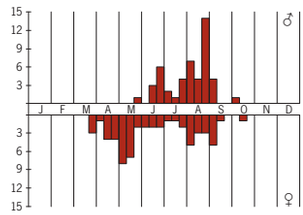
JR

Een van de kleinste *Sphecodes*-soorten. Vrouwtje soms moeilijk te onderscheiden van *S. crassus* door verspreide punctering op het mesonotum. Het propodeum-middenveld van *S. geoffrellus* smaller en spitser, met overwegend lengterimpels. Tergiet 2 fijner gepuncteerd. Vrouwtje 4,5-6 mm, mannetje 5-6 mm.

Verspreiding
Europa oostwaarts tot Siberië, Noord-Afrika, Turkije en Iran. In Europa in gematigde streken. Talrijk van Finland tot aan Alpen en van Ierland tot in Hongarije. Ook talrijk

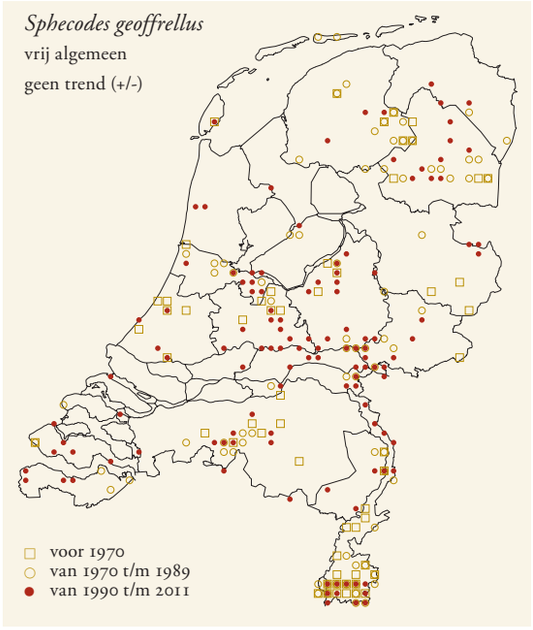


Sphecodes ephippius



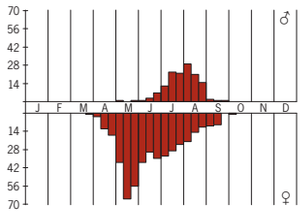
Sphecodes ferruginatus

in Italië, maar elders in het Mediterrane gebied schaars.
In Nederland vrij algemeen in het gehele land. De vrij forse achteruitgang in sommige delen van het land wordt ruimschoots gecompenseerd door nieuwe vondsten elders. Ontbreken van recente vondsten op zowel de hoge zandgronden als in het polderland is ecologisch moeilijk te verklaren; mogelijk is de oorzaak te zoeken in een verminderde belangstelling voor deze lastig te determineren kleine bloedbijtjes.

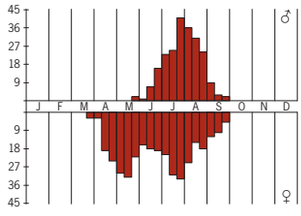


Habitat
Droge graslanden, bosranden of voedselrijke ruigten op zandige of leemhoudende grond, maar ook tuinen, parken en wegbermen.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen van begin april tot in juni. Vanaf juli vliegt de nieuwe generatie.
Volgens Alfken (1912a) broedparasiet van kleine bodembewonende groefbijen als *Lasioglossum leucopus*, *L. morio* en *L. nitidiusculum*. De verspreiding komt in Nederland het meest overeen met die van *L. leucopus*, al is er ook veel overlap met verspreidingspatroon van beide andere soorten. Ook *L. fratellum*, *L. fulvicorne* en *L. rufitarse* komen als gastheer in aanmerking (CELARY 1991, NEUMEYER & OBRIST 2000).
Bloembezoek volgens Westrich (1989b) op diverse composieten, ganzerik, muurpeper, reseda, schermbloemen en wolfsmelk.



Sphecodes geoffrellus



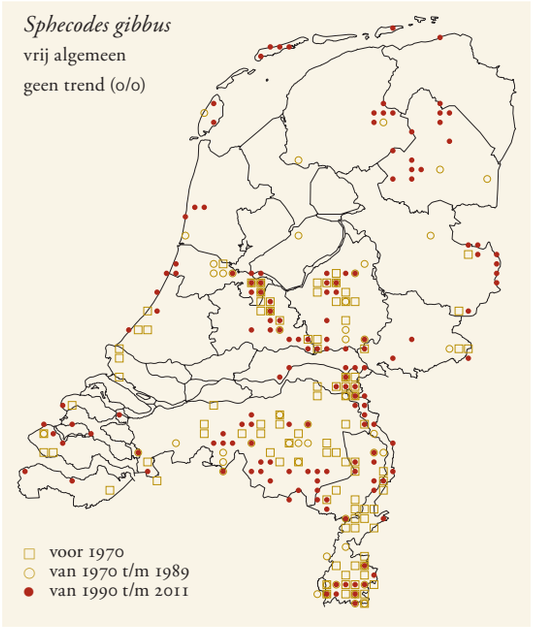
Sphecodes gibbus

Sphecodes gibbus
pantserbloedbij

JR

Kruin verhoogd, eindzoom van tergiet 1 bestippeld. Na enige oefening snel te herkennen aan grove en verspreide punten op mesonotum. Vrouwtje 7-13 mm, mannetje 7-12 mm.

Verspreiding
Europa oostwaarts tot in Korea, Noord-Afrika, Turkije en Midden-Oosten. Talrijk in heel Europa, met uitzondering van uiterste noorden.
In Nederland vrij algemeen op de hogere zandgronden en aan de kust. Op veel plaatsen gevonden vóór 1980, maar nadien niet meer, evenals hoofdgastheer *Halictus rubicundus*. Vrij veel nieuwe waarnemingen nabij oudere vindplaatsen, wat suggereert dat zowel *S. gibbus* als de gastheren weinig mobiel en wellicht gevoelig voor verstoring zijn, maar kennelijk goed reageren op de huidige vormen van natuurbeheer.



Habitat
Bosranden, boomgaarden, parken, dijken en bermen met zandige of lemige bodem.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen van eind maart tot eind juni.
Koekoeksbij van bodembewonende bijensoorten. In tegenstelling tot veel andere *Sphecodes*-soorten is het aantal waarnemingen van jonge vrouwtjes 's zomers groter dan van vrouwtjes in het voorjaar. De belangrijkste gastheer, *Halictus rubicundus*, lijkt echter het talrijkst in het voorjaar. Grote exemplaren zijn gekweekt uit broedcellen van *H. quadricinctus* (BLÜTHGEN 1934). Andere gastheren zijn *H. maculatus*, *H. sexcinctus* (CELARY 1991, WESTRICH 1989B) en *Lasioglossum malachurum* (CELARY 1991). In Duitsland is de soort bij de nesten van *Andrena vaga* (MÖSCHLER 1938, WESTRICH 1989B) en *Colletes cunicularius* (RIEMANN 1987) aangetroffen, maar een gastheerrelatie is nog niet bewezen.
Bezoekt volgens Westrich (1989b) heideachtigen, diverse composieten en schermbloemen. Ook waargenomen op basterdwederik, beemdkroon, bosaardbei, ereprijs, ganzerik, honingklaver, muurpeper, ooievaarsbek en wilg.

Sphecodes hyalinatus
lichte bloedbij

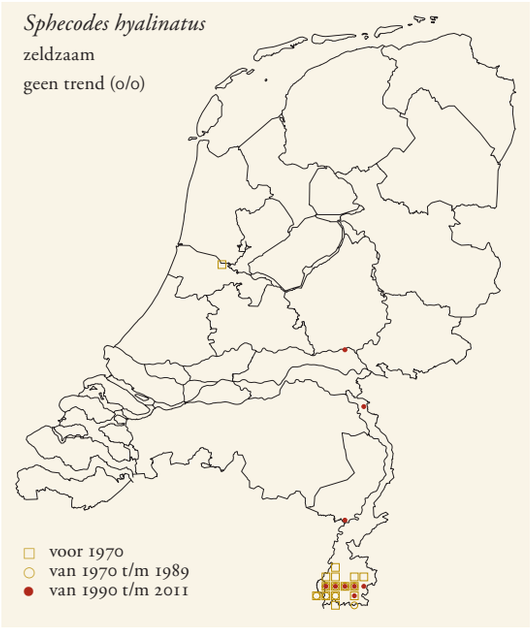
JR

Evenals *Sphecodes ferruginatus* herkenbaar aan stompe zijhoeken van pronotumvoorrand en dicht gepuncteerd mesonotum met rond profiel, maar kop en borststuk van *S. hyalinatus* fijner gerimpeld en grotendeels zijdeachtig gegranuleerd. Slapen naar achteren sterker convergerend en met bijna recht profiel in bovenaanzicht. Antenneleden mannetjes met viltvlekken tot halve lengte. Lengte 5-6 mm.

Verspreiding

Hoofdzakelijk in Europa, oostelijk tot in Kaukasus. Beperkt tot gematigde streken, noordelijk tot in Schotland en Lapland, ontbreekt vrijwel in Zuid-Europa.

In Nederland vrij zeldzaam, alleen in Zuid-Limburg redelijk talrijk. Voor 1950 gevonden in Amsterdam, maar verder afwezig in het westen. In Limburg is een beperkte achteruitgang te bespeuren.



Habitat

Bosranden, zandverstuivingen, droge graslanden, dijken en hellingen met lemige bodem of löss.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf midden april tot eind juni. Als eind juni jonge vrouwtjes en mannetjes verschijnen, vliegen ook nog enkele vrouwtjes van de vorige generatie. Deze zijn echter versleten en copuleren niet meer.

Koekoeksbij van bodembewonende groefbijen. Uit Noordwest-Europa zijn twee gastheren bekend: *Lasioglossum fulvicorne* (PERKINS 1922, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B) en *L. fratellum* (BLÜTHGEN 1934, PERKINS 1923). De laatste lijkt in Nederland geen belangrijke gastheer te zijn, aangezien het zwaartepunt van het verspreidingsgebied op de hogere zandgronden ligt, niet in Zuid-Limburg. Celary (1991) noemt voor de Poolse fauna *L. quadrinotatulum*.

Bezoekt volgens Westrich (1989b) akkerwinde, beemdkroon, bosaardbei, diverse composieten, ereprijs, ganzerik, muurpeper en schermbloemen.

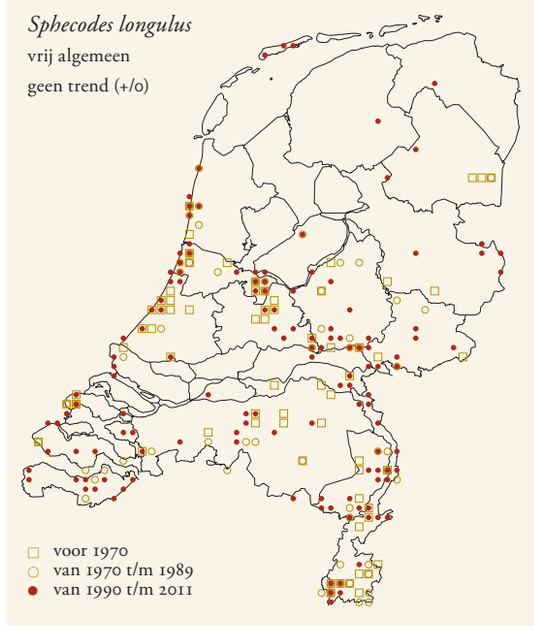
Sphecodes longulus
kleine spitstandbloedbij

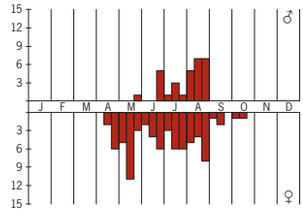
JR

Vrouwtje evenals *Sphecodes puncticeps* gemakkelijk te herkennen aan spitse kaken zonder zijtandje. Onderscheidt zich van die soort door minder sterk convergerende slapen en fijnere punctering op scutellum en tergieten. Vrouwtje 4,5-6 mm, mannetje 4-5 mm.

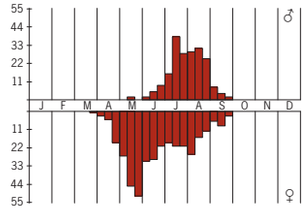


Kleine spitstandbloedbij *Sphecodes longulus*, mannetje.





Sphecodes hyalinatus



Sphecodes longulus

Verspreiding
Europa en Azië tot aan Tadzjikistan. Verspreid over nagenoeg heel Europa, van Zuid-Engeland en Zuid-Finland tot Midden-Spanje en Griekse eilanden.
In midden en zuiden van Nederland evenals de drie belangrijkste gastheren een gewone soort. De vindplaatsen zijn zo sterk verspreid dat er nauwelijks een voorkeur voor zandgrond is te ontdekken, wellicht omdat de kleinere als gastheer fungerende *Lasioglossum*-soorten genoegen nemen met minimale zandvlakjes, zoals voegen in klinkerpaden en terrassen. Tegenover een afname in de zuidwestelijke helft van het land sinds 1980 toont de noordoostelijke helft een aantal nieuwe waarnemingen.

Habitat
Schraal begroeide plaatsen in zandige terreinen, zoals droge graslanden, bermen, zandpaden, tuinen, parken, zand- of leemgroeven, duingebieden.

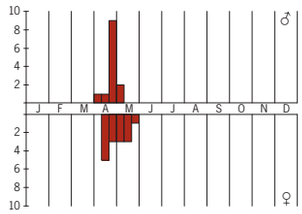
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen van begin april tot begin juli.
Koekoeksbij van bodembewonende groefbijen. Bekende gastheren zijn *Lasioglossum leucopus*, *L. minutissimum* en *L. morio* (ALFKEN 1909, 1912B, BLÜTHGEN 1923, 1934, STÖCKHERT 1933, 1954, VEGTER 1993). In Flevoland was *L. minutissimum* op veel plaatsen de enige aanwezige van deze soorten (JR eigen waarneming). Van der Vecht (1928a) vond een vrouwtje van *Sphecodes longulus* samen met twee vrouwtjes van *L. tarsatum* in dezelfde nestgang. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is *S. longulus* waargenomen rond enkele duinmeertjes waar uitsluitend *L. tarsatum* als potentiële gastheer werd gevonden (DE ROND 2004). Ook *L. lucidulum* en *L. sexstrigatum* zijn als mogelijke gastheer genoemd (VEGTER 1993).
Westrich (1989b) noemt naast diverse composieten en schermbloemen ook vogelmuur als nectarplant.

Sphecodes majalis
kortsnuitbloedbij

JR

Kop breed met sterk convergerende slapen. Ogen in vooraanzicht parallel. Clypeus minstens vijf maal zo breed als in het midden hoog. Mesonotum dicht en fijn gepuncteerd. Achterrand van tergiet 1 met sterke punctering. Vrouwtje 7-8 mm, mannetje 8-9 mm.

Verspreiding
Europa oostelijk tot in Oekraïne, Noord-Afrika, Turkije en Midden-Oosten. Binnen Europa een vrij zuidelijke maar niet typisch Mediterrane verspreiding. De meeste vindplaatsen liggen in Zuidwest-Frankrijk en Hongarije.
In Nederland uiterst zeldzaam en pas in 2003 voor het eerst gevonden in het Savelsbos bij Gronsveld (LI), in het daaropvolgende jaar bij groeve 't Rooth (LI). De vindplaatsen in Zuid-Limburg en de nabijgelegen, eveneens recente, Belgische vindplaatsen liggen meer dan 100 km ten noordwesten van de dichtstbijzijnde vindplaatsen in Duitsland. De noordelijke uitbreiding is mogelijk te relateren aan klimaatveranderingen.



Sphecodes majalis



Habitat
Droge, warme kalkgraslanden in heuvelland. In Zuid-Limburg zijn nesten gevonden op plekken waar zwenkgras een flinke strooisellaag vormde (RAEMAKERS 2004A).

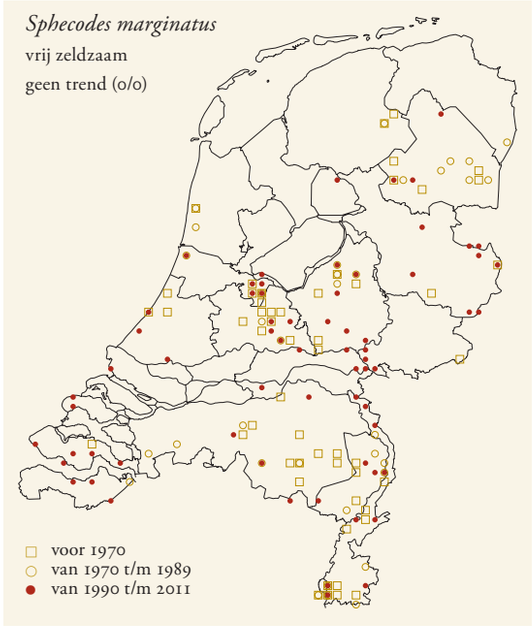
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in de zomer. Beide seksen verschijnen pas na overwintering. Paart in het voorjaar. Evenals de gastheer een typische voorjaarssoort die in de zomer of vroege herfst niet meer te vinden is.
Koekoeksbij van de bodembewonende groefbij *Lasioglossum pallens*, de enige bekende gastheer.
Alleen meidoorn wordt als nectarbron genoemd (WESTRICH 1989B).

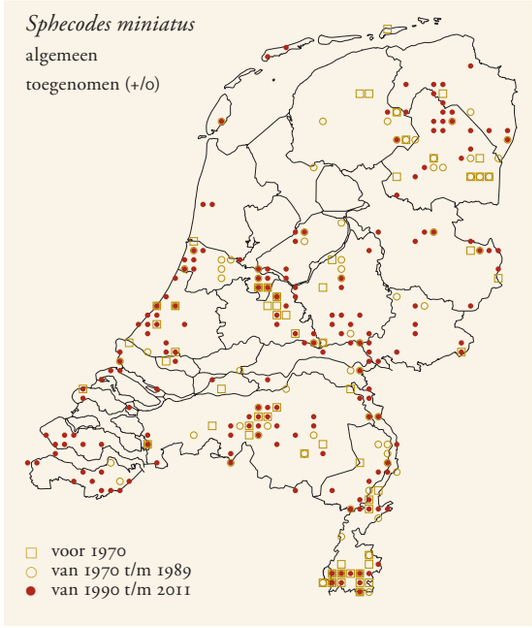
Sphecodes marginatus
verscholen dwergbloedbij

JR

Kaken van vrouwtje met zijtandje, pronotumhoeken scherp. Kop in vooraanzicht iets ronder dan van *Sphecodes miniatus*, basis van tergiet 2 dichter gepuncteerd. Mannetje met grote viltvlekken op antenneleden, tergiet 1 relatief dicht en duidelijk gepuncteerd. Lengte 5-6 mm.
Door Westrich (1989b) beschouwd als synoniem van *S. miniatus* omdat onder andere viltvlekken op antenneleden geen betrouwbaar kenmerk zouden zijn. Kenmerken van mannelijk genitaalorgaan echter vrij duidelijk en stabiel. Vrouwtjes van beide soorten in enkele gevallen niet met zekerheid te onderscheiden.

Verspreiding
Europa oostwaarts tot in Oekraïne, Noord-Afrika, Turkije en Iran. Verspreid over bijna heel Europa, met uitzondering van Groot-Brittannië en Scandinavië. Ten zuiden van Pyreneeën, Alpen en Karpaten maakt de ondersoort *Sphecodes m. marginatus* plaats voor *S. m. biskrensis*.
In Nederland een soort van de hogere zandgronden en de





kust. Het verspreidingspatroon is in Nederland vergelijkbaar met dat van zustersoort *S. miniatus*, maar telt aanzienlijk minder vindplaatsen. Daarbij is het aantal oude vindplaatsen waar de soort na 1980 niet meer is waargenomen veel groter dan bij *S. miniatus*.

Habitat

Schraal begroeide gedeelten van droge, zandige terreinen, zoals paden, verstuivingen, open plekken in schrale graslanden en droge ruigten.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf midden april.

Gastheren zijn ongetwijfeld kleine bodembewonende Halictidae, maar omdat *Sphecodes marginatus* meestal samen met andere kleine *Sphecodes*-soorten wordt gevangen is er geen specifieke gastheer aan te wijzen. Gezien het kleine aantal recente vindplaatsen moet de gastheer gezocht worden onder de minder algemene soorten. In aanmerking komen *Lasioglossum brevicorne, L. morio* en *L. semilucens*. Gezien de nauwe verwantschap met *S. miniatus* mag ook een relatie met *Lasioglossum sabulosum*, zustersoort van diens gastheer, niet uitgesloten worden. Vegter (1993) ving *S. marginatus* tezamen met *Dufourea halictula* op zandblauwtje en vermoedde daarom een gastheerrelatie. *Sphecodes marginatus* wordt relatief vaak gevonden in schrale graslanden en heideterreinen met zandblauwtje.

Sphecodes miniatus
gewone dwergbloedbij

JR

Kaken van vrouwtje met zijtandje, pronotumhoeken scherp. Kop iets breder dan van *Sphecodes marginatus* en basis van tergiet 2 meer verspreid gepuncteerd. Mannetje met grote viltvlekken op antenneleden en tergiet 1 nauwelijks herkenbaar gepuncteerd. Lengte 5-6 mm.

Volgens Westrich (1989b) zou *S. marginatus* synoniem van deze soort zijn. De kenmerken van mannelijk genitaalorgaan zijn echter vrij duidelijk. Vrouwtjes van beide soorten zijn met goed vergelijkingsmateriaal redelijk van elkaar te onderscheiden, maar een deel van de exemplaren blijft problematisch vanwege overlappende kenmerken.

Verspreiding

Voornamelijk beperkt tot Europa, maar oostwaarts tot aan de Oeral. Binnen Europa op een uitzondering na alleen in de gematigde streken. Talrijk van Engeland tot Polen en Hongarije, vrijwel afwezig in Scandinavië en het Mediterrane gebied.

In Nederland vrij algemeen op de zandgronden, langs de rivieren en langs de kust, en op zandige plekken in het polderland. Nieuwe vindplaatsen liggen verspreid over het hele land. Het aanzienlijke aantal oude vindplaatsen waar de soort na 1980 niet meer is teruggevonden is niet te verklaren uit een ontbreken van de hoofdgastheer *L. sexstrigatum*, want deze is overal nog redelijk algemeen. Mogelijk is verminderde aandacht voor kleine bloedbijen debet aan het huidige beeld.

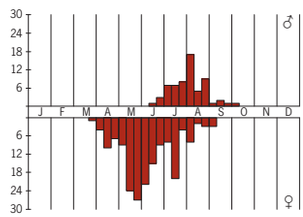
Habitat

Voornamelijk op zandige bodem, zoals zandverstuivingen, duinen, zandpaden, schrale graslanden en droge heiden. De hoofdgastheer koloniseert snel nieuwe biotopen als bouwplaatsen, zandige dijkhellingen en fietspaden.

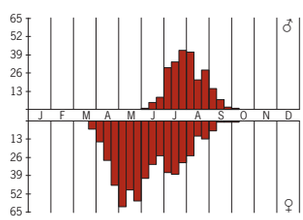
Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf eind maart.

Koekoeksbij van bodembewonende groefbijen. In Nederland is *Lasioglossum sexstrigatum* veruit de belangrijkste gastheer. Beide soorten behoren tot de vroegste bijtjes in het voorjaar en kunnen al in maart gezamenlijk op zandige plekken worden gezien. Door Westrich (1989b) worden



Sphecodes marginatus



Sphecodes miniatus

ook *L. morio*, *L. nitidiusculum* en *L. politum* Schenck, 1853 (niet in Nederland) als mogelijke gastheren genoemd. Celary (1991) geeft daarnaast ook *L. brevicorne* en *L. fulvicorne* als gastheren op.
Hoofdzakelijk gevonden op composieten, maar in het voorjaar ook wel op fluitenkruid (WESTRICH 1989B).

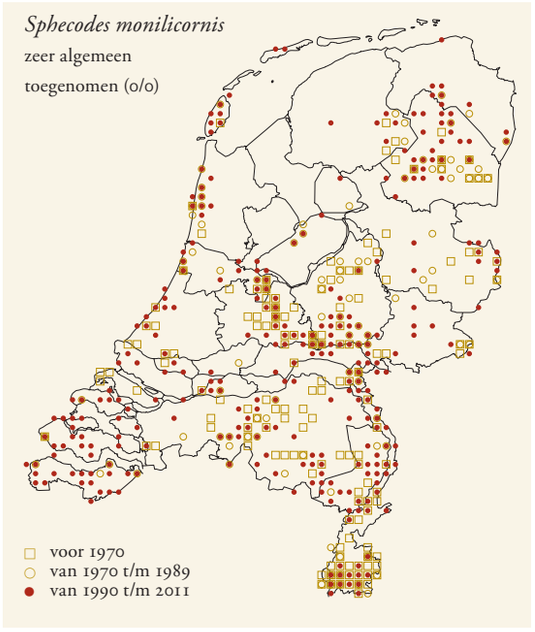


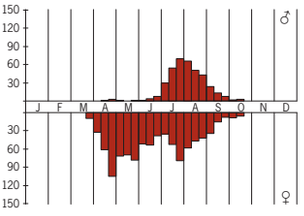
Dikkopbloedbij
Sphecodes monilicornis,
vrouwtje in vooraanzicht.

Sphecodes monilicornis dikkopbloedbij

JR

Het postuur kan per exemplaar sterk verschillen, maar achterkop altijd breed: slapen lang en vrijwel parallel. Punten op mesonotum van gemiddelde dichtheid, tergieten fijn en verstrooid gepuncteerd, inclusief de achterranden. Pygidium iets breder dan bij andere soorten met dichtgepuncteerde tergietranden. Lengte 7-10 mm.





Sphecodes monilicornis

Verspreiding
Europa tot ver in Azië, Noord-Afrika, Turkije en Midden-Oosten. In heel Europa talrijk. In het Mediterrane gebied maakt de ondersoort *Sphecodes m. monilicornis* plaats voor *S. m. quadratus*.
Een van de meest algemene bloedbijen, door heel Nederland verspreid, maar op veel plaatsen na 1950 niet meer gevonden.

Habitat
Zeer uiteenlopende landschappen met zandige tot lemige bodem. Van duingebieden en heidelandschappen tot opspuitingen in polders, zandige dijken en rivieroevers, lichte bossen en parken.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago duurt ongeveer 35 dagen (SICK ET AL. 1994) en vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf eind maart tot eind juni. Vrijwel aansluitend verschijnen de eerste mannetjes en vrouwtjes van de nieuwe generatie.
Koekoeksbij van bodembewonende groefbijen uit de *Lasioglossum calceatum*-groep. Binnendringen van nesten is voornamelijk geobserveerd bij *L. malachurum*, maar in Nederland is de veel algemenere *L. calceatum* de belangrijkste gastheer. Ook de verwante *L. albipes*, vermeld door Alfken (1913) en Westrich (1989b), kan hier zeker een belangrijke gastheer zijn. Celary (1991) noemt verder nog *L. quadrinotatulum*, *L. zonulum* en *Halictus rubicundus* als mogelijke gastheren.
Hoewel de werksters van haar gastheren zich uitstekend weten te verweren tegen indringers, laat *Sphecodes monilicornis* zich niet makkelijk weerhouden. Legewie (1925) beschrijft uitvoerig hoe vrouwtjes de nesten van *L. malachurum* binnendringen en daar een slachting aanrichten onder de werksters.
Hoofdzakelijk gevonden op composieten, maar ook op ereprijs, struikhei en zandblauwtje (WESTRICH 1989B).

Sphecodes niger zwarte bloedbij

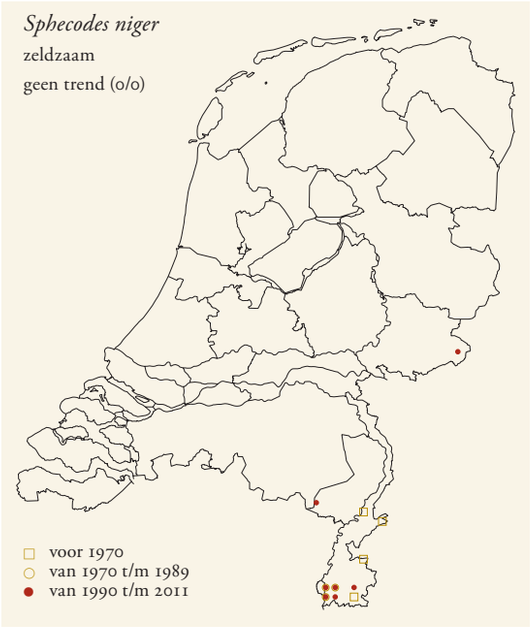
JR

Kleine soort met vrij dikke kop. Mannetje vaak geheel zwart, vrouwtje soms ook. Vrouwtje met onregelmatige, fijne punctering op mesonotum, dat wat afgesleten aandoet. Bovenzijde van propodeum licht uitgehold met lengterichels, achterrand afgerond en zonder opstaande lijst. Vrouwtje 5 mm, mannetje 4-5 mm.

Verspreiding
Europa, oostelijk tot in Oekraïne. Enkele vondst in Turkije. Binnen Europa voornamelijk in gematigde zone tussen Scandinavië en Middellandse Zee.
In Nederland met name bekend uit Limburg, met een vondst bij Winterswijk (GE) in 2009.

Habitat
Kalkgraslanden, mergelgroeven en droge heiden.

Levenswijze
Eén generatie per jaar. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart vermoedelijk in





Schoffelbloedbij
Sphecodes pellucidus,
vrouwtje.

nazomer, waarna volwassen vrouwtjes overwinteren.
Als gastheren zijn de bodembewonende groefbijtjes *Lasioglossum morio* en *L. lucidulum* bekend (ALFKEN 1912A, BLÜTHGEN 1934, WESTRICH 1989B, WOLF 1968), maar in ons land is gezien de verspreiding *L. nitidiusculum* een meer aannemelijke kandidaat (zie ook CELARY 1991).
Bezoekt duizendblad, jacobskruiskruid en peen (WESTRICH 1989B).

Sphecodes pellucidus schoffelbloedbij

JR

Opvallend lang en dicht behaarde bloedbij. Mesonotum vrij dicht en grof gepunteerd. Pygidium breder dan bij verwante soorten, slapen sterker convergerend. Vrouwtje 8-10 mm, mannetje 7-9 mm.

Verspreiding

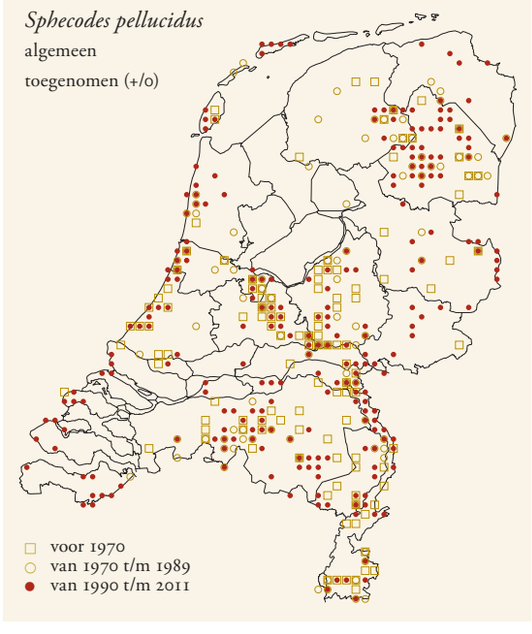
Europa tot in Oost-Azië, Noord-Afrika, Turkije en Midden-Oosten. In bijna heel Europa aanwezig maar sterk op het noordoosten georiënteerd: opvallend schaars in Spanje en Frankrijk, talrijk in onder andere Finland.
In Nederland verspreid over de hoge zandgronden, langs de rivieren en aan de kust.

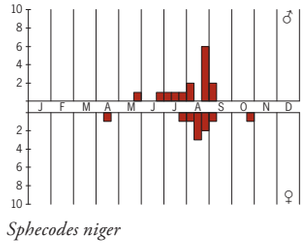
Habitat

Bij voorkeur open zandvlakten of schraal begroeide hellingen in heidegebieden en duinen. Tijdelijk ook massaal op zandopspuitingen of stranden van recreatieplassen. Door het gemak waarmee hoofdgastheer *Andrena barbilabris* tussen plaveisel nestelt, trekt ook *Sphecodes pellucidus* zo nu en dan de stedelijke gebieden in, hoewel concurrent *Nomada alboguttata* hier vaak veel talrijker is.

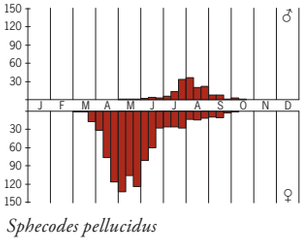
Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf eind maart. Het aantal waarnemingen in het voorjaar is opvallend veel groter dan in de zomer.
Koekoeksbij van bodembewonende zandbijen. *Sphecodes pellucidus* moet de hoofdgastheer *Andrena barbilabris* in het binnenland delen met *Nomada alboguttata*. In de duinen bestaat die concurrentie nauwelijks en bovendien is daar ook *A. argentata* op een aantal plaatsen als gastheer beschikbaar. Westrich (1989b) noemt als mogelijke gastheren tevens *A. humilis en A. ventralis*, maar *A. ventralis* houdt zich voornamelijk op in dichtbegroeide, vochtige terreinen, waar *S. pellucidus* vrijwel niet voorkomt. *Andrena bicolor* en *A. wilkella*, die door Celary (1991) als gastheer worden vermeld, zijn evenmin liefhebbers van het stuivende zand waar *S. pellucidus* hoofdzakelijk wordt aangetroffen.
Bloembezoek is bekend van diverse composieten en wilgen, maar ook van ereprijs en muurpeper (WESTRICH 1989B).





Sphecodes niger



Sphecodes pellucidus



Grote spitstandbloedbij *Sphecodes puncticeps*, vrouwtje in vooraanzicht.

Sphecodes puncticeps grote spitstandbloedbij

JR

Vrouwtje, evenals *Sphecodes longulus*, zonder zijtandje aan spitse kaken. Onderscheidt zich van die soort door sterker convergerende slapen en grovere punctering op scutellum en tergieten. Lengte 5-7 mm.

Verspreiding

Europa tot ver in Oost-Azië, Noord-Afrika en het Midden-Oosten. Verspreid over vrijwel geheel Europa, inclusief de eilanden in de Middellandse Zee, maar niet noordelijker dan Zuid-Scandinavië.

In Nederland gelijkmatig over het land verspreid, met uitzondering van de noordelijke provincies. Lijkt op veel oude vindplaatsen achteruitgegaan of verdwenen, terwijl dat voor hoofdgastheer *Lasioglossum villosulum* niet geldt. Vooral in Noord-Holland ten noorden van het Noordzeekanaal, waar de hoofdgastheer volop voorkomt, zou *Sphecodes puncticeps* wijd verspreid moeten zijn. De soort ontbreekt daar echter volledig.

Habitat

Open plekken op droge, zandige of lemige bodem, zoals bosranden, Dijkhellingen, ruigten, schrale graslanden en wegbermen.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf begin april. Vrouwtjes van de nieuwe generatie verschijnen waarschijnlijk vanaf midden juli, hoewel dat niet duidelijk blijkt uit het vliegtijddiagram. Koekoeksbij van de bodembewonende *Lasioglossum villosulum*. Ook de verwante, maar zeldzamere *L. brevicorne* zou een gastheer kunnen zijn (BISCHOFF 1927, WESTRICH 1989B), maar in Nederland overlapt die soort maar weinig met *Sphecodes puncticeps*. Celary (1991) noemt tevens *L. fulvicorne*, *L. lativentre*, *L. nitidiusculum*, *L. quadrinotatulum* en *L. quadrinotatum*.

Bezoekt voornamelijk composieten, maar ook berenklauw, reseda en zandblauwtje (WESTRICH 1989B).

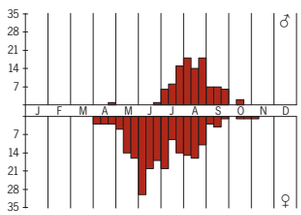
Sphecodes reticulatus rimpelkruinbloedbij

JR

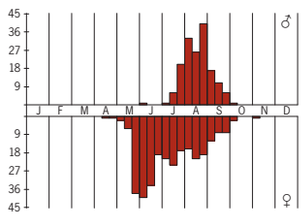
Vrouwtje met dicht gepuncteerde kop en borststuk. Punctering op achterrand van tergiet 1 zeer fijn en dicht. Achterrand van tergiet 4 toont bij juiste lichtval lijnvormige microscopische dwarsrimpeling. Pygidium relatief breed. Vrouwtje 7-9 mm, mannetje 7-8 mm.

Verspreiding

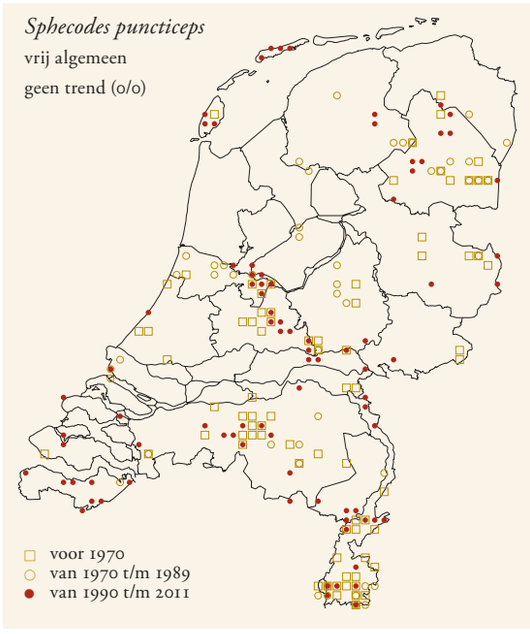
Europa oostelijk tot in Kirgizië, Turkije. Talrijk van Finland tot Pyreneeën en van Zuid-Engeland tot aan Roemenië.

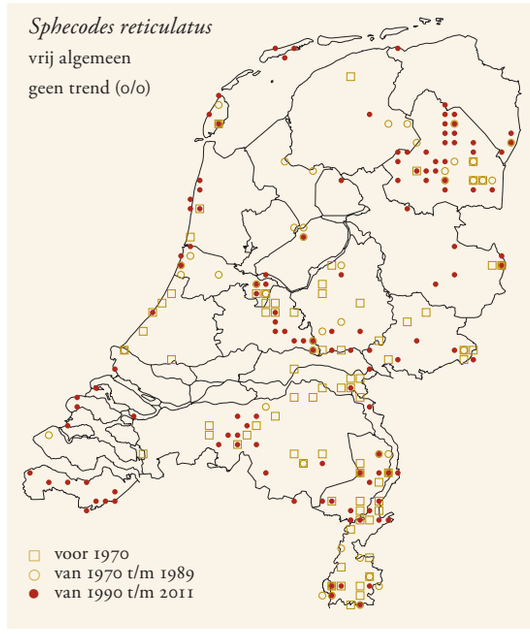


Sphecodes puncticeps



Sphecodes reticulatus





Schaars in zowel Noord- als Zuid-Europa.
In Nederland een minder algemene soort van de hogere zandgronden, het rivierengebied en de kust, maar is al sinds 1950 op veel plaatsen langs de Zuid-Hollandse kust verdwenen. In Drenthe, Flevoland, Gelderland en Noord-Brabant zijn sinds 1980 echter enkele nieuwe vindplaatsen bekend.

Habitat
Open zandige terreinen, zoals droge heiden, schrale graslanden, duinen en opspuitingen in polderlandschappen.

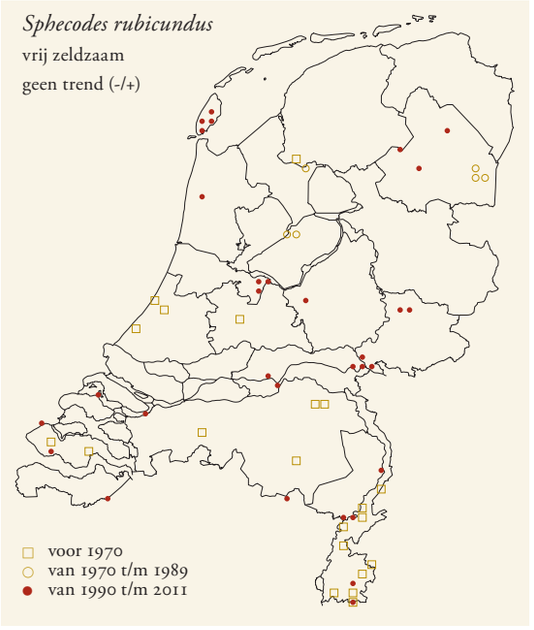
Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf begin mei.
Koekoeksbij van bodembewonende bijensoorten. *Andrena barbilabris* is herhaaldelijk als hoofdgastheer genoemd (BLÜTHGEN 1919, 1934, BISCHOFF 1927, STÖCKHERT 1933, POPOVA 1983). Het verspreidingspatroon van *Sphecodes reticulatus* en deze zandbij komt in Nederland vrij aardig overeen, maar vrouwtjes van *A. barbilabris* vliegen meer dan een maand eerder dan die van *S. reticulatus*. Aannemelijker als hoofdgastheer in Nederland is daarom *A. argentata*, die net als *S. reticulatus* in hoogzomer vliegt en even spaarzaam over het land verspreid is. In 2009 is in een omvangrijke kolonie van *A. argentata* op Terschelling een vrouwtje van *S. reticulatus* als enige bloedbij aangetroffen, kruipend van nest naar nest (JR eigen waarneming). Ook Celary (1991) noemt deze zandbij als gastheer. *Lasioglossum prasinum*, vermeld door dezelfde auteur, lijkt minder waarschijnlijk. Deze groefbij vliegt weliswaar gelijkertijd met *S. reticulatus*, maar is als gastheer wat aan de kleine kant (PEETERS ET AL. 1999). Loonstra (2006) nam op een afgeplagd terrein waar dat *S. reticulatus* een nest van *L. leucozonium* binnendrong en trof op deze plek steeds deze soorten tezamen aan. Vegter (1993) noemt *A. wilkella* als mogelijke gastheer.
Voornamelijk op composieten gevonden, maar ook op grijskruid en struikhei (WESTRICH 1989B). Mannetjes bezoeken in de nazomer vaak guldenroede.

Sphecodes rubicundus
vroege bloedbij

JR

Vrij grote soort met vrijwel geheel rood achterlijf. Tergiet 1 alleen aan basis van achterrand gepuncteerd, wat andere soorten met geheel rood achterlijf uitsluit. Voorhoofd mat doordat randen tussen punten niet glanzen. Pygidium breed en gekorreld. Lengte 8-11 mm.
Warncke (1992a) behandelt *Sphecodes rubicundus* als noordelijke ondersoort van *S. ruficrus*, maar Westrich (1989b) stelt dat beide taxa plaatselijk naast elkaar voorkomen en daarom geldige soorten zijn. Er zijn inderdaad verschillen in kleur, punctering, vorm van middensegment en mannelijk genitaal.

Verspreiding
Van Europa tot aan de Oeral, Turkije en Midden-Oosten. Verspreid over groot deel van Midden- en Zuid-Europa,



maar afwezig in de noordelijke helft van de Britse Eilanden, Noord-Duitsland en Polen. In Noord-Afrika en uiterste zuiden van Spanje en Frankrijk is alleen zustersoort *S. ruficrus* aanwezig.
In Nederland vrij zeldzaam en nog maar op enkele plaatsen waargenomen. De achteruitgang toont een grote overeenkomst met die van *Andrena labialis*, de belangrijkste gastheer. Oudere vindplaatsen waar de soort niet meer is waargenomen liggen in de zuidelijke helft van het land, met als uitzonderingen Gaasterland (FR) en Oost-Drente.

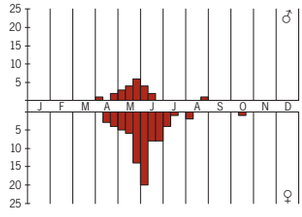
Habitat
Open plekken van bosranden, boomgaarden en bloemrijke weiden. In Flevoland op een zandige dijkhelling met wilgen, grenzend aan rietmoeras.

Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in de zomer. Beide seksen verschijnen pas na overwintering en paren in het voorjaar. Een van de weinige soorten die na juni niet meer actief zijn.
Koekoeksbij van bodembewonende zandbijen. Belangrijkste gastheer is *Andrena labialis* (BLÜTHGEN 1934, CELARY 1991, MÜLLER 1931B, WESTRICH 1989B), maar vermoedelijk zijn ook andere zandbijen van het late voorjaar gastheren; *A. decipiens* Schenck, 1861 (niet in Nederland) wordt vermoed door Westrich (1989b). Daarnaast zijn *A. agilissima* (TORKA 1925, 1926) en *A. nigroaenea* (CELARY 1991) als gastheren bekend. Laatstgenoemde soort kan in de jaren 1980 de enige gastheer in Flevoland zijn geweest.
Voornamelijk gevonden op vlinderbloemen. Westrich (1989b) vermeldt vogelwikke en witte klaver.

Sphecodes rufiventris
gestreepte bloedbij

JR

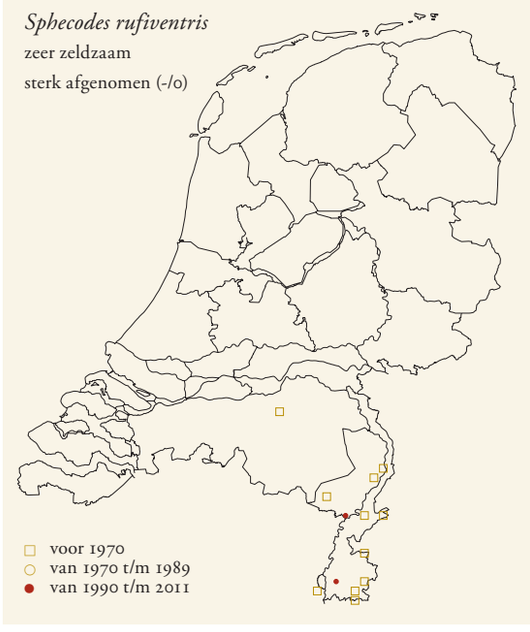
Achterlijf grof gepuncteerd en vrijwel geheel rood, alleen tergiet 5 verdonkerd. Achterranden van rugplaten even

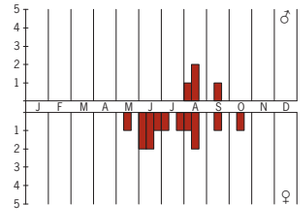


Sphecodes rubicundus

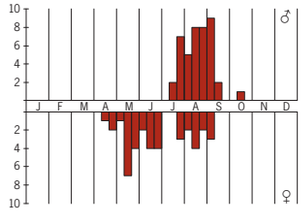


Wafelbloedbij
Sphecodes scabricollis,
mannetje.





Sphecodes rufiventris



Sphecodes scabricollis

sterk gepuncteerd als bases. Pygidium vrij smal. Borstzijden en propodeumzijden van vrouwtje met verticale lijnvormige sculptuur. Antennen van mannetje vaak geheel bevilt, op ronde glanzende plek na. Vrouwtje 6-9 mm, mannetje 5,5-8 mm.

Verspreiding

Van Europa oostwaarts tot Oeral, Noord-Afrika, Turkije en Iran. Verspreid over de gematigde streken van Europa, beperkt in Zuid-Europa. De noordelijke verspreidingsgrens ligt ongeveer over het zuiden van ons land. In België komt de soort alleen voor in de oostelijke gordel van heuvelachtige lössgrond die uitmondt in Zuid-Limburg.
In Nederland een van de meest zeldzame bloedbijen en sinds 1980 alleen nog bij Thorn (LI) en op de Bemelerberg (LI) gevonden. Oudere vindplaatsen zijn beperkt tot Noord-Brabant en Limburg. De gastheer, *Halictus maculatus*, is buiten Limburg recent ook in Overijssel gevonden. Voor 1980 was deze markante groefbij tevens aanwezig in Drenthe, Utrecht en Noord-Brabant.

Habitat

Bosranden, graslanden en ruigten op leemhoudend zand of löss, bij voorkeur in heuvelachtig terrein.

Levenswijze

Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf medio mei.
Koekoeksbij van de bodembewonende *Halictus maculatus*, maar mogelijk ook van daaraan verwante soorten.
Westrich (1989b) vermeldt bloembezoek op composieten, honingklaver, kruisbloemen, reseda en schermbloemen.

Sphecodes scabricollis
wafelbloedbij

JR

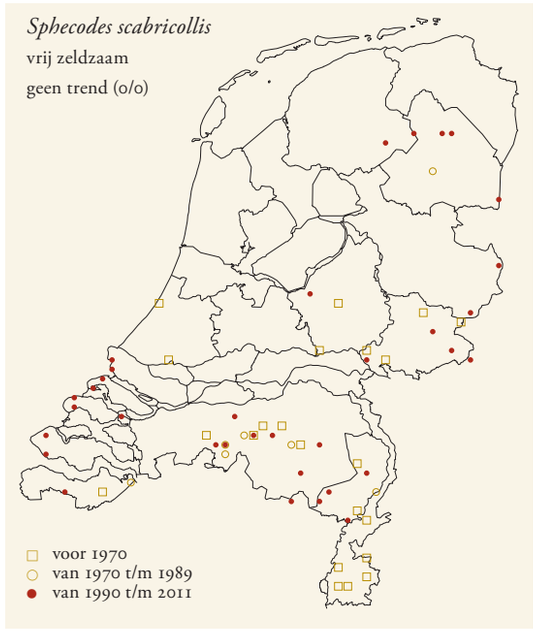
Kop en borststuk met grove, honingraatachtig dichte punctering, achterlijf fijn en verspreid gepuncteerd. Zijden van occipitaalrand in bovenaanzicht duidelijk hoekig afstaand. Tergiet 3-5 van vrouwtje zwart. Vrouwtje 9 mm, mannetje 8-9 mm.

Verspreiding

Beperkt tot Europa, oostelijk tot in Oekraïne, maar hoofdzakelijk verspreid in Midden-Europa. Zeldzaam in het noorden, afwezig ten zuiden van de Pyreneeën, Alpen en Karpaten.
In Nederland vrij zeldzaam en voornamelijk in de zuidelijke provincies. In Zeeland en op de Zuid-Hollandse eilanden plaatselijk in zeer hoge aantallen.

Habitat

Voornamelijk open landschap met schraal begroeide, zandige tot leemhoudende, soms vochtige bodem.



Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in lente en voorzomer. Paart in nazomer. Volwassen vrouwtjes overwinteren en vliegen vanaf half april.
In Duitsland (WESTRICH 1989B) en Nederland is de bodembewonende groefbij *Lasioglossum zonulum* de enig bekende gastheer. De talrijkheid van deze gastheer op vrijwel alle zandgronden in Nederland wekt de verwachting dat *Sphecodes scabricollis* veel algemener zou zijn dan waarnemingen uitwijzen. Waarschijnlijk stelt deze bij hogere eisen aan het landschap dan de gastheer, zoals bijvoorbeeld een hoge grondwaterspiegel. Celary (1991) stelt naast *L. zonulum* ook *L. prasinum* en *Halictus compressus* [= *eurygnathus*] als gastheren vast. Westrich (1989b) vermeldt bloembezoek op guldenroede en peen. Op Oostvoorne is de soort gezien op klein vlooienkruid (FM eigen waarneming) en op Walcheren op dauwbraam en jacobskruiskruid (JR eigen waarneming).

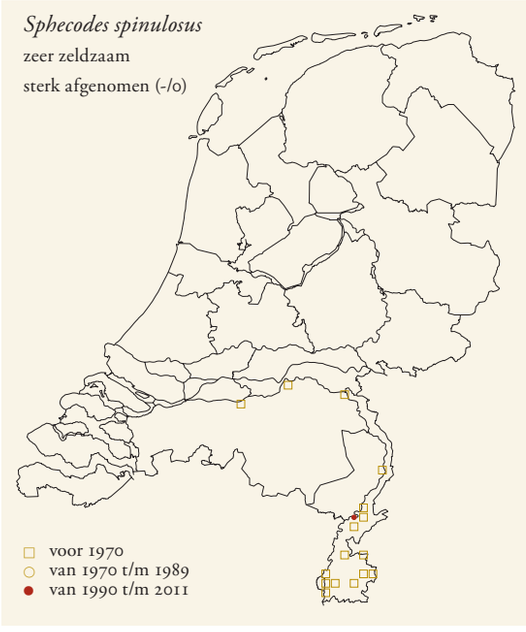
Sphecodes spinulosus kraagbloedbij

JR

Kop breed met sterk convergerende slapen. Occipitaalrand in het midden als kraag opstaand. Mesonotum en gehele tergiet 1 dicht gepuncteerd, tergiet 2 sterk opgezwollen. Antenne van vrouwtje vrij lang. Vrouwtje 10-11 mm, mannetje 9-11 mm.

Verspreiding
Europa oostwaarts tot ver in Azië, Turkije en het Midden-Oosten. Binnen Europa wijd verspreid maar niet algemeen. In Nederland zeer zeldzaam, sinds 1980 alleen nog nabij Roermond (LI) waargenomen. Oudere vindplaatsen liggen in Zuid-Limburg en langs de Maas stroomafwaarts tot aan Waalwijk (GE).

Habitat
Schaars begroeide delen van bosranden, boomgaarden en graslanden op uiteenlopende bodemsoorten.



Levenswijze
Eén generatie. Ontwikkeling van ei tot imago vindt plaats in de zomer. Mannetjes en vrouwtjes komen pas tevoorschijn na overwintering en paren in late voorjaar. 's Zomers worden incidenteel nog exemplaren uit het voorjaar gevonden.
Koekoeksbij van de bodembewonende *Lasioglossum xanthopus* (CELARY 1991, WESTRICH 1989B), die slechts één generatie kent. Bloembezoek is alleen waargenomen op beemdkroon (WESTRICH 1989B).

Stelis tubebijen

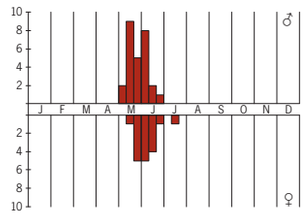
JS

Gedrongen, weinig behaarde bijen, helemaal zwart of met witte, oranje of gele tekening. Doen denken aan bijen van de genera *Osmia* of *Anthidium*. Vrouwtjes zonder buikschuier, achterlijf aan onderkant kaal en vlak. Bij mannetjes is achterlijf aan onderkant sterk ingedrukt en voorzien van haarbanden. Achterrand van sterniet 4 bij mannetjes met zwarte borstelkam. Dit hebben ze gemeen met mannetjes van het genus *Anthidium*, waaraan *Stelis* nauw verwant is. Lengte 3-11 mm.

Taxonomie
Het genus omvat zes subgenera (MICHENER 2000): *Dolichostelis*, *Malanthidium*, *Protostelis*, *Pseudostelis*, *Stelidomorpha* en *Stelis* s.s. Hiervan komen *Stelis* s.s. en *Pseudostelis* voor in Nederland.

Verspreiding
Europa, Azië, Afrika (inclusief Canarische Eilanden), Noord- en Midden-Amerika. Het genus omvat in totaal circa 100 soorten, waarvan 67 in Noord- en Midden-Amerika en 33 in Europa, Afrika en Azië. In Nederland komen zeven soorten voor, in België acht (PAULY 1999).

Levenswijze
Stelis-soorten komen in verschillende biotopen voor, vooral als er hout met gaten erin aanwezig is waarin de gastheren nestelen. Ze zijn te vinden in uiteenlopende biotopen, zoals bosranden en in dorpen en steden.
Tubebijen hebben een generatie per jaar. De larven van veel soorten, onder andere van *S. breviuscula*, *S. ornatula* en *S. phaeoptera*, overwinteren als larve in de cocon, andere als prepop (BISCHOFF 1927).
Alle *Stelis*-soorten zijn broedparasieten (zie hoofdstuk 7), die gastheren hebben in familie Megachilidae (*Anthidium*, *Chelostoma*, *Heriades*, *Hoplitis*, *Osmia*), waartoe ze zelf ook behoren. Wanneer een *Stelis*-vrouwtje een nest van een gastheer gelokaliseerd heeft, bezoekt ze dit herhaaldelijk en legt in verschillende cellen een ei voordat deze gesloten worden (ROZEN 1987, RUST & THORP 1973). Uitzondering hierop zijn de soorten van het subgenus *Dolichostelis* (niet in Nederland): deze openen de nesten van de gastheren nadat ze met hars afgesloten zijn. Het ei wordt vaak in de pollenvoorraad in de cel verstopt, of tussen de voorraad en de achterwand van de cel (MATTHEWS 1965, ROZEN 1987). Het ei is wit, langwerpig en licht gebogen. Vaak worden er twee of meer eieren in een cel aangetroffen (MICHENER 2000, ROZEN 1987).



Sphecodes spinulosus

Van *Stelis nasuta* (Latreille, 1809) (niet in Nederland) zijn meerdere larven samen in een cel gevonden (FRIESE 1923). Een pas uitgekomen larve heeft kleine kaken en eet meteen van de stuifmeelvoorraad. Dit doen larven van *Coelioxys*-soorten, die tot dezelfde subfamilie behoren, ook, in tegenstelling tot larven van de eveneens broedparasitaire bijengroep Nomadinae, die eerst eieren of larven van de gastheer vernietigen. In een later stadium heeft de *Stelis*-larve lange, puntige kaken. Dan werkt hij zich door de voedselvoorraad heen en gaat op zoek naar ei of larve van de gastheer om deze te vernietigen, waarna hij verder eet van de stuifmeelvoorraad. De cocon is ondoorzichtig en goed herkenbaar aan de puntige voorkant. Bijen van genus *Anthidium* hebben een dergelijke punt aan de cocon, wat wijst op een nauwe verwantschap (FRIESE 1923, MÜLLER ET AL. 1997). Bischoff (1927) veronderstelt dat dit een soort ventilatieopening is tijdens het spinproces. De larve van *Stelis vernalis* Mitchell, 1962 (niet in Nederland) eet in negentien dagen tijd bijna de hele pollenvoorraad op, waarna de cocon in vier dagen wordt gesponnen.

Gegevens over de mate van parasitering door *Stelis*-soorten zijn alleen van buitenlandse soorten bekend. Van een gastheersoort was circa 50% van nesten geparasiteerd door *S. elongativentris* Parker, 1987 (ROZEN 1987), van een andere gastheersoort was aan het begin van het seizoen 90% van gastheernesten geparasiteerd door *S. chlorocyanea* (Cockerell, 1925), maar 0% aan het eind ervan (RUST & THORP 1973). Matthews (1965) vond in Noord- Amerika een parasiteringsgraad van 1,2% door *S. vernalis* bij *Heriades carinata*. Het aantal geparasiteerde nesten kan van jaar tot jaar sterk verschillen: in 1969 was 3% van de nesten van *Osmia nigrifrons* Cresson, 1878 geparasiteerd, in 1970 43% (RUST & THORP 1973).

Stelis-soorten bezoeken bloemen alleen voor nectar; ze verzamelen geen stuifmeel. Ze bezoeken dan ook bloemen van zeer uiteenlopende planten.

Stelis breviuscula gewone tubebij

JS

Zwart, met smalle lichte haarbandjes op achterranden van tergieten. Lijkt sterk op de gastheer *Heriades truncorum*. Van vrouwtje van gastheer te onderscheiden door ontbreken van buikschuier, van mannetje door dunne beharing op kop. Vrouwtje 6-7 mm, mannetje 5-6 mm.

Verspreiding

Europa tot in Azië en Noord-Afrika. In Europa van Midden-Zweden en Zuid-Finland tot in Spanje.

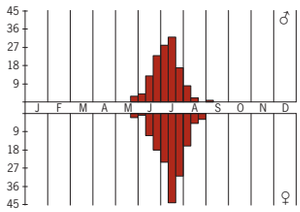
In Nederland in het oosten, met twee oude vondsten in het westen: Velzen (NH) in 1872 en Weeversduin (ZH) in 1961.

Habitat

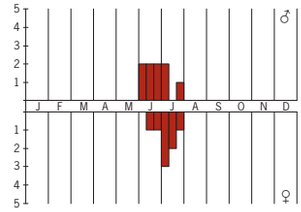
Te vinden op dood hout waarin de gastheer nestelt, zoals boomstammen, nestblokken en weipalen, maar ook regelmatig in nestkastjes gevuld met rietstengels.

Levenswijze

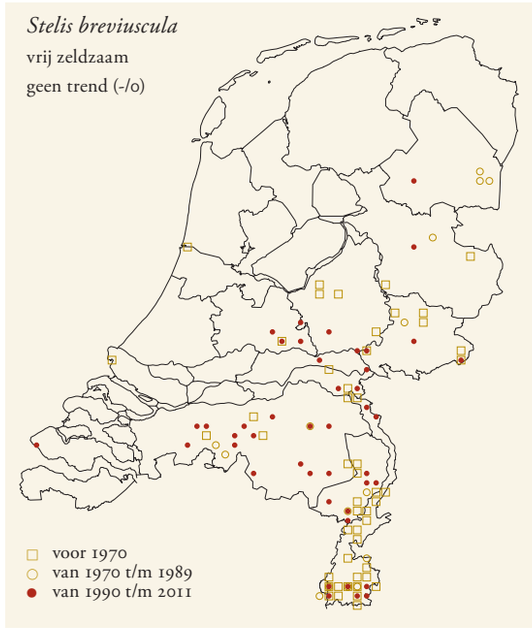
Eén generatie. De larve overwintert als prepop in de cocon (WESTRICH 1989B).



Stelis breviuscula



Stelis minima



Zekere gastheren zijn *Hoplitis leucomelana* en *Heriades truncorum* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, WESTRICH 1989B). Mogelijk is ook *Heriades crenulatus* Nylander, 1856 gastheer, maar die komt niet in Nederland voor (WESTRICH 1989B). Sommigen noemen ook *Chelostoma rapunculi* als gastheer (BENOIST 1929, BISCHOFF 1927), hetgeen door Westrich (1989b) betwijfeld wordt.

Stelis minima minitubebij

JS

Kleinste Nederlandse *Stelis*-soort, alleen al door formaat van de andere soorten te onderscheiden. Afgezien daarvan zijn niet alle vrouwtjes van *S. minima* goed van *S. minuta* te onderscheiden (PITTIONI 1949, SCHWARZ ET AL. 1996). Een deel van de vrouwtjes heeft kleine, gele vlekjes op zijkant van



tergiet 1. Mannetjes hebben op tergiet 1-2 gele zijvlekjes. Lengte 3-4 mm.
Lang als variëteit beschouwd van *S. minuta* (onder andere WARNCKE 1992C), maar tegenwoordig toch als aparte soort gezien (PITTIONI 1949, SCHWARZ ET AL. 1996, WESTRICH 1989B).

Verspreiding
Alleen bekend uit Europa. Waarschijnlijk in bijna heel Europa, van Finland tot in Spanje, maar niet in Groot-Brittannië.
In Nederland slechts bekend van zes vindplaatsen in het zuidoosten, waaronder twee recente in Veghel (NB). De soort is door de geringe grootte gemakkelijk over het hoofd te zien.

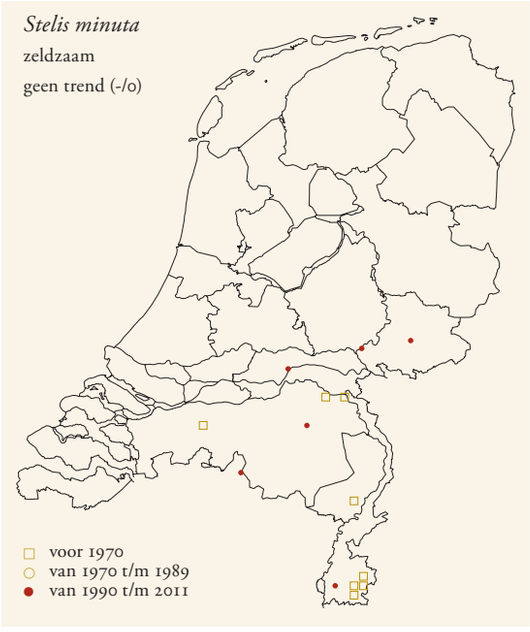
Habitat
Allerlei open terrein met dood hout op zonnige plekken, bijvoorbeeld langs bos (REEMER ET AL. 1999), in weidepalen (BENNO 1949A, LEFEBER 1974A, 1984) of in balken in tuinen (PEETERS ET AL. 1999). In Oostenrijk in aantal verzameld bij rieten daken (PITTIONI 1949).

Levenswijze
Eén generatie.
Gastheren zijn *Hoplitis tridentata* (BANASZAK & ROMASENKO 2001) en kleine *Chelostoma*-soorten. *C. campanularum* is een zeer waarschijnlijke gastheer (ALFKEN 1944, PITTIONI 1949), evenals *C. distinctum*, die samen met *S. minima* uit een weipaal gekweekt is (LEFEBER 1974A, 1984).

Stelis minuta
kleine tubebij

JS

Zwart, achterlijf zo goed als kaal. Tergiet 1-2 en vaak ook 3 aan weerszijden met kleine witte vlek, die vaak een bruin randje heeft. Antenne aan onderkant roodbruin. Vrouwtje 5-7,5 mm, mannetje 5-7 mm.



Verspreiding
Europa oostwaarts via gematigde delen van Azië tot in China, Noord-Afrika. In Europa van Finland tot in Zuid-Europa.
In Nederland alleen in het zuidoosten. Recente vangsten zijn uitsluitend bekend uit De Utrecht (NB), Veghel (NB), op de Bemelerberg (LI), Duiven (GE), Tiel (GE) en op twee lokaties in Zelhem (GE), waar deze bij enkele jaren achtereen in een tuin is gevangen (ANONYMUS 2004, PIJFERS 2003). Door de geringe grootte is de soort gemakkelijk over het hoofd te zien.

Habitat
Allerlei open terrein waar dood hout op zonnige plekken aanwezig is. De soort is aangetroffen langs een bosrand (REEMER ET AL. 1999), op een oude eikenpaal (BENNO 1949A), op nestblokken voor bijen in een dorpstuin (PIJFERS 2003) en op houten balken (WARNCKE 1981).

Levenswijze
Eén generatie.
Door kweken is meermalen vastgesteld dat *Hoplitis leucomelana* zekere gastheer is (MÜLLER 1944, STÖCKHERT 1933, VERHOEFF 1892). Andere zekere gastheren zijn *Chelostoma fuliginosum* (Panzer, 1798) (niet in Nederland) en *C. rapunculi* (KORNMILCH 1995). Verder zijn waarschijnlijk *Hoplitis claviventris*, *H. gallarum* Spinola, 1808 (niet in Nederland), *H. tridentata* en *Heriades truncorum* gastheren (BANASZAK & ROMASENKO 2001, DUFOUR & PERRIS 1840, ENSLIN 1925, 1933, MÜLLER 1944, PIJFERS 2003, WESTRICH 1989B).
De larven eten meestal slechts de helft van de pollenvoorraad in een cel op (KORNMILCH 1995). Bij een gevecht tussen larven van *Hoplitis leucomelana* en *S. minuta* sloeg de laatste de kaken in de eerste en zoog deze uit (BISCHOFF 1927).

Stelis ornatula
witgevlekte tubebij

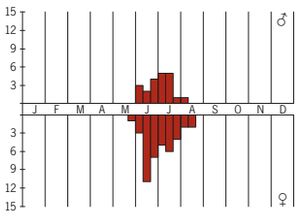
JS

Zwart, tamelijk duidelijk behaard. Tergiet 1-4 bij vrouwtje en 1-3 bij mannetje met duidelijke, witte zijvlekken. Lengte 5-8 mm.

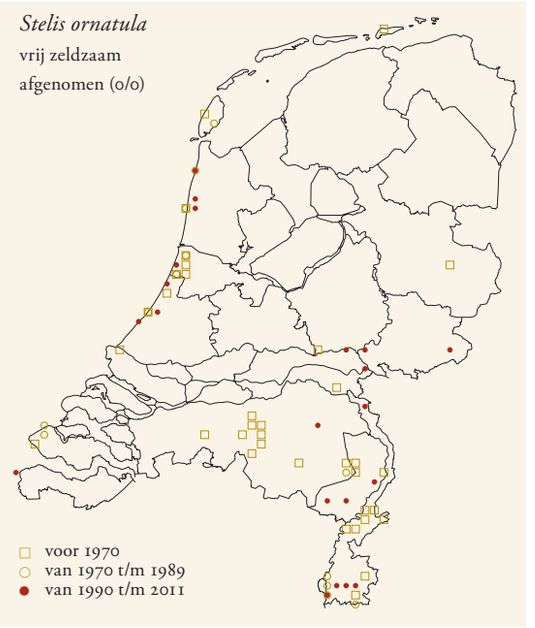
Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië. In Europa van Midden-Zweden en Zuid-Finland tot Spanje. In Nederland in het zuidoosten en in de duinen.

Habitat
Open, warme terreinen met dood hout of holle stengels. Bekend uit kustduinen (REEMER ET AL. 1999), bij droge braamstengels (WARNCKE 1981) en op balken van oude schuren (JS eigen waarneming).

Levenswijze
Eén generatie. Overwintert als larve in de cocon.
Er zijn zes zekere gastheren bekend: *Hoplitis claviventris*, *H. leucomelana*, *H. tridentata*, *H. parvula* Dufour & Perris, 1840 (niet in Nederland), *Osmia maritima* en *O. caerulescens* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, BENNO 1957, ENSLIN 1925, 1933, HAESELER 1982B, HÖPPNER 1904, JANZON & SVENSSON 1984, LE GOFF 1997, 2001,



Stelis minuta



WESTRICH 1989B). Benno (1957) kweekte uit 64 van 118 nesten van *H. leucomelana* een exemplaar van *Stelis ornatula*. Friese (1888) noemt ook *Ceratina cucurbitina* (Rossi, 1972) (niet inheems) als mogelijke gastheer, hetgeen door Westrich (1989b) betwijfeld wordt.

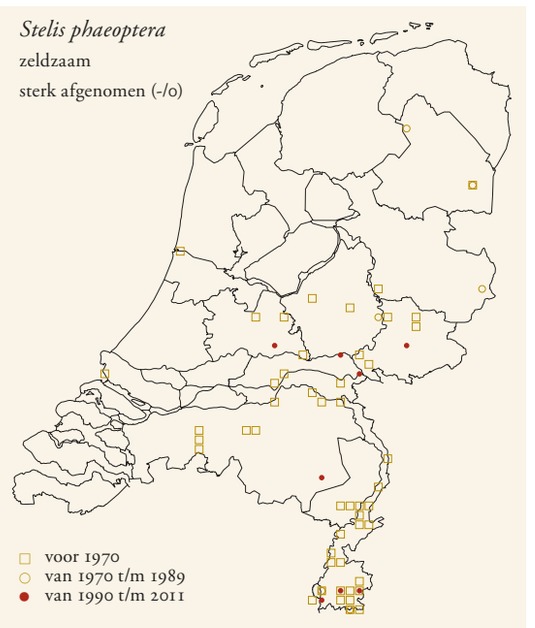
Stelis phaeoptera
zwarte tubebij

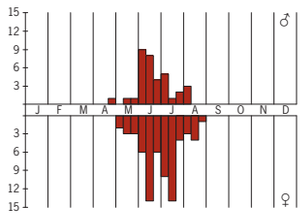
JS

Geheel zwarte tubebij en daardoor tamelijk onopvallend. Lengte 7-11 mm.

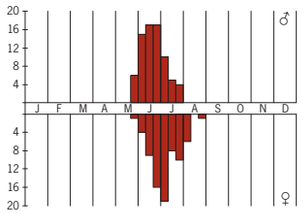
Verspreiding

Europa, van Groot-Brittannië oostelijk tot ver in Azië, Noord-Afrika. In Europa van Midden-Finland tot aan de Middellandse Zee.





Stelis ornatula



Stelis phaeoptera

In Nederland voornamelijk in het oosten, met enkele oude vangsten uit de duinen. Slechts negen recente vindplaatsen.

Habitat

Langs bos (REEMER ET AL. 1999), op houten balken (WARNCKE 1981).

Levenswijze

Eén generatie. Overwintert als larve in de cocon.
Zeker gastheren zijn *Osmia emarginata* Lepeletier, 1841 en *O. mustelina* Gerstäcker, 1869 (beide niet in Nederland), *O. bicornis*, *O. leaiana*, *O. niveata* en *O. parietina* (BANASZAK & ROMASENKO 2001, ALFKEN 1913, FRIESE 1888, 1895, STÖCKHERT 1933, VERHOEFF 1892). Waarschijnlijke gastheren zijn ook *Anthidium manicatum*, *Hoplitis papaveris* en *H. tuberculata* (Nylander, 1848) (niet in Nederland; BANASZAK & ROMASENKO 2001, MÜLLER 1931, WESTRICH 1989B). *Hoplitis anthocopoides* wordt door Bischoff (1927) als gastheer genoemd, wat volgens Westrich (1989b) onwaarschijnlijk is.



▶▶
Geelgerande tubebij
Stelis punctulatissima,
mannetje.

Stelis punctulatissima
geelgerande tubebij

JS

Zwart, met crème-achtig witte tergietachterranden die op haarbandjes lijken. Hieraan in het veld goed herkenbaar. Lengte 8-11 mm.

Verspreiding

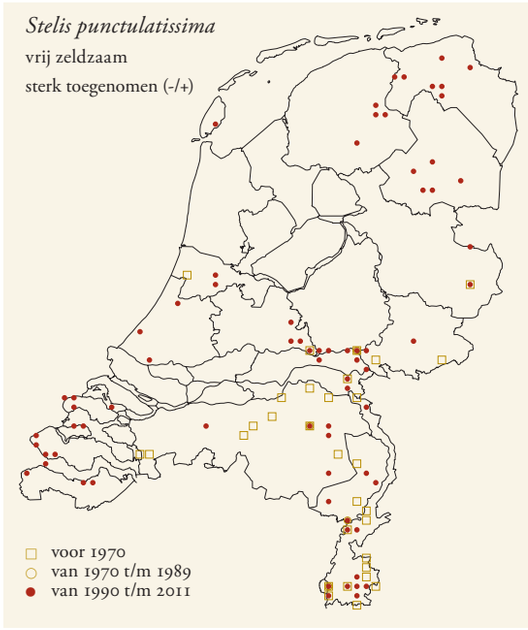
Europa, gematigde delen van Azië tot in Kazachstan, Noord-Afrika. In Europa overal.
In Nederland vooral in oostelijke helft, met enkele recente vangsten in het westen. Noordelijkste vindplaats is Appingedam (GR; ANONYMUS 2005).

Habitat

Vooral in dorpen en steden, op nestblokken en vaak op bloemen aangetroffen.

Levenswijze

Eén generatie.
Zekere gastheren zijn *Hoplitis adunca* en *Megachile parietina* (ALFKEN 1913, LEINIGER 1924, WESTRICH 1989B), waarschijnlijke zijn *Osmia leaiana*, *O. niveata*, *O. brevicornis* (Fabricius, 1798) (niet in Nederland), *Anthidium manicatum* en *A.*





Gele tubebij *Stelis signata*.

oblongatum (ALFKEN 1913, BISCHOFF 1927, BLÜTHGEN 1916, BRECHTEL 1986, ENOCK 1900, VERHOEFF 1892, WESTRICH 1989B).

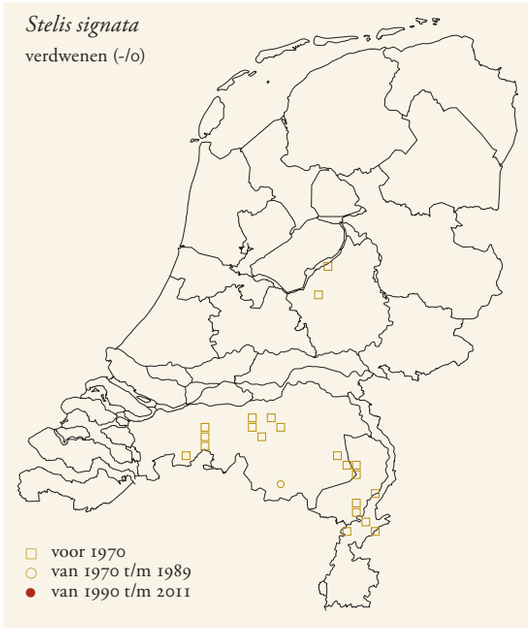
Stelis signata gele tubebij

JS

Een rijkelijk geel gekleurde soort, met gele poten en gele vlekken op tergieten, borststuk en kop. Lijkt sterk op de gastheer *Anthidiellum strigatum*. Vrouwtje zonder buikschuier, in tegenstelling tot vrouwtje van gastheer. Lengte 6-7 mm.

Verspreiding

Europa, van Frankrijk naar het oosten tot in Azië. In Europa van Zuid-Finland tot Zuid-Europa.
Volgens Benno (1949a) was *S. signata* vroeger niet erg zeldzaam in het zuidoosten, maar de soort is nu uit ons land verdwenen. De meest recente vondst is uit 1977 bij Bergeijk (NB). Volgens Westrich (1989b) kan hij gemakkelijk over het hoofd gezien worden door de grote gelijkenis met de gastheer.



Habitat

Langs naaldbos (REEMER ET AL. 1999). Westrich (1989b) trof deze tubebij meermalen slapend aan in kunstmatige bijennesten.

Levenswijze

Eén generatie.
Mannetjes zwermen soms in aantal om de stam van oude grove dennen, op zoek naar vrouwtjes (STÖCKHERT 1933).
De enige zekere gastheer is *Anthidiellum strigatum* (BELLMAN 1981, FRIESE 1923, STÖCKHERT 1933, WESTRICH 1989B), die in ons land vrij zeldzaam is. Aan een lege gastheerbroedcel is te zien wat eruit gekomen is: *Stelis signata* bijt het onderste deel van de cel er als een deksel af, *A. strigatum* knagen zich eenvoudig een weg door de zijwand (BELLMANN 1981).

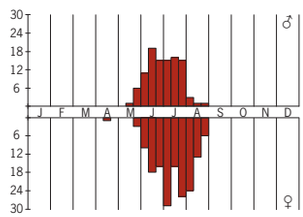
Tetralonia langhoornbijen

TP

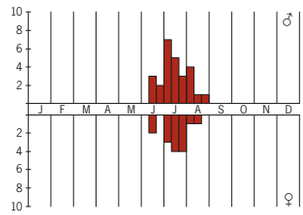
Mannetje door lange antennen (hoewel vaak korter dan bij *Eucera*) en grote klauwtjes aan met name midden- en achterpoten meteen te onderscheiden van bijna alle andere bijen in ons land. Alleen te verwarren met mannetje *Eucera*: *Tetralonia*-soorten hebben drie submarginale cellen in de voorvleugel, Nederlandse *Eucera*-soorten hebben er twee. Lengte 10-16 mm.

Taxonomie

Vroeger werd *Tetralonia* gebruikt voor nagenoeg alle bijen van het tribus Eucerini met drie submarginale cellen. Tegenwoordig wordt *Tetralonia* gebruikt voor een kleine groep van slechts drie of vier soorten, waaronder *Tetralonia*



Stelis punctulatissima



Stelis signata

malvae, plus de soorten van de grotendeels Afrikaanse en Indiase subgenera *Eucara* Friese, 1905 en *Thygatina* Cockerell, 1911. De taxonomie van het genus is nog niet uitgekristalliseerd (zie bv. EARDLEY 1989, MICHENER 2007).

Verspreiding

Europa, gematigde delen van Azië, India en in Afrika. In Europa met name in Zuid- en Midden-Europa, noordelijk tot in Nederland en Rusland. In Europa één soort, die ook in ons land is aangetroffen.

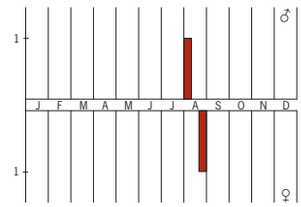
Levenswijze

De zelfgegraven, ondergrondse nesten zijn meer vertakt dan bij *Eucera*. De broedcellen staan, evenals bij *Eucera*, rechtop. Van slechts één soort zijn larven beschreven (MCGINLEY 1989).

De soorten van het subgenus *Tetralonia* s.s. zijn gespecialiseerd op pollen van kaasjeskruid. Soorten van het subgenus *Thygatina* (niet in Nederland) zijn gespecialiseerd op pollen uit de windefamilie en kaasjeskruid. De kenmerkende scopa van de achterpoten zou een aanpassing aan de grote pollen van deze planten zijn (ENGEL & BAKER 2006).



Malvabij
Tetralonia malvae,
mannetje.



Tetralonia malvae

Tetralonia malvae malvabij

TP

Borststuk lichtbruin behaard, achterlijf met grijswitte haarbandjes. Mannetje met zeer lange antennen. Lijkt sterk op langhoornbijen van het genus *Eucera*. Lengte 11-13 mm.

Tetralonia malvae werd voorheen ook wel *T. macroglossa* genoemd (BAKER 1996, BISCHOFF & HEDICKE 1931, MICHENER 1997, PEETERS ET AL. 1999).

Verspreiding

Europa tot in Centraal-Azië en Iran. In Europa van het zuidelijkste puntje van Nederland tot aan de Middellandse Zee en van Nederland tot in Rusland. De dichtstbijzijnde recente vindplaats is Oppenheim in de Duitse deelstaat Rheinland-Pfalz in 1994 (SCHMID-EGGER ET AL. 1995).

In Nederland bekend van twee zeer onverwachte vondsten in een malaiseval in de ENCI-groeve te Maastricht: een mannetje op 6 augustus 1996 en een vrouwtje op 31 augustus 1997 (LEFEBER 1997, 1998B). Afgezien van deze vangsten niet bekend uit de Benelux. Waarschijnlijk gaat het hier om zwervende dieren en is geen sprake van een populatie.



Habitat

In Nederland gevonden in een mergelgroeve. Elders in Europa vaak aangetroffen op schaarsbegroeide steile hellingen en langs bosranden.

Levenswijze

Eén generatie. Vliegt in Baden-Württemberg in Zuidwest-Duitsland van half juli tot eind september.

Nestelt in zelfgegraven nesten in de grond. De hoofdgang loopt in het eerste deel vrij steil naar beneden, wordt daarna minder steil en vertakt op 13-14 cm diepte naar zijgangen met elk 1-3 broedcellen en een blind gangeinde. De broedcellen staan verticaal, de zijgang ernaar toe loopt eerst boogvormig omhoog, zodat de open broedcel niet bevuild raakt met inrollend bodemmateriaal. De broedcel is 18 × 8 mm en aan de binnenkant gladgesmeerd. Het deksel van de cel wordt spiraalvormig uit bodemmateriaal gebouwd. Na het sluiten van de broedcel wordt de toegang grotendeels afgesloten met bodemmateriaal. In één nest werden zeven broedcellen aangetroffen (MALYSHEV 1930).

De broedcel wordt voor ongeveer de helft of eenderde gevuld met stroperige stuifmeelbrij van gelijkmatige kleur met aan de bovenzijde een 1-2 mm dik laagje pure nectar. Het ei is boogvormig en rust met beide polen op deze voedselmix. De jonge larve dobbert in gekromde houding op de nectarlaag in de broedcel en eet hiervan. Een larve is beschreven door Grandi (1954, 1961). De volgroeide larve scheidt zijn fecaliën uit en drukt deze tegen de dekselzijde van de broedcel. Hij spint een dunwandige bruinige cocon,

die de gehele broedcel beslaat, en overwintert daarin. De verpopping vindt vlak voor het uitkomen van de volwassen dieren plaats (MALYSHEV 1930).
Oligolectisch, gespecialiseerd op kaasjeskruid. In ons land is nog geen bloembezoek waargenomen. Mannetjes rusten 's nachts en bij slecht weer vaak in de bloemen van kaasjeskruid.
Koekoeksbij is *Triepeolus tristis* (Smith, 1854), die in Nederland, België en Duitsland niet voorkomt.

Thyreus vlekkenbijen

TP

Pikzwart behaarde bijen met witte haarvlekken op het gehele lichaam. Niet in Nederland voorkomende soorten hebben soms lichtblauwe of groene haarvlekken. Geen scopa aan poten. Te verwarren met *Melecta*, maar scutellum afgevlakt en ietwat uitstekend, zonder tanden en met witte haarvlekken in het midden. Lengte 7-15 mm.

Taxonomie

Thyreus wordt, samen met *Melecta* en nog zeven andere genera, tot het tribus Melectini gerekend (MICHENER 2007). In oude publicaties is het genus onder de naam *Crocisa* Jurine, 1801 te vinden.

Verspreiding

Overal in de oude wereld, vooral in het zuiden van Europa en Azië, en verder in Afrika en Australië (MICHENER 2007). Wereldwijd ongeveer 125 soorten. In Midden- en Noordwest-Europa vijf soorten, waarvan een in Nederland.

Levenswijze

Eén generatie.
De larven leven parasitair in nesten van de genera *Anthophora*, *Amegilla* Friese, 1897 (niet in Nederland) en *Eucera* (subgenus *Synhalonia*; LIEFTINCK 1972, WAFA & MOHAMED 1970). In tegenstelling tot de koekoeksbijen uit de subfamilie Nomadinae breken de vrouwtjes ook in gesloten nesten in.
Vrouwtjes leggen hun eieren in gesloten broedcellen door het deksel van de broedcel heen. Per broedcel zijn 1-5 eieren aangetroffen (ROZEN 1969). Het deksel van broedcellen van *Anthophora* bevat overigens een klein gaatje als gevolg van het terugtrekken van de tong door het *Anthophora*-vrouwtje bij het afsluiten van de cel. Het is niet duidelijk of het *Thyreus*-vrouwtje daarvan gebruik maakt bij de eileg. De eieren worden wellicht vastgehecht aan het deksel of de bovenste zijwand van de broedcel. Of het vrouwtje het eileggaatje afsluit is eveneens onbekend. Het eileggedrag is vergelijkbaar met dat van *Melecta*. Rozen & Özbek (2005) beschrijven en illustreren het ei van *T. ramosus* (Lepeletier, 1841).
Slechts van een viertal soorten zijn larve en pop beschreven (MCGINLEY 1989). De larven van deze soorten bleken geen cocon te spinnen. Hiermee wijken ze af van de soorten in het genus *Melecta*.
Thyreus-soorten bijten zich met de kaken vaak vast aan plantendelen om te slapen.



◀ Vlekkenbij *Thyreus orbatus*, vrouwtje.

Thyreus orbatus vlekkenbij

TP

Zwart met witte viltvlekken op achterlijf en poten. Lijkt in het veld enigzins op *Melecta*. Lengte 10-11 mm.
In oude Nederlandse literatuur onder de naam *Crocisa scutellaris* te vinden.

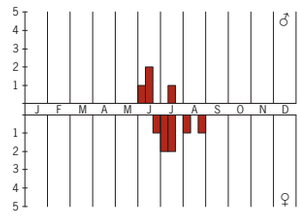
Verspreiding

Europa, van Noord-Duitsland tot aan de Middellandse Zee, en van Nederland tot in Turkije.
In Nederland bekend van een zestal oude vindplaatsen in Midden- en Zuid-Limburg (LIEFTINCK 1968). Voor het eerst gemeld van Mechelen (LI) in 1929 (KOORNNEEF 1930), de laatste vangst betreft een vrouwtje te Echt (LI) op 24 augustus 1955.



Habitat

De eerste Nederlandse vrouwtjes werden aangetroffen bij een lemen wand van een oude schuur. In de buurt vloog ook de gastheer *Anthophora quadrimaculata* (KOORNNEEF 1930).



Thyreus orbatus

Levenswijze
Eén generatie.
Mannetjes zijn zwermend rond dennenbomen waargenomen (STÖCKHERT 1954).
Zeer waarschijnlijke koekoeksbij van *Anthophora quadrimaculata* en *A. borealis*, waarbij de soort op de nestplaats in aantal werd waargenomen (STÖCKHERT 1954, WESTRICH 1989B). Schmiedeknecht (1930) en Müller et al. (1997) noemen ook *A. plagiata* als gastheer.
In Nederland voor nectarbezoek waargenomen op beemdkroon en duifkruid.

Trachusa
grote harsbijen

TP

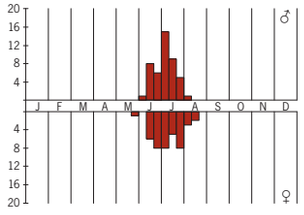
Morfologie en kleurtekening van de Europese soorten in dit genus variëren sterk. Voor beschrijving van de enige Nederlandse soort, zie de soorttekst.

Taxonomie
Michener (2007) onderscheidt 11 subgenera in *Trachusa* en de soort die in Nederland is aangetroffen behoort als enige tot het subgenus *Trachusa* s.s.

Verspreiding
Europa, Azië, Afrika, Noord-Amerika en Mexico. Wereldwijd circa 45 soorten. In Europa zes soorten, in Noordwest- en Midden-Europa twee, in Nederland één.



▼ Grote harsbij *Trachusa byssina*, vrouwtje



Trachusa byssina

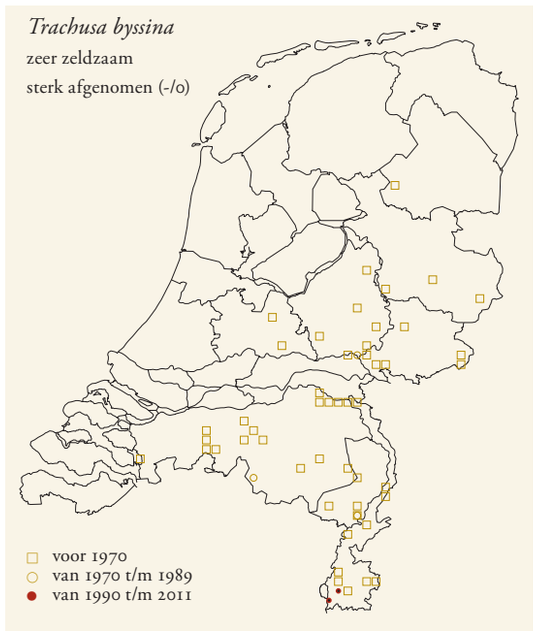
Levenswijze
Eén generatie.
Voor zover bekend graven vrouwtjes hun nest in de grond. De broedcellen worden meestal gemaakt van stukjes blad en hars.
Müller (1996a) onderzocht pollen van de scopa van zes soorten uit Europa en directe omgeving en vond vier oligolectische soorten, een beperkt polylectische en een polylectische soort. De twee soorten uit Noordwest-Europa zijn beide gespecialiseerd: *T. byssina* haalt pollen op vlinderbloemen, de niet in Nederland voorkomende *T. interrupta* (Fabricius, 1781) op bloemen uit de kamperfoeliefamilie.
Alleen de larve van *T. perdita* Cockerell, 1904 is beschreven (MCGINLEY 1989).
Koekoeksbijen van genera *Coelioxys* en *Stelis* zijn bekend als nestparasieten.

Trachusa byssina
grote harsbij

TP

Borststuk dicht bruin behaard, achterlijf lichtbruin behaard. Lijkt op *Osmia*. Mannetje met karakteristieke gele gezichtstekening en zonder doorns aan achterlijf. Lengte 10-12 mm. In oude literatuur te vinden onder *T. serratulae*, recent vaak tot *Anthidium* gerekend (*A. byssinum*; AMIET ET AL. 2004, MÜLLER ET AL. 1997, PEETERS ET AL. 1999, SCHWARZ ET AL. 1996).

Verspreiding
Europa en gematigde delen van Azië tot in Siberië, met name in berggebieden en noordelijke streken. In Europa van Finland tot Portugal en van Nederland tot in Albanië, Oeral en Kaukasus.
In Nederland vroeger alleen in het zuidoosten en daar schaars. De laatste vondsten in de twintigste eeuw waren in Horn (LI) in 1972, Arnhem (GE) in 1974 en Lage Mierde (NB) in 1977. In 2010 weer gevonden in de Zuid-Limburgse Meertensgroeve, en vervolgens in 2011 in Gronsveld (LI).



Habitat
Groeven en zonnige naaldbosranden met kruidige zoomvegetaties.

Levenswijze
Eén generatie.
Een paring op rolklaver is waargenomen door Müller (1944). Het vrouwtje graaft zelf een nest in de grond (in tegenstel-

ling tot *Anthidium*), meestal in groepjes van 3-5 nesten, in grote populaties tot 100 of meer nesten bij elkaar. Het nest bestaat uit een hoofdgang van 10-15 cm lengte met vingervormig aftakkende zijgangen waarin twee tot vier broedcellen achter elkaar liggen. Bouwman (1908) geeft een tekening van een nestgang met broedcel die hij vond in een steile slootkant. De broedcellen worden gebouwd met behulp van stukjes blad en hars en zijn ongeveer 20 × 8 mm. Eerst worden reepjes geknipt uit bladeren van loofbomen of kruiden, daarna worden harsbrokjes verzameld. De hars wordt eerst op het eind van de broedcel gedeponeerd en pas bij een voldoende hoeveelheid in een laagje over de binnenkant van de bladeren uitgestreken. Voor de bouw van een broedcel zijn 7-14 bladstukken en 20-30 harsbrokjes nodig. Bij gunstig weer kan een broedcel in twee dagen gebouwd en bevoorraad worden. De bijen stelen soms hars uit elkaars nesten. De volgroeide larve spint een cocon met aan de voorzijde een kenmerkende uitgroeiing (nap). De cocon bestaat uit een buiten- en binnencocon, die grotendeels tegen elkaar aan liggen, maar aan de voorzijde gescheiden zijn door een ruimte van 2-3 mm. Hierin steekt de poreuze nap omhoog en verbinden draden in concentrische ringen de binnen- met de buitencocon. Waarschijnlijk dient deze ruimte voor ventilatie (BELLMANN 1981, HACHFELD 1926).
Oligolectisch, gespecialiseerd op vlinderbloemen, met duidelijke voorkeur voor gewone rolklaver. In ons land zijn vrouwtjes waargenomen op gewone rolklaver (twee maal) en rupsklaver (een maal). Ook mannetjes hebben voorkeur voor gewone rolklaver.
Mannetjes en soms ook vrouwtjes bijten zich om te rusten graag aan plantendelen vast.
Als koekoeksbij komt *Coelioxys conica* in aanmerking (AMIET ET AL. 2004), maar deze is nog nooit uit de nesten gekweekt. Hachfeld (1928) noemt de larve van een oliekever als nestparasiet.

Xylocopa houtbijen

TP

Grote, robuuste, snelvliegende bijen, door leken vaak met hommels verward. Bij enige Nederlandse soort lijkt mannetje op donker blauwzwart vrouwtje, bij sommige uitheemse soorten is mannetje opvallend gekleurd. Lengte 13-30 mm.

Taxonomie

In het verleden vormden de drie genera *Lestis* Lepeletier & Serville, 1828, *Proxylocopa* Hedicke, 1938 en *Xylocopa* samen het tribus Xylocopini. Minckley (1998) en Leys et al. (2000) tonen aan dat *Lestis* en *Proxylocopa* beter als subgenera beschouwd kunnen worden. Het grote genus *Xylocopa* wordt opgesplitst in maar liefst dertig subgenera. Michener (2007) geeft tabellen tot de subgenera. De enige soort in ons land behoort tot *Xylocopa* s.s.

Verspreiding

Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in de tropen en subtropen, maar enkele soorten dringen door tot in de gematigde zones (MICHENER 1979). Soortenrijk genus met wereldwijd zo'n 470 soorten (MICHENER 2007). In Europa acht soorten (FAUNA EUROPAEA 2004). In Midden- en Noordwest-Europa zijn drie soorten aangetroffen, in Nederland een.

Levenswijze

Xylocopa-soorten leven meestal solitair en hebben vaak overlappende generaties. Diverse soorten vertonen facultatief-sociaal, semisociaal of primitief-eusociaal gedrag (GERLING ET AL. 1989, VELTHUIS 1987). Binnen dezelfde populatie kunnen solitaire en sociale nesten worden gevonden. De sociale nesten kunnen ontstaan uit solitaire nesten, waarbij moeder en dochter of zussen onderling samenwerken, maar ook samenwerking tussen niet-verwanten kan ontstaan, waarbij de nesten zich daarna weer kunnen ontwikkelen tot moeder-dochter- of zusterassociaties (STARK 1992).
Van diverse soorten is mannelijk territoriumgedrag of patrouilleergedrag beschreven, waarbij territoria kunnen liggen bij de nesten, voedselplanten of bepaalde optische bakens in het landschap. Mannetjes zweven, al of niet brommend, op die plekken soms 1-2 uur rond en proberen op die manier vrouwtjes te lokken, wellicht met gebruik van feromonen (VELTHUIS & DE CAMARGO 1975).
Mannetjes hebben geurklieren in kop, borststuk, poten en tergieten, die een rol spelen bij het voortplantingsgedrag. Speciaal, want niet bekend van andere bijen, is de klieropening op de achterkant van het borststuk. De klier bij mannetjes van verschillende soorten verschilt in grootte en kan tot aanzienlijke verschillen in de vorm van de achterkant van het borststuk leiden. Met deze geurklieren markeren de mannetjes bepaalde plekken in hun territorium, of 'parfumeren' hun lijf ermee. Ook haren en aanhangsels op de poten spelen een rol tijdens de paring (OSTEN 1989, SCHLUMPBERGER & WITTMANN 2000).
Xylocopa-soorten nestelen meestal in hout of in stengels van planten. Alleen soorten van het subgenus *Proxylocopa* (niet in Nederland) nestelen in de grond. De broedcellen liggen lineair achter elkaar en worden gescheiden door tussenwanden van houtsnippers vermengd met klierstoffen. De broedcellen worden niet met een klierstof bekleed. De nesten bestaan meestal uit enkele vertakte, parallelle nestgangen. De nestingangen worden herkend aan een individuele geur, die waarschijnlijk tijdens de bouw van het nest wordt achtergelaten door kaakklieren (ANZENBERGER 1986). Nesten worden vaak hergebruikt. Elk vrouwtje legt ongeveer tien eieren. Van 15 soorten zijn larven en van twee soorten tevens de pop beschreven (MCGINLEY 1989).
Xylocopa-soorten zijn polylectisch of beperkt polylectisch. Sommige soorten zijn belangrijke bestuivers van bepaalde planten (CORBET & WILMER 1980). De drie West-Europese soorten zijn polylectisch, maar hebben voorkeur voor vlinderbloemen en lipbloemen. Het grootste deel van de pollen wordt in de krop verzameld, minder in de beharing van achterschenen en -tarsen. Vrouwtjes breken met hun stevige tong vaak door bloembuizen om nectar te stelen (SCHREMMER 1972A).
Het vliegbereik is groot. Van individuen van verschillende soorten die op 5 en 11 km afstand van hun nest werden losgelaten, kon het merendeel hun nest weer terugvinden (VELTHUIS & DE CAMARGO 1975). De oriëntatie van houtbijen is dermate goed dat ze in India als 'postduiven' werden gebruikt om berichten over te brengen (BATRA 1977). Enkele

soorten met opvallend grote ocelli uit de subgenera *Proxylocopa* en *Nyctomelitta* vliegen in de schemering of 's nachts en produceren vaak een opvallend geluid (LINSLEY & MACSWAIN 1959).

Van *Xylocopa* zijn geen koekoeksbijen bekend. Wel parasiteren knotswespen van het niet in Nederland voorkomende genus *Polochrum* Spinola, 1805 in de nesten (HURD & MOURE 1961). Bij vrouwtjes van de subgenera *Koptortosoma* en *Mesotrichia* komen acarinaria voor. Dit zijn 'mijtenkamers', gelegen in tergiet 1, waarin zich gemiddeld 21 uitsluitend vrouwelijke mijten van het genus *Dinogamasus* bevinden (EICKWORT 1994, VAN EYNDHOVEN 1941, 1964). Deze mijten voeden zich op de cuticula van de houtbijlarven of -poppen, maar waarmee is onduidelijk. Voor meer informatie over de levenswijze van deze mijten, zie Madel (1975).

Slapende houtbijmannetjes zijn onder andere in door hen zelf gegraven bodemholtes gevonden.

Op Java worden grote exemplaren van *Xylocopa* door kinderen als speelgoed gebruikt. Nadat ze de bijen met grote handigheid van hun angel hebben ontdaan worden ze, net als vroeger in Nederland met meikevers gebeurde, vaak met meerdere exemplaren aan een touwtje gebonden om ze te laten rondvliegen (MAC GILLAVRY 1947).

Xylocopa violacea
blauwzwarte houtbij

TP

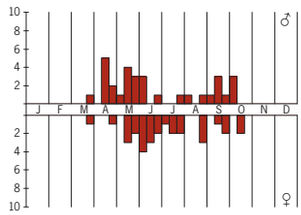
Grootste Nederlandse bij. Makkelijk herkenbaar aan het geheel zwarte en zwartbehaarde lijf en de donkere, blauw getinte vleugels. Antenne van mannetje aan uiteinde iets afgeplat, oranjebruin op lid 11-12, lid 13 geknikt. Snelle vlucht. Lengte 20-25 mm.

Behoort met zeven andere soorten tot subgenus *Xylocopa* s.s., dat volgens Minckley (1998) mogelijk niet monofyletisch is.

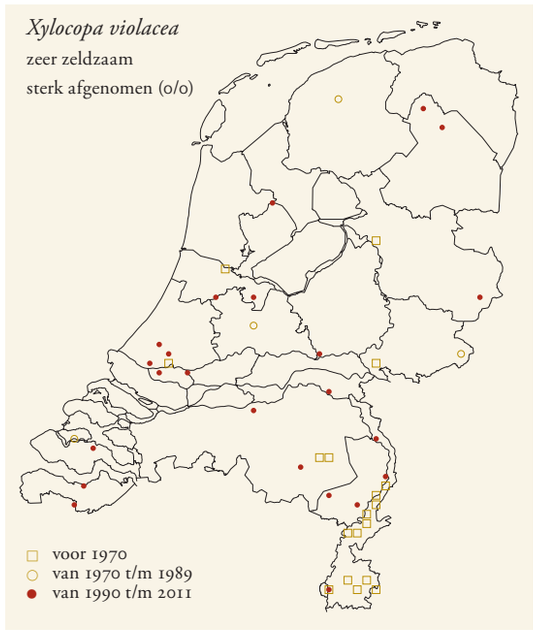
Verspreiding

Europa en aangrenzende delen van Azië tot voorbij de Kaspische Zee, Noord-Afrika. In Europa van Noord-Duitsland tot aan Middellandse Zee en van Engeland tot in Rusland (THOMAS & WITT 2005).

Zuidelijke soort, die af en toe tot in ons land doordringt. In mei 1908 voor het eerst gevangen op de Sint Pietersberg (LI), gevolgd door een klein aantal meldingen uit Zuid-Limburg (CREMERS 1937, 1938A, 1938B) en enkele in Zevenaar (GE; BENNO 1941B). Oude meldingen uit Leiden (ZH) rond 1885 (MAC GILLAVRY 1947) en Rotterdam (ZH) in de jaren 1930 berusten vermoedelijk op versleping met hout. Vanaf het eind van de jaren 1940 duikt de naam van deze opvallende bij steeds vaker op in Nederlandse tijdschriften, met voornamelijk meldingen uit het zuidoosten. In deze periode heeft de soort zich inderdaad voortgeplant in Noord-Brabant en Limburg. Na 1955 werd het stil rond *Xylocopa violacea*, mogelijk als gevolg van strenge winters, op enkele vondsten na die wederom vermoedelijk versleepte dieren betreffen, zoals in Utrecht in 1983. Pas vanaf de jaren 1990 is de soort weer meer gezien: in Enschede (OV) in 1993, Nunhem-Haelen (LI) in 1994, Maastricht en Venlo (LI) in 1996 en Wilhelminadorp (ZE) in 1997. Na 2000 zijn nog eens 11 waarnemingen gemeld (Waarneming.nl).



Xylocopa violacea



Habitat

Tuinen, parken en oude fruitboomgaarden, bosranden in bloemrijke (stedelijke) omgeving. Het vrouwtje zoekt in de volle zon gelegen oude boomstammen of houten palen van oude schuurtjes om haar nestgangen uit te knagen. Ook gebruikt ze bestaande holten. In ons land zijn nesten aangetroffen in stammen van berk, kers, lork en pruim (DE HAAN 1952, VAN LITH 1955B, DE JONGE 1984).

Levenswijze

Eén generatie.

De broedcellen liggen lineair achter elkaar en worden gescheiden door tussenwanden gemaakt van houtsnippers verkit met speeksel. De tussenwanden worden met een onbekende waterdichte substantie bekleed. In dunne palen of stammen wordt maar één nestgang aangelegd. Als ze voldoende ruimte heeft, graaft het vrouwtje meerdere parallelle nestgangen met maximaal 18 broedcellen. Uit Nederland zijn drie nesten beschreven, bestaande uit vier, negen en 13 broedcellen (DE HAAN 1952, VAN LITH 1955B). De nestingang blijft steeds open. Vicidomini (1996) beschrijft de nestwijze in holle stengels van pijlriet in een agrarisch landschap in Zuid-Italië. De bijen bouwden nesten met 3-14 broedcellen (gemiddeld 7,4) in 8-35,5 dagen (gemiddeld 14,7). De lengte van de broedcellen was zeer variabel: 12-27 mm. De bij werkte 1-5 dagen aan een broedcel (gemiddeld 2). Nesten werden tot vier jaar achter elkaar gebruikt.

Het vrouwtje legt een zeer groot ei, 9-12 mm, op het langste deel van het langwerpige, deegachtige pollenbrood. De larve is beschreven door McGinley (1989). Hij eet ongeveer 2-3 weken van de proviand en begint al na ongeveer tien dagen met uitscheiding van zwartbruine staafvormige fecaliën. De volgroeide larve spint geen cocon, maar verpopt enkele dagen nadat het voedsel geheel is opgegeten. Van der Zanden (1955) beschrijft kort hoe de pop uitkleurt. Westrich (1989b) geeft met behulp van foto's een overzicht van de ontwikkeling van ei tot pop. De ontwikkeling van ei tot volwassen dier neemt ongeveer 7-8 weken in beslag. Meestal maakt de moe-

der de geboorte van haar kroost, in augustus, nog mee. Of er in die periode, zoals bij andere *Xylocopa*-soorten, sprake is van sociaal gedrag is onbekend. Jonge mannetjes en vrouwtjes verblijven nog enige tijd in en rond het ouderlijk nest alvorens een geschikte plek te zoeken om te overwinteren. Ze doen dat gemeenschappelijk in boomstammen of andere holten. In maart-april vliegen ze uit en paren.

Polylectisch. Westrich (1989b) noemt vier plantenfamilies waarvan pollen is aangetroffen bij vrouwtjes. Hermans (1995) maakt geen onderscheid in bloembezoek van mannetjes en vrouwtjes en noemt 11 plantenfamilies die bevlogen worden. In ons land zijn vrouwtjes waargenomen op bonte krokus, gewoon vingerhoedskruid, lis, phacelia en vlinderstruik (HERMANS 1995; databestand EIS-Nederland). Mannetjes bezochten akkerleeuwenbek, blazenstruik, dahlia, salie en witte dovenetel (BENNO 1941, databestand EIS-Nederland). Aanvullingen uit de Nederlandse literatuur zonder vermelding van de sekse van de dieren zijn appel, blauweregen, bossalie, duizendschoon, gele lis en sleutelbloem (CREMERS 1937, DE HAAN 1949, 1952, SANDERS 1953, VERBEEK 1951).

Stuifmeel wordt getransporteerd aan de metatarsen en schenen van de achterpoten (DE HAAN 1952), maar voor het grootste deel in de krop. Houtbijen breken met hun stevige tong ook in en roven nectar bij planten (BERTKAU 1884, KUGLER 1972, SCHEDL 1967).

Er zijn geen koekoeksbijen bekend. Wel parasiteert de knotswesp *Polochrum repandum* in de nesten (HURD & MOURE 1961), maar deze soort komt in ons land niet voor. Specifiek voor *X. violacea* is de mijt *Sennertia cerambycina* (VAN EYNDHOVEN 1941).



Blauwzwarte houtbij *Xylocopa violacea*, mannetje.

HOOFDSTUK 19 VERKLARENDE WOORDENLIJST

abdomen achterlijf; bij Hymenoptera omvat dit ook het propodeum, dat op het oog bij het borststuk lijkt te horen.
aggregatie kolonievorm waarbij afzonderlijke nesten van solitaire vrouwtjes dicht bij elkaar voorkomen, terwijl de vrouwtjes niet samenwerken.
angel tot steekorgaan omgevormde legbuis bij de Aculeata.
antenne gesegmenteerd tast- en reukorgaan aan de kop.
areaal het totale verspreidingsgebied van een soort.
arolium soort kussentje tussen de twee tarsklauwtjes; ook hechtlapje genoemd.
arrhenotokie vorm van voortplanting waarbij mannetjes ontstaan uit onbevruchte eieren en vrouwtjes uit bevruchte eieren.
barnsteen versteende boomsappen (hars), waarin soms insecten van miljoenen jaren oud gefossiliseerd zijn; ook wel 'amber' genoemd.
basitarsus, basitars eerste tarslid; soms metatarsus (metatars) genoemd.
basitibiale plaat structuur aan het uiteinde van de achtertibia, voorkomend bij vrouwtjes van soorten die nesten met gangen bewonen; hiermee kunnen ze zich schrap zetten in de gangen.
biotoop het leefgebied van dieren of planten, omschreven als een door de mens herkenbaar type landschap met een eigen fauna en flora. Zie ook habitat.
broedparasitisme vorm van parasitisme waarbij een vrouwtje van de ene soort de voedselvoorraad in het nest van een andere soort gebruikt ten bate van haar eigen nakomelingen; bij bijen betekent dit meestal dat het vrouwtje van een koekoeksbij haar ei legt in het nest van een andere bijensoort.
bruidsvlucht paringsvlucht bij honingbijen (en mieren) van jonge koninginnen en mannetjes.
buikschuier dichte beharing op de onderzijde van het achterlijf van bepaalde bijen, die dient om stuifmeel in te verzamelen.
'buzzing', 'buzz pollination' manier van stuifmeel verzamelen, vooral voorkomend bij hommels, waarbij de bij, met de kaken vastgebeten aan een bloem, hevig met de vliegspieren vibreert waardoor het stuifmeel uit de meeldraden loskomt en op de bij dwarrelt. Vanwege dit gedrag worden hommels ingezet in de kastuinbouw om gewassen te bestuiven.
chitine materiaal waarvan het uitwendige skelet van insecten gemaakt is.
classificatie de indeling van organismen in een hiërarchisch systeem van taxa.
clypeus kopschild.
commensaal, commensalisme vorm van samenleven (symbiose) waarbij een soort (de commensaal) profiteert van een gemeenschappelijke 'resource' (zoals een voedselbron), terwijl de andere soort daar niet door benadeeld wordt.
communaal kolonievorm waarbij verschillende vrouwtjes hetzelfde nest bewonen, maar ieder vrouwtje zelfstandig broedt.
copulatie paring.
corbicula korfje, een gladde uitholling in de achterscheen met alleen haren langs de randen, komt voor bij sociale bijen en dient voor opslag van stuifmeel.
coxa heup; het eerste pootsegment
cuticula harde buitenlaag ('huid') bij planten en dieren, integument.
DCA 'drone congregation area', een plaats waar darren zich verzamelen om paringsbereide koninginnen te ontmoeten.
diapauze levensstadium waarin de stofwisseling nagenoeg stilstaat en geen ontwikkeling plaatsvindt.
Dietrichs oplossing Zie Kahles oplossing.
diploïd benaming voor een cel of organisme met twee sets chromosomen (dus van elk chromosoom twee exemplaren).
Dufourklier (alkalische klier) klier in achterlijf van de vrouwtjes van alle bijen. Bij solitaire bijen worden de klierafscheidingen gebruikt bij het bekleden van nestgangen en in de wand van broedcellen.
endophallus uitstulpbaar onderdeel van penis.
Eoceen geologische periode, van 55,8 miljoen tot 33,9 miljoen jaar geleden.
eusociaal kolonievorm waarin vrouwtjes van verschillende generaties – meestal een koningin en haar dochters (werksters) – met elkaar samenwerken (zie hoofdstuk 5 voor onderscheid tussen primitief en volledig eusociaal).
faunistiek studie die zich bezighoudt met de verspreiding van diersoorten in ruimte en tijd.
femur dij; het derde pootsegment.
feromoon lokstof.
fimbria analis, kortweg fimbria rij dichte haren op laatste achterlijfssegment van *Andrena*-soorten.
flagel het derde en de volgende leedjes van de antenne vormen samen de flagel of sprietzweep.
floccus, flocculus dijringvlok, een groep haren op de trochanter voor het verzamelen van stuifmeel.
foveae facialis (enk. fovea facialis), kortweg foveae voorhoofdsgroeven, soort kuiltjes of groeven in het voorhoofd.
frons voorhoofd.
fylogenetische taxonomie taxonomie waarbij de classificatie van de organismen een afspiegeling is van de fylogenetische (evolutionaire) stamboom.
galea kaaklob.
gena wang.
geurvlaggen 'bakens' van feromonen die door mannelijke bijen worden aangebracht op plekken in het landschap, zoals op planten.
glossa tong.
gonoforceps onderdeel van mannelijke geslachtsorganen.
gynandromorfen individuen met zowel mannelijke als vrouwelijke kenmerken.
habitat het leefgebied, de woonplaats van een soort, gezien vanuit die soort, met alle voor die soort noodzakelijke biotische en abiotische factoren. In de Engelse literatuur vaak gebruikt voor ons begrip biotoop (zie aldaar).
haplodiploïd benaming voor organismen die zowel haploïd als diploïd kunnen zijn, zoals mieren en honingbijen (mannetje haploïd, vrouwtje diploïd).
haploïd benaming voor een cel of organisme met één set chromosomen (dus van elk chromosoom één exemplaar).
hemimetabole ontwikkeling zie onvolledige gedaanteverwisseling.

Holarctische regio biogeografische regio, combinatie van de Palearctische en Nearctische regio.
Holoceen geologische periode, van 11.800 jaar geleden tot heden.
holometabole ontwikkeling zie volledige gedaanteverwisseling.
hypopygium laatste segment van het achterlijf, waaraan de voortplantingsorganen vastzitten.
imago laatste (= volwassen) stadium in de levenscyclus van insecten.
inquiline organisme dat samenleeft met een andere soort (de gastheer), zonder dat de gastheer daar nadeel van ondervindt.
interspecifiek tussen verschillende soorten.
intraspecifiek tussen soortgenoten.
kaaktaster zie maxillaire palp.
Kahles (Dietrichs) oplossing fixeervloeistof die zorgt voor conservering van dood weefsel zodat dit niet afbreekt of gaat rotten. De oplossing bestaat uit een mengsel van (in verhouding) 30 ml gedestilleerd water, 15 ml alcohol (95%), 5 ml formaline (37%) en 1 ml azijnzuur.
kleptoparasitisme vorm van parasitisme waarbij een vrouwtje van de ene soort het voedsel steelt uit het nest van een andere soort.
koekoeksbij een bijensoort die leeft als broedparasiet.
koninginnengelei melkachtige vloeistof, afgescheiden door speciale speekselklieren van honingbijenwerksters; bijenlarven die langdurig en uitsluitend hiermee gevoed worden, groeien op tot koninginnen.
korfje zie corbicula.
korttongige bijen bijen met een korte proboscis.
Krijt geologische periode, van 65,5 miljoen 145,5 miljoen jaar geleden.
labiale palp meerledig aanhangsel van labium.
labium onderlip.
labrum bovenlip.
langtongige bijen bijen met een lange proboscis.
liptaster zie labiale palp.
malaiseval vangtent voor het verzamelen van insecten.
mandibel bovenkaak.
massaproviandering wijze van voedselvoorziening waarbij het vrouwtje de broedcel in korte tijd vult met voedsel en deze na de eileg afsluit. Zie ook progressieve proviandering.
maxilla onderkaak.
maxillaire palp meerledig aanhangsel van maxilla.
mentum kin.
mesonotum rugplaat van het tweede (middelste) borststuksegment. Het bestaat uit twee delen, het (meso)scutum (schild) en het scutellum (schildje).
mesopleuron zijkant van het tweede (middelste) borststuksegment.
mesoscutum (schild) deel van de bovenkant van het tweede (middelste) borststuksegment, gelegen voor het scutellum.
mesosoma bij Hymenoptera de onbeweeglijk met elkaar vergroeide combinatie van thorax en propodeum (eerste segment van abdomen).
mesosternum buikplaat van het tweede (middelste) borststuksegment.
mesothorax tweede (middelste) borststuksegment.
metanotum rugplaat van het derde borststuksegment; ook postscutellum genoemd.
metapleuron zijkant van het derde borststuksegment.
metasoma bij Hymenoptera het deel van het achterlijf ná het propodeum, dus vanaf het tweede abdominale segment.
metasternum buikplaat van het derde borststuksegment.
metatarsus, metatars eerste tarsuslid; soms basitarsus (basistars) genoemd.
metathorax derde borststuksegment.
middensegment zie propodeum.
monandrisch een vrouwtje dat eenmaal of maar met één individueel mannetje paart noemt men monandrisch. Zie ook polyandrisch, polygynisch en monogynisch.
monofyletisch, monofyletische groep groep organismen waarin alle soorten van dezelfde voorouder afstammen en waarin ook alle afstammelingen van die voorouder zijn opgenomen.
monogyn een bijenvolk met één eileggend vrouwtje (gyne, de koningin) noemt men monogyn.
monogynisch een mannetje dat eenmaal of maar met één individueel vrouwtje paart noemt men monogynisch. Zie ook polygynisch, polyandrisch en monandrisch.
monolectisch gespecialiseerd in bloembezoek op één plantensoort.
Nasonovklier klier bij de werksters van de honingbij; produceert een feromoon met verschillende functies.
Nearctische regio biogeografische regio, Noord-Amerika en Groenland omvattend.
Neotropische regio biogeografische gebied, Midden- en Zuid-Amerika omvattend.
notum rugplaat van thoraxsegment.
ocellen, ocelli enkelvoudige ogen boven op de kruin.
Oligoceen geologische periode, van 33,9 miljoen tot 23 miljoen jaar geleden.
oligolectisch gespecialiseerd in bloembezoek op een beperkt aantal plantensoorten, bijvoorbeeld behorend tot een genus of enkele genera.
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 larven lijken vaak al sterk op het imago.
Oriëntaalse regio biogeografische regio, tropische delen van Azië omvattend.
Palearctische regio biogeografische regio, onder meer Europa en de niet-tropische delen van Azië en Noord-Afrika omvattend.
parafyletisch, parafyletische groep groep organismen waarin weliswaar alle soorten van dezelfde voorouder afstammen maar waarin niet alle afstammelingen van die voorouder zijn opgenomen.
parapsidale lijnen, parapsidale groeven gepaarde ondiepe lengtegroeven op beide zijden van het mesoscutum; ze vormen de scheiding tussen het middelste deel van het mesoscutum en het laterale deel (parapside).
parasiet organisme dat voor zijn stofwisseling innig verbonden is met een ander organisme (gastheer) en dat zijn gastheer in meer of mindere mate benadeelt.
parasitoïd organisme (geleedpotige) met een levenswijze die het midden houdt tussen een predator en een parasiet, waarvan de larve (insect) of nimf (mijt) zich voedt met de

levende delen van een ander organisme (gastheer), dat aan deze voedingswijze op korte of lange(re) termijn bezwijkt (zie ook hoofdstuk 8).

pedicel, pedicellus tweede lid van de antenne.

Pleistoceen geologische periode van het Kwartair, van 1,8 miljoen tot 11.800 jaar geleden, gekenmerkt door afwisselende koude perioden (glacialen of ijstijden) en warme tussenijstijden (interglacialen).

polyandrisch een vrouwtje dat met meerdere mannetjes paart noemt men polyandrisch. Zie ook monandrisch, polygynisch en monogynisch.

polyfyletisch, polyfyletische groep groep organismen waarin de soorten van meer dan één voorouder afstammen.

polygyn een bijenvolk met meer dan één eileggend vrouwtje (meerdere koninginnen, gynen) noemt men polygyn. Zie ook monogyn.

polygynisch een mannetje dat met meerdere vrouwtjes paart noemt men polygynisch. Zie ook monogynisch, polyandrisch en monandrisch.

polylectisch niet gespecialiseerd in bloembezoek, maar bloemen bezoekend van uiteenlopende plantenfamilies.

pop overgangsstadium tussen larve en imago, bij holometabole insecten.

postscutellum zie metanotum.

predator natuurlijke vijand die meestal groter is dan de prooi en deze meestal direct doodt en consumeert.

prepop volgroeide larve die haar excrementen heeft uitgescheiden; omdat dit vaak het stadium is dat overwintert, wordt het ook vaak de rustlarve genoemd.

proboscis onderdeel van de monddelen, gevormd door de twee maxillae en het labium.

pronotum rugplaat van het eerste borststuksegment.

progressieve proviandering wijze van voedselvoorziening waarbij het vrouwtje steeds opnieuw voedsel aandraagt gedurende de periode waarin de larven zich ontwikkelen; dit komt voor bij sociale bijen. Zie ook massaproviandering.

propleuron zijkant van het eerste borststuksegment.

propodeum (of middensegment) eerste segment van het achterlijf (abdomen) dat bij Hymenoptera met een wespentaille vergroeid is met het borststuk (mesosoma).

propolis door honingbijen vervaardigde substantie op basis van plantenharsen vermengd met bijvoorbeeld was en stuifmeel, die o.a. gebruikt wordt voor het bekleden en afsluiten van nestholten.

prosternum buikplaat van het eerste borststuksegment.

prothorax eerste borststuksegment.

punten (stippels) kleine ronde putjes in het oppervlak van de cuticula. Het oppervlak wordt dan gepuncteerd of gestippeld genoemd.

pygidium (of pygidiale plaat) een afgeplat, vaak duidelijk begrensd deel van tergiet 6 dat helpt bij het aanstampen van grond.

ruderaal aanduiding voor door de mens met voedingsstoffen verrijkte of verstoorde biotoop, meestal begroeid met hoog opschietende kruiden (distels, bijvoet, brandnetel).

rustlarve zie prepop.

scapus eerste lid van de antenne; ook schacht of schaft genoemd.

scopa speciale beharing om stuifmeel in te verzamelen, kan zowel op achterpoten (bij 'pootverzamelaars' als *Andrena*) als op onderkant van achterlijf (bij 'buikverzamelaars' als *Megachile*) aanwezig zijn.

sculptuur bepaalde structuur van de oppervlakte van de cuticula.

scutellum (schildje) onderdeel van mesonotum.

scutum zie mesoscutum.

semisociaal samenlevingsvorm waarbij volwassen bijenvrouwtjes niet alleen samenwerken in het nest, maar ook een arbeidsverdeling kennen, vaak met een dominant vrouwtje dat de eileg voor haar rekening neemt.

sociaal levenswijze waarbij volwassen bijenvrouwtjes met elkaar samenwerken bij de nestbouw en de verzorging van het broed.

solitair levenswijze van bijen waarbij één vrouwtje zelfstandig een nest met broedcellen aanlegt, deze van stuifmeel en nectar voorziet, in deze cellen een ei legt en zich daarna niet meer met het nakomelingschap bemoeit.

spermatheca zaadblaas, opslagplaats voor sperma bij het vrouwtje.

stertselen gedrag van honingbijen die zich met opgeheven achterlijf voor de nestopening opstellen en hierbij met hun vleugels fladderen om geurstoffen te verspreiden.

stippels zie punten.

subsociaal kolonievorm waarbij vrouwtjes broedcellen met jonge larven openhouden; wellicht inspecteert het vrouwtje de cellen op de voedselsituatie en voert bij wanneer dit noodzakelijk is (progressieve proviandering), maar van samenwerking van moeders en dochters bij de zorg voor het broed is nog geen sprake.

supraclypeus gebiedje op de kop direct boven de clypeus.

synoniem een andere wetenschappelijke naam voor dezelfde soort of hetzelfde genus.

tarsus, tars vijfledige distale deel van de poot, de 'voet'.

taxon (mv. taxa) een taxonomische eenheid of taxonomische groep: een groep organismen die een te onderscheiden eenheid vormen. Een taxon kan ook zijn: een groep van taxa van een onderliggend niveau, of een deel van een taxon van een hoger niveau.

tegula vleugelschub (aan basis van vleugels).

tempus slaap.

tergiet rugplaat van een achterlijfssegment.

thorax borststuk.

tibia scheen; het vierde pootsegment.

Trias geologische periode, van 199,6 miljoen tot 251 miljoen jaar geleden.

trochanter dijring; tweede (kleine) pootsegment tussen coxa en femur.

tumulus hoopje naar buiten geduwd bodemmateriaal rond de nestingang van in de bodem nestelende bijen.

ubiquist soort die weinig eisen aan zijn leefomgeving stelt en hierdoor in diverse biotopen voorkomt.

vertex kruin.

volledige gedaanteverwisseling bij insecten met een volledige gedaanteverwisseling (holometabool) verloopt de ontwikkeling van larve naar imago via een popstadium. De larven lijken meestal niet of nauwelijks op de volwassen dieren.

voorhoofdsgroeve zie fovea facialis.

zustergroep fylogenetisch meest nauw verwante groep.

HOOFDSTUK 20 LITERATUUR

Achterberg, C. van 2009 Can Townes type malaise traps be improved? Some recent developments. – Entomologische Berichten 69: 129-135.

Achterberg, C. van & T.M.J. Peeters 2004 Naamgeving, verwantschappen en diversiteit. – In: T.M.J. Peeters, C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis, De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 19-32.

Adriaens, T. & D. Laget 2008 To bee or not to bee. Mogelijkheden voor het houden van bijenvolken in natuurgebieden: een inschatting. – Advies van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, INBO.A.2008.219.

Aizen, M.A. & L.D. Harder 2009 The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. – Current Biology 19: 915-918.

Albans, K.R., R.T. Aplin, J. Brehcist, J.F. Moore & C. O'Toole 1980 Dufour's gland and its role in secretion of nest cell lining in bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of Chemical Ecology 6: 549-564.

Alcock, J. 1978 Notes on male mate-locating behaviour in some bees and wasps of Arizona (Hymenoptera: Anthophoridae, Pompilidae, Sphecidae, Vespidae). – The Pan-Pacific Entomologist 54: 215-225.

Alcock, J., E.M. Barrows, G. Gordh, L.J. Hubbard, L. Kirkendall, D.W. Pyle, T.L. Ponder & F.G. Zalom 1978 The ecology and evolution of male reproductive behaviour in bees and wasps. – Zoological Journal of the Linnean Society 64: 293-326.

Alexander, B.A. 1994 Species-groups and cladistic analysis of the cleptoparasitic bee genus *Nomada* (Hymenoptera: Apoidea). – University of Kansas Science Bulletin 55: 175-238.

Alexander, B.A. & C.D. Michener 1995 Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). – The University of Kansas Science Bulletin 55: 377-424.

Alexander, B. & J.G. Rozen 1987 Ovaries, ovarioles, and oocytes in parasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). – Pan-Pacific Entomologist 63: 155-164.

Alexander, B.A. & M. Schwarz 1994 A catalog of the species of *Nomada* (Hymenoptera: Apoidea) of the world. – University of Kansas Science Bulletin 55: 239-270.

Alfken, J.D. 1892 Biologische Beobachtungen an Hymenopteren. – Entomologische Nachrichten 18 (14): 14-16.

Alfken, J.D. 1901 *Nomada roberjeotiana* Panz., eine in zwei Formen auftretende Art. – Zeitschrift für Hymenopterologie und Dipterologie 1901 (4): 221-222.

Alfken, J.D. 1905 *Melitta nigricans* n.sp., eine neue deutsche Biene (Hym.). – Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie 5: 95-96.

Alfken, J.D. 1909 Beitrag zur Kenntnis der Apidenfauna von Ostpreußen. – Schriften der Königlichen Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg 50: 320-345.

Alfken, J.D. 1912a Die Bienenfauna von Westpreußen. – Bericht des Westpreußischen Botanisch-Zoologischen Vereins 34: 1-96.

Alfken, J.D. 1912b Die Bienenfauna von Ostpreußen. – Schriften der Königlichen Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg 53: 114-182.

Alfken, J.D. 1913 Die Bienenfauna von Bremen. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen 22 (1): 1-220.

Alfken, J.D. 1915 *Andrena angustior* W. K., eine Deutsche Biene. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1915: 606-607.

Alfken, J.D. 1936 Über die Färbungsveränderlichkeit von *Anthidium strigatum* Pz. Zum Problem der Rassenbildung. – Stettiner Entomologische Zeitung 97: 189-194.

Alfken, J.D. 1939 Die Bienenfauna von Bremen. 2 Auflage. – Mitteilungen aus dem Entomologischen Verein Bremen 26: 6-30.

Alfken, J.D. 1944 Über die Färbungen der *Stelis minima* Schck. – Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft 12: 22-23.

Alford, D.V. 1968 The biology and immature stages of *Syntretus splendidus* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae), a parasite of adult bumblebees. – Transactions of the Royal Entomological Society of London 120: 375-393.

Alford, D.V. 1969 A study of the hibernation of bumblebees (Hymenoptera: Bombidae) in Southern England. – Journal of Animal Ecology 38: 149-170.

Alford, D.V. 1973 *Syntretus splendidus* attacking *Bombus pascuorum* in Hampshire. – Bee World 54: 176.

Alford, D.V. 1975 Bumblebees. – Davis-Poynter, London.

Al-Ghzawi, A., S. Zaitoun, S. Mazary, M. Schindler & D. Wittmann 2006 Diversity of bees (Hymenoptera, Apiformes) in extensive orchards in the highlands of Jordan. – Arxius de Miscellània Zoològica 4: 42-48.

Almeida, E.A.B. 2008a Colletidae nesting biology (Hymenoptera: Apoidea). – Apidologie 39: 16-29.

Almeida, E.A.B. 2008b Revised species checklist of the Paracolletinae (Hymenoptera, Colletidae) of the Australian region, with the description of new taxa. – Zootaxa 1891: 1-24.

Almeida, E.A.B. & B.N. Danforth 2009 Phylogeny of colletid bees (Hymenopera: Colletidae) inferred from four nuclear genes. – Molecular Phylogenetics and Evolution 50: 290-309.

Almeida, E.A.B., L. Packer & B.N. Danforth 2008 Phylogeny of the Xeromelissinae (Hymenoptera: Colletidae) based upon morphology and molecules. – Apidologie 39: 75-85.

Almeida, E.A.B., M.R. Pie, S.G. Brady & B.N. Danforth 2012 Biogeography and diversification of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae): emerging patterns from the southern end of the world. – Journal of Biogeography 39: 526-544.

Amiet, F. 1996 Hymenoptera, Apidae. 1. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. – Fauna Helvetica 12: 1-98 .

Amiet, F. & A. Krebs 2012 Bienen Mitteleuropas: Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. – Haupt Verlag, Bern.

Amiet, F., A. Müller & R. Neumeyer 1999 Apidae 2. *Colletes*, *Dufourea*, *Hylaeus*, *Nomia*, *Nomioides*, *Rhophitoides*, *Rophites*, *Sphecodes*, *Systropha*. – Fauna Helvetica 4. Centre suisse de cartographie de la fauna & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.

Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeyer 2001 Apidae 3. *Halictus*, *Lasioglossum*. – Fauna Helvetica 6. Centre suisse de cartographie de la fauna & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.

Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeyer 2004 Apidae 4. *Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis*. – Fauna Helvetica 9. Centre suisse de cartographie de la fauna & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.

Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeyer 2007 Apidae 5. *Ammobates, Ammobatoides, Anthophora, Biastes, Ceratina, Dasypoda, Epeoloides, Epeolus, Eucera, Macropis, Melecta, Melitta, Nomada, Pasites, Tetralonia, Thyreus, Xylocopa*. – Fauna Helvetica 20. Centre suisse de cartographie de la fauna & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.

Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeyer 2010 Apidae 6. *Andrena*, *Melitturga*, *Panurginus*, *Panurgus*. – Fauna Helvetica 26. Centre suisse de cartographie de la fauna & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.

Anderberg, A.A., U. Manns & M. Källersjö 2007 Phylogeny and floral evolution of the Lysimachieae (Ericales, Myrsinaceae): evidence from ndhF sequence data. – Willdenowia 37: 407-421.

Anonymus 1882 Verslag van de 36ste Zomervergadering der Nederlandsche Entomologische Vereeniging, gehouden te Maastricht op 28 Julij 1881. – Tijdschrift voor Entomologie 25: I-XXVII.

Anonymus 1984 Personalia. – Entomologische Berichten 44: 96.

Anonymus 1997 Leuke waarnemingen in 1996 – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 5: 10.

Anonymus 2000 Leuke vangsten in 1999 – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 11: 8-10.

Anonymus 2002 Leuke vangsten in 2001 – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 15: 6-8.

Anonymus 2004 Leuke waarnemingen in 2003 – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 19: 19-24.

Anonymus 2005 Leuke waarnemingen in 2004. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 21: 15-20.

Anonymus 2006 Leuke waarnemingen in 2005. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 23: 13-17.

Anonymus 2007 Leuke waarnemingen in 2006. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 26: 68.

Anonymus 2008 Leuke waarnemingen in 2007. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 27: 13.

Anonymus 2009 Leuke waarnemingen in 2008. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 29: 15.

Anzenberger, G. 1986 How do carpenter bees recognize the entrance of their nests? An experimental investigation in a natural habitat. – Ethology 71: 54-64.

Archer, M.E. 1979 A communal colony of *Andrena jacobi* Perkins (Hym., Andrenidae).– Entomologist's Monthly Magazine 115: 19-20.
Arias, M.C. & W.S. Sheppard 2005 Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae: Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data. – Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 25-35.
Arnoud, Br. 1949 [*Halictus quadricinctus*-cellen uit steile lösswand bij Schinveld.] Verslag van de bijeenkomst der entomologen op donderdag 17 maart 1949. – Natuurhistorisch Maandblad 38: 46-47.
Arretz, P. V. & R.P. Macfarlane 1982 The introduction of *Bombus ruderatus* to Chile for red clover pollination. – Bee World 67: 15-22.
Ascher, J.S. & J. Pickering 2011 Apoidea species. – www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species&flags+ HAS. [Geraadpleegd mei 2011.]
Assem, J. van den 1951 De *Andrena*-soorten van de Sint Pietersberg. – Natuurhistorisch Maandblad 40: 60-62.
Ayasse, M., R.J. Paxton & J. Tengö 2001 Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. – Annual Review of Entomology 46: 31-78.

Bais, H., R. van der Hout, J. de Rond, H. Vallenduuk & J. Meerman 1986 Inventarisatie 1986 van het zanddepot A72/73 te Lelystad. – Insectenwerkgroep KNNV afdeling Lelystad, Lelystad.
Baker, D.B. 1964 Two bees new to Britain (Hym., Apoidea). – Entomologist's Monthly Magazine 100: 279-286.
Baker, D.B. 1996 Hymenoptera collections of Boyer de Fonscolombe: Apoidea in the University Museum, Oxford. – Journal of Natural History 30: 537-550.
Baker, D.B. 1998 Taxonomic and phylogenetic problems in Old World eucerine bees with special reference to the genus *Tarsalia* Morawitz, 1895 (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). – Journal of Natural History 32: 823-860.
Baker, H.G. & I. Baker 1983 A brief historical review of the chemistry of floral nectar. – In: B. Bentley & T. Elias, The biology of nectaries. Columbia University Press New York: 126-152.
Baker, J.R. 1971 Development and sexual dimorphism of larvae of the bee genus *Coelioxys*. – Journal of the Kansas Entomological Society 44: 225-235.
Baldock D.W. 2008 Bees of Surrey. – Surrey Wildlife Trust, Woking.
Banaszak, J. 1971 Obserwacje nad potobnica murarka – *Anthophora parietina* Fabr. (*Hymenoptera, Apoidea*). – Polskie Pismo Entomologiczne 41: 371-381.
Banaszak, J. 1980 Studies on methods of censusing the numbers of bees (Hymenoptera, Apoidea). – Polish Ecological Studies 6: 355-366.
Banaszak, J. 1994 Contribution to the biology and ecology of *Andrena* (*Andrena*) *fulva* (Müller, 1766) (Hymenoptera, Apoidea). – Polski Pismo Entomologiczne 63: 169-182.
Banaszak, J. & L. Romasenko 1998 Megachilid bees of Europe (Hymenoptera. Apoidea, Megachilidae). – Pedagogical University of Bydgoszcz, Bydgoszcz.
Banaszak, J. & L. Romasenko 2001 Megachilid bees of Europe. Second edition. – Bydgoszcz University of Kazimierz Wielki, Bydgoszcz.
Barendrecht, G. 1943. Een geval van gynandromorphie bij *Osmia rufa* L. – Entomologische Berichten 11: 146.
Barrows, E.M. 1975 Occupancy by *Hylaeus* of subterranean Halictid nests (Hymenoptera: Apoidea). – Psyche 82: 74-77.
Barrows, E.M. 1976 Mating behavior in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae): II. Microterritorial and patrolling behavior of males of *Lasioglossum rohweri*. – Zeitschrift für Tierpsychologie 40: 377-389.
Batáry, P., A. Báldi, M. Sárospataki, F. Kohler, J. Verhulst, E. Knop, F. Herzog & D. Kleijn 2010 Effect of conservation management on bees and insect-pollinated grassland plant communities in three European countries. – Agriculture, Ecosystems and Environment 136: 35-39.
Batra, S.W.T. 1964 Behavior of the social bee, *Lasioglossum zephyrum*, within the nest (Hymenoptera: Halictidae). – Insectes Sociaux 11: 159-186.
Batra, S.W.T. 1966 Nesting behavior of *Halictus scabiosae* in Switzerland (Hym. Halict.). – Insectes Sociaux 13: 87-92.
Batra, S.W.T. 1972 Some properties of the nest-building secretions of *Nomia*, *Anthophora*, *Hylaeus* and other bees. – Journal of the Kansas Entomological Society 45: 208-219.
Batra, S.W.T. 1977 Bees of India (Apoidea), their behavior, management and key to the genera. – Oriental Insects 11: 289-324.
Batra, S.W.T. 1980 Ecology, behavior, pheromones, parasites and management of the sympatric vernal bees *Colletes inaequalis*, *C. thoracicus* and *C. validus*. – Journal of the Kansas Entomological Society 53: 509-538.
Batra, S.W.T. & B.B. Norden 1996 Fatty food for their brood: how *Anthophora* bees make and provision their cells (Hymenoptera: Apoidea). – Memoirs of the Entomological Society of Washington 17: 36-44.
Baudry, E., M. Solignac, L. Garnery, M. Gries, J.M. Cornuet & N. Koeniger 1998 Relatedness among honeybees (*Apis mellifera*) of a drone congregation. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 265: 2009-2014.
Baugnée, J.Y. 2003 Presence de l'abeille *Nomada obtusifrons* Nylander, 1848 dans la vallée de la Sûre Belgo-Luxembourgeoise (Hymenoptera Anthophoridae Nomadinae). – Lambillionea 104: 176-178.
Beekman, M. & F.L.W. Ratnieks 2000 Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. – Functional Ecology 14: 490-496.
Bekker, R.M. & E.J. Lammerts 2000 Naar een Rode Lijst met Groene stip voor hogere planten in Nederland. – IKC-Natuurberheer, Wageningen.
Belgers, J.D.M & A.P.J.A. Teunissen 2012 Zonder de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae), geen *Sitaris muralis* (Coleoptera, Meloidae) in Nederland. – Entomologische Berichten 72: 71-75.
Belisle, R.A., I.G. Turner & M.P. Ansell 2011 Evidence of biocomposite structure in *Colletes halophilus* nest material. – Journal of Materials Science 46: 6154-6157.
Bell, W.J., M.D. Breed, K.W. Richards & C.D. Michener 1974 Social, stimulatory, and motivational factors involved in intraspecific nest defense of a primitively eusocial halictine bee. – Journal of Comparative Physiology 94: 195-202.
Bellmann, H. 1977 Beobachtungen zum Brutverhalten der Harzbiene *Anthidiellum strigatum* (Hymenoptera: Megachilidae). – Entomologica Germanica 3: 356-361.
Bellmann, H. 1981 Zur Ethologie mitteleuropäischer Bauchsammlerbienen (Hymenoptera, Megachilidae): *Osmia bicolor*, *O. aurulenta*, *O. rufohirta*, *Anthidium punctatum*, *Anthidiellum strigatum*, *Trachusa byssina*. – Veröffentlichungen der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 53/54: 477-540.
Bellmann, H. 1997 Bienen in Schneckenhäusern. – Biologie in unseren Zeit 27: 106- 113.
Bellmann, H. 1998 Gids van bijen, wespen en mieren. – Tirion, Baarn.
Bellmann, H. 2003 Gids van bijen, wespen en mieren. Tweede druk. – Tirion, Baarn.
Bellmann, H. 2010 Insectengids. – Tirion, Baarn.
Ben Mordechai, Y., R. Cogen, D. Gerling & E. Moscovitz 1978 The biology of *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera: Anthophoridae) in Israel. – Israel Journal of Entomology 12: 107-121.
Benedict, M., M. Eckerstorfer, G. Franz, H. Gaugitsch, A. Greiter, A. Heissenberger, B. Knols, S. Kumschick, W. Nentwig & W. Rabitsch 2010 Defining environmental risk assessment criteria for genetically modified insects to be placed on the EU market. – Scientific/Technical report submitted to EFSA, Universität Bern, Umwelt Bundesamt.
Bennet, J.A. & G. van Olivier 1825. Naamlijst van Nederlandsche Insecten. – Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem 14: 9-521.
Benno, P. 1941a Wespen. – Wat leeft en groeit 23: 1-159.
Benno, P. 1941b Een tweetal zeldzame bijen uit de Lymers. – Entomologische Berichten 10: 311-315.
Benno, P. 1943 Over een kolonie van het papaverbijtje (*Osmia papaveris* Latr.) en eenige andere zeldzame Aculeaten in de Lijmers. – Entomologische Berichten 11: 64-69.
Benno, P. 1945 Aanteekeningen bij den nestbouw van *Megachile circumcincta* K. (Hym. Apidae). – Entomologische Berichten 11: 279-280.
Benno, P. 1948a Aantekeningen over bijen en wespen II. Twee voor Nederland nieuwe en enige zeldzame bijensoorten uit de Deurnese Peel (Hym. Apidae). – Entomologische Berichten 12: 281-286.
Benno, P. 1948b Aantekeningen over bijen en wespen I. Twee gynandromorphe bijen (Hymenoptera, Apidae). – Entomologische Berichten 12: 250-251.
Benno, P. 1949a Aantekeningen over bijen en wespen IV. Zeldzame bijensoorten uit Oost Brabant (Hym. Apidae). – Entomologische Berichten 12: 434-435.
Benno, P. 1949b Iets over de phaenologie van onze bijen. – In: A.F.H. Besemer et al., In het voetspoor van Thijsse. Veenman & Zonen, Wageningen: 371-381.
Benno, P. 1950a Bijen en hommels. – Wat leeft en groeit 25: 1-168.
Benno, P. 1950b De Nederlandse goudwespen en haar verspreiding (Hym. Chrysididae, Cleptidae). – Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap van Limburg 3: 9-49.
Benno, P. 1951 Bijen, wespen en mieren (Hymenoptera aculeata). Naamlijst der Nederlandse soorten. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 3: 1-36. [errata & literatuurlijst verschenen in mei 1952.]

Benno, P. 1952a Aantekeningen over bijen en wespen 6. Enkele zeldzame bijensoorten (Hym. Apidae). – Entomologische Berichten 14: 33-35.
Benno, P. 1952b De Nederlandse behangersbijen (Megachilae: Hym. Apidae). – Entomologische Berichten 14: 161-165.
Benno, P. 1952c De paarse houtbij in Nederland. – De Zwerver in Gods Vrije Natuur 12: 150-151.
Benno, P. 1953 De bijen- en wespenfauna in Montferland en het aangrenzende cultuurland. – In: De Liemers, gedenkboek dr. J.H. van Heek. Didam: 252-266.
Benno, P. 1954 Vliesvleugelige insecten - Hymenoptera III. Angeldragers (Aculeaten). Echte wespen (Vespidae) en aanverwante families. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 15: 1-14.
Benno, P. 1955 Vliesvleugelige insecten - Hymenoptera IV. Angeldragers (Aculeaten). Bijen (Apoidea). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 18: 1-24.
Benno, P. 1957 Aantekeningen bij de rubicole Aculeaten-fauna in Nederland (Hymenoptera: Vespidae, Sphecidae, Apidae, Chrysididae). – Entomologische Berichten 17: 143-146.
Benno, P. 1958a Aantekeningen bij de rubicole Aculeaten-fauna in Nederland 2 (Hymenoptera: Vespidae, Sphecidae, Apidae, Chrysididae). – Entomologische Berichten 18: 127-130.
Benno, P. 1958b Angeldragers (Aculeaten): Graafwespen (Sphecoidea). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 28: 1-28.
Benno, P. 1967 Vliesvleugelige insekten - Hymenoptera, Angeldragers - Hymenoptera Aculeata. De Nederlandse wespen. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 67: 1-48. [Tweede herziene druk van WM 15 en WM 28.]
Benno, P. 1969 Vliesvleugelige insekten - Hymenoptera, Angeldragers - Hymenoptera Aculeata. De Nederlandse bijen (Apoidea). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 18: 1-32. [Tweede herziene druk.]
Benoist, R. 1929 Les *Heriades* de la faune Française (Hymenoptera, Apidae). – Annales de la Société Entomologique de France 98: 131-141.
Benoist, R. 1931 Les osmies de la faune française (Hymenopt. Apidae). – Annales de la Société Entomologique de France 100: 23-60.
Benoist, R. 1959 Les *Prosopis* de France. – Cahiers des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens 15: 75-87.
Bergmark, L., A-K. Borg-Karlson & J. Tengö 1984 Female characteristics and odour cues in mate recognition in *Dasypoda altercator* (Hym., Melittidae). – Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Ser. V, C, 3: 137-143.
Bergström, G. & J. Tengö 1978 Linalool in mandibular gland secretion of *Colletes* bees (Hymenoptera: Apoidea). – Journal of Chemical Ecology 4: 437-449.
Bertkau, P. 1884 *Xylocopa violacea* als Honigräuber. – Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande, Westphalen 41: 350-352.
Bertsch, A. 1997 Abgrenzung der Hummel-Arten *Bombus cryptarum* und *B. lucorum* mittels männlicher Labialdrüsen-Sekrete und morphologischer Merkmale (Hymenoptera, Apidae). – Entomologia Generalis 22: 129-145.
Bertsch, A., H. Schweer & A. Titze 2004 Discrimination of the bumblebee species *Bombus lucorum*, *B. cryptarum* and *B. magnus* by morphological characters and male labial gland secretions. – Beiträge zur Entomologie 54: 365-386.
Beukeboom, L. & B.J. Zwaan 2005 Genetics of reproductive mode. – In: M.J. Jervis (red.), Insects as natural enemies: a practical perspective. Springer, Dordrecht: 167-218.
Biesmeijer, J.C. 1997 Angelloze bijen. Hun biologie en de organisatie van de kolonie. – Elinkwijk BV, Utrecht.
Biesmeijer J.C., S.P.M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A.P. Schaffers, S.G. Potts, R. Kleukers, C.D. Thomas, J. Settele & W.E. Kunin 2006 Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and The Netherlands. – Science 313: 351-354.
Bischoff, H. 1922 Eine neue Form der *Andrena vaga* Pz. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1922: 428-429.
Bischoff, H. 1927 Biologie der Hymenopteren. – Springer-Verlag, Berlin.
Bischoff, I. 2001 Populationsdynamik, Sammelstrategie und Nisthabitatwahl ausgewählter Wildbienen (Hymenoptera, Apidae) in der Wahner Heide (Rheinland). – Shaker Verlag, Aachen.
Bischoff, I. 2003 Population dynamics of the solitary digger bee *Andrena vaga* Panzer (Hymenoptera, Andrenidae) studied using mark-recapture and nest counts. – Population Ecology 45: 197-204.
Bischoff, H. & H. Hedicke 1931 Ueber einige von Illiger beschriebene Apiden (Hym.). – Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1930: 385-392.
Bischoff, I., E. Eckelt & M. Kuhlmann 2004 On the biology of the Ivy-Bee *Colletes hederae* Schmidt & Westrich, 1993 (Hymenoptera, Apidae). – Bonner Zoologische Beiträge 53: 27-36.
Blacquière, T. 2009 Visie bijenhouderij en insectenbestuiving. Analyse van bedreigingen en knelpunten. – Rapport 227 Plant Research International, Wageningen.
Blacquière, T. 2010a Hoe overleeft de honingbij onze beschaving? – De Levende Natuur 111: 182-187.
Blacquière, T. 2010b Pesticide risks to wild pollinators. Workshop report. – Wageningen University and Research Centre, Wageningen.
Blacquière, T., A.C.M. Cornelissen & J.J.M van der Steen 2009 Visie bijenhouderij en insectenbestuiving. Analyse van bedreigingen en knelpunten. – Rapport 227, Plant Research International / LNV, Wageningen.
Blagoveschenskaya, N.N. 1963 [Giant colony of the solitary bee *Dasypoda plumipes* Pz.] – Entomologicheskoe Obozreniye (Leningrad) 42: 115-117. [In Russisch.]
Blair, K.G. 1920. *Bombylius minor* L. and some other parasites or inquilines of *Colletes daviesana* Sm. – Entomologist's Monthly Megagazine 56: 200-202.
Blank, S.M. & U. Rothe 1998 Die Mauerbiene *Osmia anthocopoides*, eine Zielart der offenen Agrarlandschaft des Biosphärenreservates Schorfheide-Chorin. – Artenschutzreport 8: 24-26.
Bleidorn, C., H. Dudler, U. Schlichting, C. Venne & J. von der Reidt 2008 Beitrag zur Wildbienenfauna Westfalens. Erstnachweise und Wiederfunde als Verschollen eingestufter Arten aus Ostwestfalen-Lippe. – Natur und Heimat 68 (3): 77-86.
Blom, J. van der 1984 Hommeltabel. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht. [Geheel herziene uitgave.]
Blom, J. van der 1989 De hommels van Nederland. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht. [Gewijzigde druk.]
Blom, J. van der 1996 De hommels van Nederland. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
Blösch, M. 2006 'Schlafgewohnheiten' von Wildbienen und Grabwespen (Hym.: Apidae, Sphecidae). – Galathea 22: 55-66.
Blüthgen, P. 1916 Ein Beitrag zur Bienenfauna Nordwestthüringens. – Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Halle 10: 10-40.
Blüthgen, P. 1919 Die Bienenfauna Pommerns. – Stettiner Entomologische Zeitung 80: 65-131.
Blüthgen, P. 1923 Zur Biologie der Bienengattung *Sphecodes* Latr. – Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 18: 19-23.
Blüthgen, P. 1925 Beiträge zur Kenntnis der Hymenopteren fauna des Saaletales. – Stettiner Entomologische Zeitung 85: 137-171.
Blütghen, P. 1930 *Prosopis* F. – In: O. Schmiedeknecht, Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. Gustav Fischer, Jena.
Blüthgen, P. 1934 Die Wirte der paläarktischen *Sphecodes*-Arten (Hym. Apidae. Halictinae). – Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 27: 33-42, 61-66.
Blüthgen, P. 1951 Neues oder wissenwertes über mitteleuropäische Aculeaten und Goldwespen II (Hym.). – Bonner zoologische Beiträge 2: 229-234.
Blüthgen, P. 1961 Bei welcher Wirtsbiene schmarotzt *Sphecodes fuscipennis* (Germar, 1819)? – Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft 20: 54-58, 78-80.
Bodnarchoek, L.I., V.G. Radchenco & A.A. Vladimirsky 1988 [*Megachile willughbiella* - a promising alfalfa pollinator in the southeast Ukraine.] – Vestnik Zoologii 1988 (2): 38-40. [In Russisch.]
Boer, P.J. den 1947? Hommeltabel. – Privé-uitgave.
Boer, P.J. den 1948 Iets over de uitkleuring van het haarkleed bij hommels. – Kameleon [24 maart]: 1-9.
Boer, P.J. den 1950 Hommeltabel. – Uitgave van de Insectencommissie der NJN.
Boer, P.J. den 1954 Hommeltabel. – Uitgave van de insectencommissie der NJN. [Tweede bewerkte druk.]
Boer, P.J. den 1960 Hommeltabel. – NJN. [Derde gewijzigde druk.]
Boer, S.P.A. den & M.J.H.M. Duchateau 2006 A larval hunger signal in the bumblebee *Bombus terrestris*. – Insectes Sociaux 53: 369-373.
Bogusch, P. 2003 Hosts, foraging behaviour and distribution of six species of cleptoparasitic bees of the subfamily Anthophorinae (Hymenoptera: Apidae). – Acta Societatis Zoologicae Bohemicae 67: 65-70.
Bogusch, P. 2005a Distibution and biology of *Coelioxys alata* (Hymenoptera: Megachilidae) in the Czech Republic and Slovakia. – Klapalekiana 41: 139-143.
Bogusch, P. 2005b Biology of the cleptoparasitic bee *Epeoloides coecutiens* (Hymenoptera: apidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 78: 1-12.
Bogusch, P. & J. Straka 2012 Review and identification of the cuckoo bees of central Europe (Hymenoptera: Halictidae: *Sphecodes*). – Zootaxa 3311: 1-41.
Bogusch, P., L. Kratochvíl & J. Straka 2006 Generalist cuckoo bees are species specialist in an individual level (Hymenoptera: Apoidea, *Sphecodes*). – Behavioral Ecology and Sociobiology 60: 422-429.
Bohart, G.E. 1972 Management of wild bees for the pollination of crops. – Annual Review of Entomology 17: 287-312.

Bohart, R.M. & A.S. Menke 1976 Sphecid wasps of the world: a generic revision. – University of California Press, Berkeley.
Bologna, M.A. & J.D. Pinto 2002 The Old World genera of Meloidae (Coleoptera): a key and synopsis. – Journal of Natural History 36: 2013-2102.
Bols, J.H. 1938. De zwartblauwe oliekever's ontluiking in vroege lente. *Meloë proscarabaeüs* Linn. – De Levende Natuur 43: 359-362.
Bond, D.A. & E.J.M. Kirby 1999 *Anthophora plumipes* (Hymenoptera: Anthophoridae) as a pollinator of broad bean (*Vicia faba major*). – Journal of Apicultural Research 38: 199-203.
Bonelli, B. 1954 Osservazioni biologiche sull' *Halictus minutus* Sch. (Hymenoptera-Apidae). – Bollettino della Società entomologica Italiana 84: 18-21.
Bonelli, P.B. 1964 Osservazione biologische sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme 5. – Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Universita degli Studi di Bologna 27: 1-32.
Bonelli, P.B. 1967a Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme XVIII. – Studi Trentini di Scienze Naturali (B) 44: 14-29.
Bonelli, P.B. 1967b Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme XXII. – Studi Trentini di Scienze Naturali (B) 44: 71-84.
Borg-Karlson, A-K., J. Tengö, I. Valterova, C.R. Unelius, T. Taghizadeh, T. Tolasch & W. Francke 2003 (S)-(+)-Linalool, a mate attractant pheromone component in the bee *Colletes cunicularius*. – Journal of Chemical Ecology 29 (1): 1-14.
Bosch, J. 1992 Parasitism in wild and managed populations of the almond pollinator *Osmia cornuta* (Latr) (Hymenoptera, Megachilidae). – Journal of Apicultural Research 31: 77-82.
Bosch, J. 1994a Improvement of field management of *Osmia cornuta* (Latreille) (Hymenoptera, Megachilidae) to pollinate almond. – Apidologie 25: 71-83.
Bosch, J. 1994b The nesting behaviour of the mason bee *Osmia cornuta* (Latr) (Hymenoptera, Megachilidae) with special reference to its pollinating potential. – Apidologie 25: 84-93.
Bosch, J. & W.P. Kemp 2000 Development and emergence of the orchard pollinator *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae). – Environmental Entomology 29: 8-13.
Bouwman, B.E. 1908 Waarnemingen over graafwespen en graafbijen. – De Levende Natuur 13: 64-69.
Bouwman, B.E. 1911 Voorjaarsbijen. – De Levende Natuur 15: 433-439.
Bouwman, B.E. 1912 Voorjaarsbijen. – De Levende Natuur 16: 533-540.
Bouwman, B.E. 1920 De slobkousbij en haar nest (*Macropis labiata* F.). – De Levende Natuur 25: 3-9.
Bouwman, B.E. 1922 Onze metselbijen (*Osmia*). – De Levende Natuur 27: 86-93.
Bouwman, B.E. 1924a Determineertabel voor de inlandsche bijengeslachten. – De Levende Natuur 29: 138-143.
Bouwman, B.E. 1924b Onze behangersbijen (*Megachile*). – De Levende Natuur 29: 172-178.
Bouwman, B.E. 1924c Papaverbij of behangersbij. – De Levende Natuur 29: 212-213.
Bouwman, B.E. 1927 De graafwespen van Nederland. – De Levende Natuur 31: 381-386.
Bowers, M. 2011 *Stylops* noted on *Andrena (Poliandrena) tarsata* Nylander, 1848. – BWARS Newsletter, Spring 2011: 14.
Bowman, J. & M. Macdonald 2007 Discovery of a Scottish population of *Andrena marginata*. – BWARS Newsletter Autumn 2007: 12-14.
Box, L.A. 1919 Hibernating Andrenas. – Entomologist's Monthly Magazine 55: 89.
Bradley, R.C. 1894 *Andrena cineraria* and *fulva* in the imago state in December. – Entomologist's Monthly Magazine 30: 63.
Brechtel, F. 1986 Die Stechimmenfauna des Bienwaldes und seiner Randbereiche (Südpfalz) unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie kunstnestbewohnender Arten. – Pollichia-Buch 9: 1-282.
Breeze, T.D., A.P. Bailey, K.G. Balcombe & S.G. Potts 2011 Pollination services in the UK: How important are honeybees? – Agriculture, Ecosystems and Environment 142: 137-143.
Bremer, P. 1980 Een onderzoek naar gemerkte aardhommels. – Stridula 1980: 18-23.
Breugel, P. van 2002 De grote klokjesbij (*Chelostoma rapunculi*). – Bijen 11: 204-205.
Breugel, P. van 2012 Nesthulp voor solitaire bijen en wespen. – Entomologische Berichten 72: 125-140.
Breugel, P. van & T. Peeters 2005 Nascholingsprogramma 'O': Solitaire bijen en wespen en overlast. – KAD-EVM, Wageningen.
Brodschneider, R. & K. Carlsheim 2010 Nutrition and health in honey bees. – Apidologie 41: 278-294.
Broek, T. van den & T. de Groot 2005 De kleine fauna en de ontwikkeling van het soortenbeheer. – De Levende Natuur 106: 120-123.
Brooks, R.W. 1988 Systematics & phylogeny of the anthophorine bees. – University of Kansas Science Bulletin 53: 436-575.
Brown, M.J.F. & B. Bear 2005 The evolutionary significance of long copulation duration in bumble bees. – Apidologie 36: 157-167.
Brown, M.J.F., R. Schmid-Hempel & P. Schmid-Hempel 2003 Queen-controlled sex ratios and worker reproduction in the bumble bee *Bombus hypnorum*, as revealed by microsatellites. – Molecular Ecology 12: 1599-1605.
Brugge, B. 1989 Onderhoud en beheer van de Zandkuil (Texel) ten behoeve van de graafbijen en -wespenfauna. – In: W.N. Elllis (red.), Insektenfauna en Natuurbeheer. Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 192: 141-149.
Brugge, B., E. van der Spek & M. Kwak 1998 Honingbijen in natuurgebieden? – De Levende Natuur 99: 71-76.
Budrienė, A., E. Budrys & Z. Nevronitė 2004 Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: nesting cavity choice and niche overlap. – Latvijas Entomologs 41: 19-31.
Bunk, E., A. Sramkova & M. Ayasse 2010 The role of trail pheromones in host nest recognition of the social parasitic bumblebees *Bombus bohemicus* and *Bombus rupestris* (Hymenoptera: Apidae). – Chemoecology 20: 189-198.
Burger, F. & M. Herrmann 2003 Zur Taxonomie und Verbreitung von *Andrena distinguenda* Schenck, 1871 und *Andrena nitidula* Pérez, 1903 (Hymenoptera, Apidae). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 76: 137-151.
Burger, F., O. Winter & R. Winter 2001 Kommentierte Checkliste der Wildbienen Thüringens. – Checklisten Thüringer Insekten 9: 17-57.
Butler, C.G. 1965 Sex attraction in *Andrena flavipes* Panzer (Hymenoptera: Apidae) with some observations on nest-site restriction. – Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A 40 (4-6): 77-80.

Calle, L. 2004 De klimopbij in Zeeuws-Vlaanderen. – De Steltkluut 34 (2): 7-11.
Calle, L. & S. Dobbelaar 2004 De zwart-rosse zandbij in Braakman-Noord. – De Steltkluut, Terneuzen & Staatsbosbeheer, Middelburg.
Calle, L. & S. Dobbelaar 2007 De aantalontwikkelingen van een aggregatie grasbijen (*Andrena flavipes*). – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 25: 13-15.
Calle, L. & C. Jacobusse (red.) 2008 Bijen en wespen in Zeeland. – Stichting Het Zeeuwse Landschap, Wilhelminadorp.
Cameron, S.A. & M.C. Jost 1998 Mediators of dominance and reproductive success among queens in the cyclically polygynous Neotropical bumble bee *Bombus atratus* Franklin. – Insectes Sociaux 45: 135-149.
Cameron, S.A., H.M. Hines & P.H. Williams 2007 A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). – Biological Journal of the Linnean Society 91: 161-188.
Cameron, S.A., J.D. Lozier, J.P. Strange, J.B. Koch, N. Cordes, L.F. Solter & T.L. Griswold 2011 Patterns of widespread decline in North American bumble bees. – Proceedings of the National Academy of Sciences, januari 2011, doi: 10.1073/pnas.1014743108.
Cane, J.H. 1983 Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by kleptoparasitic *Nomada* bees (Hymenoptera: Apoidea). – Animal Behavior 31: 138-144.
Cane, J.H. 1987 Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). – Journal of the Kansas Entomological Society 60: 145-147.
Cane, J.H. 1991 Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): texture, moisture, cell depth and climate. – Journal of the Kansas Entomological Society 64: 406-413.
Cane, J.H. 2008 A native groud-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. – Apidologie 39: 315-323.
Cane, J.H. & J.A. Payne 1988 Foraging ecology of the bee *Habropada laboriosa* (Hymenoptera: Anthophoridae), an oligolege of blueberries (Ericaceae: Vaccinium) in the southeastern United States. – Annals of the Entomological Society of America 81: 419-427.
Cane, J.H. & S. Sipes 2006 Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. – In: N.M. Waser & J. Ollerton (red.), Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago: 99-122.
Cane, J.H. & J.O. Tengö 1981 Pheromonal cues direct mate-seeking behavior of male *Colletes cunicularius* (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of Chemical Ecology 7: 427-436.
Cane, J.H., G.C. Eickwort, F.R. Wesley & J. Spielholz 1983 Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. – American Midland Naturalist 110: 257-264.

Cardinal, S., J. Straka & B.N. Danforth 2010 Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism. – PNAS 107: 16207-16211.
Carré, S. & J.P. Py 1981 *Coelioxys rufocaudata* cleptoparasite de *Megachile rotundata*. – Apidologie 12: 303-317.
Carvell, C., P. Rothery, R.F. Pywell & M.S. Heard 2008 Effects of resource availability and social parasite invasion on field colonies of *Bombus terrestris*. – Ecological Entomology 33: 321-327.
Ceballos, G., J.M. Dusmet y Alonso & J. del Junco y Reyes 1956 Catalogo de los Himenopteros de España. – Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Madrid.
Cederberg, B. 2006a *Bombus cullumanus* - stäpphumla. – ArtDatabanken, SLU 2010-11-19.
Cederberg, B. 2006b *Bombus pomorum* - frukthumla. – ArtDatabanken, SLU 2010-02-16.
Cederberg, B. & L.A. Nilsson 2000 Sandbiet *Andrena flavipes* i Sverige (Hymenoptera: Andrenidae). – Entomologisk Tidskrift 121: 193-197.
Cederberg, B., B.G. Svensson, G. Bergström, M. Appelgren & I. Groth 1984 Male marking pheromones in north european cuckoo bumble bees, *Psithyrus* (Hymenoptera, Apidae). – Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, serie v: 161-166.
Celary, W. 1991 Review of the cuckoo bees of the genus *Sphecodes* Latr. (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) in Poland. – Polski Pismo Entomologiczne. 61: 1-20.
Celary, W. 2001 An interesting case of gynandromorphism in *Andrena helvola* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). – Folia Biologica, Krakow 49(3-4): 292-293.
Celary, W. 2006 Biology of the solitary ground-nesting bee *Melitta leporina* (Panzer, 1799) (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 79: 136-145.
Celary, W. & B. Wiśniowski 2002 *Megachile genalis* Morawitz 1880: A wild bee species (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) new for the Polish fauna. – Polskie Pismo Entomologiczne 71: 145-149.
Celary, W. & B. Wiśniowski 2003 Contribution to the bee fauna (Hymenoptera: Apoidea) of Poland. II. – Acta Zoologica Cracoviensia 46: 359-364.
Chambers, V.H. 1946 An examination of te pollenloads of *Andrena*: the species that visit fruit trees. – Journal of Animal Ecology 15: 9-21.
Chambers, V.H. 1949 The Hymenoptera Aculeata of Bedfordshire. – Transactions of the Society of British Entomology 9: 197-252.
Chambers, V.H. 1968 Pollen collected by species of *Andrena* (Hymenoptera: Apidae). – Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A 43: 155-160.
Chansigaud, J.1975 Étude du comportement d'*Andrena carantonica* Pérez au cours de la floraison des pommiers de la variété Golden Delicious. – Apidologie 6: 341-359.
Chapman, R.E., J. Wang & A.F.G. Bourke 2003 Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumblebee pollinators. – Molecular Ecology 12: 2801-2808.
Chinery, M. 2004 Thieme Nieuwe Insektengids. – Tirion, Baarn.
Chorein, A. 2007 Systématique et chorologie des Anthophorini (Hymenoptera: Apidae) de Belgique et du Nord de la France, avec une première analyse de leurs sécrétions volatiles. – Mémoire de fin d'études, Université de Mons-Hainaut, Mons.
Clauss, B. 1985 The status of the banded bee pirate, *Palarus latifrons*, as a honeybee predator in southern Africa. – In: Proceedings of the Third International Conference on Apiculture in Tropical Climates, Nairobi, Kenya, 5-9 November 1984. Hosted by the Government of Kenya. International Bee Research Association, London: 157-159.
Colla, S.R. M.C. Otterstatter, R.J. Gegear & J.D. Thomson 2006 Plight of the bumble bee: pathogen spillover from commercial to wild populations. – Biological Conservation 129: 461-467.
Cölln, K. & A. Jakubzik 2009 Bedeutung technisch überformter Landschaft für den Erhalt heimischer Biodiversität - Überlegungen am Beispiel der Stechimmen. – Dendrocopos 36: 115-133.
Cölln, K, A. Jakubzik & J. Esser 2005 Gegenwärtige Dynamik in der Fauna – Entwicklungstendenzen des Wildbienenbestandes (Hymenoptera: Apidae) der Eifelgemeinde Gönnersdorf. – Dendrocopos 32: 51-58.
Commissie voor Inventarisatie en Natuurbescherming 1992 Minimilieus van minifauna. Het belang van zeer kleine landschapselementen als leefgebied voor ongewervelde dieren. – Stichting Landelijk Overleg Natuur- en Landschapsbeheer, Utrecht.
Cooper, B.A. 1947 Bees in a fairy ring. – Entomologist's Monthly Magazine 83: 216.
Corbet, S.A. & P. Wilmer 1980 Pollination of the yellow passionfruit: nectar, pollen and carpenter bees. – Journal of Agricultural Science, Cambridge 95: 655-666.
Corbet, S.A., N.M. Saville, M. Fussell, O.E. Prŷs-Jones & D.M. Unwin 1995 The competition box: a graphical aid to forecasting pollinator performance. – Journal of Applied Ecology 32: 707-719.
Cornelissen, B. & A. Visser 2011 Concurrentie tussen honingbijen en wilde bijen (1). – Bijenhouden 5: 16-17.
Cornelissen, B., T. Blacquière & S. van der Steen 2010 Effectieve bestrijding van *Varroa*. – Plant Research International, Wageningen.
Cortopassi-Laurino, M., V.L. Imperatriz-Fonseca, D.W. Roubik, A. Dollin, T. Heard, I. Aguilar, G.C. Venturieri, C. Eardley & P. Nogueira-Neto 2006 Global meliponiculture: challenges and opportunities. – Apidologie 37: 275-292.
Crane, E. 1999 The world history of beekeeping and honey hunting. – Routledge, New York.
Cremers, J. 1937 [*Xylocopa violacea* in Museumtuin te Maastricht.] – In: Verslag van de vergadering op 5 mei 1937. Natuurhistorisch Maandblad 26: 55.
Cremers, J. 1938a [*Xylocopa violacea* in Museumtuin te Maastricht.] – In: Verslag der maandelijkse vergadering op 6 juli 1938. Natuurhistorisch Maandblad 27: 70.
Cremers, J. 1938b [*Xylocopa* en *Anthophora* te Maastricht.] – In: Verslag der maandelijkse vergadering op 2 november. Natuurhistorisch Maandblad 27: 111.
Crespi, B.J. 1992 Cannibalism and trophic eggs in subsocial and social insects. – In: B.J. Crespi (red.), Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa. Oxford University Press: 176-213.
Crittenden, A.N. 2011 The importance of honey consumption in human evolution. – Food and Foodways 19: 257-273.
Cumber, R.A. 1949a Larval specific characters and instars of English Bombidae. – Proceedings of the Royal Entomological Society of London, series A 24: 14-19.
Cumber, R.A. 1949b Humble-bee parasites and commensals found within a thirthy mile radius of London. – Proceedings of the Royal Entomological Society of London, series A 24: 119-127.
Cumber, R.A. 1953 Some aspects of the biology and ecology of bumble-bees bearing upon the yields of red-clover seed in New Zealand. – New Zealand Journal of Science and Technology B34 / 11: 227-240.
Cunard, S.J. & M.D. Breed 1998 Poststinging behavior of worker honey bees (Hymenoptera: Apidae). – Annals of the Entomological Society of America 91: 754-757.
Cuppen, J.G.M. & B. Drost 2005 Entomofauna van Texel. Verslag van de 159e zomerbijeenkomst te Den Hoorn. – Entomologische Berichten 65: 70-89.

Dafni, A. 1984 Deception, mimicry and parasitism in pollination. – Annual Review of Ecology and Systematics 15: 159-278.
Daly, H.V. 1966 Biological studies on *Ceratina dallatorreana*, an alien bee in California which reproduces by parthenogenesis (Hymenoptera: Apoidea). – Annals of the Entomological Society of America 59: 1138-1154.
Daly, H.V. 1973 Bees of the genus *Ceratina* in America north of Mexico (Hymenoptera: Apoidea). – University of California Publications in Entomology 74: 1-114.
Daly, H.V. 1983 Taxonomy and ecology of Ceratinini of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea). – Systematic Entomology 8: 29-62.
Daly, H.V., G.I. Stage & T. Brown 1967 Natural enemies of bees of the genus *Ceratina* (Hymenoptera: Apoidea). – Annals of the Entomological Society of America 60: 1273-1282.
Danforth, B.N. 1999a Emergence dynamics and bet hedging in a desert bee, *Perdita portalis*. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 266: 1985-1994.
Danforth, B.N. 1999b Phylogeny of the bee genus *Lasioglossum* (Hymenoptera: Halictidae) based on mitochondrial COI sequence data. – Systematic Entomology 24: 377-393.
Danforth, B.N. & G.O. Poinar Jr. 2011 Morphology, classification, and antiquity of *Melittosphex burmensis* (Apoidea: Melittosphecidae) and implications for early bee evolution. – Journal of Paleontology 85: 882-891.
Danforth, B., L. Conway & S. Ji 2003 Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera, Halictidae). – Systematic Biology 52: 23-36.
Danforth, B.N., J. Fang & S. Sipes 2006a Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. – Molecular Phylogenetics and Evolution 39: 358-372.
Danforth, B.N., S. Sipes, J. Fang & S.G. Brady 2006b The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103: 15118-15123.
Dathe, H.H. 1980 Die Arten der Gattung *Hylaeus* F. in Europa. – Mitteilungen aus dem zoologischen Museum in Berlin 56: 207-294.
Dathe, H.H., A. von der Heide & R. Witt 1996 Nachweis einer neuen Maskenbiene für Europa - *Hylaeus lepidulus* Cockerell, 1924 (Hy-

menoptera, Apidae). – Entomologische Nachrichten und Berichte 40: 157-163.
Dathe, H.H. & C. Saure 2000 Rote Liste und Artenliste der Bienen des Landes Brandenburg (Hymenoptera: Apidae). – Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg 9: 1-35.
Dawkins, R. 2006 The selfish gene. 30th anniversary edition. – Oxford University Press, Oxford.
De Jonghe, R. & P. Rasmont 1983 Kreuzungsexperiment mit Hummeln des Genus *Bombus* Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Apidae). – Phegea 11: 7-10.
Denters, T. 2006 De ecologische identiteit van de stad. – Landschap 23 (3): 127-132.
Diakonoff, A. 1937 De fauna van *Lipara* gallen. – Entomologische Berichten 9: 241-242.
Diemen, A. van & T. Peeters 2010 Bijengenera: hun etymologie en naamgevers 1. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 31: 32-37.
Diemen, A. van, H. Meuffels & T. Peeters 2010 Bijengenera: hun etymologie en naamgevers 2. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 1: 24-28.
Diestelhorst, O. & K. Lunau 2008 Beitrag zur Klärung des Artstatus von *Nomada goodeniana* (Kirby, 1802) und *Nomada succincta* Panzer, 1798 (Hymenoptera, Apidae). – Entomologie heute 20: 165-171.
Dijkstra, J.P. & M.M. Kwak 2007 A meta-analysis on the pollination service of the honey bee (*Apis mellifera* L.) for the Dutch flora. – Proceedings of Experimental and Applied Entomology, Nederlandse Entomologische Vereniging 18: 79-87.
Dingemans-Bakels, F.N. 1972 The pollen-collecting activities of some andrenid bees. – Zoölogische Mededelingen 47: 465-467.
Dobson, H.E.M. & Y.-S. Peng 1997 Digestion of pollen components by larvae of the flower-specialist bee *Chelostoma florisomne* (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of Insect Physiology 43: 89-100.
Doing, H. 1988 Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. – Stichting Publicatiefonds Duinen, Leiden.
Dorn, M. & D. Weber 1988 Die Luzerne-Blattschneiderbiene. – Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.
Dornhaus, A. & L. Chittka 1999 Evolutionary origins of bee dances. – Nature 401: 38.
Dornhaus, A. & L. Chittka 2001 Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. – Behavioural Ecology and Sociobioly 50: 570-576.
Dornhaus, A. & L. Chittka 2004 Why do honeybees dance? – Behavioural Ecology and Sociobiology 55: 395-401.
Doronin, M. 1996 The hosts of some cuckoo wasps (*Hymenoptera*, *Chrysididae*) in Latvia. – Latvijas Entomologs 35: 17-19.
Doroshina, L. 1989 [Adaptive features of *Mellitobia acasta* (Chalcidoidea, Eulophidae) - solitary bees parasite.] – Zoologicheskii Zhurnal 68: 75-80. [In Russisch.]
Doroshina, L. 1990 [Protection from chalcids and optimization of nesting conditions for bees (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae).] – Zoologicheskii Zhurnal 69: 55-59. [In Russisch.]
Dötterl, S. 2006 *Lysimachia-Macropis-Epeoloides*: chemische Kommunikation bei der Interaktion zwischen Blütenpflanze-Biene-Kukucksbiene. – In: T. Osten (red.), Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart (6.-8.10.2006). Arbeitskreis Hymenoptera der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie: 1-58.
Dötterl, S. & I. Schäffler 2007 Flower scent of floral oil-producing *Lysimachia punctata* as attractant for the oil-bee *Macropis fulvipes*. – Journal of Chemical Ecology 33: 441-445.
Dötterl, S. & N.J. Vereecken 2010 The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. – Canadian Journal of Zoology 88: 668-697.
Dowton, M., S.L. Cameron, J.I. Dowavic, A.D. Austin & M.F. Whiting 2009 Characterization of 67 mitochondrial tRNA gene rearrangements in the Hymenoptera suggests that mitochondrial tRNA gene position is selectively neutral. – Molecular Biology and Evolution 26: 1607-1617.
Drescher, W. 1969 Die Flugaktivität von Drohnen der Rasse *Apis mellifera carnica* L. und *Apis mellifera ligustica* L. in Abhängigkeit von Lebensalter und Witterung. – Zeitschrift für Bienenforschung 9: 390-409.
Droege, S. 2008 North American (north of Mexico) introduced and alien bee species. – www.nbii.gov/images/uploaded/152986_1217253816461_NAm_Introduced_and_Alien_Bee_Species_Jul2008.pdf. [Geraadpleegd januari 2009.]
Dubitzky, A. 2005 Studies in phylogeny and biosystematics of bees: The bee genus *Andrena* (Andrenidae) and the tribe Anthophorini (Apidae) (Insecta: Hymenoptera: Apoidea). – Proefschrift Ludwig-Maximilians-Universität München. http://edoc.ub.uni-muenchen.de/5452/1/Dubitzky_Andreas.pdf.
Duchateau, M.J. & P. van Leeuwen 1990 Early sex determination in larvae of *Bombus terrestris*. – Insectes Sociaux 37: 232-235.
Duchateau, M.J. & H.H.W. Velthuis 1988 Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies. – Behaviour 107: 186-207.
Duchateau, M.J., H.H.W. Velthuis & J.J. Boomsma 2004 Sex ratio variation in the bumblebee *Bombus terrestris*. – Behavioral Ecology 15: 71-82.
Dufour, L. & E. Perris 1940 Mémoire sur les insectes hyménoptères qui nichent dans l'intérieur des tiges sèches dans la ronce. – Annales de la Société Entomologique de France 9: 3-51.
Duinen, G.J. van, R. Bobbink, C. van Dam, H. Esselink, R. Hendriks, M. Klein, A. Kooijman, J. Roelofs & H. Siebel (red.) 2004 Duurzaam natuurherstel voor behoud van biodiversiteit. 15 jaar herstelmaatregelen in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur. – Rapport EC-LNV nr.2004/305. Expertisecentrum LNV, Ede.
Dyer, F.C. 2002 The biology of the dance language. – Annual Review of Entomology 47: 917-947.
Dylewska, M. 1987 Die Gattung *Andrena* Fabricius (Andrenidae, Apoidea) in Nord- und Mitteleuropa. – Acta Zoologica Cracoviensia 30: 359-708.

Eardley, C. 2009 First record of the tribe Biastini from the Afrotropical region (Hymenoptera: Apidae). – Zootaxa 2264: 65-68.
Eardley, C.D. & D.J. Brothers 1997 Phylogeny of the Ammobatini and revision of the Afrotropical genera (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae). – Journal of Hymenoptera Research 6: 353-418.
Ebmer, A.W. 1969 Die Bienen des Genus *Halictus* Latreille im Grossraum Linz (Hymenoptera, Apidae). – Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1969: 133-183.
Ebmer, A.W. 1970 Die Bienen des Genus *Halictus* Latreille im Grossraum Linz (Hymenoptera, Apidae). – Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1970: 19-82.
Ebmer, A.W. 1971 Die Bienen des Genus *Halictus* Latreille im Grossraum Linz (Hymenoptera, Apidae). – Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1971: 63-156.
Ebmer, A.W. 1974 Von Linné bis Fabricius beschriebene westpaläarktische Arten der Genera *Halictus* und *Lasioglossum* (Halictidae, Apoidea). – Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 23: 111-127.
Ebmer, A.W. 1975 Neue Westpaläarktische Halictidae (Halictinae, Apoidea). Teil III. – Linzer biologische Beiträge 7: 41-118.
Ebmer, A.W. 1976 *Halictus* und *Lasioglossum* aus Marokko. – Linzer biologische Beiträge 8: 205-266.
Ebmer, A.W. 1984 Die westpaläarktischen Arten der Gattung *Dufourea* Lepeletier 1841 mit illustrierten Bestimmungstabellen (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae: Dufoureinae). – Senckenbergiana Biologica 64: 313-379.
Ebmer A.W. 1987 Die Europäischen Arten der Gattungen *Halictus* Latreille 1804 und *Lasioglossum* Curtis 1833 mit illustrierten Bestimmungstabellen. 2. Die Untergattung *Seladonia* Robertson 1918. – Senckenbergiana Biologica 68: 323-375.
Ebmer, A.W. 1988 Kritische Liste der nicht-parasitischen Halictidae Österreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta:Apoidea:Halictidae). – Linzer biologische Beiträge 20: 527-711.
Ebmer, A.W. 1993 Die Bienengattung *Rophites* Spinola 1808 - Erster Nachtrag. v Linzer biologische Beiträge 25: 3-14.
Ebmer, A.W. 1999 Die Datierung von Adolf Schenks 'Beschreibung der Nassauischen Bienen, zweiter Nachtrag' (Insecta, Hymenoptera, Apoidea). – Senckenbergiana biologica 78: 219-224.
Ebmer, A.W. 2000 Asiatische Halictidae 9. Die Artengruppe des *Lasioglossum pauperatum* (Insecta: Hymenoptera: Apoïdea: Halictidae: Halictinae). – Linzer Biologische Beiträge 32: 399-453.
Ebmer, A.W. 2001 Hymenopterologische Notizen aus Österreich - 14 (Insecta: Hymenoptera: Apoidea). – Linzer biologische Beiträge 33: 435-460.
Ebmer, A.W. 2011 Holarktische Bienenarten - autochthon, eingeführt, eingeschleppt. – Linzer biologische Beiträge 43: 5-83.
Ebmer, A.W. & K.H. Schwammberger 1986 Die Bienengattung *Rophites* Spinola, 1808 (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae: Dufoureinae). Illustrierte Bestimmungstabellen. – Senckenbergiana Biologica 66: 271-304.
Edwards, R. (red.) 1997 Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 1. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Edwards, R. (red.) 1998 Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 2. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Edwards, M. 2009 *Andrena varians* Kirby, 1802 [Apidae: Andreninae]: 27. – In: G.A. Collins (red.), Species profiles. BWARS Newsletter, Spring 2009: 22-42.

Edwards, R. & G. Broad (red.) 2006 Provisional atlas of the Aculeate Hymenoptera of Britain and Ierland. Part 6. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Edwards, M. & M. Jenner 2005 Field guide to the bumblebees of Great Brittain & Ireland. – Ocelli Ltd, Eastbourne.
Edwards, R. & H. Roy (red.) 2009 Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 7. – Biological Records Centre, Wallingford.
Edwards, R. & M.G. Telfer (red.) 2001 Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 3. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Edwards, R. & M.G. Telfer (red.) 2002 Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 4. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Eickwort, G.C. 1970 *Hoplitis anthocopoides*, a European mason bee established in New York State (Hymenoptera: Megachilidae). – Psyche 77: 190-201.
Eickwort, G.C. 1973 Biology of the European mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) in New York State. – Search (Cornell University Agricultural Experiment Station, Ithaca) 3 (2): 1-31.
Eickwort, G.C. 1977 Male territorial behaviour in the mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae). – Animal Behavior 25: 542-554.
Eickwort, G.C. 1980 Two European species of *Chelostoma* established in New York State (Hymenoptera: Megachilidae). – Psyche 87: 315-323.
Eickwort, G.C. 1994 Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. – In: M.A. Houck (red.), Mites: ecological & evolutionary analyses of life-history patterns. Chapman & Hall, London: 218-251.
Eickwort, G.C., P.F. Kukuk & F.R. Wesley 1986 The nesting biology of *Dufourea novaeangliae* (Hymenoptera: Halictidae) and the systematic position of the Dufoureinae based on behavior and development. – Journal of the Kansas Entomological Society 59:103-120.
Elfving, R. 1951 Die Gattung *Prosopis* Fabr. (Hym., Apidae) in Finnland. – Notulae Entomologicae 31: 67-92.
Elliott, D.K. & J.D. Nations 1998 Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota Formation, northeastern Arizona. – Ichnos 5: 243-253.
Ellis, W.N. & A.C. Ellis-Adam 1993a Fossil brood cells of solitary bees on Fuerteventura and Lanzarote, Canary Islands (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologische Berichten 53: 161-173.
Ellis, W.N. & A.C. Ellis-Adam 1993b To make a meadow it takes a clover and a bee: the entomophilous flora of N.W. Europe and its insects. – Bijdragen tot de Dierkunde 63: 193-220.
Else, G.R. 1995 The distribution and habits of the small carpenter bee *Ceratina cyanea* (Kirby, 1802) (Hymenoptera: Apidae) in Britain. – British Journal of Entomology and Natural History 8: 1-6.
Else, G.R. 1997a Map 54: *Osmia uncinata*. – In: R. Edwards (red.), Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland, part 1. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Else, G.R. 1997b Map 55: *Osmia xanthomelana*. – In: R. Edwards (red.), Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland, part 1. Bees, Wasps and Ants Recording Society. – Biological Records Centre, Huntingdon.
Else, G.R. 2008 *Andrena trimmerana* (Kirby, 1802) (Apidae: Andreninae) – BWARS Newsletter, Autumn 2008: 38.
Emeis, W. 1955 Auffällig gehäuftes Auftreten der Erdbiene *Andrena thoracica* F. im Dünengebiet der Nordseeinsel Amrum (Hym. Apid.). – Bonner zoologische Beiträge 6: 212-219.
Emeis, W. 1964 Beobachtungen über den Rückgang häufiger Bienenarten in Schleswig-Holstein. – Faunistische Mitteilungen aus Norddeutschland 2: 152-154.
Endres, J. 1998 Zur Überlebungsstrategie solitair lebende Bienen (Hymenoptera: Apoidea) ausgewählte der Rote Mauerbienens (*Osmia rufa*). – PB Thesis, Göttingen.
Engel, M.S. 1998 Fossil honey bees and evolution in the genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae). – Apidologie 29: 265-281.
Engel, M.S. 1999 The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; *Apis*). – Journal of Hymenoptera Research 8: 165-196.
Engel, M.S. 2000 A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). – American Museum Novitates 3296: 1-11.
Engel, M.S. 2001a Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: insights from an unexpected Eocene diversity. – Proceedings of the National Academy of Sciences 98: 1661-1664.
Engel, M.S. 2001b A monograph of the baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). – Bulletin of the American Museum of Natural History 259: 1-192.
Engel, M.S. 2002 Halictine bees from the Eocene-Oligocene boundary of Florissant, Colorado (Hymenoptera: Halictidae). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 225: 251-273.
Engel, M.S. 2005 Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea). – American Museum Novitates 3476: 1-33.
Engel, M.S. 2006a A new genus of minute ammobatine bees (Hymenoptera: Apidae). – Acta Entomologica Slovenica 14: 113-121.
Engel, M.S. 2006b A giant honey bee from the middle Miocene of Japan (Hymenoptera: Apidae). – American Museum Novitates 3504: 1-12.
Engel, M.S. 2009 Two new species of *Ammobates* from the Arabian Peninsula and Egypt (Hymenoptera: Apidae). – Transactions of the Kansas Academy of Science 112: 191-197.
Engel, M.S. 2010 Systematic melittology: where to from here? – Systematic Entomology 36: 2-15.
Engel, M.S. & D.B. Baker 2006 A new species of *Tetralonia* (*Thygatina*) from India, with notes on the oriental fauna (Hymenoptera: Apidae). – American Museum Novitates 3527: 1-9.
Engel, M.S. & D. Grimaldi 2005 Evolution of the insects. – Cambridge University Press.
Engel, M.S. & E. Peñalver 2006 A miocene halictine bee from Rubielos de Mora Basin, Spain (Hymenoptera: Halictidae). – American Museum Novitates 3503: 1-10.
Engel, M.S., I.A. Hinojosa-Diaz & A.P. Rasnitsyn 2009 A honey bee from the Miocene of Nevada and the biogegraphy of *Apis* (Hymenoptera: Apidae: Apini). – Proceedings of the California Academy of Sciences, 4th series 60: 23-38.
Enock, F. 1900 [*Stelis aterrima*, parasiet in de nesten van *Osmia fulviventris*]. – The Entomologist 33: 134.
Enslin, E. 1920 Beitrag zur Biologie der *Osmia xanthomelana* K. (*fuciformis* Latr.). – Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 16: 127-132.
Enslin, E. 1921 Beiträge zur Kenntnis der Hymenopteren. 1. Biologie von *Rhophites canus* Evers. 2. Nistweise von *Discoelius zonalis* Panz. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1921: 59-64.
Enslin, E. 1922 Über Bienen und Wespen aus Nordbayern. – Archiv für Naturgeschichte 88: 233-248.
Enslin, E. 1925 Beiträge zur Kenntnis der Hymenopteren IV. 7. Die *Rubus*-bewohnenden Osmien Deutschlands. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1925: 177-210.
Enslin, E. 1933 Die Bewohner der Brombeerstengel. – Entomologische Jahrbücher 42: 134-148.
Erler, S. & H.M.G. Lattorff 2010 The degree of parasitism of the bumblebee (*Bombus terrestris*) by cuckoo bumblebees (*Bombus* (*Psithyrus*) *vestalis*). – Insectes Sociaux 57: 371-377.
Erteld, C. 1998 Untersuchungen zur Wildbienenfauna der Döberitzer Heide, Lebensgemeinschaft an einem *Andrena-vaga*-Nistplatz und Einnischung von *Anthophora bimaculata*, *Dasypoda hirtipes* und *Halictus sexcinctus* (Hymenoptera: Apidae). – Inaugural-Dissertation.
Esser, J. 2005 Die Seidenbiene *Colletes daviesanus* Smith 1846. – Proefschrift Universität Köln.
Esser, J., M. Fuhrmann & C. Venne 2010 Rote Liste und Gesamtartenliste der Wildbienen und Wespen (Hymenoptera: Apidae, Crabronidae, Sphecidae, Ampulicidae, Pompilidae, Vespidae, Tiphiidae, Sapygidae, Mutillidae, Chrysididae) Nordrhein-Westfalens. 1. Fassung, Stand November 2009. – Ampulex 2: 5-60.
Evans, H.E. 1984 Insect biology. A textbook of entomology. – Addison Wesley, Reading, Massachusetts.
Evertz, S. 1993 Untersuchungen zur interspezifischen Konkurrenz zwischen Honingbienen (*Apis mellifera* L.) und solitären Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). – Proefschrift RWTH Aachen, Shaker-Verlag.
Eyndhoven, G. L. van 1941 lets over het voorkomen van mijten op houtbijen. – Entomologische Berichten 10: 324-331.

Fabre, J.H. 1915 Bramble-bees and others. Dodd, Mead & Co, New York.
Fain, A., J.-Y. Baugnée & F. Hidvegi 1992 Acariens phorétiques ou parasites récolté sur des Hyménoptères et un Homoptère dans la région de Treignes, en Belgique. – Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'entomologie 128: 335-338.
Fauna Europaea 2011 Fauna Europaea version 2.4. – www.faunaeur.org.
Feitz, F., N. Schneider & A. Pauly 2003 Hyménoptères Apocrites nouveaux ou intéressants pour la faune luxembourgeoise (Hymenoptera, Apocrita). – Bulletin de la Société des naturalistes Luxembourgeois 104: 79-88.
Feitz, F., R. Gloden, E. Melchior & N. Schneider 2006 Wespen und Wildbienen des Naturschutzgebiets 'Baggerweieren' im 'Haff Réimich' Luxemburg (Insecta, Hymenoptera, Aculeata). – Bulletin de la Société des naturalistes Luxembourgeois 106: 75-99.

Fellendorf, M., C. Mohra & R.J. Paxton 2004 Devasting effects of river flooding to the ground-nesting bee, *Andrena vaga* (Hymenoptera: Andrenidae), and its associated fauna. – Journal of Insect Conservation 8: 311-322.
Field, J. 1992 Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. – Biological Review 67: 79-126.
Field, J. 1996 Patterns of provisioning and iteroparity in a solitary halictine bee, *Lasioglossum (Evylaeus) fratellum* (Pérez), with notes on *L. (E.) calceatum* (Scop.) and *L. (E.) villosulum* (K.). – Insectes Sociaux 43: 167-182.
Fischer, R.M. 1987 Queen-worker conflict and social parasitism in bumble bees (Hymenoptera: Apidae). – Animal Behaviour 35: 1026-1036.
Fischer, R.M. 1988 Observations on the behaviours of three European cuckoo bumble bee species (*Psithyrus*). – Insectes Sociaux 35: 341-354.
Fisher, R.A. 1930 The genetical theory of natural selection. – Clarendon Press, Oxford.
Flückiger, P.F. 1999 Der Beitrag von Waldrandstrukturen zur regionalen Biodiversität. – Dissertatie Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel.
Foster, R.L. 1992 Nestmate recognition as an inbreeding avoidance mechanism in bumble bees (Hymenoptera: Apidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 65: 238-243.
Fraberger, R.J. 2005 Bionomie der Sandbiene *Andrena danuvia* Stoeckhert 1950 (Hymenoptera, Andrenidae) und aktuelle Vorkommen in Wien. – Linzer biologische Beiträge 37: 1481-1499.
Frankie, G.W., S.B. Vinson & R.E. Coville 1980 Territorial behavior of *Centris adani* and its reproductive function in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Anthophoridae). – Journal of the Kansas Entomological Society 3: 837-857.
Frankie, G.W., S.B. Vinson, R.W. Thorp, M.A. Rizzardi, M. Tomkins & L.E. Newstrom-Lloyd 2002 Monitoring: an essential tool in bee ecology and conservation. – In: P.G. Kevan & V.L. Imperatriz-Fonseca (red.), Pollinating bees. - The conservation link between agriculture and nature. Ministry of Environment, Brasilia: 187-198
Franzén, M. & S.G. Nilsson 2004 Väddsandbiets *Andrena hattorfiana* och andra hotade vildbins (Hymenoptera, Apoidea) landskapsutnyttjande i Stenbrohult, Linnés hembygd. – Entomologisk Tidskrift 125: 1-10.
Free, J.B. 1993 Insect pollination of crops. – Academic Press Limited, London.
Frehn, E. & K.-H. Schwammberger 2001 Social parasitism of *Psithyrus vestalis* in free-foraging colonies of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). – Entomologia Generalis 25: 103-105.
Freundt, R. 2007 *Halictus scabiosae* (ROSSI 1790) am Niederrhein (Hymenoptera: Apidae). – Bembix 24: 7.
Friese, H. 1882. Beitrag zur biologie der *Andrena pratensis* Nyl. – Entomologische Nachrichten 8: 317-319.
Friese, H. 1888 Die Schmarotzerbienen und ihre Wirthe. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 3: 847-870.
Friese, H. 1895 Osmienstudien III. – Entomologische Nachrichten 21: 131-136.
Friese, H. 1921 Ein lehrreiches Nest von *Andrena* (Sandbiene)? *labialis* K. (Hym.). – Zeitschrift für Wissenschaftliche Insektenbiologie 16: 201-202.
Friese, H. 1923 Die europäischen Bienen (Apidae): das leben und wirken unserer Blumenwespen: eine Darstellung der Lebensweise unserer wilden wie gesellig lebenden Biene nach eigene Untersuchungen für Naturfreunde, Lehrer und Zoologien. – Walter de Gruyter, Berlin.
Frisch, K. von 1967 The dance language and orientation of bees. – Harvard University Press, Cambridge.
Frommer, U. 2007 Ergänzungen zur Bienenfauna (Hymenoptera, Apidae) im mittleren Hessen mit Anmerkungen zur Ausbreitung der Sandbienen *Andrena lagopus* (Latr.). – Hessische Faunistische Briefe 26 (2): 17-50.
Frommer, U. 2008 Grundlagen der Ausbreitung und aktuellen nördlichen Verbreitung der Efeu-Seidenbiene *Colletes hederae* Schmidt & Westrich, 1993 in Deutschland (Hymenoptera: Apidae). – Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins 33: 59-74.
Frommer, U. & H.-J. Flügel 2005 Zur Ausbreitung der Furchenbiene *Halictus scabiosae* (Rossi, 1790) in Mitteleuropa unter besonderer Berücksichtigung der Situation in Hessen. – Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins 30: 51-79.
Frommer, U. & S. Tischendorf 2006 Die Stechimmenfauna (Hymenoptera, Aculeata) ausgewählter Kalkmagerrasen im Schlüchterner Becken (Hessen) mit Angaben zur nördlichen Arealgrenze und 5 Verbreitungskarten. – Beiträge zur Naturkunde in Osthessen 43: 83-104.
Fründ, J., K.E. Linsenmair & N. Blüthgen 2010 Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. – Oikos 119: 1581-1590.
Gallai, N., J.-M. Salles, J. Settele & B.E. Vaissière 2009 Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. – Ecological Economics 68: 810-821.
Gammans, N. 2011 The short-haired bumblebee reintroduction project 2009-2011. – http://hymettus.org.uk/downloads/B_subterraneus_Project_report_2011.pdf.
Garibaldi, L.A., I. Steffan-Dewenter, C. Kremen, J.M. Morales, R. Bommarco, S.A. Cunningham, L.G. Carvalheiro, N.P. Chacoff, J.H. Dudenhoffer, S.S. Greenleaf, A. Holzschuh, R. Isaacs, K. Krewenka, Y. Mandelik, M.M. Mayfield, L.A. Morandin, S.G. Potts, T.H. Ricketts, H. Szentgyorgyi, B.F. Viana, C. Westphal, R. Winfree & A.M. Klein 2011 Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. – Ecology Letters 14: 1062-1072.
Garnery, L., J.M. Cornuet & M. Solignac 1992 Evolutionary history on the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. – Molecular Evolution 1: 145-154.
Gary, N.E. 1962 Chemical mating attractants in the queen honey bee. – Science 136: 773-774.
Gathmann, A. & T. Tscharntke 1999 Landschafts-Bewertung mit Bienen und Wespen in Nisthilfen: Artenspektrum, Interaktionen und Bestimmungschlüssel. – Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 73: 277-305.
Gathmann, A. & T. Tscharntke 2002 Foraging ranges of solitary bees. – Journal of Animal Ecology 71: 757-764.
Gathmann, A., H.-J. Greiler & T. Tscharntke 1994 Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. – Oecologia 98: 8-14.
Gauld, I. & B. Bolton (red.) 1988 The Hymenoptera. – Oxford University Press, Oxford.
Gawleta, N., Y. Zimmermann & T. Eltz 2005 Repellent foraging scent recognition across bee families. – Apidologie 36: 325-330.
Gebhardt, M. & G. Röhr 1987 Zur Bionomie der Sandbienen *Andrena clarkella* (Kirby), *A. cineraria* (L), *A. fuscipes* (Kirby) und ihrer Kuckucksbienen (Hymenoptera: Apoidea). – Drosera 1987: 89-114.
Genersch, E., C. Yue, I. Fries, J.R. de Miranda 2006 Detection of deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. – Journal of Invertebrate Pathology 91: 61-63.
Genise, J.F. 2000 The ichnofamily Celliformidae for *Celliforma* and allied ichnogenera. – Ichnos 7: 267-282.
Genise, J.F. & T.M. Bown 1996 *Uruguay* Roselli 1938 and *Roselichnus*, n. ichnogenus: two ichnogenera for clusters of fossil bee cells. – Ichnos 4: 199-217.
Genise, J.F. & N. Edwards 2003 Ichnotaxanomy, origin, and paleoenvironment of Quaternary insect cells from Fuerteventura, Canary Islands, Spain. – Journal of the Kansas Entomological Society 76: 320-327.
Genise, J.F. & M. Verde 2000 Corimbatichnus fernandezi: a cluster of fossil bee cells from the late Cretaceous-Early Tertiary of Uruguay. – Ichnos 7: 115-125.
Genise, J.F., J.C. Sciutto, J.H. Laza, M.G. González & E. Bellosi 2002 Fossil bee nests, coleopteran pupal chambers and tuffaceous paleosols from the Late Cretaceous Laguna Palacios Formation, Central Patagonia (Argentina). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 177: 215-235.
Gerling, D., H.H.W. Velthuis & A. Hefetz 1989 Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. – Annual Review of Entomology 34: 163-190.
Geurts, R. 1949 Verslag van de maandvergadering op 7 september 1949. – Natuurhistorisch Maandblad 38: 83-84.
Geurts, R. 1950 Aantekeningen over bijen en wespen in Midden-Limburg I. – Natuurhistorisch Maandblad 39: 105-107.
Gilbert, F., S. Azmeh, C. Barnard, J. Behnke, S.A. Collins, J. Hurst, D. Shuker & The behavioural ecology field course 2001 Individually recognizable scent marks on flowers made by a solitary bee. – Animal Behaviour 61: 217-229.
Giovanetti, M., F. Andrietti, A. Martinoli & F. Rigato 1999 Evidence of entrance sharing and subterranean connections in *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae).– Journal of Insect Behavior 12: 423-431.
Giovanetti, M., E. Scamoni & F. Andrietti 2003 The multi-entrance system in an aggregation of *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae). – Ethology, Ecology and Evolution 15: 1-18.
Gladis, T. 1991 Haltung der Roten Mauerbiene im Tierpark Berlin. – Zoologische Garten 3: 161-171.
Goff, G. Le 1997 Notes sur la nidification dans la Ferule d'Apoides Anthophoridae et Megachilidae du Roussillon (Hymenoptera, Apoidea). Deuxieme partie. - L'Entomologiste 53: 259-269.
Goff, G. le 2001 Nidification d'*Hoplitis* (Alcidamea) *claviventris* Thomson; *Stelis ornatula* Klug parasite confirmé d'*H. claviventris*.

(Apoidea - Megachilidae - Megachilinae). – L'Entomologiste 57: 81-83.
Goff, G. le 2003 Une nidification verticale d'*Heriades truncorum* Linnaeus (Hymenoptera; Apoidea; Megachilidae; Osmiini) (Nouvel hôte pour *Chrysis ignita* L.). – L'Entomologiste 59: 201-207.
Gogala, A. 1999 Bee Fauna of Slovenia: Checklist of species (Hymenoptera: Apoidea). – Scopolia 42: 1-79.
Goka, K., K. Okabe, M. Yoneda & S. Niwa 2001 Bumblebee commercialization will cause worldwide migration of parasitic mites. – Molecular Ecology 10: 2095-2099.
Gokcezade, J.F., B.-A. Gereben-Krenn, J. Neumayer & H.W. Krenn 2010 Feldbestimmungsschlüssel für die Hummeln Österreichs, Deutschlands und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). – Linzer biologische Beiträge 42: 5-42.
Goloebnitsjaja, L.B. & P.G. Moskalenko 1991 Osobennosti biologii ptsjeli *Halictus zonulus* Smith (Hymenoptera, Halictidae). – Entomologicheskoe Obozreniye 70: 361-366.
Gonzalez, V.H. 2008 Phylogeny and classification of the bee tribe megachilini (Hymenoptera: Apoidea, Megachilidae), with emphasis on the genus *Megachile*. – Proefschrift, University of Kansas.
Gonzalez, V.H., T. Griswold, C.J. Praz & B.N. Danforth 2012 Phylogeny of the bee family Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea) based on adult morphology. – Systematic Entomology 37: 261-286.
Goodman, L. 2003 Form and Function in the Honey Bee. – International Bee Research Association.
Gould, J.L. & C.G. Gould 1992 De honingbij. Een samenleving van kleine giganten. – Natuur en Techniek, Maastricht / Brussel.
Goulson, D. 2003 Bumblebees. Their behaviour and ecology. – Oxford University Press.
Goulson, D. 2010 Bumblebees. Their behaviour and ecology. – Oxford University Press. [herziene editie.]
Goulson, D., G.C. Lye & B. Darvill 2008 Decline and conservation of bumblebees. – Annual Review of Entomology 53: 191-2008.
Goverde, M., B. Baur, A. Erhardt 2002 Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behavior: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grassland. – Biological Conservation 104: 293-299.
Graenicher, S. 1927 On the biology of the parasitic bees of the genus *Coelioxys* (Hymen., Megachilidae). – Entomological News 38: 231-235, 273-276.
Grandi, G. 1934 Contributi alla conoscenza delgi imenotteri melliferi predatori xiii. – Bollettino del Laboratorio di entomologia del Istituto superiore Agrario di Bologna 7: 1-144.
Grandi, G. 1954 Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati XXVI. – Bolletino dell'Instituto di Entomologia della Università di Bologna 20: 81-255.
Grandi, G. 1961 Studi di un entomologo sugli Imenotteri superiori. – Bolletino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna 25: 1-659.
Gravendeel, B. 2008 Fossiele bestuiver dateert orchideeënfamilie. – Entomologische Berichten 68: 42-44.
Greenberg, L. 1982 Year-round culturing and productivity of a sweat bee, *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 55: 13-22.
Greenleaf S.S. & C. Kremen 2006 Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103: 13890-13895.
Greenleaf, S.S., N.M. Williams, R. Winfree & C. Kremen 2007 Bee foraging ranges and their relationship to body size. – Oecologia 153: 589-96.
Gries, M. & N. Koeniger 1996 Straight forward to the queen: pursuing honeybee drones (*Apis mellifera* L.) adjust their body axis to the direction of the queen. – Journal of Comparative Physiology A 179: 539-544.
Grimaldi, D. 1999 The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. – Annals of the Missouri Botanical Garden 86: 373-406.
Grissell, E.E. 2007 Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with bees (Apoidea), with a list of chalcidoid bee parasitoids. – Journal of Hymenoptera Research 16: 234-265.
Groot, W. de 1971 Waarnemingen aan Hymenoptera-nesten. – Entomologische Berichten 31: 168-175.
Groot, W. de 1974 De biologie van de Rode metselbij. – Natura 71: 50-54.
Grozdanić, S. 1966 Nouvelles recherches concernant certaines especes du genre *Halictus* (Hymenoptera). – Zbornik radova Instituta biologia Istrazivanja 10 (15): 1-29.
Grünwaldt, W. 1979 Die Postglaziale Beziedlung Mitteleuropas durch die Bienengattung *Andrena* F. (Hymenoptera, Apoidea). – Verhandlungen des VII Internationalen Symposium Entomofaunistik Mitteleuropas, Leningrad (1977): 206-208.
Grünwaldt, W. & E. Grünwaldt 1939 Zur Verbreitung und Ökologie von *Andrena fulvago* Chr. (Hym. Apid.). – Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga 63: 97-98.
Guichard, K.M. 1974 *Colletes halophilus* Verhoeff (Hym. Apidae) and its *Epeolus* parasite at Swanscombe in Kent, with a key to the British species of *Colletes* Latreille. – Entomologist's Gazette 25: 195-199.
Guldenmond, J., J. Pijfers & E. den Belder 2007 De betekenis van agrarisch natuurbeheer voor bijen en wespen op een melkveebedrijf in de Graafschap. – Entomologische Berichten 67: 198-203.
Günter, R. 1997 Beobachtungen zur Mohnbiene (*Osmia papaveris*). – Bembix 8 (23): 22-30.
Gurr, L. 1957 Bumble bee species present in the South Island of New Zealand. – New Zealand Journal of Science and Technology (A) 38: 997-1001.
Gusenleitner, F. 1983 Nestanlagen von *Andrena fulva* (Müller, 1776) im Stadtzentrum von Linz. – Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 29: 129-141.
Gusenleitner, F. & M. Schwarz 2002 Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Ergänzungen zu paläarktischen Arten (Hymenoptera, Apidae, Andreninae, Andrena). Entomofauna, Supplement 12: 1-1280.
Gusenleitner, F., M. Schwarz, J.S. Ascher & E. Scheuchl 2005 Korrekturen und Nachträge zu Gusenleitner & Schwarz (2002): 'Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Ergänzungen zu paläarktischen Arten (Hymenoptera, Apidae, Andreninae, *Andrena*)'. – Entomofauna 26: 437-472.

Haan, J.H.H. de 1949 De Blauwe houtbij, *Xylocopa violacea* (L.) Latr. – Natuurhistorisch Maandblad 38: 12-17.
Haan, J.H.H. de 1952 De blauwe houtbij, *Xylocopa violacea* (L.) Latr. 'inheems' te Weert. – Natuurhistorisch Maandblad 41: 97-102.
Haas, A. 1949 Gesetzmässiges Flugverhalten der Männchen von *Psithyrus silvestris* Lep. und einiger solitärer Apiden. – Zeitschrift für Vergleichende Physiologie 31: 671-683.
Haas, A. 1960 Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden. – Zeitschrift für Tierpsychologie 17: 402-416.
Haas, A. 1967 Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm der Hummeln (*Bombus*) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*). 1. Teil. – Zeitschrift für Tierpsychologie 24: 257-277.
Hachfeld, G. 1926 Zur Biologie der *Trachusa byssina* Pz. (Hym., Apid., Megach.). – Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 21: 63-84.
Hachfeld, G. 1928 Über die Biologie und Metamorphose einer bei *Trachusa serratulae* Pz. schmarotzenden Meloide. – Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 23: 177-190.
Haeseler, V. 1970 Zur Wirtswahl des *Psithyrus rupestris* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae). – Faunistisch Ökologische Mitteilungen 3: 296-298.
Haeseler, V. 1974 Markierungsergebnisse und Beobachtungen an Völkern (insbesondere jungen Königinnen) von *Bombus terrestris* L. (Hym. Apidae) in Schleswig-Holstein (BRD). – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 101: 397-416.
Haeseler, V. 1976 Zur Aculeatenfauna der Nordfriesischen Insel Amrum (Hymenoptera). – Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein 46: 59-78.
Haeseler, V. 1977 Für die Bundesrepublik Deutschland neue und seltene Hautflügler (Hymenoptera Aculeata). – Drosera 1977: 21-28.
Haeseler, V. 1978 Zur Fauna der aculeaten Hymenopteren der Nordseeinsel Mellum. Ein Beitrag zur Besiedlung küstennaher Inseln. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 105: 368-385.
Haeseler, V. 1980 *Megachile analis* Nylander, ein Nektarrauber an den Bluten von *Erica tetralix* Linnaeus (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Zoologischer Anzeiger 205: 273-279.
Haeseler, V. 1982a Ameisen, Wespen und Bienen als Bewohner gepflasterter Bürgersteige, Parkplätze und Strassen (Hymenoptera: Aculeata). – Drosera 1982: 17-32.
Haeseler, V. 1982b Zur Bionomie der Küstendünen bewohnenden Biene *Osmia maritima* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 109: 117-144.
Haeseler, V. 1984 *Mimumesa sibiricana* R. Bohart, eine für die Bundesrepublik Deutschland neue Grabwespe, und weitere für Norddeutschland seltene Hautflügler (Hymenoptera: Aculeata s.l.). – Drosera 1984: 103-116.
Haeseler, V. 1990 Wildbienen der ostfriesischen Inseln Norderney (Hymenoptera: Apoidea). – Faunistisch-Ökologischel Mitteilungen 6: 125-146.

Hagen, E. von & A. Aichhorn 2003 Hummeln: bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. – Fauna Verlag 5: 1-327.
Hagler, J.R. & C.G. Jackson 2001 Methods for marking insects: current techniques and future prospects. – Annual Review of Entomology 46: 511-543.
Hallmen, M. 1991 Einige beobachtungen zum flugverhalten von Drohnen an einer kolonie der Solitärbiene *Andrena vaga* Panzer (Hymenoptera: Andrenidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo 12: 107-120.
Hallmen, M. 1993 Eine kolonie der wildbienenart *Andrena flavipes* Panzer Nahe des Naturschutzgebietes 'Am Berger Hang' (Hymenoptera, Apoidea, Andrenidae). – Hessische Faunistische Briefe 13 (1): 1-5.
Hallmen, M. & J.F.N. van Leeuwen 1990 Die Bedeutung von Eichen (*Quercus* spec.) für eine Population der Solitärbiene *Osmia rufa* L. im Raum Hanau. – Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins e.V. Frankfurt am Main 15: 79-89.
Hallmen, M. & J.F.N. van Leeuwen 1991 Das Pollensammelverhalten der Solitärbiene *Andrena vaga* Panzer im Naturschutzgebiet 'Am Berger Hang' im Osten von Frankfurt am Main (Hymenoptera: Andrenidae). – Luscinia 47: 77-87.
Ham, R.W.J.M. van der, J.P. Kaas, J.D. Kerkvliet & A. Neve 1999 Pollenanalyse. Stuifmeelonderzoek van honing voor imkers, scholen en laboratoria. – Stichting Landelijk Proefbedrijf voor Insektenbestuiving en Bijenhouderij Ambrosiushoeve, Hilvarenbeek.
Hamilton, W.D. 1964 The genetical evolution of social behaviour I and II. – Journal of Theoretical Biology 7: 1-52.
Harder, L.D. 1986 Influences on the density and dispersion of bumble bee nests (Hymenoptera: Apidae). – Holarctic Ecology 9: 99-103.
Harris, R.A. 1979 A glossary of surface sculpturing. – Occasional Papers in Entomology 28. State of California, Department of Food and Agriculture, Division of Plant Industry, Sacramento.
Hasiotis, S.T. & T. Demko 1995 Triassic hymenopterous nests: insect eusociality predates Angiosperm plants. – Rocky Mountain Section, Geological Society of America Regional Meeting 27 (4): 13.
Hasiotis, S.T., T.M. Bown, P.T. Kay, R.F. Dubiel, and T.M. Demko 1996 The ichnofossil record of hymenopteran nesting behavior from Mesozoic and Cenozoic pedogenic and xylic substrates: example of relative stasis. – North American Paleontological Convention, NAPC-96, Washington, DC.
Hausl-Hofstätter, U. 2007 Bemerkenswerte *Megachile*-Arten aus der Steiermark (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). – Joannea Zoologica 9: 15-20.
Have, T.M. van der, J.J. Boomsma & S.B.J. Menken 1988 Sex investment ratios and relatedness in the monogynous ant *Lasius niger* (L.). Evolution 42: 160-172.
Hedicke, H. 1940 Ueber paläarktische Apiden (Hym.) II. 2. Einige Apiden aus Ost-Tibet. – Sitzungsberichte der Gesellschaft für naturforschender Freunde zu Berlin 1939: 347-349.
Hefetz, A., H.M. Fales & S.W.T. Batra 1979 Natural polyesters: Dufour's gland macrocyclic lactones form brood cell lamiesters in *Colletes* bees. – Science 204: 415-417.
Heide, A. von der 1992 Zur Bionomie von *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *fratellum* (Pérez), einer Furchenbiene mit ungewöhnlich langlebigen Weibchen (Hymenoptera, Halictinae). – Drosera 1992: 171-188.
Heinrich, B. 1979 Bumblebee Economics. – Harvard University Press, Cambridge & London.
Heitmans, W.R.B. 2007 Sachembijenoliekevers tussen de geraniums. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 26: 71-72.
Helsdingen, P. van 2008 Het begin van de EIS-tijd. – In: R. Kleukers, M. Berg & W. van Strien (red.), Passie voor kleine beestjes, 33,3 jaar Stichting EIS-Nederland. EIS-Nederland, Leiden: 10-14.
Hennig, W. 1966-1976 63a Anthomyiidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der Paläarktischen Region Schweizerbart, Stuttgart 7 (1): i-lxx, 1-974, i-cxiv.
Hennig, W. 1969 Die Stammesgeschichte der Insekten. – Senckenberg Buch 49. Waldemar Kramer & Co., Frankfurt am Main.
Henry, M., M. Béguin, F. Requier, O. Rollin, J.-F. Odoux, P. Aupinel, J. Aptel, S. Tchamitchian & A. Decourtye 2012 A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. – Science 336: 348-350.
Hepburn, H.R. & S.E. Radloff 2011 Biogeography. – In: R. Hepburn & S.E. Radloff (red.), Honeybees in Asia. Springer-Verlag, Berlin: 51-67.
Hermans, J.T. 1995 De Blauwzwarte houtbij weer in Midden-Limburg waargenomen. – Natuurhistorisch Maandblad 84: 70-73.
Herrmann, M. 1996 Waldränder als Nisthabitat für Bienen. – Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart 1996: 26-27.
Herrmann, M. 2006 Wirtsbindung und Habitate der Blutbiene *Sphecodes ruficrus*. – Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart (6-8.10.2006), Dr. Till Osten, Stuttgart: 47-48.
Herrmann, K. & D. Doczkal 1999 Schlüssel zur Trennung der Zwillingsarten *Lasioglossum sexstrigatum* (Schenck, 1870) und *Lasioglossum sabulosum* (Warncke, 1986) (Hym. Apidae). – Entomologische Nachrichten und Berichte 43: 33-40.
Herrmann, F., C. Westphal, R.F.A. Moritz & I. Steffan-Dewenter 2007 Genetic diversity and mass resources promote colony size and forager densities of a social bees (*Bombus pascuorum*) in agricultural landscapes. – Molecular Ecology 16: 1167-1178.
Hirashima, Y. 1977 Revision of the Japanese species of *Nesoprosopis*, with descriptions of two new species (Hymenoptera, Colletidae, Hylaeus). – Esekia 10: 21-43.
Hobbs, G.A. 1964 Phylogeny of bumble bees based on brood-rearing behaviour. – Canadian Entomologist 96: 115-116.
Hoehn, P., T. Tscharntke, J.M. Tylianakis & I. Steffan-Dewenter 2008 Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 275: 2283-2291.
Hoffer, E. 1889 Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. – Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark 25 [1888]: 82-158.
Hoffmann, F. 2005 Biodiversity and pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes. – Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
Hoffmann, F. & M. Kwak 2008 Het belang van biodiversiteit voor bestuiving. – Landschap 25: 129-131.
Hogendoorn, K. & R. Leys 1997 Life-cycle of *Halictus rubicundus* Christ (Hymenoptera: Halictidae) in The Netherlands: comparison of two populations. – Journal of the Kansas Entomological Society 70: 347-352.
Hogendoorn, K., S. Coventry & M.A. Keller 2007 Foraging behaviour of a blue banded bee, *Amegilla chlorocyanea* in greenhouses: implications for use as tomato pollinators. – Apidologie 38: 86-92.
Hol, W.A. 1996 Verbeterde nestblokken voor wespen en bijen (Hymenoptera: Aculeata). – Entomologische Berichten 56: 81-87.
Hölldobler, B. 1977 Communication in social Hymenoptera – In: T.A. Sebeok (red.), How animals communicate. Bloomington, Indiana University Press: 418-471.
Holm, S.N. 1966 The utilization and management of bumble bees for red clover and alfalfa seed production. – Annual Review of Entomology 11: 155-182.
Holm, S.N. & J.P. Skou 1972 Studies on trapping, nesting, and rearing of some *Megachile* species (Hymenoptera, Megachilidae) and on their parasites in Denmark. – Entomologica Scandinavica 3: 169-180.
Holthuis, L.B. 1995 Rijksmuseum van Natuurlijke Historie 1820-1958. – Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
Honk, C. van, P.-F. Röseler, H. Velthuis & M. Malotaux 1981 The conquest of a *Bombus terrestris* colony by a *Psithyrus vestalis* female. – Apidologie 12: 57-67.
Höppner, H. 1899 *Epeolus similis* nov. sp. – Entomologische Nachrichten 23: 355-356.
Höppner, H. 1901 Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. I. *Eucera difficilis* (Duf.) Pérez. – Allgemeine Zeitschrift für Entomologie 6 (3): 33-35.
Höppner, H. 1904 Zur Biologie der *Rubus*-Bewohner. – Allgemeine Zeitschrift für Entomologie 7/8: 129-134.
Houston, T.F. & R.W. Thorp 1984 Bionomics of the bee *Stenotritus greavesi* and ethological characteristics of Stenotritidae (Hymenoptera). – Records of the Western Australian Museum 11: 375-385.
Hovorka, O., K. Urbanova & I. Valterova 1998 Premating behavior of *Bombus confusus* males and analysis of their labial gland secretion. – Journal of Chemical Ecology 24: 183-193.
Huie, L.H. 1916 The habits and life-history of *Hylemyia grisea* Fall., an anthomyiid fly new to the Scottish fauna. – The Scottish Naturalist 49: 13-20.
Hurd, P.D. & J.S. Moure 1961 Some notes on sapygid parasitism in the nests of carpenter bees belonging to the genus *Xylocopa* Latreille. – Journal of the Kansas Entomological Society 34: 19-22.
Hymettus 2010 Help save the bumblebee… get more buzz from farming. – http://hymettus.org.uk/downloads/Info_sheets_2010/Garden%20buzz6[1].pdf

Ings, T.C., N.L. Ward & L. Chittka 2006 Can commercially imported bumblebees out-compete their native conspecifics? – Journal of Applied Ecology 43: 940-948.
Iwata, K. 1976 Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. – Amerind Publishing, New Dehli.
Iwata, K. & S.F. Sakagami 1966 Gigantism and dwarfism in bee eggs in relation to the modes of life, with notes on the number of ovarioles. – Japanese Journal of Ecology 16: 4-16.

Jacob-Remacle, A. 1990 Étude des nids d'*Osmia cornuta* (Latreille, 1805) et d'*Osmia rufa* (Linné, 1758) (Hymenoptera Apoidea: Megachilidae). – Notes Fauniques de Gembloux 22: 49-64.
Jacobi, B. 1997 Beinarbeit statt Füllerspiel – Beobachtungen und Gedanken zur Kopulation der Pelzbienen. – Bembix 9: 22-24.
Jacobi, B. 2005 Beinarbeit und Fühlerspiel: Das Paarungsverhalten von *Melecta albifrons*. – Bembix 20: 6-10.
Jacobusse, C. 2001 Wespbijen in Zeeland. – Zeeuws Landschap 17 (3): 13-15.
Jaffé, R., V. Dietemann, M.H. Allsopp, C. Costa, R.M. Crewe, R. Dall'Olio, P. De la Rúa, M.A.A. El-Niweiri, I. Fries, N. Kezic, M.S. Meusel, R.J. Paxton, T. Shaibi, E. Stolle & R.F.A. Moritz 2010 Estimating the density of honeybee colonies across their natural range to fill the gap in pollinator decline censuses. – Conservation Biology 24: 583-593.
Jakubzik, A. & K. Cölln 2007 *Coelioxys alata* Förster, 1853, ein Wiederfund auf dem Territorium von Nordrhein-Westfalen nach über 100 Jahren. – Bembix 25: 14-16.
Janvier, H. 1972 Note sur les *Hylaeus* de l'île d'Oléron, avec la description d'une espèce nouvelle (Hym. Apidae). – L'Entomologiste 28: 107-114.
Janvier, H. 1978 Comportement hivernal d' *Andrena cingulata* F. – Cahiers de Naturalistes (N.S.) 33 [1977] (1): 1-13.
Janzon, L.A. & B.G. Svensson 1984 Aculeate Hymenoptera from a sandy area on the island of Öland, Sweden. – Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis 3: 181-188.
Jean, R.P. 2005 Quantifying a rare event: pollen theft by honey bees from bumble bees and other bees (Apoidea: Apidae, Megachilidae) foraging at flowers. – Journal of the Kansas Entomological Society 78: 172-175.
Jensen, P.D., K.M. O'Neill, J.F. O'Neill & R.S. Miller 2007 Biological notes on *Heriades carinatus* Cresson, *Heriades leavitti* Crawford, and *Heriades variolosus* (Cresson) (Hymenoptera: Megachilidae). – Proceedings of the Entomological Society of Washington 109: 249-252.
Jeswiet, J. & J.A. Lodewijks 1904 Piet Haan. – De Levende Natuur 9: 120-124.
Jonge, J.T. de 1984 Opmerkelijke insekten in en om gebouwen in 1983. – Entomologische Berichten 44: 151-153.

Kalkman, V.J. (red.) 2008 De soorten van het leefgebiedenbeleid. – EIS-Nederland, Leiden.
Kalkman, V.J., L. van Duuren, A.W. Gmelig Meyling & B. Odé 2010 Veranderingen in de Nederlandse biodiversiteit. – In: J. Noordijk, R.M.J.C. Kleukers, E.J. van Nieukerken & A.J. van Loon (red.), De Nederlandse biodiversiteit. Nederlandse Fauna 10. Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 339-354.
Kamm, D.R. 1974 Effects of temperature, day length, and number of adults on the sizes of cells and offspring in a primitively social bee (Hymenoptera: Halictidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 47: 8-18.
Käpylä, M. 1978 Foraging distance of a small solitary bee, *Chelostoma maxillosum* (Hymenoptera, Megachilidae). – Annales Entomologici Fennici 44: 63-64.
Katayama, E. 1989 Comparative studies on the egg-laying habits of some Japanese species of bumblebees. – Entomological Society of Japan, Occasional Publications 2: 1-161.
Kay, P.T., D. King & S.T. Hasiotis 1997 Petrified Forest National Park Upper Triassic trace fossils yield biochemical evidence of phylogenetic link to modern bees (Hymenoptera: Apoidea). – Geological Society of America National Meeting, Salt Lake City, 29 (6): 102.
Keasar, T. 2010 Large carpenter bees as agricultural pollinators. – Psyche 2010, doi: 10.1155/2010/927463.
Keil, P., J.C. Biesmeijer, A. Barendregt, M. Reemer & W.E. Kunin 2010 Biodiversity change is scale-dependent: an example from Dutch and UK hoverflies (Diptera: Syrphidae). – Ecography 34: 392-401.
Kettner, F.W. 1947 *Andrena synadelpha* Perk. (Hym., Apidae). – Bombus: 176.
Kettner, F.W. 1968 Gemeinschaftbau bei solitären Bienen (Hym. Apidae). – Bombus 2(43): 172.
Kim, M.L. C.W. Kim & C.S. Kim 1990 Systematic study of genus *Andrena* (Andrenidae; Hymenoptera) from Korea. II. Subgenus *Gymnandrena*. – Entomological Research Bulletin 16: 1-10.
Kimsey, L.S. & R.M. Bohart 1990 The Chrysidid Wasps of the world. – Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto.
Kirby, W. 1802 Monographia Apum Angliae. – J. Raw, Ipswich.
Kirchner, W.H. 1993 Acoustical communication in honeybees. – Apidologie 24: 297-307.
Kirk, W.D.J. 1994 A colour guide to pollen loads of the honey bee. – Bee Research Association, Cardiff, Engeland.
Kleefsman, W. 2002 Massale hommelsterfte onder lindes. Giftige nectar of hongerdood door voedselconcurrentie? – Rijksuniversiteit Groningen, Wetenschapswinkel Biologie rapport 57: 1-32.
Kleijn, D. & I. Raemakers 2008 A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species. – Ecology 89: 1811-1823.
Kleijn, D. & I.P. Raemakers 2012 Waardplantvoorkeur van hommels: terugkijken in de tijd. – Entomologische Berichten 72: 21-35.
Klein, A.-M., B.E. Vaissiere, J.H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S.A. Cunningham, C. Kremen & T. Tscharntke 2007 Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 274: 303-313.
Knerer, G. 1968 Zur Bienenfauna Niederösterreichs: die Unterfamilie Halictinae. – Zoologischer Anzeiger 181: 82-117.
Knerer, G. 1980a Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 107: 511-536.
Knerer, G. 1980b *Panurgus calcaratus* Scopoli (Hymenoptera; Andrenidae), eine kommunale Biene in Europa. – Zoologischer Anzeiger 204: 64-68.
Knerer, G. 1981 Biologie von vier kleinen *Evylaeus*-Arten im Mittelmeergebiet. – Zoologischer Anzeiger 206: 2-10.
Knerer, G. 1983 The biology and social behaviour of *Evylaeus linearis* (Schenck) (Apoidea; Halictinae). – Zoologischer Anzeiger 211: 177-186.
Knerer, G. & C. Plateaux-Quénu 1967 Usurpation de nids étrangers et parasitisme facultatif chez *Halictus scabiosae* (Rossi) (Insecte Hyménoptère). – Insectes Sociaux 14: 47-50.
Knight, G. 1995 The connection between *Meloe proscarabaeus* and *Anthophora retusa* along the Pembrokeshire coast. – Bulletin of the Amateur Entomological Society 54: 222-226.
Knight, M.E., A.P. Martin, S. Bishop, J.L. Osborne, R.J. Hale, R.A. Sanderson & D. Goulson 2005 An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. – Molecular Ecology 14: 1811-1820.
Knight, M.E., J.L. Osborne, R.A. Sanderson, R.J. Hale, A.P. Martin & D. Goulson 2009 Bumblebee nest density and the scale of available forage in arable landscapes. – Insect Conservation and Diversity 2: 116-124.
Kocourek, M. 1966 Prodromus der Hymenopteren der Tschechoslowakei 9: Apoidea 1. – Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae, supplement 12: 1-122.
Koeniger, G. 1988 Mating behavior of honey bees. – In: G.R. Needham et al. (red.), Africanized honey bees and bee mites. – Ellis Horwood, Chichester: 167-172.
Koeniger, G., N. Koeniger & M. Phiancharoen 2011b Comparative reproductive biology of honeybees. – H.R. Hepburn & S.E. Radloff (red.), Honeybees of Asia. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 159-206.
Koeniger, N. & G. Koeniger 1991 An evolutionary approach to mating behaviour and drone copulatory organs in *Apis*. – Apidologie 22: 581-590.
Koeniger, N., G. Koeniger & D. Smith 2011a Phylogeny of the genus *Apis*. – In: H.R. Hepburn & S.E. Radloff (red.), Honeybees of Asia. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 23-50.
Kohler, F., J. Verhulst, E. Knop, F. Herzog & D. Kleijn 2007 Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. – Biological Conservation 135: 302-307.
Kohler, F., J. Verhulst, R. van Klink & D. Kleijn 2008 At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes? – Journal of applied Ecology 45: 753-762.
Kok, F. & J. Smit 2010 Het bijenrijk van het Tolkamerdijkje. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 31: 24-31.
Kornmilch, J.-C. 1995 *Stelis minuta* bei *Chelostoma fuliginosum*. – Bembix 4: 18-19.
Koornneef, J. 1925 Losse aanteekeningen over Hymenoptera I. – Entomologische Berichten 6: 357-365.
Koornneef, J. 1930 Losse aanteekeningen over Hymenoptera II. – Tijdschrift voor Entomologie 73: xliii-li.
Kosior, A., W. Celary, P. Olejniczak, J. Fijal, W. Król, W. Solarz & P. Plonka 2007 The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. – Oryx 41: 79-88.
Koster, A. 1981 *Hylaeus bipunctatus* and its relation to *Reseda* in the Netherlands (Hym., Apoidea). – Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland 10: 45-46.
Koster, A. 1986 Het genus *Hylaeus* in Nederland (Hymenoptera, Colletidae). – Zoölogische Bijdragen 36: 1-120.
Koster, A. 1998 Honingbijen en wilde bijen zijn concurrenten. – Bijen 7: 265-269.

Koster, A. 2000 Wilde bijen in het stedelijk groen. – Alterra-rapport 48: 1-220.
Kraker, K. de 2008 Het raadsel van Ooltgensplaat. – Sterna 53: 56-59.
Kraus, F.B., S. Weinhold & R.F.A. Moritz 2008 Genetic structure of drone congregations of the stingless bee Scaptotrigona mexicana. – Insectes Sociaux 55: 22-27.
Kreutzweiser, D.P., K.P. Good, D.T. Chartrand, T.A. Scarr & D.G. Thompson 2008 Toxicity of the systemic insecticide Imidacloprid to forest stream insects and microbial communities. – Bulletin of environmental contamination and toxicology 80: 211-214.
Krombein, K.V. 1967 Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. – Smithsonian Press, Washington.
Krombein, K.V. & B.B. Norden 2001 Notes on trap-nesting Sri Lankan wasps and bees (Hymenoptera: Vespidae, Pompilidae, Sphecidae, Colletidae, Megachilidae). – Proceedings of the Entomological Society of Washington 103: 274-281.
Kros, W., B.J. de Haan, R. Bobbink, J.A. van Jaarsveld, J.G.M. Roelofs & W. de Vries 2008 Effecten van ammoniak op de Nederlandse natuur. – Alterra-rapport 1698: 1-131.
Krüger, E. 1951 Über die Bahnflüge der Männchen der Gattungen *Bombus* und *Psithyrus* (Bombidae Hymenopt.). – Zeitschrift für Tierpsychologie 8: 61-75.
Krunić, M., L. Stanisavljević, M. Pinzauti & A. Felicioli 2005 The accompanying fauna of *Osmia cornuta* and *Osmia rufa* and effective measures of protection. – Bulletin of Insectology 58: 141-152.
Kruseman, G. 1942 *Psithyrus norvegicus* Sp. Schn. fauna nov. spec. Verslag 97e zomervergadering NEV. – Tijdschrift voor Entomologie 85: lix-lx.
Kruseman, G. 1947 Tabellen tot het bepalen van de Nederlandsche soorten der genera *Bombus* Latr. en *Psithyrus* Lep. – Tijdschrift voor Entomologie 88: 173-188.
Kugler, H. 1972 Zur Bestäubung von *Salvia sclarea* L. durch Holzbienen (*Xylocopa violacea* L.). – Österreichische Botanische Zeitschrift 120: 77-85.
Kuhlmann, M. 1997 Zum taxonomischen Status von *Nomada goodeniana* (Kirby, 1802) und *Nomada succincta* Panzer, 1798 (Hymenoptera, Apidae). – Entomofauna 18: 521-528.
Kuhlmann, M. 2000 Katalog der paläarktischen Arten der Bienengattung *Colletes* Latr., mit Lectotypenfestlegungen, neuer Synonymie und der Beschreibung von zwei neuen Arten (Hymenoptera: Apidae: Colletinae). – Linzer biologische Beiträge 32: 155-193.
Kuhlmann, M. 2003 Zur Kenntnis paläarktischer Bienen der Gattung *Colletes* Latr. mit Beschreibung neuer Arten (Hymenoptera: Apidae: Colletinae). – Linzer biologische Beiträge 35: 723-746.
Kuhlmann, M. 2005 Symposion *Colletes halophilus* & *Epeolus tarsalis* ssp. *rozenburgensis*; Lectures vol 1 Michael Kuhlmann en Stuart Roberts. – Stichting Het Zeeuwse Landschap, Wilhelminadorp. [CD-ROM]
Kuhlmann, M. 2006 Scopa reduction and pollen collecting of bees of th *Colletes fasciatus*-group in the winter rainfall area of South Africa (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 79: 165-175.
Kuhlmann, M., G. Else, A. Dawson & D.L.J. Quicke 2007 Molecular, biogeographical and phenological evidence for the existence of three western European sibling species in the *Colletes succinctus* group (Hymenoptera: Apidae). – Organisms, Diversity & Evolution 7: 155-165.
Kuhlmann, M., E.A.B. Almeida, N. Laurenne & D.L.J. Quicke 2009 Molecular phylogeny and historical biography of the bees genus *Colletes* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apiformes: Colletidae), based on mitochondrial COI and nuclear 28S sequence data. – Insect Systematics & Evolution 40: 291-318.
Kühnen, J. 2010 Bijenmassa. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 1: 10-11.
Kühnen, J. 2012 Nesten van de donkere rimpelrug, *Andrena bimaculata*, in een geploegde akker - enkele observaties. – Entomologische Berichten 72: 59-62.
Kuijken, P. 2004 Opmerkelijke vangsten/waarnemingen in en rond de Amsterdamse Waterleidingduinen in 2004. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 20: 56-58.
Kukuk, P. 1985 Evidence for an antiaphrodisiac in the sweat bee Lasioglo*ssum* (*Dialictus*) *zephyrum*. – Science 227: 656-657.
Kullenberg, B., H. Büel & B. Tkalců 1984 Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). – Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Ser. V, C, 3: 27-39.
Kunz, P.X. 1994 Die Goldwespen (Chrysididae) Baden-Württembergs. – Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 77: 1-188.
Küpper, G. 1998 Brutpflege bei Kuckuckshummeln? Sozialparasiten sorgen für ihren nachwuchs (Hymenoptera, Apidae). – In: T. Osten (red.), Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart (2/4-10-1998). Stuttgart.
Küpper, G. & K.-H. Schwammberger 1995 Social parasitism in bumble bees (Hymenoptera, Apidae): observations of *Psithyrus sylvestris* in *Bombus pratorum* nests. – Apidologie 26: 245-254.
Kuttig, K. & R. Theunert 2004 Erster Nachweis von *Halictus scabiosae* (ROSSI 1790) (Hym. Apidae) in Niedersachsen. – Bembix 18: 33.
Kwak, M.M. 1979 The role of bumblebees in the pollination and variation of some Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). – Proefschrift, Rijks Universiteit Groningen.
Kwak, M.M. 1980 The pollination value of honeybees to the bumblebee plant *Rhinanthus*. – Acta Botanica Neerlandica 29: 597-603.
Kwak, M.M. 1994a Het hommelleven. – Natura 91: 32-38.
Kwak, M.M. 1994b Planten en bestuivers: Achteruitgang leidt tot verschuivende relaties. – Landschap 11: 29-39.
Kwak, M.M. 1995 Het dagelijks leven van hommelwerksters. Natura 92: 221-222.
Kwak, M.M. 2002 Hommels als bloembezoekers: bestuivers en profiteurs. – Entomologische Berichten 62: 73-81.
Kwak, M.M. 2012 Generalisten en specialisten op duifkruid: wie bestuift wanneer het beste? – Entomologische Berichten 72: 94-102.
Kwak, M.M. & R.M. Bekker 2006 Ecology of plant reproduction: extinction risks and restoration pespectives of rare plant species. – In: N.M. Waser & J. Ollerton (red.), Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization. The University of Chicago Press, Chicago & London: 362-386.
Kwak, M.M. & I. Tieleman 2000 Het hommelleven. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
Kwak, M.M. & O. Velterop 1997 Flower visitation by generalists and specialists: analysis of pollinator quality. – Proceedings of Experimental and Applied Entomology, Nederlandse Entomologische Vereniging Amsterdam 8: 85-89.
Kwak, M.M., P. Kremer, E. Boerrigter & C. van den Brand 1991 Pollination of the rare species *Phyteuma nigrum* (Campanulaceae): flight distances of bumblebees. – Proceedings of Experimental and Applied Entomology, Nederlandse Entomologische Vereniging Amsterdam 2 :131-136.
Kwak, M.M., O. Velterop & J. van Andel 1998 Pollen and gene flow in fragmented habitats. – Applied Vegetation Science 1: 37-54.

Laget, D. 2005 Determinatietabel voor solitaire bijen in aangeboden nestgelegenheid. – Bertram 3 (2 bis): 1-71.
Larkin, L.L., J.L. Neff & B.B. Simpson 2008 The evolution of a pollen diet: host choice and diet breadth of *Andrena* bees (Hymenoptera: Andrenidae). – Apidologie 39: 133-145.
Larsen, O.N., G. Gleffe & J. Tengö 1986 Vibration and sound communication in solitary bees and wasps. – Physiological Entomology 11: 287-296.
Larsson, M. 2005 Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). – Oecologia 146: 394-403.
Larsson, M. 2006 To bee or not to be. Critical floral resources of wild bees. – Proefschrift Universiteit Uppsala, Zweden.
Larsson, M. & M. Franzén 2007 Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). – Biological Conservation 134: 405-414.
Lefeber, V. 1967 Nederland - België op Aculeatengebied in 1965 en 1966. – Entomologische Berichten 27: 138.
Lefeber, V. 1968a Interessante vangsten van Hymenoptera Aculeata in 1966, merendeels in Zuid-Limburg. – Entomologische Berichten 28: 5-6.
Lefeber, V. 1968b Kweek van Hymenoptera - Aculeata in het voorjaar 1967. – Entomologische Berichten 28: 94-95.
Lefeber, V. 1969 Interessante vangsten van Hymenoptera Aculeata in 1967 en 1968. – Entomologische Berichten 29: 77-80.
Lefeber, V. 1971a Interessante vangsten van Hymenoptera-Aculeata in 1969 – Entomologische Berichten 31: 16-19.
Lefeber, V. 1971b Interessante vangsten van Hymenoptera-Aculeata in 1970. – Entomologische Berichten 31: 221-224.
Lefeber, V. 1973 Interessante vangsten van Hymenoptera-Aculeata in 1971. – Entomologische Berichten 33: 149-154.
Lefeber, V. 1974a Interessante vangsten van Hymenoptera Aculeata in 1972. – Entomologische Berichten 34: 74-78.
Lefeber, V. 1974b Kweken van Aculeaten uit dood hout. – Natura 71: 62-67.
Lefeber, V. 1975 Interessante vangsten van Hymenoptera Aculeata in 1973. – Entomologische Berichten 35: 36-38.
Lefeber, V. 1978 Interessante vangsten van Hymenoptera Aculeata voornamelijk in 1976 en 1977. – Entomologische Berichten 38: 134-138.
Lefeber, V. 1979a Een nest van de Lapse behangersbij (*Megachile lapponica* Th.) en enkele aantekeningen over onze Nederlandse behangersbijen. – Natuurhistorisch Maandblad 68: 49-52.

Lefeber, V. 1979b Onze zijdebijtjes en hun parasieten. – Natuurhistorisch Maandblad 68: 189-199.
Lefeber, V. 1983a De aculeaten van ons Waddendistrict. I. De bijen (Hym.: Apoidea). – Entomologische Berichten 43: 33-39.
Lefeber, V. 1983b Verspreidingspatronen van zandbijen (*Andrena*, Andrenidae) en wespbijen (*Nomada*, Anthophoridae). – Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland 13: 3-7.
Lefeber, V. 1984 De invertebratenfauna van de Zuidlimburgse kalkgraslanden. Bijen (Hymenoptera Apoidea). – Natuurhistorisch Maandblad 73: 231-237.
Lefeber, V. 1987 Verder maskerbijen-nieuws (Hymenoptera, Colletidae, *Hylaeus*). – Natuurhistorisch Maandblad 76: 62-63.
Lefeber, V. 1991 Hymenoptera aculeata (bijen en wespen) langs Limburgse spoorlijnen I. – Natuurhistorisch Maandblad 80: 74-78.
Lefeber, V. 1995 Drie aanwinsten voor de Nederlandse Aculeatenfauna (Hymenoptera: Apidae, Formicidae). – Entomologische Berichten 55: 135.
Lefeber, V. 1997 *Tetralonia macroglossa* nieuw voor de Benelux (Hymenoptera: Apidae, Anthophorinae). – Entomologische Berichten 57: 146.
Lefeber, V. 1998a Bijen en wespen (Hymenoptera, Aculeata) in de ENCI-groeve van de Sint-Pietersberg bij Maastricht. – Natuurhistorisch Maandblad 87: 174-189.
Lefeber, V. 1998b Weer aculeatennieuws uit Zuid-Limburg (Hymenoptera: Apidae). – Entomologische Berichten 58: 238-240.
Legewie, H. 1925 Zum Problem des tierischen Parasitismus. I. Die Lebensweise der Schmarotzerbiene *Sphecodes monilicornis* K. (= *subquadratus* Sm) (Hym. Apid.). – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 4: 430-464.
Leiniger, H. 1924 Hymenopterologische Beiträge zur Fauna Badens. – Mitteilungen der Badischen Entomologischen Vereinigung 1: 116-123.
Levermann, E.M. 2000 Niststrategien der beiden Wilbienenarten *Panurgus calcaratus* (Scopoli, 1763) und *Dasypoda hirtipes* (Fabricius, 1793) (Hymenoptera: Apidae) im Hinblick auf Parasitenbefall. – Entomologische Zeitschrift 110: 106-111.
Levermann, E.-M., I. Bischoff & T. Wagner 2000 Species-specific foraging strategies of the syntopical and synchronous bees *Panurgus calcaratus* (Scopoli, 1763) and *Dasypoda hirtipes* (Fabricus, 1793). – Beiträge zur Entomologie 50: 179-191.
Leys, R. 1978 On the biology of *Andrena ferox* Smith (Hymenoptera: Andrenidae). – Entomologische Berichten 38: 58-60.
Leys, R., S.J.B. Cooper & M.P. Schwarz 2000 Molecular phylogeny of the large carpenter bees, genus *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae), based on mitochondrial DNA sequences. – Molecular Phylogenetics and Evolution 17: 407-418.
Lhomme, P. 2009 L'inquilinisme chez les bourdons. – Osmia 3: 17-22.
Lieftinck, M.A. 1935 De sneeuwkoningin van Tanggamoes. – De Levende Natuur 39: 167-169. [Gedenkboek Jac. P. Thijsse]
Lieftinck, M.A. 1939 Uit het leven van *Lithurgus atratus*, een Indisch houtbijtje. – Tropische Natuur 28: 193-201.
Lieftinck, M.A. 1941 A note on the habits of *Ctenoplectra thladianthinae* v.d. V. and *C. florisomnis* v.d. V. – Entomologische Mededeelingen van Nederlands-Indië 7: 74-76.
Lieftinck, M.A. 1944 Some Malaysian bees of the family Anthophoridae. – Treubia, Hors Série: 57-138.
Lieftinck, M.A. 1957 De slobkousbij en haar gewoonten. – De Levende Natuur 60: 121-128.
Lieftinck, M.A. 1968 A review of Old World species of *Thyreus* Panzer, (= *Crocisa* Jurine) (Hym., Apoidea, Anthophoridae). 4. Palearctic Species. – Zoologische Verhandelingen 98: 1-139.
Lieftinck, M.A. 1972 Further studies on old world melectine bees, with stray notes on their distribution and host relationships (Hymenoptera, Anthophoridae). – Tijdschrift voor Entomologie 115: 253-324.
Lieftinck, M.A. 1980 Prodrome to a monograph of the Palaearctic species of the genus *Melecta* Latreille 1802 (Hymenoptera, Anthophoridae). – Tijdschrift voor Entomologie 123: 129-349.
Lind, H. 1968 Nest-provisioning cycle and daily routine of behaviour in *Dasypoda plumipes* (Hym., Apidae). – Entomologiske Meddelelser 36: 343-372.
Linnaeus, C. 1758 Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tiende editie. – Holmiae [Stockholm].
Linsenmaier, W. 1974 Zwerftocht door het insektenrijk. – Spectrum, Utrecht.
Linsley, E.G. & J.W. MacSwain 1955 The habits of *Nomada opacella* Timberlake with notes on other species (Hymenoptera: Anthophoridae). – The Wasmann Journal of Biology 13: 253-276.
Linsley, E.G. & J.W. MacSwain 1959 Sound production among nocturnal bees. – Journal of the Kansas Entomological Society 32: 8.
Linsley, E.G., J.W. MacSwain & R.F. Smith 1952 Outline for ecological life histories of solitary and semi-social bees. – Ecology 33: 558-567.
Lith, J.P. van 1937a Het zijdebijtje en haar nest. – De Levende Natuur 41: 305-308.
Lith, J.P. van 1937b Enkele nieuwe bijen en wespen voor de Nederlandsche fauna. – De Levende Natuur 42: 209-213.
Lith, J.P. van 1939 Onze hoornbijen. – De Levende Natuur 44: 20-22.
Lith, J.P. van 1940 De wolbijen. – De Levende Natuur 44: 285-287.
Lith, J.P. van 1947 A note on the biology of *Anthophora acervorum* (Hym. Apid.). – Entomologische Berichten 12: 197-200.
Lith, J.P. van 1949 *Epeolus rozenburgensis* nov. spec. (Apidae, Hym. Aculeata). – Tijdschrift voor Entomologie 91: 105-112.
Lith, J.P. van 1955a Biologie van *Melittobia acasta* Walker (Hymenoptera, Chalcididae). – Tijdschrift voor Entomologie 98: 29-42.
Lith, J.P. van 1955b Een nest van *Xylocopa violacea* (L.). – Entomologische Berichten 15: 252-254.
Lith, J.P. van 1956 Notes on *Epeolus* (Hyemnoptera Aculeata, Apidae). – Tijdschrift voor Entomologie 99: 31-46.
Lith, J.P. van 1957a On the biology of *Chelostoma florisomne* (L.) (Apidae, Megachilinae) and its parasite *Sapyga clavicornis* (L.) (Sapygidae, Sapyginae) (Hymenoptera). – Tijdschrift voor Entomologie 100: 115-123.
Lith, J.P. van 1957b On the behaviour of *Chaetodactylus* mites (Acar., Tyr.) in the nests of *Osmia rufa* L. and *Chelostoma florisomne* (L.) (Apidae, Megachilidae). – Entomologische Berichten 17: 197-198.
Litt, R. 1996 Nouvelles observations sur *Anthophora retusa*. – Lambillionea 96: 155-158.
Little, B. & A. Jarman 2011 Observations of *Andrena tarsata* Nylander and *Nomada obtusifrons* Nylander in Central Scotland. – BWARS Newsletter, Spring 2011: 7-13.
Lo, N., R.S. Gloag, D.L. Anderson & B.P. Oldroyd 2010 A molecular phylogeny of the genus *Apis* suggests that the giant honey bee of the Philippines, *A. breviligula* Maa, and the plains honey bee of southern India, *A. indica* Fabricius, are valid species. – Systematic Entomology 35: 226-233.
Løken, A. 1961 *Bombus consobrinus* Dahlb., an oligolectic bumble bee (Hymenoptera, Apidae). – 11th International Congress of Entomology 1960: 598-603.
Løken, A. 1984 Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae). – Entomologica scandinavica Supplement 23: 1-45.
Loonstra, A.J. 2006 *Sphecodes reticulatus* in de nesten van *Lasioglossum leucozonium*. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 23: 26-28.
Loonstra, A.J. 2007 Saaie hokken? Enkele resultaten voor het APIS-hokkenproject met opmerkingen over vegetatie en beheer. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 25: 47-49.
Loonsta, A.J. 2009 Observaties en onderzoek aan de nesten en ontwikkeling van *Anthophora plumipes.* – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 29: 18-23.
Loonstra, A.J. 2010a Waarnemingen aan *Leucophora* (Diptera: Anthomyiidae) bij bijennesten. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 31: 22-23.
Loonstra, A.J. 2010b Observaties van en onderzoek aan nesten en ontwikkeling van *Dasypoda hirtipes* en *Panurgus calcaratus*. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 1: 19-23.
Loonstra, A.J. 2012 Het ondergrondse leven van de gewone sachembij, *Anthophora plumipes* (Hymenoptera, Apidae). – Entomologische Berichten 72: 41-51.
Loonstra, A.J., M. Reemer, F. van der Meer & J. Smit 2008 OBN-inventarisaties van bijen in Buurserzand, Kampina, Sprengenberg, Velhorst en Witte Veen. – EIS-Nederland, Leiden.
Lucas, S.G., N.J. Minter & A.P. Hunt 2010 Re-evaluation of alleged bees' nests from the Upper Triassic of Arizona. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 286: 194-201.
Lunau, K. 2004 Adaptive radiation and coevolution - pollination biology case studies. – Organisms, diversity & evolution 4: 207-224.
Lüthje, E. 1997 Paarung von *Melecta*. – Bembix 9: 18-19.

Macfarlane, R.P., J.J. Lipa & H. Liu 1995 Bumblebee pathogens and internal enemies. – Bee World 76: 130-148.
Mac Gillavry, D. 1947 Insectensport oud en nieuw. – Entomologische Berichten 12: 153-161.
Maciel de A. Correia, M. 1976 Notes sur la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Megachilidae). – Apidologie 7: 169-187.
Maciel de A. Correia, M. 1977 Sur l'orgine des résins employées par *Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Megachilidae) pour la construction de ses nids. – Apidologie 8: 101-109.

Maciel de A. Correia, M. 1980 Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). I. Aspect biologique et morphologique. – Apidologie 11: 309-339.
Maciel de A. Correia, M. 1981a Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). II. Aspect écologique. – Apidologie 12: 3-30.
Maciel de A. Correia, M. 1981b Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). III. Aspect éthologique. – Apidologie 12: 221-256.
Maddocks, R. & H.F. Paulus 1987 Quantitative Aspekte der Brutbiologie von *Osmia rufa* L. und *Osmia cornuta* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae); Eine vergleichende Untersuchung zu Mechanismen der Konkurrenzminderung zweier nahverwandter Bienenarten. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 114: 15-44.
Madel, G. 1975 Vergesellschaftung der Milbenart *Diogamasus villosior* mit der ostafrikanischen Holzbiene *Xylocopa flavorufa* (Acarina: Laelaptidae / Hymenoptera: Xylocopidae). – Entomologica Germanica 1: 144-150.
Mader, D. 1980 Zur Substrat-Gebundenheit von Nestbauten der solitären Urbiene *Colletes daviesanus* (Hymenoptera: Colletidae). – Entomologia Generalis 6: 57-63.
Mader, D. 1981a Beiträge zur Substratgebundenheit von Nestbauten der solitären Urbiene *Colletes daviesanus* (Hymenoptera: Colletidae) in quartären Sedimenten im Norden der Bundesrepublik Deutschland. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 108: 84-93.
Mader, D. 1981b Beiträge zur Substratgebundenheit von Nestbauten der solitären Urbiene *Colletes daviesanus* (Hymenoptera: Colletidae) im Buntsandstein der Südeifel. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 108: 165-177.
Mader, D. 1982 Lokale Substratselektion und Auswahl gesteinsspezifischer Standorte zur Anlage von Nestbauten der solitären Urbiene *Colletes daviesanus* (Hymenoptera: Colletidae). – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 109: 521-544.
Mader, D. 1999 Geologische und biologische Entomoökologie der rezenten Seidenbiene *Colletes*. Band 1. – Logabook, Köln.
Madsen, H.B. & I. Calabuig 2008 Annotated checklist of the bees in Denmark - Part 1: Colletidae (Hymenoptera, Apoidea). – Entomologiske Meddelelser 76: 145-163.
Maeta, Y. & S.K. Sakagami 1995 Oophagy and egg replacement in artificially induced colonies of a basically solitary bee, *Ceratina* (*Ceratinidia*) *okinawana* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae), with a comparison of social behavior among *Ceratina*, *Xylocopa* and halictine bees. – Japanese Journal of Entomology 63: 347-375.
Maeta, Y., E. Asensio de la Sierra & S.F. Sakagami 1997a Comparative studies on the in-nest behaviors of small carpenter bees, the genus *Ceratina* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae) I. *Ceratina cucurbitina*, part 1. – Japanese Journal of Entomology 65: 303-319.
Maeta, Y., T. Ohnuma & K. Gôukon 1997b A new host of *Physocephala obscura* Kröber from Japan (Diptera, Conopidae). – Japanese Journal of Entomology 65: 850.
Malaise, R. 1937 A new insect-trap. – Entomologisk Tidskrift 58: 148-160.
Malyshev, S.I. 1923a [La nidification des *Colletes* Latr.] – Revue Russe d'Entomologie 18: 103-124. [In Russisch.]
Malyshev, S.I. 1923b The nesting habits of *Melitta leporina* Pz. – Izvestiya Leningrafskovo Nauchnovo Instituta imeni P.F. Leshaft 6: 1-7.
Malyshev, S.I. 1927a The nesting habits of *Dasypoda* Latr. (Hymenoptera, Apoidea). – Trudy Leningradskoe Obshchestvo Estestvoispytatelei 57: 123-146.
Malyshev, S.I. 1927b Lebensgeschichte des *Colletes cunicularius* L. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 9: 390-409.
Malyshev, S.I. 1928 Lebensgeschichte der *Anthophora acervorum*. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 11: 763-781.
Malyshev, S.I. 1929 The nesting habits of *Macropis* Pz. (Hym. Apoidea). – Eos 5: 97-109.
Malyshev, S.I. 1930 Lebensgeschichte der *Tetralonia malvae* Rossi (Apoidea). – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 16: 541-558.
Malyshev, S.I. 1933 Sammeln und Erforschung der Bienen- und Wespennester. – Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden 9: 329-388.
Malyshev, S.I. 1935 The nesting habits of solitary bees. A comparative study. – EOS 11: 201-309.
Malyshev, S.I. 1936 The nesting habits of solitary bees. A comparative study. – EOS Revista Española de Entomología 11: 201-309.
Malyshev, S.I. 1937 Lebensgeschichte der Osmien (*Osmia* Latr.) (Hymen. Apoidea). – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 69: 107-176.
Malyshev, S.I. 1965 Lebensweise und Instinkte der primitiven Schlupfwespen Gasteruptiidae (Hymenoptera). – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 92: 239-288.
Malyshev, S.I. 1968 Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. – Methuen & Co. Ltd, London.
Manning, F.J. 1955 Note on *Colletes halophila* Verhoeff. – Journal of the Society for British Entomology 5: 130-131.
Mant, J., C. Brändli, N.J. Vereecken, C.M. Schulz, W. Francke & F.P. Schiestl 2005 Cuticular hydrocarbons as sex pheromone of the bee *Colletes cunicularius* and the key to its mimicry by the sexually deceptive orchid *Ophrys exaltata*. – Journal of Chemical Ecology 31: 1765-1787.
Maréchal, P. 1933 Sur quelques habitants des chaumes des toitures. *Eriades maxillosus* L. (Hym. Apidae) et ses parasites, principalement *Trichodes alvearius* F. (Col. Cleridae). – Annales et Bulletin de la Société Entomologique de Belgique 73: 227-258.
Marikovskaya, T.P. 1972 K biologii pchelinykh (Apoidea) yugovostochnogo kazakhstana. – Trudy Vsesojuznogo Èntomologicheskogo Obshchestva 55: 187-216.
Marikovskaya, T.P. 1984 [New data on the biology of halictine bees (Apoidea, Halictinae) in the Zailijsk-Alatau mountains.] – Izvestiya Akademia Nauk Kazakh SSR (Biol.) 2: 24-31. [In Russisch.].
Marle, J. van & T. Piek 1986 Morphology of the venum apparatus. – In: T. Piek (red.), Venoms of the Hymenoptera. Academic Press, London: 17-44.
Martin, H.-J. (red.) 2012 Wildbienen: Solitärbienen & Hummeln - Biologie, Arten, Schutz. – www.wildbienen.de. [Geraadpleegd juli 2012.]
Martin, S.J., J.M. Carruthers, P.H. Williams & F.P. Drijfhout 2010 Host specific social parasites (*Psithyrus*) indicate chemical recognition system in bumblebees. – Journal of Chemical Ecology 36: 855-863.
Matteson, K. 2006 Final report on diversity and conservation of insects in community gardens and one park in New York city. – Fordham University, New York.
Matthews, R.W. 1965 The biology of *Heriades carinata* Cresson. – Contributions of the American Entomological Institute 1 (3): 1-33.
Mawdsley, H., T. Mawdsley & M.A. Howe 2005 Recent records of the mason bee *Osmia parietina* on Anglesey. – BWARS Newsletter Spring 2005: 15-16.
Mayet, V. 1875 Mémoire sur les moeurs et les metamorphoses d'une nouvelle espece de Coleoptère de la famille des vesicants le *Sitaris colletis*. – Annales de la Société Entomologique de France (series 5) 5: 65-94.
McGinley, R.J. 1980 Glossal morphology of the Colletidae and recognition of the Stenotritidae at the family level (Hymenoptera: Apoidea). – Journal of the Kansas Entomological Society 53: 539-552.
McGinley, R.J. 1981 Systematics of the Colletidae based on mature larvae with phenetic analysis of apoid larvae. – University of California Publications in Entomology 91: i-xvi, 1-307.
McGinley, R.J. 1987 [Apoidea]. – In: F.W. Stehr (red.), Immature insects. Kendell/Hunt, Dubuque, Iowa: 689-704.
McGinley, R.J. 1989 A catalog and review of immature Apoidea (Hymenoptera). – Smithsonian Contributions to Zoology 494: 1-24.
McKenna, D.D. & B.D. Farrell 2010 9-Genes reinforce the phylogeny of holometabola and yield alternate views on the phylogenetic placement of Strepsiptera. – PLosONE 5: e11887.
Meer, F. van der 1999 Over de angeldragers van Meijendel. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 10: 30-37.
Meer, F. van der, M. Reemer, T. Peeters & A. Neve 2006 De roodrandzandbij *Andrena rosae* in de Zuid-Hollandse Biesbosch (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 25: 1-9.
Meeuwsen, F.J.A.J. 2000 A first report on preliminary observations of pollination experiments with stingless bees in greenhouses. – In: M.J. Sommeijer & A. de Ruijter (red.), Insect pollination in greenhouses. Proceedings of the specialists' meeting held in Soesterberg, The Netherlands, 30 september to 2 october 1999 Department of Social Insects, Utrecht University & Ambrosiushoeve, Research Centre for Insect Pollination and Beekeeping: 143-147.
Méhelÿ, L. 1935 Naturgeschichte der Urbienen. – Gustav Fischer, Jena.
Meidell, O. 1967 Notes on *Stylops* males and the biology of the host, *Andrena wilkella* (Kirby) (Streps. Hym.). – Opuscula Entomologica 32: 97-98.
Meijden, R. van der 2005 Heukels' Flora van Nederland. Drieëntwintigste druk. – Wolters-Noordhoff, Groningen.
Meixner, M.D., M.A. Leta, N. Koeniger & S. Fuchs 2011 The honey bees of Ethiopia represent a new subspies of *Apis mellifera - Apis mellifera simensis* n. ssp. – Apidologie 42: 425-437.

Melo, G.A.R. & R.B. Gonçalves 2005 Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). – Revista Brasileira de Zoologia 22: 153-159.
Menke, A.S. & W.J. Pulawski 1993 [Book review: Hymenoptera of the world. An identification guide to families, by H. Goulet & J.T. Huber (eds.).] – Sphecos 26: 18-20.
Merisuo, A.K. 1967 Ein Entwurf zum dreidimensionalen Zeichnen der Raubwespennester (Hym., Sphecoidea). – Annales Entomologici Fennici 33: 176-180.
Micheli, L. 1931 Note biologiche e morphologiche sugli Imenoteri 3. – Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano 70: 19-28.
Micheli, L. 1936 Note biologiche e morphologiche sugli Imenoteri 6. – Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano 75: 5-16.
Michener, C.D. 1944 Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). – Bulletin of the American Museum of Natural History 82: 151-326.
Michener, C.D. 1953a Comparative morphological and systematic studies of bee larvae with a key to the families of hymenopterous larvae. – The University of Kansas Science Bulletin 35: 987-1102.
Michener, C.D. 1953b The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates. – University of Kansas Science Bulletin 35: 1659-1748.
Michener, C.D. 1955 Some biological observations on *Hoplitis pilosifrons* and *Stelis lateralis* (Hymenoptera, Megachilidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 28: 81-87.
Michener, C.D. 1968 *Heriades spiniscutis*, a bee that facultatively omits partitions between rearing cells (Hymenoptera, Apoidea). – Journal of the Kansas Entomological Society 41: 484-493.
Michener, C.D. 1974 The social behavior of the bees. A comparative study. – Harvard University Press, Cambridge.
Michener, C.D. 1979 Biogeography of the bees. – Annals of the Missouri Botanical Garden 66: 277-347.
Michener, C.D. 1988 Caste in xylocopine bees. – In: W. Engels (red.), Social insects: an evolutionary approach to castes and reproduction. Springer Verlag, Berlin: 120-144.
Michener, C.D. 1990a Classification of the Apidae (Hymenoptera). – The University of Kansas Science Bulletin 54: 75-164.
Michener, C.D. 1990b Reproduction and castes in social halictine bees. – In: W. Engels (red.), Social Insects: an evolutionary approach to castes and reproduction. Springer Verlag, Berlin: 77-121.
Michener, C.D. 1997 The identity of the type species of the bee genus *Tetralonia* (Hymenoptera: Apidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 70: 18-20.
Michener, C.D. 2000 The bees of the world. – Johns Hopkins University Press, Baltimore & London.
Michener, C.D. 2007 The bees of the world [second edition]. – Johns Hopkins University Press, Baltimore & London.
Michener, C.D. & D.J. Brothers 1971 A simplified observation nest for burrowing bees. – Journal of the Kansas Entomological Society 44: 236-239.
Michener, C.D. & D.A. Grimaldi 1988a The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. – Proceedings of the National Academy of Sciences USA 85: 6424-6426.
Michener, C.D. & D.A. Grimaldi 1988b A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). – American Museum Novitates 2917: 1-10.
Michener, C.D. & A. Wille 1961 The bionomics of a primitively social bee, *Lasioglossum inconspicuum*. – The University of Kansas Science Bulletin 42: 1123-1202.
Michener, C.H., E.A. Cross, H.V. Daly, C.W. Rettenmeyer & A. Wille 1955 Additional techniques for studying the behavior of wild bees. – Insectes Sociaux 2: 237-246.
Michez, D. 2002 Discussion morphologique et biogéographique sur le complexe sub-spécifique de *Dasypoda hirtipes* (FABRICIUS 1793) sensu Warncke (1973b). – Notes Fauniques de Gembloux 49: 35-45.
Michez, D. & C. Eardley 2007 Monographic revision of the bee genus *Melitta* Kirby 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 43: 379-440.
Michez, D. & S. Patiny 2005 World revision of the oil-collecting bee genus *Macropis* Panzer 1809 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae) with a description of a new species from Laos. – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 41: 15-28.
Michez, D., M. Terzo & P. Rasmont 2004a Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre *Dasypoda* Latreille 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae). – Linzer biologische Beiträge 36: 847-900.
Michez, D., M. Terzo & P. Rasmont 2004b Phylogénie, biogéographie et choix floraux des abeilles oligolectiques du genre *Dasypoda* Latreille 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 40: 421-435.
Michez, D., A. Nel, J.-J. Menier & P. Rasmont 2007 The oldest fossil of a melittid bee (Hymenoptera: Apiformes) from the early Eocene of Oise (France). – Zoological Journal of the Linnean Society 150: 701-709.
Michez, D., S. Patiny, P. Rasmont, K. Timmermann & N.J. Vereecken 2008 Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae s.l. (Hymenoptera: Apoidea). – Apidologie 39: 146-162.
Michez, D., S. Patiny & B.N. Danforth 2009a Phylogeny of Melittidae (Hymenoptera: Anthophila) based on combined molecular and morphological data. – Systematic Entomology 34: 574-597.
Michez, D., T. de Meulemeester, P. Rasmont, A. Nel & S. Patiny 2009b New fossil evidence of the early diversification of bees: *Paleohabropoda oudardi* from the French Paleocene (Hymenoptera, Apidae, Anthophorini). – Zoologica Scripta 38: 171-181.
Michez, D., P. Rasmont, M. Terzo & N.J. Vereecken. 2009c A synthesis of gynandromorphy among wild bees (Hymenoptera:Apoidea), with an annotated description of several new cases. – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 45: 365-375.
Michez, D., C.D. Eardley, K. Timmermann & B.N. Danforth 2010 Unexpected polylecty in the bee genus *Meganomia* (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 83: 221-230.
Michez, D., M. Vanderplanck & M.S. Engel 2011 Fossil bees and their plant associates. – In: S. Patiny (red.), Evolution of the plant-pollinator relationships, Cambridge University Press (Systematic Association series), Cambridge: 103-164.
Mikkola, K. 1978 Spring migrations of wasps and bumble bees on the southern coast of Finland (Hymenoptera, Vespidae and Apidae). – Annales Entomologici Fennici 44: 10-26.
Miller, S.R., R. Gaebel, R.J. Mitchell & M. Arduser 2002 Occurrence of two species of Old World bees, *Anthidium manicatum* and *A. oblongatum* (Apoidea: Megachilidae), in Northern Ohio and Southern Michigan. – The Great Lakes Entomologist 35: 65-69.
Minckley, R.L. 1998 A cladistic analysis and classification of the subgenera and genera of the large carpenter bees, tribe Xylocopini (Hymenoptera: Apidae). – Scientific Papers 9: 1-47.
Móczár, L. 1977 Das nest von *Bombus alticola* Kriechbaumer (Hymenoptera: Apidae). – Acta Biologica Szegediensis 23: 133-138.
Móczár, M. von 1961 Revision, Faunakatalog und ethologische Angaben über die Arten der Gattung *Prosopis* F. (Fam. Colletidae 1. Cat. Hym. 28). – Folia Entomologica Hungarica 14: 143-162.
Moenen, R. 2004 Vragen bij het voorkomen van een groefbij. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 20: 54-56.
Moenen, R. 2005 Waarnemingen aan de klimopbij (Hymenoptera: Apidae). – Entomologische Berichten 65: 145-148.
Moenen, R. 2009 Kleptoparasieten (Coleoptera: Meloidae; Hymenoptera: Apidae) bij zijdebijen (Hymenoptera: Apidae). – Entomologische Berichten 69: 2-7.
Moenen, R. 2012 De broedparasiet *Cacoxenus indagator* (Drosophilidae) en de parasitoïden *Melittobia acasta* (Eulophidae) en *Coelopencyrtus* sp. (Encyrtidae) bij solitaire bijen in kunstmatige nestgelegenheid. – Entomologische Berichten 72: 63-70.
Molengraaf, H. 1995 Insektensterfte onder linde. – Natura-Amoeba 92(1031): 219.
Monsevičius, V. 2004 First supplement to the fauna list of Lithuanian wild bees (Hymenoptera, Apoidea). – Acta Zoologica Lituanica 14 (3): 3-9.
Monzon, V.H., J. Bosch & J. Retana 2004 Foraging behavior and pollinating effectiveness of *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) on 'Comice' pear. – Apidologie 35: 575-585.
Möschler, A. 1938 Ein Beitrag zur Bienenfauna in Ostpreussen, insbesondere der Kurischen Nehrung. – Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg 70: 243-288.
Müller, A. 1994 Die Bionomie der in leren Schneckengehausen nistende Biene *Osmia spinulosa*. – Veröffentlichungen Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württembergs 68/69: 291-334.
Müller, A. 1995 Morphological specializations in Central European bees for uptake of pollen from flowers with anthers hidden in narrow corolla tubes (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologia Generalis 20: 43-57.
Müller, A. 1996a Host-plant specialization in western palearctic anthidiine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Ecological Monographs 66: 235-257.
Müller, A. 1996b Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). – Biological Journal of the Linnean Society 57: 235-252.
Müller, A. 2011 Palaearctic Osmiine bees. – ETH Zürich, http://blogs.ethz.ch/osmiini. [Geraadpleegd mei 2011.]

Müller, A. & M. Kuhlmann 2003 Narrow flower specialization in two European bee species of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae). – European Journal of Entomology 100: 631-635.
Müller, A. & M. Kuhlmann 2008 Pollen hosts of western palaearctic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. – Biological Journal of the Linnean Society 95: 719-733.
Müller, A., W. Topfl & F. Amiet 1996 Collection of extrafloral trichome secretions for nest wool impregnation in the solitary bee *Anthidium manicatum*. – Naturwissenschaften 83: 230-232.
Müller, A., A. Krebs & F. Amiet 1997 Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
Müller, A., S. Diener, S. Snyder, K. Stutz, C. Sevidy & S. Dorn 2006 Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. – Biological Conservation 130: 604-615.
Müller, C.B. & P. Schmid-Hempel 1992 Correlates of reproductive success among field colonies of *Bombus lucorum*: the importance of growth and parasites. – Ecological Entomology 17: 343-353.
Müller, H. 1884 Ein Beitrag zur Lebensgeschichte der *Dasypoda hirtipes*. – Verhandlungen des naturhistorischen Verein(e)s der preussischen Rheinlande, Westfalens 41: 1-52.
Müller, J., H. Bußler, M. Goßner, A. Gruppe, A. Jarzabek-Müller, M. Preis & T. Rettelbach 2007 Forest edges in the mixed-montane zone of the Bavarian Forest National Park - hot spots of biodiversity. – Silva Gabreta 13 (2): 121-148.
Müller, M. 1931 Zur Biologie unserer Wollbienen (*Anthidium* F.) (Hym., Apid.). – Zeitschrift für Wissenschaftliche Insektenbiologie 26: 141-148.
Müller, M. 1944 Beiträge zur Kenntnis der Bienenfauna Sachsens (Hym. Apid). – Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft 13: 65-108.
Müller, U.G. & B. Wolf-Müller 1993 A method for estimating the age of bees: age-dependent wing wear and coloration in the wool-carder bee *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of Insect Behavior 6: 529-537.
Münster-Swendsen, M. 1968 On the biology of the solitary bee *Panurgus banksianus* Kirby, including some ecological aspects. – Royal Veterinary and Agricultural College, Yearbook 1968, Copenhagen: 215-241.
Münster-Swendsen, M. 1970 The nesting behaviour of the bee *Panurgus banksianus* Kirby (Hymenoptera, Andrenidae, Panurginae). – Entomologica Scandinavica 1: 93-101.
Münster-Swendsen, M. & I. Calabuig 2000 Interaction between the solitary bee *Chelostoma florisomne* and its nest parasite *Sapyga clavicornis* - empty cells reduce the impact of parasites. – Ecological Entomology 25: 63-70.
Murao, R. & O. Tadauchi 2005 Description of immature stages of *Colletes esakii* (Hymenoptera, Colletidae). – Esakia 45: 55-60.
Murray, T., U. Fitzpatrick, M.J.F. Brown & R.J. Paxton 2008 Cryptic species diversity in a widespread bumble bee complex revealed using mitochondrial DNA RFLPs. – Conservation Genetics 9: 653-666.
Muuren, C. van der, F. Hoffmann & M.M. Kwak 2003 Insect diversity on yellow Asteraceae in road verges in the Netherlands. – Proceedings of Experimental and Applied Entomology, Nederlandse Entomologische Vereniging Amsterdam14: 115-118.

Navarro, L. 2000 Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators. – American Journal of Botany 87: 980-985.
Neff, J.L. 2004 Hooked hairs and not so narrow tubes: two new species of *Colletes* Latreille from Texas (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae). – Journal of Hymenoptera Research 13: 250-261.
Neumeyer, R. & M.K. Obrist 2000 *Lasioglossum rufitarse* (Zetterstedt, 1838) als neuer Wirt von *Sphecodes geoffrellus* (Kirby, 1802)?. – Bembix 13: 9-10.
Neve, A. 2003 De schorzijdebij. – De Stertselaar 27: 24-25.
Nieh, J.C. 2004 Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). – Apidologie 35: 159-182.
Nielsen, E.T. 1934 Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires IV. (Apidae). – Entomol. Meddr. 18: 421-472.
Nielsen, E.T. 1941 Nestbau von *Eucera longicornis* L. – Entomologiske Meddelelser 22: 142-149.
Nielsen, I.C. 1902 Biologiske Studier over danske enlige Bier og derer Snyltere. – Entomologiske Meddelelser 1902: 75-106.
Niemelä, P. 1936 Mitteilungen über die Apiden Finnlands. 1. Die Gattung *Megachile* Latr. – Annales Entomologici Fennici 2: 86-96.
Niemelä, P. 1947 Mitteilungen über die Apiden (Hym.) Finnlands. 2. Die Gattung *Epeolus* Latr. – Annales Entomologici Fennici 13: 35-43.
Niemelä, P. 1949 Mitteilungen über die Apiden (Hym.) Finnlands. – Annales Entomologici Fennici 15: 101-120.
Nieuwegiessen, J. van de 1997 *Megachile analis* en *Coelioxys quadridentata*. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 6: 42-43.
Nieuwenhuijsen, H. 1995 Een gynandromorf van *Osmia caerulescens* (L.). – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 2: 12-14.
Nieuwenhuijsen, H. 1999 De onderdelen van het mannelijke genitaal van enkele aculeatenfamilies en hun namen, IV Apidae en V Samenvatting. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 10: 37-41.
Nieuwenhuijsen, H. 2000 Twee gynandromorfen. – Bzzz 11: 12-13.
Nieuwenhuijsen, H. 2007 Determinatietabel voor de Nederlandse *Anthophora*-soorten. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 26: 73-76.
Nieuwenhuijsen, H. 2008 De zilveren zandbij (*Andrena argentata*) in de Schoorlse Duinen. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 28: 37-39.
Nieuwenhuijsen, H. 2009a De mijnen en de stuifmeelkeus van de vrouwtjes van de rosse metselbij (*O. rufa* Linnaeus, 1758) in de Egmonderhout in Alkmaar. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 30: 54-56.
Nieuwenhuijsen, H. 2009b *Andrena barbilabris*, een mogelijke gastheer van de blaaskopvlieg *Myopa tessellatipennis*. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 30: 53-54.
Nieuwenhuijsen, H. 2010 Determinatietabel voor de bijen van het genus *Coelioxys* in Nederland. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 1: 32-35.
Nieuwenhuijsen, H. & I. Raemakers 2009 Tabel voor de bijen van het genus *Hylaeus* in Nederland. – Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera van de NEV, Bzzz 29: 28-36.
Nieuwenhuijsen, H. & H. Wiering 1996 *Hoplitis spinulosa* in Nederland. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 3: 12-13.
Nieuwenhuijsen, H., M. Reemer, T. Peeters, J. Smit & A. van Eck 2007 OBN-monitoring van bijen in gebieden van Natuurmonumenten (Hymenoptera, Apidae s.l.). – EIS-Nederland, Leiden.
Nieuwenhuijsen, H., P. Megens & J. Smit 2008 Angeldragende bijen en wespen van twee uiterwaarden van de Maas: de Stalberg en Isabellegreend. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 27: 23-27.
Nieuwenhuijsen, H., T.M.J. Peeters, J. Smit, C. van Achterberg & J de Rond 2012 De bijen van Nederland (Hymenoptera: Apidae s.l.), deel 1. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht. In druk.
Nilsson, L. A. 2010 Åtgärdsprogram för stortapetserarbi, storkägelbi, och thomsonkägelbi 2010-2014 *(Megachile lagopoda, Coelioxys conoidea* och *C. obtusispina)*. – Rapport 6332, Naturvårdsverket, Stockholm.
Niu, Z.Q, Y.R. Wu & D.W. Huang 2005 A taxonomic study on the four genera of the subfamily Rophitinae from China (Hymenoptera: Halictidae). – The Raffles Bulletin of Zoology 53: 47-58.
Noordijk, J., R.M.J.C. Kleukers, E.J. van Nieukerken & A.J. van Loon (red.) 2010 De Nederlandse biodiversiteit. Nederlandse Fauna 10. – Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
Norden, B.B. 1984 Nesting biology of *Anthophora abrupta* (Hymenoptera: Anthophoridae). Journal of the Kansas Entomological Society 57: 243-262.
Norden, B.B., W.T. Batra, H.M. Fales, A. Hefetz & G.J. Shaw 1980 *Anthophora* bees: unusual glycerides from maternal Dufour's glands serve as larval food and cell lining. – Science 207: 1095-1097.
Noskiewicz, J. 1936 Die palearktischen *Colletes*-Arten. – Prace naukowe, wydawnictwo towarzystwa naukowego we lwowie 2 (3): 1-532.
Notton, D.G. & H.H. Dathe 2008 William Kirby's types of *Hylaeus* Fabricius (Hymenoptera, Colletidae) in the collection of the Natural History Museum, London. – Journal of Natural History 42 (27-28): 1861-1865.
Noyes, J.S. 2003 Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. www.nhm.ac. uk/entomology/chalcidoids/index.html. [Geraadpleegd in 2010.]

Oldroyd, B.P. & S. Wongsiri 2006 Asian honey bees: biology, conservation, and human interactions. – Harvard University Press, Cambridge.
Oliver, T., J.K. Hill, C.D. Thomas, T. Brereton & D.B. Roy 2009 Changes in habitat specificity of species at their climatic range boundaries. – Ecology Letters 12: 1091-1102.
Oliveira, R. & C. Schlindwein 2009 Searching for a manageable pollinator for *Acerola* orchards: the solitary oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). – Journal of Economic Entomology 102: 265-273.

Olsen, K.N. 1997 Pollination effectiveness and pollinator importance in a population of *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceaea). – Oecologia 109: 114-121.
Oostermeijer, J.G.B., S.H. Luijten, M.M. Kwak, E.J.M. Boerrigter & J.C.M. den Nijs 1998 Zeldzame planten in het nauw: problemen van kleine populaties. – De Levende Natuur 99: 134-141.
Ordway, E. 1965 Caste differentiation in *Augochlorella* (Hymenoptera, Halictidae). – Insectes Sociaux 12: 291-308.
Osborne, J.L, A.P.Martin, C.R. Shortall, A.D. Todd, D. Goulson, M.E. Knight, R.J. Hale & R.A. Sanderson 2008 Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. – Journal of Applied Ecology 45: 784-792.
Osten, T. 1989 Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen des Paarungsverhaltens von *Platynopoda* und *Mesotrichia* (Hymenoptera: Xylocopini). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A (Biologie) 433: 1-18.
Ostrauskas, H. 2002 Wild bees caugt in Lithuania. – Acta Zoologica Lituanica 12: 191-196.
O'Toole, C. (red.) 1986 The encyclopedia of insects. – George Allen & Unwin, London.
O'Toole, C. 1993 Diversity of native bees and agroecosystems. – In: J. LaSalle & I.D. Gauld (red.), Hymenoptera and biodiversity. CAB International, Wallingford: 169-196.
O'Toole, C. 2000 The red mason bee. – Osmia Publications, Banburry.
O'Toole, C. & A. Raw 1991 Bees of the world. – Blandford, London.
Otterstatter, M.C., T.L. Whidden & R.E. Owen 2002 Contrasting frequencies of parasitism and host mortality among phorid and conopid parasitoids of bumble-bees. – Ecological Entomology 27: 229-237.
Ouborg, N.J. 1988 Genetische verarming: de problematiek van het beheer van kleine populaties. – De Levende Natuur 89: 7-13.
Oudemans, J.Th. 1900 Hymenoptera, vliesvleugeligen of bijen, wespen en mieren. – In: De Nederlandsche insecten. Nijhoff, 's-Gravenhage: 713-810.
Ouweneel, W.J. 1975 Het ontstaan van ruimtelijke ordening tijdens de ontwikkeling van insecten. – In: J. Faber & W.L.M. Geilenkirchen (red.), Ontwikkelingsbiologie. Pudoc, Wageningen: 126-168.

Packer, L. 1983 The nesting biology and social organisation of *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *laticeps* (Hymenoptera, Halictidae) in England. – Insectes Sociaux 30: 367-375.
Packer, L. 1991 The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus*: a phylogenetic approach. – Behavioral Ecology and Sociobiology 29: 153-160.
Packer, L. & J.S. Taylor 1997 How many species are there? An application of the phylogenetic species concept to genetic data for some comparatively well known bee 'species'. – Canadian Entomologist 129: 587-594.
Packer, L. 2005 The influence of marking upon bee behaviour in circle tube experiments with a methodological comparison among studies. – Insectes Sociaux 52: 139-146.
Packer, L., A. Porsa, C. Plateaux-Quénu & L. Plateaux 1999 A cryptic species allied to *Evylaeus villosulus* (Kirby) (Hymenoptera: Halictidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 35: 165-171.
Page, R.E. 1986 Sperm utilization in social insects. – Annual Review of Entomology 31: 297-320.
Patiny, S. 1998 Contribution à la connaissance de la régression des populations du sous-genre *Taeniandrena* Hedicke, 1933 (Hym., Andrenidae, *Andrena*) et leurs habitudes pollinisatrices. – Notes Fauniques de Gembloux 35: 20-33.
Patiny, S. 2002 Andrenidae of zandbijen. – In: W. Dekoninck, V. Versteirt & P. Grootaert (red.). Praktijkgericht onderzoek naar kansen en belangrijke stuurvariabelen voor natuurontwikkeling op gronden met voormalig intensief landbouwgebruik. Deel IV: Invertebraten. Rapport ENT.2002.01. Studie uitgevoerd voor rekening van de Vlaamse Gemeenschap binnen het kader van het Vlaams Impulsprogramma voor Natuurontwikkeling in opdracht van de Vlaamse minister bevoegd voor Natuurbehoud: 216-217.
Patiny, S. & D. Michez 2007 Biogeography of bees (Hymenoptera, Apoidea) in Sahara and Arabian deserts. – Insect Systematics & Evolution 38: 19-34.
Paulus, H.F. & C. Gack 1999 Bestäubungsbiologiesche Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO Frankreich), Ligurien und Toscana (NW-Italien) (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Journal Europäischer Orchideen 31: 347-422.
Pauly, A. 1999 Catalogue des Hyménoptères Aculéates de Belgique. – Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie 135: 98-125.
Paxton, R.J. & H. Pohl 1999 The tawny mining bee, *Andrena fulva* (Müller) (Hymenoptera, Andrenidae), at a south Wales field site and its associated organisms: Hymenoptera, Diptera, Nematoda and Strepsiptera. – British Journal of Entomology and Natural History 12: 57-67.
Paxton, R.J. & J. Tengö 1996 Intranidal mating, emergence and sex ratio in a communal bee, *Andrena jacobi* Perkins, 1921 (Hymenoptera: Andrenidae).– Journal of Insect Behavior 9: 421-440.
Paxton, R.J., J. Tengö & L. Hedström 1996a Dipteran parasites and other associates of a communal bee, *Andrena scotica* (Hymenoptera: Apoidea), on Öland, SE Sweden. – Entomologisk Tidskrift 117: 165-178.
Paxton, R.J., P.A. Thorén, J. Tengö, A. Estoup & P. Pamilo 1996b Mating structure and nestmate relatedness in a communal bee, *Andrena jacobi* (Hymenoptera: Andrenidae), using microsatellites. – Molecular Ecology 5: 511-519.
Paxton, R.J., M. Giovanetti, F. Andrietti, E. Scamoni & B. Scanni 1999 Mating in a communal bee, *Andrena agilissima* (Hymenoptera Andrenidae). – Ethology, Ecology and Evolution 11: 371-382.
Peakall, R. & F.P. Schiestl 2004 A mark-recapture study of male *Colletes cunicularius* bees: implications for pollination by sexual deception. – Behavioral Ecology and Sociobiology 56: 579-584.
Peeters, T.M.J. 1995 Sectie Hymenoptera. – In: P. Koomen, W.N. Ellis & L.P.S. van der Geest (red.), Insekten onderzoeken. Een overzicht van vijftig jaar entomologisch onderzoek in Nederland. – Jubileumboek ter gelegenheid van het 150-jarig bestaan van de Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 214.
Peeters, T.M.J. 1997a Bijen en wespen van de Millingerwaard. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 5: 2-8.
Peeters, T.M.J. 1997b Bijen en wespen op Isabellegreend. Minifauna van steilwanden en dijken nauwelijks bekend. – Natuurhistorisch Maandblad 86:145-150.
Peeters, T.M.J. 1998a Leuke vangsten in 1997 – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 7: 6-8.
Peeters, T.M.J. 1998b Tussen de buien door. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 8: 34-35.
Peeters, T.M.J. 2002 Bijen, wespen en mieren in terreinen van de TWM: 43-46. In: M.-C. van de Wiel (red.), Natuurstudie in de Kaaistoep. Verslag 2001. – KNNV-afdeling Tilburg, Tilburg.
Peeters, T.M.J. 2003 Historisch overzicht van determinatietabellen voor angeldragende wespen en bijen. – Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland 37: 7-9.
Peeters, T.M.J. 2004a Boekbespreking. Gusenleitner, F. & M. Schwarz 2002, Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Erganzungen zu palaarktischen Arten (Hymenoptera, Apidae, Andreninae, Andrena). – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 19: 36-39.
Peeters. T.M.J. 2004b Voorjaarsbijen en wespen in de Maasuiterwaarden bij Den Bosch. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 20: 50-53.
Peeters, T. 2010 Van klimop naar klimop in Limburg in 2010. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 1: 29.
Peeters, T.M.J. & J. Kuper 2006 De wesp *Leucospis dorsigera* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Leucospidae) nadert onze grens. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 24: 62-64.
Peeters, T.M.J. & M.M. Kwak 1995 Hommelstudie in Nederland. – Natura-Amoeba 92: 206-207.
Peeters, T.M.J. & C.G.E. van Noordwijk 2006 De vierbandgroefbij, een bijzondere vondst op de Bemelerberg. – Natuurhistorisch Maandblad 95: 186-189.
Peeters, T.M.J. & M. Reemer 2003 Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst.– European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
Peeters, T.M.J., I. Raemakers & J. Smit 1999 Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen. – EIS-Nederland, Leiden.
Peeters, T.M.J., M.E. Nijssen & H. Esselink 2001 Bijen in Nederlandse heidelandschappen. – De Levende Natuur 102: 159-165.
Peeters, T.M.J., C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis 2004 De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). – Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
Peeters, T., I. Raemakers & M. Roos 2005 Foutje in hommeltabel ontdekt. – Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland 41: 7-8.
Peeters, T.M.J., I. Raemakers, J. van de Nieuwegiessen & J. Kuper 2006 De rotsbehangersbij *Megachile pilidens*, nieuw voor de Nederlandse fauna (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 25: 11-18.

Pekkarinen, A. 1979 Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. – Acta Zoologica Fennica 158: 1-59.
Pekkarinen, A. 1998 Oligolectic bees in Northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). – Entomologica Fennica 8: 205-214.
Pekkarinen, A., Ø. Berg, I. Calabuig, L.-Å. Janzon & J. Luig 2003 Distribution and co-existence of the *Macropis* species and their cleptoparasite *Epeoloides coecutiens* in NW Europe. – Entomologica Fennica 14: 53-59.
Perkins, R.C.L. 1918 The synonymy of *Andrena wilkella* K. and its allies, with notes on habits, as confirming specific distinctions. – Entomologist's Monthly Magazine: 36-39.
Perkins, R.C.L. 1919 The British species of *Andrena* and *Nomada*. – Transactions of the Entomological Society of London I-II: 218-319.
Perkins, R.C.L. 1920 Note on *Epeolus* and *Colletes* (Hymenopt.). – Entomologist's Monthly Magazine 56: 184-185.
Perkins, R.C.L. 1922 The British species of *Halictus* and *Sphecodes*. – Entomologist's Monthly Magazine 58: 46-52.
Perkins, R.C.L. 1945 The Aculeate Hymenoptera of a small area of Dartmoor near Lydford. – Entomologist's Monthly Magazine 81: 145-153.
Pesenko, Y.A. 1984 A subgeneric classification of bees of the genus *Halictus* Latreille sensu stricto. – Entomologicheskoe Obozrenie 63: 340-357.
Pesenko, Y.A. 2004 The phylogeny and classification of the tribe Halictini, with special reference to the *Halictus* genus-group (Hymenoptera: Halictidae). – Zoosystematica Rossica 13: 83-113.
Pesenko, Y. 2007 Subgeneric classification of the genus *Evylaeus* Robertson (Hymenoptera: Halictidae). – Zootaxa 1500: 1-54.
Pesenko, Y., J. Banaszak, V.G. Radchenko & T. Ciercziak 2000 Bees of the family Halictidae (excluding *Sphecodes*) in Poland - taxonomy, ecology, bionomics. – Bydgoszcz.
Petanidou, T., W.N. Ellis & A.C. Ellis-Adam 1995 Ecogeographical patterns in the incidence of brood parasitism in bees. – Biological Journal of the Linnean Society 55: 261-272.
Peters, B. & G. Kurstjens 2007 Rivierenland in ontwikkeling; resultaten van natuurontwikkeling in het rivierengebied. – Bureau Drift, Berg en Dal.
Petit, J. 1969 Notes sur quelques hymenopteres rares. – Lambillionea 67: 11-12.
Petit, J. 1970 Note sur la nidification et le comportement d'*Osmia platycera* Gerst. – Lambillionea 70: 14-21.
Petit, J. 1975a Hyménoptères Aculéates intéressants pour la Faune de la Belgique et des régions limitrophes. – Lambillionea 75: 5-10, 34-42.
Petit, J. 1975b Abeilles solitaires nouvelles pour la faune Belge. – Lambillionea 75: 109-115.
Petit, J. 1977 Hyménoptères Aculéates intéressants pour la faune de la Belgique et des régions limitrophes. – Lambillionea 77: 39-46.
Petit, J. 1987 Faunistique de la Montagne-Saint-Pierre I. Réapparition d'*Andrena polita* Smith et de son parasite *Nomada major* Morawitz (Hym. Apoidea). – Lambillionea 87: 137-142.
Petit, J. 1988 *Colletes similis* Schenck et *Epeolus variegatus* (L.), deux abeilles solitaires rares en Belgique et nouvelles por la Montagne Saint-Pierre. – Natura Mosana 41: 5-11.
Petit, J. 1990 Quelques données récentes sur la répartition et l'éthologie de *Macropis labiata* (Fabricius), abeille solitaire nouvelle pour la Montagne Saint-Pierre. – Natura Mosana 43: 29-39.
Petit, J. 1993 Faunistique de la Montagne Saint-Pierre, 3. Sur la présence de *Hylaeus gracilicornis* et de *Hylaeus conformis*, deux abeilles solitaires très rares en Belgique (Hymenoptera Colletidae). – Lambillionea 93: 417-419.
Petit, J. 1997 *Lasioglossum pallens* (Brullé 1832), abeille solitaire nouvelle pour la faune Belge (Hymenoptera apoidea). – Lambillionea 97: 49-52.
Petit, J. 2002 Sur la repartition et l'ethologie d'une abeille solitaire rare, *Megachile lapponica* Thomson 1872 (Hymenoptera, Megachilidae). – Lambillionea 102: 330-336.
Petit, J. 2006 Sur quelques Hyménoptères aculéates nouveaux ou intéressants pour la. Montagne Saint-Pierre et la région voisine (Province de Liège, Belgique). – Lambillionea 106: 473-486.
Petterson, M.W., B. Cederberg & L.A. Nilsson 2004 Grödor och vildbin i Sverige. Kunskapssammanställning för hållbar utveckling av insektspollinerad matproduktion och biologisk mångfald i jordbrukslandskapet. – Svenska Vildbiprojektet vid Artdatabanken, SLU & Avdelningen för Växtekologie, Uppsala Universitet.
Pfau, H.K. 1990 Die Hosenbienen des Gonsenheimer Bahndammes; Beobachtungen an einer Kolonie von *Dasypoda hirtipes*. – Natur und Museum 120 (1): 1-10.
Pijfers, J.H.N. 2003 Hoe zeldzaam is de kleine tubebij *Stelis minuta*?. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 17: 23.
Pijfers, J.H.N. 2007 De angeldragers van een Achterhoekse dorpstuin. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 25: 11-12.
Piper, R.W. 2003 A novel technique for the individual marking of smaller insects. – Entomologia Experimentalis et Applicata 106: 155-157.
Pistorius, J., G. Bischoff & U. Heimbach 2009 Bienenvergiftung durch Wirkstoffabrieb von Saatgutbehandlungsmitteln während der Maisaussaat im Frühjahr 2008. – Journal für Kulturpflanzen 61: 9-14.
Pittioni, B. 1949 *Stelis minima* Schck., eine seltene und wenig bekannte Schmarotzerbiene (Hymenoptera, Megachilidae). – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft 34 (3): 29-39.
Pittioni, B. & R. Schmidt 1943. Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. II. Andrenidae und isoliert stehende Gattungen. – Niederdonau, Natur und Kultur 24: 1-83.
Pitts-Singer, T.L. & J.H. Cane 2011 The alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata*: the world's most intensively managed solitary bee. – Annual Review of Entomology 56: 221-237.
Plant, J. & A. Dubitzky 2008 Relaxing bee specimens: a quick and easy method. – Entomologica Austriaca 15: 41-44.
Plateaux-Quénu, C. 1960 Utilisation d'un nid de *Halictus marginatus* par une fondatrice de *Halictus malachurus*. – Insectes Sociaux 7: 349-352.
Plateaux-Quénu, C. 1979 Qui remplace la reine dans un groupe d'ouvrières orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scopoli) (Hym., Halictidae)?. – Annales de Sciences Naturelles, 13e Série 1: 213-218.
Plateaux-Quénu, C. 1984 Fondation tetragyne chez *Evylaeus calceatus* (Scopoli) (Hym., Halictidae). – Insectes Sociaux 1: 225-231.
Plateaux-Quénu, C. 1992 Comparative biological data in two closely related eusocial species: *Evylaeus calceatus* (Scop.) and *Evylaeus albipes* (F.) (Hym., Halictinae). – Insectes Sociaux 39: 351-364.
Plateaux-Quénu, C. 1993 Flexibilité social chez *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae). – Actes des Colloques Insectes Sociaux 8: 127-134.
Plateaux-Quénu, C. & L. Plateaux 1994 Polyphenism of *Halictus* (*Seladonia*) *tumulorum* (L.). – Insectes Sociaux 41: 219-222.
Plateaux-Quénu, C., L. Plateaux & L. Packer 2000 Population-typical behaviours are retained when eusocial and non-eusocial forms of *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) are reared simultaneously in the laboratory. Insectes Sociaux 47: 263-270.
Plath, O.E. 1934 Bumble bees and their ways. – MacMillan, New York.
Plowright, R.C. 1977 Nest architecture and the biosystematics of bumble bees. – Proceedings of the 8th International Congress, IUSSI: 183-185.
Poinar, G.O.Jr. & B.N. Danforth 2006 A fossil bee from Cretaceous Burmese amber. – Science 314: 614.
Polidori, C., B. Scanni, E. Scamoni, M. Giovanetti, F. Andrietti & R.J. Paxton 2005 Satellite flies (*Leucophora personata*, Diptera: Anthomyiidae) and other dipteran parasites of the communal bee *Andrena aglissima* (Hymenoptera: Andrenidae) on the island of Elba, Italy. – Journal of Natural History 39: 2745-2758.
Ponchau, O., S. Iserbyt, J.-C. Verhaeghe & P. Rasmont 2006 Is the caste-ratio of the oligolectic bumblebee *Bombus gerstaeckeri* Morawitz (Hymenoptera: Apidae) biased to queen? – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 42: 207-214.
Popov, V.B. 1933 [Notes on the parastic bees allied to the genus *Biastes* Panz.] – Trudy Instituta Zoologii, Akademii Nauk SSSR 2: 51-75. [In Russisch.]
Popov, V.B. 1955 Generic groupings of the Palearctic melectines (Hymenoptera, Anthophoridae). – Transactions of the Zoological Institute, Academy of Sciences USSR 21: 321-334. [In Russisch.]
Popova, L.M.1983 A contribution to the knowledge of Andrenid bees biology in the Middle Volga Area. – Vestnik Zoologii 1983 (3): 46-50.
Portugal-Araújo, V. 1958 A contribution to the bionomics of *Lestrimelitta cubiceps* (Hymenoptera, Apidae). – Journal of Kansas Entomological Society 31: 203-211.
Postner, M. 1951 Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hummeln und ihren Nestern. – Veröffentlichungen aus dem Museum für Natur-, Völker- und Handelskunde in Bremen, A 2 (1): 45-86.
Potts, S.G., S.P.M. Roberts, R. Dean, G. Marris, M.A. Brown, R. Jones, P. Neumann & J. Settele 2010a Declines of managed honeybees and beekeepers in Europe? – Journal of Apicultural Research 49: 15-22.
Potts, S.G., J.C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger & W.E. Kunin 2010b Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. – Trends in Ecology and Evolution 25: 345-353.
Pouvreau, A. 1973 Die Feinde der Hummeln. I. Untersuchung einer Zoozönose: das Nest der Hummeln. – Apidologie 4: 126-148.
Pouvreau, A. 1974 Les ennemies des bourdons II. Organismes affectant les adults. – Apidologie 5: 39-62.

Pouvreau, A. & Y. Loublier 1995 Observations sur la biologie de *Dasypoda hirtipes* (F., 1793) (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 31: 237-248.
Praz, C.J., A. Müller, B.N. Danforth, T.L. Griswold, A. Widmer & S. Dorn 2008a Phylogeny and biogeography of bees of the tribe Osmiini (Hymenoptera: Megachilidae). – Molecular Phylogenetics and Evolution 49: 185-197.
Praz, C.J., A. Müller & S. Dorn 2008b Host recognition in a pollen-specialist bee: evidence for a genetic basis. – Apidologie 39: 547-557.
Přidal, A. 2004 Checklist of the bees in the Czech Republic and Slovakia with comments on their distribution and taxonomy (Insecta: Hymenoptera: Apoidea). – Acta universitatis agriculturae et silviculturae Mendeleianae Brunensis 52 (1): 29-66.
Primack, R. 1985 Longevity of individual flowers. – Annual Review of Ecology and Systematics 16: 15-37.
Proctor, M., P. Yeo & A. Lack 1996 The natural history of pollination. – Harper Collins Publishers, London.
Proshchalykin, M.Y. 2003 The bees (Hymenoptera: Apoidea) of the Kuril islands. – Far Eastern Entomologist 132: 1-21.
Proshchalykin, M.Y. 2004 A checklist of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of the southern part of the Russian Far East. – Far Eastern Entomologist 134: 1-17.
Proshchalykin, M.Y. 2007 The bees of family Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea) of Transbaikalia. – Far Eastern Entomologist 175: 1-18.
Proshchalykin, M.Y. & A.N. Kupianskaya 2005 The bees (Hymenoptera, Apoidea) of the northern part of the Russian Far East. – Far Eastern Entomologist 153: 1-39.
Proshchalykin, M.Y. & A.S. Lelej 2004 New and little known bees (Hymenoptera: Colletidae, Apidae) from the Russian Far East. – Far Eastern Entomologist 136: 1-10.
Proshchalykin M.Y., A.S. Lelej & E.E.N. Kupianskaya 2004 [De bijenfauna (Hymenoptera, Apoidea) van Sachalin. Flora en fauna van Sachalin Island (Materials International Sakhalin-project)]. – Vladivostok. Deel 1: 154-192. [In Russisch.]
Prŷs-Jones, O.E., E. Ólafsson & K. Kristjánsson 1981 The Icelandic bumble bee fauna (*Bombus* Latr., Apidae) and its distributional ecology. – Journal of Apicultural Research 20: 189-197.

Radchenko, V.G. 1981 Nesting of bees of four species of the genus *Andrena* F. (Hymenoptera, Andrenidae). – Entomologicheskoe Obozrenie 60: 766-774.
Radchenko, V.G. 1996 Evolution of nest building in bees (Hymenoptera, Apoidea). – Entomological Review 76: 20-32.
Radchenko, V.G. & Y.A. Pesenko 1994 [Biology of bees (Hymenoptera, Apoidea).] – Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg. [In Russisch, met Engelse samenvatting.]
Rademaker, M.C.J., T.J. de Jong & P.G.L. Klinkhamer 1997 Pollen dynamics of bumblebee visitation on *Echium vulgare*. – Functional Ecology 11: 554-563.
Radloff, S.E., H.R. Hepburn & M.E. Engel 2011 The asian species of *Apis*. – In: H.R. Hepburn & S.E. Radloff (red.), Honeybees of Asia. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 1-22.
Raemakers, I.P. 2000 Enkele bijzondere bijenwaarnemingen (Hymenoptera: Apidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 11: 141-144.
Raemakers, I. 2001 Stadsbijen. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 13: 9-12.
Raemakers, I.P. 2004a De kortsnuitbloedbij *Sphecodes majalis* nieuw voor de Nederlandse fauna (Hymenoptera: Apidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 20: 17-23.
Raemakers, I.P. 2004b. Is de Klaverbehangersbij (*Megachile ligniseca*) eigenlijk een Distelbehangersbij?. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 19: 24-26.
Raemakers, I.P. 2005 De schermbloemzandbij *Andrena nitidiuscula* terug in Nederland (Hymenoptera: Apidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 23: 13-16.
Raemakers, I.P. 2007 De blauwe zandbij had honger. Oftewel bijen van instabiele biotopen vragen meer stabiliteit. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 25: 18-19.
Raemakers, I.P. 2008 Leuke waarnemingen 2007 – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 27:
Raemakers, I.P. 2009a De wespbij *Nomada melathoracica* aangetroffen in Nederland (Hymenoptera: Apidae). – Entomologische Berichten 69: 18.
Raemakers, I. 2009b Na de klimopbij nu ook de oliekever *Stenoria analis* in Nederland. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 30: 51-53.
Raemakers, I.P. & H. Pijfers 2004 Krijgt *Hylaeus difformis* vaste grond onder de poten?. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 19: 34-35.
Raemakers, I.P., T. van den Eijnde & R. Kleukers 2004 Laatste kans voor de bijzondere stuifzandsoorten van de Tungelerwallen. – Natuurhistorisch Maandblad 93: 290-296.
Rajotte, E.G. 1979 Nesting, foraging and pheromone response of the bee *Colletes validus* Cresson and its association with lowbush blueberries (Hymenoptera: Colletidae) (Ericaceae: Vaccinium). – Journal of the Kansas Entomological Society 52: 349-361.
Ramírez, S.R., B. Gravendeel, R.B. Singer, C.R. Marshall & N.E. Pierce 2007 Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. – Nature 448: 1042-1045.
Ramírez, S.R., D.W. Roubik, C. Skov & N.E. Pierce 2010 Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). – Biological Journal of the Linnean Society 100: 552-572.
Rasmont, P. 1983 Catalogue commenté de bourdons de la région ouest-paléarctique (Hymenoptera, Apoidea, Apidae). – Notes Fauniques de Gembloux 7: 3-71.
Rasmont, P. 1988 Monographie écologique et zoogéographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). – Proefschrift, Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat, Gembloux.
Rasmont, P. & M. Terzo 2010 Catalogue et clé des sous-genres et espèces du genre *Bombus* de Belgique et du nord de la France (Hymenoptera, Apoidea). – Université de Mons, Laboratoire de Zoologie. [versie 7.x.2010]
Rasmont, P., J. Leclercq, A. Jacob-Remacle, A. Pauly & C. Gaspar 1993 The faunistic drift of Apoidea in Belgium. – In: E. Bruneau (red.), Bees for pollination. Commission of the European Communities, Brussels.
Rasmont, P., A. Coppee, D. Michez & T. De Meulemeester 2008 An overview of the *Bombus terrestris* (L. 1758) subspecies (Hymenoptera: Apidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 44: 243-250.
Rasmussen, C. & S.A. Cameron 2010 Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. – Biological Journal of the Linnean Society 99: 206-232.
Ravenstijn, W. van & L. Nederpel Sr. 1988 Trostrillers in België aan de kant: hommels doen het werk. – Weekblad Groenten en Fruit 12 februari 1988: 38-41.
Raw, A. 1972 The biology of the solitary bee *Osmia rufa* (L.) (Megachilidae). – Transactions of the Royal Entomological Society of London 124: 213-229.
Raw, A. 1974 Pollen preferences of three *Osmia* species (Hymenoptera). – Oikos 25: 54-60.
Raw, A. 1988 Nesting biology of the leaf-cutter bee *Megachile centuncularis* (L.) (Hymenoptera: Megachilidae) in Britain. – Entomologist 107: 52-56.
Raw, A. 1992 Solitary bees (Hymenoptera: Megachilidae), restricted to identical resources for nesting, recognized their own nests: an example of genetically determined personal scents?. – Entomologist 111: 79-87.
Reemer, M. & D. Kleijn 2010 Wilde bestuivers in appel- en perenboomgaarden in de Betuwe. – EIS-Nederland, Leiden & Alterra, Wageningen.
Reemer, M. & D. Kleijn 2012 Wilde bestuivers in appel- en perenboomgaarden in de Betuwe in 2010 en 2011. – EIS-Nederland, Leiden & Alterra, Wageningen.
Reemer, M. & F. van der Meer 2002 Vliegen, bijen en wespen in de uiterwaarden rond Zaltbommel. – EIS-Nederland, Leiden.
Reemer, M. & T. Peeters 2002 Eerste hulp voor wilde bijen. Bijenvriendelijk beheer van natuurgebieden. – EIS-Nederland, Leiden.
Reemer, M., T.M.J. Peeters, T. Zeegers & W. Ellis 1999 Wilde bijen in terreinen van Natuurmonumenten. – EIS-Nederland, Leiden.
Reemer, M., F. van der Meer & A. Neve 2005 De roodrandzandbij *Andrena rosea* in de Zuid-Hollandse Biesbosch. – EIS-Nederland, Leiden.
Reemer, M., R. Beringen & W. van der Slikke 2008a De knautiabij: kroon op de beemdkroon. Beheeradviezen voor bloemrijke graslanden in het Heuvelland. – EIS-Nederland & Stichting FLORON, Leiden.
Reemer, M., R. Beringen & W. van der Slikke 2012 De knautiabij, *Andrena hattorfiana*: bedreigde kroon op de beemdkroon. – Entomologische Berichten 77: 112-119.
Reemer, M., D.S.J. Groenenberg, C. van Achterberg & T.M.J. Peeters 2008b – Taxonomic assessment of *Andrena rosae* and *A. stragulata* by DNA-sequencing (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). Entomologia generalis 31: 21-32.
Reemer, M., W. Renema, W. van Steenis, T. Zeegers, A. Barendregt, J.T. Smit, M.P. van Veen, J. van Steenis & L.J.J.M. van der Leij 2009 De Nederlandse zweefvliegen (Diptera: Syrphidae). Nederlandse Fauna 8. – Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.

Reest, P.J. van der 1991 Wie het kleine niet eert… Ongewervelde dieren en het terreinbeheer. – Natuurbeschermingsraad, Utrecht.
Rehan, S.M., M.H. Richards & M.P. Schwarz 2009 Evidence of social nesting in the *Ceratina* of Borneo (Hymenoptera: Apidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 82: 194-209.
Rehan, S.M., T.W. Chapman, A.I. Craigie, M.H. Richards, S.J.B. Cooper & M.P. Schwarz 2010 Molecular phylogeny of the small carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Ceratinini) indicates early and rapid global dispersal. – Molecular Phylogenetics and Evolution 55: 1042-1054.
Reinig, W.F. 1935 On the variation of *Bombus lapidarius* L. and its cuckoo, *Psithyrus rupestris* Fabr., with notes on mimetic similarity. – Journal of Genetics 30: 321-356.
Reinig, W.F. 1939 Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln. – Zoologischer Anzeiger, Supplement 12: 170-206.
Reinig W.F. 1960 Können Hummeln stechen? – Kosmos 56: 310-313.
Reinig, W.F. 1981 Synopsis der in Europa nachgewiesenen Hummel- und Schmarotzerhummelarten (Hymenoptera, Bombidae). – Spixiana 4: 159-164.
Richards, K.W. 1975 Population ecology of bumblebees in southern Alberta. – Proefschrift University of Kansas, Lawrence.
Richards, M.H. 2001 Nesting biology and social organization of *Halictus sexcinctus* (Fabricius) in southern Greece. – Canadian Journal of Zoology 79: 2210-2220.
Richards, O.W. 1927 The specific characters of the British bumblebees (Hymenoptera). – Transactions of the Entomological Society of London 75: 233-268.
Richards, O.W. 1937 A study of the British species of *Epeolus* Latr. and their races, with a key to the species of *Colletes* (Hymen., Apidae). – Transactions of the Society for British Entomology 4: 89-129.
Richards, O.W. 1946 *Nomada flava* Panzer and the strains of *N. panzeri* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae). – Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series B 15: 17-36.
Richards, O.W. 1968 The subgeneric divisions of the genus *Bombus* Latreille (Hymenoptera: Apidae). – Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology) 22: 209-276.
Ricketts, T.H., J. Regetz, I. Steffan-Dewenter, S.A. Cunningham, C. Kremen, A. Bogdanski, B. Gemmill-Herren, S.S. Greenleaf, A.M. Klein, M.M. Mayfield, L.A. Morandin, A. Ochieng & B.F. Viana 2008 Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? – Ecology Letters 11: 499-515.
Riemann, H. 1987 Die Bienen, Wespen und Ameisen (Hymenoptera Aculeata) der Naturschutzgebiet 'Dünengebiet bei Neumühlen und Voßberge' unter Berücksichtigung weiterer Binnendünenareale. – Beiheft Naturschutz und Landschaftspflege Niedersachsen 17, Hannover.
Rightmyer, M.G., T. Griswold & M.S. Arduser 2010 A review of the non-metallic *Osmia (Melanosmia)* found in North America, with additional notes on palearctic *Melanosmia* (Hymenoptera, Megachilidae). – ZooKeys 60: 37-77.
Risch, S. 1999 Neue und wenig bekannte Arten der Gattung *Eucera* Scopoli 1770 (Hymenoptera, Apidae). – Linzer biologische Beiträge 31: 115-145.
Ritsema, C. 1879 Naamlijst der tot heden in Nederland waargenomen bijen-soorten (Hymenoptera Anthophila). – Tijdschrift voor Entomologie 22: 21-55.
Ritsema, C. 1880 Eerste supplement op de naamlijst der Nederlandsche Hymenoptera Anthophila – Tijdschrift voor Entomologie 23: xxiv-xxix.
Ritsema, C. 1881 Tweede supplement op de naamlijst der Nederlandsche Hymenoptera Anthophila. – Tijdschrift voor Entomologie 24: cxxiii-cxxviii.
Ritsema, C. 1882 [Hymenoptera verzameld op excursie Meerssen-Valkenburg]. In: Verslag 36e zomervergadering NEV. – Tijdschrift voor Entomologie 25: xxv-xxvi.
Ritsema, C. 1884 Synonymical remarks about certain Hymenoptera Aculeata. – Notes from the Leyden Museum 6: 200.
Roberts, S. 2010 Information sheet tree bee (*Bombus hypnorum*). – Hymettus-BWARS Information sheet 3. http://hymettus.org.uk/downloads/Info_sheets_2010/Bombus_hypnorum_infosheet.pdf.
Robinson, N.A. 1996 J.D. Ward's records of *Osmia xanthomelana* (Kirby, 1802) (Hym., Megachilidae) at Grange-over-Sands (VC 69) in 1920 and 1924. – Entomologist's Monthly Magazine 132: 22.
Rode, H. 1962 Solitärbienen als schädlinge an Mauerwerk. – Anzeiger für Schädlingskunde 35: 72-73.
Roig-Alsina, A. 1991 Cladistic analysis of the Nomadinae s.str. with description of a new genus (Hymenoptera: Apoidea). – Journal of the Kansas Entomological Society 64: 23-37.
Roig-Alsina, A. 1993 The evolution of the apoid endophallus, its phylogenetic implications, and functional significance of the genital capsule (Hymenoptera, Apoidea). – Bolletino di Zoologica. 60: 169-183.
Rolke, D. 2010 Die Bedeutung von Pheromonen bei der Parung der Roten Mauerbiene, *Osmia bicornis*. – In: S.M. Blank (red.), Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart (8.-10.10.2010). L. Krogmann, V. Mauss & H.T. Schwenninger, Stuttgart: 26.
Romankov, A.V. & T.G. Romankova 1998 [On the nesting of *Megachile* bees (Hymenoptera, Megachilidae) in the south of Primorskiy Kraj.] – Vestnik Zoologii 32: 73-82, 160. [In Russisch.]
Romasenko, L.P. 1983a [Pecularities of *Megachile ligniseca* K. (Hymenoptera, Megachilidae) nesting.] – Vestnik Zoologii 1983 (2): 76-78. [In Russisch.]
Romasenko, L.P. 1983b [A study of *Megachile centuncularis* biology.] – Vestnik Zoologii 1983 (4): 31-34. [In Russisch.]
Romasenko, L.P. 1989 [New data on biology of *Megachile analis* (Hymenoptera, Megachilidae).] – Vestnik Zoologii 1989 (6): 71-73. [In Russisch.]
Rond, J. de 1986 Insecteninventarisatie in Flevoland. – KNNV afdeling Lelystad.
Rond, J. de 1997 Bijen en graafwespen in 't Zand A72. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 6: 39-41.
Rond, J. de 1998 Inventarisatie Bergbos Lelystad. – KNNV afdeling Lelystad.
Rond, J. de 2004 Atlas van de wilde bijen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Uitgebreid voorlopig overzicht van 85 soorten. – Waterleidingbedrijf Amsterdam, Amsterdam.
Rond, J. de 2005 Vrije bijen in de AWD. – Nieuwsbrief Natuuronderzoek Amsterdamse Waterleidingduinen 15: 1-4.
Rooijakkers, E.F. & M.J. Sommeijer 2009 Gender specific brood cells in the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera; Colletidae). – Journal of Insect Behavior 22: 492-500.
Roos, M. 2002 Upstream Expedition Bolshaya Synya. – PRISM / NWO Progress Report 2002.
Roos, M. 2005 Grote aardhommels vroeg uit winterslaap? – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 21: 3-4.
Roos, M. 2011 Hommeltrek. – www.ketelbrug.nl/insecten/hommels/frme_hommels.htm. [Geraadpleegd februari 2011.]
Roos, M. & M. Reemer 2009 De moshommel *Bombus muscorum* in Zuid-Holland. – EIS-Nederland, Leiden.
Röseler, P.-F. 1985 A technique for year-round rearing of *Bombus terrestris* (Apidae, Bombini) colonies in captivity. – Apidologie 16: 165-170.
Rosenmeier, L. & L. Packer 1993 A comparison of genetic variation in two sibling species pairs of haplodiploid insects. – Biochemical Genetics 31: 185-200.
Roubik, D.W. 1995 Stingless bee colonies for pollination. – In: D.W. Roubik (red.), Pollination of cultivated plants in the tropics. FAO Agricultural Service Bulletin 118: 150-154.
Roulston, T.H. & J.H. Cane 2000 The effect of diet breadth and nesting ecology on body size variation in bees (Apiformes). – Journal of the Kansas Entomological Society 73: 129-142.
Rozen, J.G. 1965 The biology and immature stages of *Melitturga clavicornis* (Latreille) and of *Sphecodes albilabris* (Kirby) and the recognition of the Oxaeidae at the family level (Hymenoptera, Apoidea). – American Museum Novitates 2224: 1-18.
Rozen, J.G. 1966 The larvae of the Anthophoridae (Hym., Apoidea) part 2. The Nomadinae. – American Museum Novitates 2244: 1-38.
Rozen, J.G. 1967 The immature instars of the cleptoparasitic genus *Dioxys* (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of the New York Entomological Society 75: 236-248.
Rozen, J.G. 1969 The biology and description od a new species of african *Thyreus*, with life history notes on two species of *Anthophora* (Hymenoptera: Anthophoridae). – Journal of the New York Entomological Society 767: 51-60.
Rozen, J.G. 1971 Biology and immature stages of Moroccan panurgine bees (Hymenoptera, Apoidea). – American Museum Novitates 2457: 1-37.
Rozen, J.G. Jr. 1984 Nesting biology of Diphaglossine bees (Hymenoptera, Colletidae). – American Museum Novitates 2786: 1-33.
Rozen, J.G. Jr. 1987 Nesting biology of the bee *Ashmeadiella holtii* and its cleptoparasite, a new species of *Stelis* (Apoidea: Megachilidae). – American Museum Novitates 2900: 1-10.
Rozen, J.G. 1991 Evolution of cleptoparasitism in anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera: Apoidea). – American Museum Novitates 3029: 1-36.
Rozen, J.G. 1993 Nesting biologies and immature stages of the rophitine bees (Halictidae) with notes on the cleptoparasite *Biastes* (Anthophoridae) (Hymenoptera: Apoidea). – American Museum Novitates 3066: 1-28.
Rozen, J.G. Jr. 1997 Pupal description of *Neopasites cressoni* (Apidae: Nomadinae: Biastini). – Journal of the Kansas Entomological Society 70: 76-78.

Rozen, J.G. Jr. 2000 Pupal descriptions of some cleptoparasitic bees (Apidae), with a preliminary generic key to pupae of cleptoparasitic bees (Apoidea). – American Museum Novitates 3289: 1-19.
Rozen, J.G. Jr. 2001a Ovarioles and oocytes of two old world cleptoparasitic bees with biological notes on *Ammobatoides* (Hymenoptera: Apidae). – American Museum Novitates 3326: 1-9.
Rozen, J.G. Jr. 2001b A taxonomic key to mature larvae of cleptoparasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). – American Museum Novitates 3309: 1-27.
Rozen, J.G. Jr. 2008 Biology and immature stages of the bee *Nomioides patruelis* (Halictidae: Halictinae: Nomioidini) and of its cleptoparasite, *Chiasmognathus pashupati* (Apidae: Nomadinae: Ammobatini), with a preliminary phylogeny of the Halictidae based on mature larvae (Apoidea). – American Museum Novitates 3604: 1-23.
Rozen, J.G. & M.S. Favreau 1968 Biological notes on *Colletes compactus compactus* and its cuckoo bee, *Epeolus pusillus* (Hymenoptera: Colletidae and Anthophoridae). – Journal of the New York Entomological Society 76: 106-111.
Rozen, J.G. Jr. & H.G. Hall 2011 Nesting and developmental biology of the cleptoparasitic bee *Stelis ater* (Anthidiini) and its host, *Osmia chalybea* (Osmiini) (Hymenoptera: Megachilidae). – American Museum Novitates 3707: 1-38.
Rozen, J.G. & N.R. Jacobson 1980 Biology and immature stages of *Macropis nuda*, including comparisons of related bees (Apoidea, Melittidae). – American Museum Novitates 2702: 1-11.
Rozen, J.G. Jr & S.M. Kamel 2006 Interspecific variation in immature larvae of the cleptoparasitic bee genus *Coelioxys* (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of the Kansas Entomological society 79: 348-358.
Rozen, J.G. Jr. & S.M. Kamel 2009 Last larval instar and mature oocytes of the Old world cleptoparasitic bee *Stelis murina*, including a review of *Stelis* biology (Apoidea: Megachilidae: Megachilinae: Anthidiini). – American Museum Novitates 3666: 1-19.
Rozen, J.G. & R.J. McGinley 1974a Phylogeny and systematics of the Melittidae based on the mature larvae (Insecta, Hymenoptera, Apoidea). – American Museum Novitates 2545: 1-31.
Rozen, J.G. & R.J. McGinley 1974b Systematics of Ammobatine bees based on their mature larvae and pupae (Hymenoptera, Anthophoridae, Nomadinae). – American Museum Novitates 2551: 1-16.
Rozen, J.G. & C.D. Michener 1968 The biology of *Scrapter* and its cuckoo bee, *Pseudodichroa* (Hymenoptera: Colletidae and Anthophoridae). – American Museum Novitates 2335: 1-13.
Rozen, J.G. Jr. & H. Özbek 2003 Oocytes, eggs, and ovarioles of some long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). – American Museum Novitates 3393: 1-35.
Rozen, J.G. Jr. & H. Özbek 2005 Notes on the egg and egg deposition of the cleptoparasite *Thyreus ramosus* (Hymenoptera: Apidae: Melectini). – Journal of the Kansas Entomological Society 78: 34-40.
Rozen, J.G. Jr. & H.T. Özbek 2008 Immatures of rophitine bees, with notes on their nesting biology (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). – American Museum Novitates 3609: 1-35.
Rozen, J.G. Jr., J. Straka & K. Rezkova 2009 Oocytes, larvae, and cleptoparasitic behavior of *Biastes emarginatus* (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae: Biastini). – American Museum Novitates 3667: 1-15.
Rúa, P. de la, R. Jaffé, R. Dall'Olio, I. Munoz & J. Serrano 2009 Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees. – Apidologie 40: 263-284.
Rueppell, O., M.K. Fondrk & R.E. Page 2005 Biodemographic analysis of the male honey bee mortality. – Aging Cell 4: 13-19.
Ruhnke, H. 1998 Zur Verbreitung, Bionomie und Gefährdung der Blattscheinderbiene *Megachile genalis* Mor. (Hymenoptera: Megachilidae). – Diplomarbeit, Martin-Luther-Universität Halle Wittenberg.
Ruhnke, H. 2000 Zur Nistbiologie der *Megachile genalis* Mor. (Hymenoptera: Apidae). – Mitteilungen der Deutschen Geselschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie 12: 513-516.
Ruijter, A. de 2000 Insect pollination in greenhouses, experiences in The Netherlands. – In: M.J. Sommeijer & A. de Ruijter (red.), Insect pollination in greenhouses. Proceedings of the specialists' meeting held in Soesterberg, The Netherlands, 30 september to 2 october 1999. Department of Social Insects, Utrecht University & Ambrosiushoeve, Research Centre for Insect Pollination and Beekeeping: 181-185.
Ruijter, A. de & J.T. Wiebes 1975 Colour variation of *Bombus pascuorum* in the Netherlands. – Netherlands Journal of Zoology 25: 233-238.
Rupp, L. 1987 The genus *Volucella* (Diptera: Syrphidae) as commensals and parasites in bumblebee and wasp nests. – In: J. Eder & H. Rembold (red.), Chemistry and biology of social insects. Verlag J. Perperny, München: 642-643.
Rupp, L. 1989 Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Volucella* (Diptera, Syrphidae) als Kommensalen und Parasitoiden in den Nestern von Hummeln und sozialen Wespen. Untersuchungen zur Wirtsfindung, Larvalbiologie und Mimikry. – Proefschrift Albert Ludwigs Universität, Freiburg.
Rust, R.W. & R.W. Thorp 1973 The biology of *Stelis chlorocyanea*, a parasite of *Osmia nigrifrons* (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 46: 548-562.
Ruszkowski, A., J. Gosek, B. Jablonski, M. Bilinski & K. Kaczmarska 1996 Selection of nesting sites by different species of *Hylaeus* Fabricius (Hymenoptera, Colletidae) and the nest structure of some of these. – Pszczelnicze Zeszyty Naukowe 40 (1): 243-251.
Ruszkowski, A. & J. Gosek 1999 Visiting of carrot flowers by *Hylaeus* Fabr. (Hymenoptera, Colletidae), the percentage of females in their population and the attempt to use *Hylaeus* for carrot pollination. – Pszczelnicze Zeszyty Naukowe 43 (1): 319-327.
Rutrecht, S.T. & M.J.F. Brown 2008 The life-history impact and implications of multiple parasites for bumble bee queens. – International Journal for Parasitology 38: 799-808.
Ruttner, F. 1988 Biogeography and taxonomy of honeybees. – Springer-Verlag, Berlin.
Ruttner, F. 1992 Naturgeschichte der Honigbienen. – Ehrenwirth, München.

Sadeh, A., A. Shmida & T. Keasar 2007 The carpenter bee *Xylocopa pubescens* as an agriculturalpollinator in greenhouses. – Apidologie 38: 508-517.
Sakagami, S.F. 1976 Specific differences in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review. – Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University (series vi zoology) 20: 390-447.
Sakagami, S.F. & C.D. Michener 1962 The nest architecture of the sweat bees (Halictinae). A comparative study of behavior. – The University of Kansas Press, Lawrence.
Sakagami, S.F. & M. Munakata 1972 Distribution and bionomics of a transpalearctic eusocial halictine bee, *Lasioglossum calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude. – Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University (Series 6), Sapporo 18: 411-439.
Sakagami, S.F., Y. Akahira & R. Zucchi 1967 Nest architecture and brood development in a neotropical bumblebee, *Bombus atratus*. – Insectes Sociaux 14: 389-414.
Sakagami, S.F., D.W. Roubik & R. Zucchi 1993 Ethology of the robber stingless bee, *Lestrimelitta lima* (Hymenoptera: Apidae). – Sociobiology 21: 237-277.
Sampson, B.J., S.J. Stringer, J.H. Cane & J.M. Spiers 2004 Screenhouse evaluations of a mason bee *Osmia ribifloris* (Hymenoptera: Megachilidae) as a pollinator for blueberries in the southeastern United States. – Small Fruit Review 3: 381-392.
Sanders, H. 1949 Hymenoptera aculeata II. Enkele soorten uit Limburg, nieuw voor de Nederlandse Fauna. – Natuurhistorisch Maandblad 38: 98-100.
Sanders, H. 1950 Hymenoptera Aculeata III. – Natuurhistorisch Maandblad 39: 47-48.
Sanders, H. 1951 Hymenoptera Aculeata IV. – Natuurhistorisch Maandblad 40: 63.
Sanders, H. 1953 Hymenoptera Aculeata V. Over enkele zeldzame bijen. – Natuurhistorisch Maandblad 42: 98-101.
Sann, M., M. Gerth, C. Venne, R. Tiedemann & C. Bleidorn 2010 Molekulare und morphologische Untersuchungen zum Status des *Nomada alboguttata* (Apiformes) Artkomplexes. – Ampulex 2: 65-72.
Sárospataki, M., J. Novák & V. Molnár 2005 Assessing the threatened status of bumble bee species (Hymenoptera: Apidae) in Hungary, Central Europe. – Biodiversity and Conservation 14: 2437-2446.
Sarzetti, L., C.C. Labandeira & J.F. Genise 2008 A leafcutter bee trace fossil from the Middle Eocene of Patagonia, Argentina, and a review of megachilid (Hymenoptera) ichnology. – Palaeontology 51: 933-941.
Saure, C. 1995 Wer ist der Wirt von *Nomada moeschleri*? – Bembix 5: 21-26.
Saure, C. 2009 Erste Nachweise von *Hylaeus trinotatus* (PÉREZ 1895) in Deutschland sowie Anmerkungen zu ausgewählten und in Deutschland seltenen *Hylaeus*-Arten (Hymenoptera, Apidae). – Eucera 2: 17-24.
Savard, J., D. Tautz, S. Richards, G.M. Weinstock, R.A. Gibbs, J.H. Werren, H. Tettelin & M.J. Lercher 2006 Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. – Genome Research 16: 1334-1338.
Saxton, S.M. 2008 Observations on the plasticity of mate finding behaviour in the bee *Colletes succinctus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologist's Monthly Magazine 144: 229-241.
Sarzetti, L.C., C.C. Labandeira & J.F. Genise 2008 A leafcutter bee trace fossil from the middle Eocene of Patagonia, Argentina, and a review of Megachilid (Hymenoptera) ichnology. – Palaeontology 51: 933-941.

Schäffler, I. & S. Dötterl 2011 A day in the life of an oil bee: phenology, nesting, and foraging behavior. – Apidologie 42: 409-424.
Schedl, W. 1967 Blütenbiologische Beobachtungen an *Jasminum nudiflorum* Lindl. In Nordtirol (Nektarraub). – Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck 55: 139-140.
Scheloske, H.-W. 1974 Untersuchungen über das Vorkommen, die Biologie und den Nestbau der Seidenbiene *Colletes daviesanus* Sm. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 101: 153-182.
Scheper, J., M. Reemer & D. Kleijn 2011 Aanpak achteruitgang wilde bestuivers (BIJ-1). – Alterra, Wageningen.
Scheuchl, E. 1995 Illustrierte bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band I: Anthophoridae. – Privé-uitgave, Velden.
Scheuchl, E. 1996 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band II: Megachilidae - Melittidae. – Privé-uitgave, Velden.
Scheuchl, E. 2000 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band I: Anthophoridae. 2e erweiterte Auflage. – Privé-uitgave, Velden.
Scheuchl, E. 2006 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band II: Megachilidae, Melittidae. 2. Erweiterte Auflage. – Privé-uitgave, Velden.
Schiestl, F.P. & M. Ayasse 2000 Post-mating odor in females of the solitary bee, *Andrena nigroaenea* (Apoidea, Andrenidae), inhibits male mating behavior. – Behavioral Ecology and Sociobiology 48: 303-307.
Schindler, M. 2005 Biologie kleptoparasitischer Bienen und ihrer Wirte (Hymenoptera, Apiformes): Labor- und Freilanduntersuchungen an Arten der gattungen *Nomada* und *Andrena*. – Proefschrift Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.
Schindler, M. 2008 Umfasst *Nomada fabriciana* F. (Hymenoptera, Apiformes) zwei Biospecies?. – In: H.R. Schwenniger, L. Krochmann & V. Mauss, Beiträge der Hyemnopterologen-Tagung in Stuttgart (3-5.10.2008). Arbeitskreis Hymenoptera der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie: 1-41.
Schindler, M. & W. Drescher 1996 Stellen Steinbrüche Refugiallebensräume für Wildbienen dar? Untersuchung der Wildbienefauna eines aufgelassenen Steinbruchs in der Kalkeifel (Hymenoptera, Apiformes). – In: S.M. Blank (red.), Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart (4-6.10.1996): 30.
Schindler, M. & D. Wittmann 2004 Paarungsverhalten der kleptoparasitischen Bienen *Nomada fucata* Panz. und *Nomada lathburiana* K. (Hymenoptera: Apiformes). – Apidologie 35: 538-539.
Schlindwein, C., D. Wittmann, C.F. Martins, A. Hamm, J.A. Siqueira, D. Schiffler & I.C. Machado 2005 Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): how much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators?. – Plant Systematics and Evolution 250: 147-1156.
Schlumpberger, B.O. & D. Wittmann 2000 New odour glands in *Xylocopa* males (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). – Journal of Hymenoptera Research 9: 363-369.
Schmalz, K.-H. 2002 Die Arten der Bienengattung *Dufourea* (Hymenoptera, Apidae) in Hessen unter Berücksichtigung der Vorkommen der Kuckucksbiene *Biastes truncatus* (Hymenoptera, Apidae). – Philippia 10: 79-100.
Schmid-Egger, C. 2005 *Proxiandrena* subgen. nov. und Revision der west- und zentralpaläarktischen Arten der *Andrena proxima*-Gruppe (Hymenoptera, Apidae). – Revue Suisse de Zoologie 112: 1029-1044.
Schmid-Egger, C. 2012 Die taxonomischen Situation der Gattung *Andrena* (Apidae) in Mitteleuropa – Kommentar zu: Amiet et al. (2010): Fauna Helvetica, Apidae 6. – Ampulex 4: 55-60.
Schmid-Egger, C. & D. Doczkal 1995 Der taxonomische Status von *Andrena fulvicornis* Schenck, 1853 (Hymenoptera: Apidae). – Linzer biologische Beiträge 27: 823-850.
Schmid-Egger, C. & E. Scheuchl 1997 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs unter Berücksichtigung der Arten der Schweiz. Band III: Andreninae. – Eigenverlag, Velden.
Schmid-Egger, C., S. Risch & O. Niehuis 1995 Die Wildbienen und Wespen in Rheinland-Pfalz. – Zeitschrift für Naturschutz, Beiheft 16: 1-296.
Schmid-Hempel, P. 1998 Parasites in social insects. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
Schmid-Hempel, P. 2001 On the evolutionary ecology of host-parasite interactions: addressing the question with regard to bumblebees and their parasites. – Naturwissenschaften 88: 147-158.
Schmidt, K. & P. Westrich 1993 *Colletes hederae* n. sp., eine bisher unerkannte, auf Efeu (*Hedera*) spezialisierte Bienenart (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologische Zeitschrift 103: 89-93.
Schmiedeknecht, O. 1930 Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas mit Einschluss von England, Südschweiz, Südtirol und Ungarn. – Verlag von Gustav Fischer, Jena.
Schönitzer, K. & C. Klinksik 1990 The ethology of the solitary bee *Andrena nycthemera* Imhoff, 1866 (Hymenoptera, Apoidea). – Entomofauna 11: 377-427.
Schoonen, J.M.C.P. 1976 De pluimvoetbij (*Dasypoda hirtipes* F.). – De Levende Natuur 79: 82-90.
Schremmer, F. 1972a Der Stechsaugrüssel, der Nectarraub, das Pollensammeln und der Blütenbesuch der Holzbienen (*Xylocopa*) (Hymenoptera, Apidae). – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 72: 263-294.
Schremmer, F. 1972b Beobachtungen zum Paarungsverhalten der Männchen von *Bombus confusus* Schenck. – Zeitschrift für Tierpsychologie 31: 503-512.
Schreven, S. 2011a De luzernebehangersbij *Megachile rotundata* nieuw voor de Nederlandse fauna (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 35: 21-26.
Schreven, S. 2011b De schubhaarkegelbij *Coelioxys afra* nieuw voor Nederland (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 35: 27-32.
Schröder, S. & K. Lunau 2001a Die Bestäubung der Zaunrübe durch die oligolektische Sandbiene *Andrena florea* (Hymenoptera) - Schnittstelle zweier Fortpflanzungssysteme. – Verhandlungen westdeutscher Entomologentag 2000: 75-80.
Schröder, S. & K. Lunau 2001b Die oligolektische Sandbiene *Andrena florea* und die Rote Zaunrübe *Bryonia dioica* - Schnittstelle zweier spezialisierter Fortpflanzungssysteme. – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 13: 529-533.
Schroeder, J.D. 1922 Beitrag zur Lebensweise und verbreitung von *Andrena fulva* Schrk. – Jahresbericht des entomologischen Vereins in Bremen 5-9 (1917-1921): 13-14.
Schwammberger, K-H. 1975 Die bisher bekanntgewordenen Arten der Bienengattung *Rhophitoides* Schenck (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). – Senckenbergiana biologica 56: 57-63.
Schwarz, M. & F. Gusenleitner 1997 Neue und ausgewählte Bienenarten für Österreich. Vorstudie zur einer Gesamtbearbeitung der Bienen Österreichs (Hymenoptera, Apidae). Entomofauna 18: 301-372.
Schwarz, M. & F. Gusenleitner 2011 Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Megachile* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilinae). – Entomofauna 32: 249-260.
Schwarz, M.P. & L.A. Overholt 1993 Methods for rearing allodapine bees in artificial nests (Hymenoptera: Anthophoridae). – Journal of the Austrian Entomological Society 32: 357-363.
Schwarz, M., F. Gusenleitner, P. Westrich & H.H. Dathe 1996 Katalog der Bienen Österreichs, Deutschlands und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). – Entomofauna, supplement 8: 1-398.
Schweitzer, L. 2002 Zur Kenntnis der Wildbienen (Apoidea) im Landkreis Peine: Blattschneiderbiene *Megachile genalis* Morawitz 1880 Erstnachweis für Niedersachsen. – Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens 55: 1-3.
Schwenninger, H.R. 2009 Zum taxonomischen Status von *Andrena anthrisci* Blüthgen, 1925 (Hymenoptera, Andrenidae, *Andrena*, *Micrandrena*). – Linzer biologische Beiträge 41: 2025-2038.
Scott, V.L. & K. Strickler 1992 New host records for two species of *Anthrax* (Diptera, Bombyliidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 65: 393-402.
Scott, V.L., T.K. Scott & K. Strickler 2000 Reproductive biology of two *Coelioxys* cleptoparasites in relation to their *Megachile* hosts (Hymenoptera: Megachilidae). – Annals of the Entomological Society of America 93: 941-948.
Scottish Natural Heritage 2012 Great yellow bumblebee. – www.snh.gov.uk/protecting-scotlands-nature/species-action-framework/species-action-list/bumblebee. [Geraadpleegd juli 2012.]
Sedivy, C., C.J. Praz, A. Müller, A. Widmer & S. Dorn 2008 Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma*: the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. – Evolution 62: 2487-2507.
Seeley, T.D. 1985 Honeybee ecology. – Princeton University Press, Princeton.
Seeley, T.D. 1995 The wisdom of the hive. The social physiology of honey bee colonies. – Harvard University Press.
Seeley, T.D. 2010 Honeybee democracy. – Princeton University Press.
Seeley, T.D. & R.A. Morse 1976 The nest of the honey bee (*Apis mellifera*). – Insectes Sociaux 23: 495-512.
Seidelmann, K. 1999 The race for females: the mating system of the red mason bee *Osmia rufa* (L.) (Hymenoptera, Megachilidae). – Journal of Insect Behaviour 12: 13-25.
Seidelmann, K. 2006 Open-cell parasitism shapes maternal investment patterns in the Red Mason bee *Osmia rufa*. – Behavioral Ecology 17: 839-848.

Selander, S. & R. Bryant-Meisner 1909 Blombesökande insekter på Kullen 1908. – Svensk Botanisk Tidskrift 3: 301-327.
Semichon, L. 1904 Sur la ponte de la *Melecta armata* Panzer (Hymen.). – Bulletin de la Société Entomologique de France 1904: 188-189.
Semichon, L. 1911 Les conditions d'existence de la *Melecta armata* Panz. (Hymen. Apidae) a l'état d'oeuf et de larve. – Bulletin de la Société Entomologique de France 1911: 372-374.
Semichon, L. 1922 Sur la nymphe de *Melecta armata* Panzer (Hym. Apidae). – Bulletin de la Société Entomologique de France 1922: 192-194.
Semichon, L. 1925 L'etat larvaire de *Melecta armata* Panzer (Hym. Apidae). – Bulletin de la Société Entomologique de France 1925: 305-306.
Semichon, L. 1936 Observations sur les larves de *Colletes daviesanus* (Hymenopt. Apidae). – In: Livre Jubilaire E.-L. Bouvier, Paris: 303-306.
Severinghaus, L., B.H. Kurtak & G.C. Eickwort 1981 The reproductive behavior of *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the significance of size for territorial males. – Behavioral Ecology and Sociobiology 9: 51-58.
Sharkey, M.J., J.M. Carpenter, L. Vilhelmsen, J. Heraty, J. Liljeblad, A.P.G. Dowling, S. Schulmeister, D. Murray, A.R. Deans, F. Ronquist, L. Krogmann & W.C. Wheeler 2012 Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. – Cladistics 28: 80-112.
Shavit, O., A. Dafni & G Ne'eman 2009 Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel – Implications for conservation. – Israel Journal of Plant Sciences 57: 171-183.
Sheppard, W.S. & M.D. Meixner 2003 *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia. – Apidologie 34: 367-375.
Sick, M., M. Ayasse, J. Tengö, W. Engels, G. Lübke & W. Francke 1994 Host-parasite relationships in six species of *Sphecodes* bees and their halictid hosts: nest intrusion, intranidal behaviour and Dufour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). – Journal of Insect Behavior 7: 101-117.
Simmelhag, S. 1954 Et bidrag til *Melitta leporinas* biologi. – Flora og Fauna 60: 35-45.
Simmons, L.W., J. Alcock & A. Reeder 2003 The role of cuticular hydrocarbons in male attraction and repulsion by female Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawnsoni*. – Animal Behaviour 66: 677-685.
Simon Thomas, R.T. 1970 Het individueel merken van *Philanthus triangulum* (F.). – Entomologische Berichten 30: 149-152.
Simon Thomas, R.T. & A.M.J. Simon Thomas 1977 A pest of the honeybee in the apiculture of the Dakhla Oasis, Egypt. – Pharmacological Laboratory, University of Amsterdam.
Simon Thomas, R.T. & A.M.J. Simon Thomas 1980 *Philanthus triangulum* and its recent eruption as a predator of honeybees in an Egyptian oasis. – Bee World 61: 97-107.
Simon Thomas, R.T. & R.L. Veenendaal 1974 Observations on the reproduction behaviour of *Crabro peltarius* (Schreber) (Hymenoptera, Sphecidae). – Netherlands Journal of Zoology 24: 58-66.
Sitdikov, A.A. & Y.A. Pesenko 1988 A subgeneric classification of the bees of the genus *Eucera* Scopoli (Hymenoptera, Anthophoridae) with a scheme of the phylogenetic relationships between the subgenera. – Proceedings of the Zoological Institute, Leningrad 175: 75-101.
Slaa, E.J., L.A. Sanchez, M. Sandi & W. Salazar 2000 A scientific note on the use of stingless bees for commercial pollination in enclosures. – Apidologie 31: 141-142.
Sladen, F.W.K. 1895 *Sphecodes rubicundus* and other bees near Dover. – Entomologist's Monthly Magazine 33: 256-258.
Sladen, F.W.L. 1912 The humble-bee. Its life history and how to domesticate it, with descriptions of all the British species of *Bombus* and *Psithyrus*. – Macmillan and Co., London.
Smeekens, C. (red.) 1998 Concurrentie tussen honingbijen en andere bloembezoekende insecten. – Ministerie van LNV, IKC Landbouw, Ede.
Smissen, J. van der 1995 Beitrag zur Wirtsfrage von *Nomada moeschleri* Alfken. – Bembix 5: 17-18.
Smissen, J. van der 2000 Notiz zur Nistweise von *Lasioglossum majus* (Nylander 1852). – Bembix 13: 8.
Smissen, J. van der 2010 Bilanz aus 20 Jahren entomologischer Aktivität (1987-2007) (Hymenoptera Aculeata). – Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Heimatforschung zu Hamburg e.V. 43: 425.
Smit, J. 1994 Waaiervleugeligen en zandbijen. – Veelpoot 5: 4-9.
Smit, J. 1996 Twee soorten van het genus *Nomada* nieuw voor de Nederlandse fauna (Hymenoptera: Apidae, Anthophorinae). – Entomologische Berichten 56: 101-103.
Smit, J. 1997a Bijen en wespen van het emplacement te Westervoort. – Privé-uitgave, Duiven.
Smit, J. 1997b *Andrena viridescens* nieuw voor de Nederlandse fauna (Hymenoptera: Apidae, Andreninae). – Entomologische Berichten 57: 200-201.
Smit, J. 1997c Inventarisatie camping 'Flierenhof' 1992-1996. Waaronder de vangresultaten van een waterval. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 5: 21-25.
Smit, J. 1998 *Andrena proxima* en *Nomada conjungens* in Nederland. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 9: 14-19.
Smit, J. 1999 *Andrena proxima* en *Nomada conjungens* in Nederland. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 9: 15-19.
Smit, J.T. 2001 Hymenoptera. – In: J. Smit (red.), Stikke Trui. Insectenwerkgroep KNNV, Afdeling Arnhem: 89-111.
Smit, J. 2004 De wespbijen van Nederland. – Nederlandse Faunistische Mededelingen 20: 33-125.
Smit, J. 2005 Bijzondere waarnemingen aan *Nomada*'s. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 21: 31-32.
Smit, J. 2006a Zur Wirtsfrage von *Nomada mutica* (Hymenoptera, Apidae). – Bembix 23: 29-31.
Smit, J. 2006b Waarnemingen van feromoonafzetting(?) Bij *Nomada*. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 24: 59-60.
Smit, J. 2008 Uitgerangeerd. 20 jaar onderzoek naar bijen en wespen op het emplacement van Westervoort. – Privé-uitgave, Duiven.
Smit, J. 2009a Tabel voor de bijen van het genus *Colletes* in Nederland. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 30: 65-68.
Smit, J. 2009b De driedoornige metselbij (*Hoplitis tridentata*) maakt een sprong naar het noorden. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 30: 49-51.
Smit, J. 2010 Determinatietabel voor de bijen van het genus *Stelis* in Nederland. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 31: 39-41.
Smit, J. 2011 Determinatietabel voor de bijen van het genus *Melitta* in Nederland. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 2: 33-34.
Smit, J. & F. van der Meer 2007 Verdwenen en weer verschenen: de kleine bonte wespbij *Nomada roberjeotiana* (Hymenoptera: Apidae s.l.). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 26: 31-38.
Smit, J. & P. Megens 2006 *Nomada moeschleri* (Hymenoptera; Apidae) nieuw voor de Nederlandse fauna. – Entomologische Berichten 66: 24-25.
Smit, J. & H. Pijfers 2006 Nieuwe vondsten van de zuidelijke gouden groefbij *Halictus leucaheneus* in Nederland (Hymenoptera: Apidae s.l.). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 24: 21-24.
Smit, J. & J.T. Smit 2006 Bijverschijnselen. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 23: 28-29.
Smit, J. & A. de Wilde 2008 De klimopbij (*Colletes hederae*) is de Westerschelde over (Hymenoptera, Apidae). – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 28: 48-50.
Smit, J., H. Nieuwenhuijsen & T. Peeters 2002 Sectie Hymenoptera van de NEV. – Entomologische Berichten 62: 138-140.
Smit, J., A. van den Berg, P. Megens & H. Nieuwenhuijsen 2009 Verslag excursie Tiengemeten 2008. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 29: 10-12.
Smit, J.T. 2012 *Stylops* frenzy. – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 4: 16-17.
Smit, J.T. & J. Smit 2003 *Hylaeus signatus* (Panzer, 1798) new for the fauna of Madeira, with notes on its feeding behaviour (Hymenoptera: Apidae). – Entomofauna 24: 165-168.
Smit, J.T. & J. Smit 2005 De waaiervleugeligen (Strepsiptera) van Nederland. – Entomologische Berichten 65: 43-51.
Smith, B.H. 1983 Recognition of female kin by male bees through olfactory signals. – Proceedings of the National Academy of Sciences USA 80: 4551-4553.
Smith, B.H. & M. Ayasse 1987 Kin-based male mating preferences in two species of halictine bees. – Behavioral Ecology and Sociobiology 20: 313-318.
Smith, B.H., R.G. Carlson & J. Frazier 1985 Identification and bioassay of macrocyclic lactone sex pheromones of the halictine bee *Lasioglossum zephyrum*. – Journal of Chemical Ecology 11: 1447-1456.
Smith, F. 1846 Descriptions of the British species of bees belonging to the genera *Chelostoma, Heriades, Ceratina, Eucera, Panurgus* and *Anthidium*; with observations on their economy etc. – Zoologist 4: 1445-1454.
Smith, F. 1876 Catalogue of British Hymenoptera in the British Museum. Second edition. I. Andrenidae and Apidae. – British Museum, London.
Smith, J.A. 2007 Facultative social parasitism in the allodapine bee *Macrogalea berentyensis*. – Insect Science 14: 65-69.
Snellen van Vollenhoven, S.C. 1858 Naamlijst van Nederlandsche vliesvleugelige insekten (Hymenoptera). – In: J.A. Herklots,

Bouwstoffen voor eene Fauna van Nederland II (3). E.J. Brill, Leiden: 221-283.
Snelling, R.R. 1970 Studies on the North American bees of the genus *Hylaeus*. 5. The subgenera *Hylaeus* and *Paraprosopis* (Hymenoptera: Colletidae). – Los Angeles County Museum Contributions in Sciences 180: 1-59.
Soika, A.G. 1936 Etologia e larva primaria di *Melecta luctuosa* Scop. (Hym., Apidae). – Bollettino della Societa Entomologica Italiana 68: 47-48.
Sokal, R.R. & F.J. Rohlf 1995 Biometry. – W.H. Freeman and Company, New York.
Sommeijer, M.J. 2009 De ontwikkeling van de schorzijdebij. – In: Verslag van de 141e wintervergadering, Entomologische Berichten 69: 73-74.
Sommeijer, M.J., J. Neve & C. Jacobusse 2012 The typical development cycle of the solitary bee *Colletes halophilus*. – Entomologische Berichten 72: 52-58.
Sommeijer, M.J., E.F. Rooijakkers, C. Jacobusse & J.D. Kerkvliet 2009 Larval food composition and food plants of the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of Apicultural Research and Bee World 48: 149-155.
Sörensson, M. 2006 Sandtäkter som vrdefulla insektsmiljöer: ett exempel från Trelleborg med tre för Skandinavien nya solitärbin (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologisk Tidskrift 127: 117-134.
Soucy, S. 2002 Nesting biology and socially polymorphic behaviour of the sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). – Annals of the Entomological Society of America 95: 57-62.
Sowa, S. & I. Mostowska 1978 Studies on the biology of *Andrena labialis* Kirby (Hym. Apoidea) in Olsztyn Province. – Polskie Pismo Entomologiczne 48: 439-444.
Speijer, E.A.M. 1947 Entomologisch werk in de Nazikampen. – Tijdschrift voor Entomologie 88: 358-374. [1945]
Spek, E. van der 2007 Rosse metselbij (*Osmia rufa*) als mijnwerker. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 26: 72.
Spek, E. van der 2010 Honingbijen en wilde insecten samen in natuurterreinen. – Vakblad Natuur, Bos en Landschap 7 (6): 12-15.
Spek, E. van der 2012 Effecten van honingbijen, *Apis mellifera*, op insecten in natuurterreinen. – Entomologische Berichten 72: 103-11.
Spiewok, S. & P. Neumann 2006 Infestation of the commercial bumblebee (*Bombus impatiens*) field colonies by small hive beetles (*Aethina tumida*). – Ecological Entomology 31: 623-628.
Sramkova, A. & M. Ayasse 2008 *Psithyrus* females do possess wax glands. – Insectes Sociaux 55: 404-406.
Stace, C.A. 1994 *Anthophora* and Boraginaceae. – Entomologist's Record and Journal of variation 106: 212.
Standfuss, K. 1997 Sechsjahresbeobachtungen von *Anthophora acervorum* (L.) mit kritischen Anmerkungen zur Proterandrie (Hymenoptera: Apidae). – Bembix 9: 19-22.
Stang, M., P.G.L. Klinkhamer & E. van der Meijden 2006 Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. – Oikos 112: 111-121.
Stang, M., P.G.L. Klinkhamer & E. van der Meijden 2007 Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? – Oecologia 151: 442-453.
Stark, R.E. 1992 Cooperative nesting in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* Maa (Apoidea: Anthophoridae): do helpers gain or lose to solitary females? – Ethology 91: 301-310.
Steen, J.J.M. van der 1997 Indoor rearing of the solitary bee *Osmia rufa* L. – Proceedings of the section Experimental and Applied Entomology of the NEV 8: 81-84.
Steen, J. van der & A. de Ruijter 1991 The management of *Osmia rufa* L. for pollination of seed crops in greenhouses. – Proceedings of the section Experimental and Applied Entomology of the NEV 2: 137-141.
Steinmann, E. 1990 Zur Nahorientierung der solitarer Sandbiene *Andrena vaga* Panzer (Hymenoptera, Apoidea) am Nesteingang. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 63: 77-80.
Stelfox, A.W. 1927 A list of the Hymenoptera-Aculeata (sensu lato) of Ireland. – Proceedings of the Royal Irish Academy 37 (B 22): 201-355.
Step, E. 1932 Bees, wasps, ants and allied insects of the British Isles. – Frederick Warne & Co. Ltd., London.
Stephen, W.P., G.E. Bohart & P.F. Torchio 1969 The biology and external morphology of bees. With a synopsis of the genera of northwestern America. – Oregon State University, Agricultural Experiment Station, Corvallis.
Stern, D.L. & R. Dudley 1991 Wing buzzing by male orchid bees, *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 64: 88-94.
Stiles, E.W. 1976 Comparison of male bumblebee flight paths: temperate and tropical. – Journal of the Kansas Entomological Society 49: 266-274.
Stöckhert, E. 1922 Über die Lebensweise von *Rhophites 5-spinosus* Spin. (Hym. Apid.). – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1922: 381-392.
Stöckhert, E. 1929 Über eine neue deutsche *Eriades*-Art (Hym. Apid.). – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1929: 113-120.
Stöckhert, E. 1933 Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Ein Ökologisch-tiergeographische Untersuchung. – Deutschen Entomologischen Zeitschrift 1932, Beiheft viii: 1-294.
Stöckhert, E. 1941 Über die Gruppe der *Nomada zonata* Panz. (Hym. Apid.). – Mitteilungen der Münchener entomologischen Gesellschaft 31: 1072-1122.
Stöckhert, E. 1943 Über die Gruppe der *Nomada furva* Panz. (Hym. Apid.). – Deutsche Entomologische Zeitschrift 1943: 89-126.
Stöckhert, F.K. 1954 Fauna Apoideorum Germaniae. – Abhandlungen der Bayerischen Akademie für Wissenschaften München (N.F.) 65: 1-87.
Stone, G.N. 1994 Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. – Ecological Entomology 19: 177-189.
Stone, G.N. 1995 Female foraging responses to sexual harassment in the solitary bee *Anthophora plumipes*. – Animal Behaviour 50: 405-412.
Stone, G.N., P.M.J. Loder & T.M. Blackburn 1995 Foraging and courtship behaviour in males of the solitary bee *Anthopora plumipes* (Hymenoptera: Anthophoridae): thermal physiology and the roles of body size. – Ecological Entomology 20: 169-183.
Straka, J. & P. Bogusch 2007 Description of immature stages of cleptoparasitic bees *Epeoloides coecutiens* and *Leiopodus trochantericus* (Hymenoptera: Apidae: Osirini, Protepeolini) with remarks to their unusual biology. – Entomologica Fennica 18: 242-254.
Straka, J. & P. Bogusch 2011 Contribution to the taxonomy of the *Hylaeus gibbus* species group in Europe (Hymenoptera, Apoidea and Colletidae). – Zootaxa 2932: 51-67.
Strickler, K. 1979 Specialization and foraging efficiency of solitary bees. – Ecology 60: 988-1009.
Strickler, K., V.L. Scott & R.L. Fischer 1996 Comparative nesting ecology of two sympatric leafcutting bees that differ in body size (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 69: 26-44.
Strohm, E., H. Daniels, C. Warmers & C. Stoll 2002 Nest provisioning and a possible cost of reproduction in the megachilid bee *Osmia rufa* studied by a new observation method. – Ethology, Ecology and Evolution 14: 255-268.
Svensson, B.G., A.W. Ebmer & S.F. Sakagami 1977 *Lasioglossum* (*Evylaeus*) boreale, a new Halictinae (Hymenoptera: Apoidea) species found in northern Sweden and on Hokkaido, Japan, with notes on its biology. – Entomologica Scandinavica 8: 219-229.

Tadauchi, O. & Y. Hirashima 1984 New or little known bees of Japan (Hymenoptera, Apoidea) V. Supplements to *Andrena (Hoplandrena)*. – Kontyu, Tokyo 52: 278-285.
Tadauchi, O. & C.E. Lee 1992 The family Andrenidae of Korea (Hymenoptera, Apoidea) I. – Esakia 32: 47-58.
Tadauchi, O. & H. Xu 1995 A revision of the subgenus *Simandrena* of the genus *Andrena* of Eastern Asia with a key to palaearctic species (Hymenoptera, Andrenidae). – Esakia 35: 201-222.
Tadauchi, O. & H. Xu 2003 A revision of the subgenus *Taeniandrena* of the genus *Andrena* of eastern Asia (Hymenoptera, Andrenidae). – Esakia 43: 65-95.
Tasei, J.-N. 1972 Observations préliminaires sur la biologie d'*Osmia* (*Chalcosmia*) *coerulescens* L., (Hymenoptera, Megachilidae) pollinisatrice de la luzerne (*Medicago sativa* L.). – Apidologie 3: 149-165
Tautz, J. 2009 Honingbijen. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
Tengö, J. 1979 Odour-released behaviour in *Andrena* male bees (Apoidea, Hymenoptera). – Zoon 7: 15-48.
Tengö, J. & B. Baur 1993 Number and size of oocytes in relation to body size and time of day in the kleptoparasitic bee *Nomada lathburiana* (Hymenoptera: Anthophoridae). – Entomologia Generalis 18: 19-24.
Tengö, J. & G. Bergström 1976a Comparative analyses of lemon-smelling secretions from heads of *Andrena* F. (Hymenoptera, Apoidea) bees. – Comparative Biochemistry and Physiology 55B: 179-188.
Tengö, J. & G. Bergström 1976b Odor correspondence between *Melitta* females and males of their nest parasite *Nomada flavopicta* K. (Hymenoptera: Apidae). – Journal of Chemical Ecology 2: 57-65.
Tengö, J. & G. Bergström 1977 Comparative analyses of complex secretions from heads of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). – Comparative Biochemistry and Physiology 57B: 197-202.
Tengö, J. & G. Bergström 1978 Cleptoparasitism and odor mimism in bees: do *Nomada* males imitate the odor of *Andrena* females? – Science 196: 1117-1119.

Tengö, J., J. Eriksson, A-K. Borg-Karlson, B.H. Smith & H. Dobson 1988 Mate-locating strategies and multimodal communication in male mating behavior of *Panurgus banksianus* and *P. calcaratus* (Apoidea, Andrenidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 61: 388-395.
Tengö, J., L. Ågren, B. Baur, R. Isaksson, T. Liljefors, K. Mori, W. König & W. Francke 1990 *Andrena wilkella*, male bees discriminate between enantiomers of cephalic secretion components. – Journal of Chemical Ecology 16: 429-441.
Tennekes, H.A. 2010 The significance of the Druckrey-Küpfmüller equation for risk assessment - The toxicity of neonicotinoid insecticides to arthropods is reinforced by exposure time. – Toxicology 276: 1-4.
Terzo, M. 1998 Annotated list of species of the genus *Ceratina* (Latreille) occurring in the Near East, with descriptions of new species (Hymenoptera: Apoidea: Xylocopinae). – Linzer biologische Beiträge 30: 719-743.
Terzo, M. 2000 Classification phylogenetique des Ceratines du monde et monographie de la région ouest-palearctique et de l'Asie centrale (Hymenoptera, Apoidea, Xylocopinae: *Ceratina* Latreille). – Proefschrift Université de Mons-Hainant, Mons.
Terzo, M. 2007 Première observation en Belgique de *Nomada facilis* Schwarz, 1967 (Hymenoptera: Apidae). – Notes Fauniques de Gembloux 60: 144-146.
Terzo, M. & P. Rasmont 2001 *Ceratina* (*Lioceratina*) *velthuisi* sp. nov. from Burma (Hymenoptera Apoidea Xylocopinae). – Belgian Journal of Entomology 3: 303-307.
Terzo, M. & P. Rasmont 2004 Biogeographie et systématique des abeilles rubicoles du genre *Ceratina* Latreille au Turkestan (Hymenoptera: Apoidea, Xylocopinae). – Annales de la Société Entomologiqe de France (N.S.) 40: 109-130.
Terzo, M., S. Iserbyt & P. Rasmont 2007 Révision des Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae) de France et de Belgique. – Annales de la Société Entomologiqe de France (N.S.) 43: 445-491.
Teunissen, H. 1939 Eenige nieuwe en zeldzame Hymenoptera voor de Nederlandsche fauna. – Entomologische Berichten 10: 169-175.
Teunissen, H. 1943 Mededeling over zeldzame bijen en wespen. – Natuurhistorisch Maandblad 32: 83.
Theunert, R. 1995 Erstnachweise von Stechimmen für die niedersächsische Fauna (Insecta: Hymenoptera) II. – Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins 20: 51-58.
Theunert, R. 2006a Zur Unterscheidung der im Sommer fliegenden Männchen von *Andrena minutula* (Kirby) und *Andrena minutuloides* Perkins. – Bembix 22: 12-14.
Theunert, R. 2006b Zur Wirtsfrage von *Nomada rufipes* s.l. (Hymenoptera: Apidae). – Bembix 23: 31-35.
Theunert, R. 2011 Fortschreibung des Verzeichnisses der Stechimmen Niedersachsens und Bremens (Hymenoptera Aculeata). – Bembix 32: 13-28.
Thijsse, J.P. 1899 De bijenstad. – De Levende Natuur 4: 137-143.
Thijsse, J.P. 1901 De graafwespen, wespen en bijen van Nederland. – De Levende Natuur 5: 224-226, 248-252.
Thijsse, J.P. 1903 Mijn mooiste zandkuil. – De Levende Natuur 8: 21-25, 47-49.
Thijsse, J.P. 1928 Bedwelmde of vergiftigde hommels. – De Levende Natuur 33: 160.
Thijsse, J.P. 1934 De bloemen en haar vrienden. – Uitgave Verkade's Fabrieken N.V., Zaandam.
Thomas, B. & R. Witt 2005 Erstnachweis der Holzbiene *Xylocopa violacea* (Linne 1758) in Niedersachsen und weitere Vorkommen am nordwestlichen Arealrand (Hymenoptera: Apidae). – Drosera 2005: 89-96.
Thornhill, R. & J. Alcock 1983 The evolution of insect mating systems. – Harvard University Press, Cambridge.
Thorp, R.W. 1969 Ecology and behavior of *Melecta separata callura* (Hymenoptera: Anthophoridae). – The American Midland Naturalist 82: 338-345.
Thorp, R.W. & G.I. Stage 1968 Ecology of *Andrena placida* with descriptions of the larva and pupa. – Annals of the Entomological Society of America 61: 1580-1586.
Thøstesen, A.M. & J.M. Olesen 1996 Pollen removal and deposition by specialist and generalist bumblebees in *Aconitum septentrionale*. – Oikos 77: 77-84.
Tirgari, S. 1968 La choix du site nidification par Melitta leporina (Panz.) et Melitturga clavicornis (Latr.). – Annales de l'Abeille 11: 79-103.
Tischendorf, S. 2008 Zur Wirtsbindung und zum Vorkommen von *Nomada discedens* Pérez 1884 (Hymenoptera Apidae) in Deutschland. – Hessische Faunistische Briefe 27: 1-7.
Tischendorf, S. & U. Frommer 2004 Stechimmen (Hymenoptera: Aculeata) an xerothermen Hanglagen im Oberen Mittelrheintal bei Lorch unter Berücksichtigung ihrer Verbreitung im Naturraum und in Hessen. – Hessische Faunistische Briefe 23 (2-4): 25-122.
Tischendorf, S., U. Frommer, H.-J. Flügel, K.-H. Schmalz & W.H.O. Dorow 2009 Kommentierte Rote Liste der Bienen Hessens - Artenliste, Verbreitung, Gefährdung. – Hessisches Ministerium für Umwelt, Energie, Landwirtschaft und Verbraucherschutz, Wiesbaden.
Tišler, T., A. Jemec, B. Mozetiç & P. Trebše 2009 Hazard identification of imidacloprid to aquatic environment. – Chemosphere 76: 907-914.
Tkalců, B. 1974 Bemerkenswerte Bienenfunde in der Tschechoslowakei (Hymenoptera, Apoidea). – Acta Entomologica Bohemoslovaca 71: 205-208.
Tkalců, B. 1978 Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. *Melitturga* Latr., *Eucera* Scop., Apidae; *Lithurge* Latr., *Stelis* Pz., *Creightonella* Cockll. Megachilidae, Apoidea, Hym. – Casopis Moravskeho Muzea Acta Musei Moraviae 63: 153-181.
Tkalců, B. 1984 Systematisches Verzeichnis der westpaläarktischen *Tetralonia*- und *Eucera*-Arten, deren Männchen als Blütenbesucher verschiedener *Ophrys*-Arten festgestellt wurden. Mit Beschreibung neuer Taxa (Hymenoptera: Apoidea). – Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Serie V, 3: 57-77.
Tofilski, A. 2012 Honey bee. – www.honeybee.drawwing.org. [Geraadpleegd augustus 2012.]
Toler, T.R., E.W. Evans & V.J. Tepedino 2005 Pan-trapping for bees (Hymenoptera: Apiformes) in Utah's West Desert: the importance of color diversity. – The Pan-Pacific Entomologist 81: 103-113.
Tooren, B. van, P. Dirks & N. van der Ploeg 2007 Beheren voor wilde bijen bij Natuurmonumenten. – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 25: 39-43.
Torchio, P.F. 1965 Observations on the biology of *Colletes ciliatoides* (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 38: 182-187.
Torchio, P.F. 1984 The nesting biology of *Hylaeus bisinuatus* Förster and development of its immature forms (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 57: 276-297.
Torchio, P.F. & D.J. Burdick 1988 Comparative notes on the biology and development of *Epeolus compactus* Cresson, a cleptoparasite of *Colletes kincaidii* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae, Colletidae). – Annals of the Entomological Society of America 81: 626-636.
Torchio, P.F., G.E. Trostle & D.J. Burdick 1988 The nesting biology of *Colletes kincaidii* Cockerell (Hymenoptera: Colletidae) and development of its immature forms. – Annals of the Entomological Society of America 81: 605-625.
Torka, V. 1925 Seltene Bienen Oberschlesiens. – Internationale Entomologische Zeitschrift 18: 249-251, 255-257.
Torka, V. 1926 Zur Bienenfauna Oberschlesiens. – Internationale Entomologische Zeitschrift 20: 125-130.
Townes, H. 1972 A light-weight Malaise trap. – Entomological News 83: 239-247.
Trein, L. 2007 Wildbienen auf zwei Industriebrachen im westlichen Ruhrgebiet (Sinteranlage und Waldteichgelände). – Elektronische Aufsätze der Biologischen Station Westliches Ruhrgebiet 10.4: 1-2.
Tscharntke, T. 1984 Bienen (Hymenoptera: Apoidea) des Schnaakenmoors in Hamburg. Ein Beitrag zur Landschaftspflege, Faunistik und Ökologie.– Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg 8 (122): 7-20.
Tscharntke, T., A. Gathmann & I. Steffan-Dewenter 1998 Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. – Journal of Applied Ecology 35: 708-719.

Ulrich, Y., N. Perrin & M. Chapuisat 2010 Flexible social organization and high incidence of drifting in the sweat bee, *Halictus scabiosae*. – Molecular Ecology 18: 1791-1800.

Vardy, C.R. 1989 The biology of the bee *Chelostoma florisomne* (Linnaeus) in Britain (Hymenoptera: Megachilinae). – The Entomologist 108: 167-175.
Vecht, J. van der 1926 Nieuwe naamlijst van de in Nederland voorkomende soorten van het geslacht *Andrena* F. (Hymenoptera, Apidae). – Zoölogische Mededeelingen 9: 300-304.
Vecht, J. van der 1927 Über eine neue Holländische *Andrena*-Art aus der *ovatula* K.-Gruppe, *Andrena gelriae* N. Sp. von J. v.d. Vecht, Den Haag (mit zwei Textfiguren). – Zoölogische Mededelingen 10: 87-89.
Vecht, J. van der 1928a Hymenoptera Aculeata (Geangelde wespen en bijen) in het Meijendel. – De Levende Natuur 33: 90-94, 155-159.
Vecht, J. van der 1928b Hymenoptera Anthophila (Q XIIIm) A. *Andrena*.– Fauna van Nederland 4: 1-144.
Vecht, J. van der 1930 Aanteekeningen over Nederlandse Hymenoptera (Mutillidae, Psammocharidae, en Apidae). – Zoölogische Mededelingen 13: 7-21.
Vecht, J. van der 1934 Enkele aanteekeningen over Nederlandse Hymenoptera (Apidae en Sphegidae). – Entomologische Berichten 9: 5-10.

Vecht, J. van der 1938 Harsbijen (*Trigona*; Hym., Apidae). – Entomologische Mededeelingen van Nederlands-Indië 4: 26-30.
Vecht, J. van der 1941 On two new species of *Ctenoplectra* from Sumatra and Java (Hym., Apidae). – Entomologische Mededeelingen van Nederlands-Indië 7: 69-76.
Vecht, J. van der 1952 A preliminary revision of the Oriental species of the genus *Ceratina* (Hymenoptera, Apidae). – Zoölogische Verhandelingen 16: 1-85.
Vecht, J. van der 1953 The carpenter bees (*Xylocopa* Latr.) of Celebes, with notes on some other Indonesian *Xylocopa* speies. – Idea 9: 57-69.
Veen, M. van 1984 De blaaskopvliegen en roofvliegen van Nederland en België. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
Vegter, K. 1961 Het genus *Megachile* bij Emmen in 1960 (Hym.). – Entomologische Berichten 21: 203.
Vegter, K. 1971 Aculeaten in Drenthe (Hym.). – Entomologische Berichten 31: 227-231.
Vegter, K. 1977 Bijen in Drenthe vóór en na 1970. 1. *Andrena* en *Nomada* (Hymenoptera, Apidae). – Entomologische Berichten 37: 177-181.
Vegter, K. 1985 De tweede generatie van *Andrena barbilabris* in Drenthe (Hymenoptera: Apidae). – Entomologische Berichten 45: 3-5.
Vegter, K. 1993 Gastheren van enige soorten *Sphecodes* in Drenthe (Hymenoptera: Apidae). – Entomologische Berichten 53: 67-70.
Veling, K., J. Smit & V. Siebering (red.) 2004 Bosrandbeheer voor vlinders en andere ongewervelden. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
Velthuis, H.H.W. 1970 Queen substances from the abdomen of the honey bee queen. – Zeitschrift für Vergleichende Physiologie 70: 210-221.
Velthuis, H.H.W. 1987 Houtbijen; tussen holletje en honingraat. – Natuur en Techniek 55: 558-571.
Velthuis, H.H.W. 1995 Bijenonderzoek in Nederland, in dienst van wetenschap en samenleving – In: P. Koomen, W.N. Ellis & L.P.S. van der Geest (red.), Insekten onderzoeken. Een overzicht van vijftig jaar entomologisch onderzoek in Nederland. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 103-112.
Velthuis, H.H.W. 2004 Van solitair naar sociaal. – In: T.M.J. Peeters, C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis, De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 107-117.
Velthuis, H.H.W. & J.M.F. de Camargo 1975 Observations on male territories in a carpenter bee, *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *hirsutissima* Maidl (Hymenoptera, Anthophoridae). – Zeitschrift für Tierpsychologie 38: 409-418.
Velthuis, H.H.W. & L. Cobb 1991 Pollination of *Primula* in a greenhouse using bumblebees. – Acta Horticulturae 288: 199-203.
Velthuis, H.H.W. & A. van Doorn 2006 A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. – Apidologie 37: 1-31.
Venne, C. 2011 Stechimmen in Ostwestfalen-Lippe. – www.tier-undnatur.de/wildbienen/eb-aaest.htm. [Geraadpleegd 4 oktober 2011.]
Venne, C., & C. Bleidorn 2003 Zur Wirtsfrage von *Nomada roberjeotiana* (Hymenoptera, Apidae). – Bembix 16: 11-12.
Verbeek, Dhr 1951 [Violetkleurige houtbij.] In: Verslag van de vergadering te Maastricht op 6 juni 1951. – Natuurhistorisch Maandblad 40: 71.
Vereecken, N.J. & G. Mahé 2007 Larval aggregations of the blister beetle *Stenoria analis* (Schaum) (Coleoptera: Meloidae) sexually deceive patrolling males of their host, the solitary bee *Colletes hederae* Schmidt & Westrich (Hymenoptera: Colletidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 43: 493-496.
Vereecken, N., E. Toffin & D. Michez 2006 Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêt en Wallonie 2. Observations estivales et automnales. – Parcs et Reserves 61 (4): 12-20.
Vereecken, N.J., J. Mant & F.P. Schiestl 2007 Population differentiation in female sex pheromone and male preferences in a solitary bee. – Behavioral Ecology and Sociobiology 61: 811-821.
Vereecken, N.J., H. Schwenninger, A. Gogala, R. Prosi & S.P.M. Roberts 2009 Mise à jour de la distribution de l'abeille du lierre, *Colletes hederae* Schmidt & Westrich (Hymenoptera, Colletidae) en Europe. – Osmia 3: 2-3.
Verhoeff, C. 1891 Einige Bemerkungen über Apiden. – Berliner Entomologische Zeitschrift 36: 203-206.
Verhoeff, C. 1892 Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. – Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 6: 680-754.
Verhoeff, P.M.F. 1943 Opmerkingen over Hymenoptera aculeata. – Tijdschrift voor Entomologie 86: xxxix-xlii.
Vicens, N. & J. Bosch 2000a Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). – Environmental Entomology 29: 412-420.
Vicens, N. & J. Bosch 2000b Pollinating efficacy of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae) on 'red delicious' apple. – Environmental Entomology 29: 235-240.
Vicens, N., J. Bosch & M. Blas 1993 Analisis de los nidos de algunas *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae) nidificantes en cavidades preestablecidads. – Orsis 8: 41-52.
Vicidomini, S. 1996 Biology of *Xylocopa violacea* (Hymenoptera): innest ethology. – Italian Journal of Zoology 63: 237-242.
Visscher, P.K. & T.D. Seeley 1982 Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate diciduous forest. – Ecology 63: 1790-1801.
Vleugel, D.A. 1947 Waarnemingen aan het gedrag van de grijze graafbij (*Andrena vaga* Panz.) (Hym.). – Entomologische Berichten 12: 185-192.
Vliegenthart, A., A.J. Loonstra & M. Reemer 2010 Insecteninventarisatie bij Kootwijk. Dagvlinders, libellen, sprinkhanen, wilde bijen en zweefvliegen. – De Vlinderstichting, Wageningen & EIS-Nederland, Leiden.
Vogel, S. 1986 Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Zweite Folge. *Lysimachia* und *Macropis*. – Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 54: 149-312.
Vogel, S. & C. Westerkamp 1991 Pollination: an integrating factor in biocenoses. – In: A. Seitz & V. Loeschke (red.), Species conservation: a population-biological approach. Birkhäuser Verlag, Basel: 159-170.
Vogels, J. & J. Smits 2009 Casus: Faunagericht beheer op de Strabrechtse Heide. – De Levende Natuur 110: 130-133.
Voith, J. 1995 Zur Wirtsfrage von *Nomada moeschleri* Alfken. – Bembix 4: 16-18.
Voith, J. 1997 *Coelioxys mandibularis* Nyl. als Kuckucksbiene von *O. villosa* (Schck.) (Hymenoptera, Apiformes, Megachilidae). – Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 46: 20-25.
Vollrath, F. 1984 Kleptobiotic interactions in invertebrates. – In: C.J. Barnard (red.), Producers and scroungers. Croom Helm, London & Sidney / Chapman & Hall, New York: 61-94.
Vuyck, L. 1921a Nederlandsche hommels. Inleiding. – De Levende Natuur 26: 7-16.
Vuyck, L. 1921b Nederlandsche hommels. – De Levende Natuur 26: 44-51.
Vuyck, L. 1921c Determinatietabel voor de inlandsche soorten van de geslachten *Bombus* en *Psithyrus*. – De Levende Natuur 26: 70-75.
Vuyck, L. 1921d Nederlandsche hommels. Beschrijving der soorten. – De Levende Natuur 26: 92-108.
Vuyck, L. 1921e Nederlandsche hommels. – De Levende Natuur 26: 113-122.
Vuyck, L. 1922 Nederlandsche hommels. – De Levende Natuur 27: 38-48.
Vuyck, L. 1923a Nederlandsche hommels. – De Levende Natuur 28: 7-16.
Vuyck, L. 1923b Nederlandsche hommels. – De Levende Natuur 28: 65-72.
Vuyck, L. 1923c Over de betrekkingen tusschen bloemen en hommels in Nederland. – Nederlandsch Kruidkundig Archief 1922: 97-148.
Vuyck, L. 1924 Opmerkingen over hommels. – De Levende Natuur 29: 77-86.

Wafa, A.K. & M.I. Mohamed 1970 The life-cycle of *Tetralonia lanuginosa* [sic] Klug. – Bulletin de la Société Entomologique d'Egypte 54: 259-267.
Wafa, A.K., S. Rashad & M.A. Moustafa 1972 On the nesting habits of *Andrena ovatula* (K.) in Egypt (Hym., Apoidea). – Deutsche Entomologische Zeitschrift (N.F.) 19: 303-306.
Wallis de Vries, M., A. Boesveld, W. Bosman, M. Reemer, J. Regelink, A.-J. Rossenaar,, J. Schaminée & K. Veling 2008 Verkenning herstel kleinschalige lijnvormige infrastructuur heuvelland. – VOFF, Nijmegen.
Walrecht, B.J.J.R. 1936 Enkele merkwaardige nesten van bijen en wespen. – De Levende Natuur 41: 249-253.
Walrecht, B.J.J.R. 1947 Waarnemingen aan het gedrag van de grijze graafbij (*Andrena vaga* Panz.) (Hym.). – Entomologische Berichten 12: 185-192.
Walrecht, B.J.J.R. 1954 Over de bouwinstincten der hommels en de noodzaak van een hernieuwd onderzoek op gewijzigde basis. – De Levende Natuur 57: 46-50.
Walrecht, B.J.J.R. 1959 Afwijkende nestbouw bij behangersbijtjes. – De Levende Natuur 62: 79-87.
Walrecht, B.J.J.R. 1963 Opmerkingen met betrekking tot enkele raten van *Apis dorsata* (Hymenoptera, Apidae). – Entomologische Berichten 23: 32-36.

Walther-Hellwig, K. & R. Frankl 2000 Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). – Journal of Insect Behaviour 13: 239-246.
Warncke, K. 1967 Beitrag zur Klärung paläarktischer *Andrena*-Arten (Hym. Apidae). – EOS Revista Española de Entomología 43: 171-318.
Warncke, K. 1968 Die Untergattungen der westpaläarktischen Bienengattung *Andrena* F. (Hymenoptera, Apoidea). – Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra 307: 1-111.
Warncke, K. 1973 Die westpaläarktischen Arten der Bienenfamilie Melittidae (Hymenoptera). – Polskie Pismo Entomologiczne 43: 97-126.
Warncke, K. 1978 Über die westpaläarktischen Arten der Bienengattung *Colletes* Latr. (Hymenoptera, Apoidea). – Polskie Pismo Entomologiczne 48: 329-370.
Warncke, K. 1980 Die Bienengattung *Anthidium* Fabricius, 1804 in der Westpaläarktis und im turkestanischen Becken. – Entomofauna 1: 119-209.
Warncke, K. 1981 Die Bienen des Klagenfurter Beckens (Hymenoptera, Apidae). – Carinthia 171: 275-348.
Warncke, K. 1982 Zur Systematik der Bienen - Die Unterfamilie Nomadinae (Hymenoptera, Apidae). – Entomofauna 3: 97-126.
Warncke, K. 1983 Zur Kenntnis der Bienengattung *Pasites* Jurine, 1807, in der Westpaläarktis (Hymenoptera, Apidae, Nomadinae). – Entomofauna 4: 261-347.
Warncke, K. 1986 Die Wildbienen Mitteleuropas, ihre gültigen Namen und ihre Verbreitung (Insecta: Hymenoptera). – Entomofauna, Supplement 3: 1-128.
Warncke, K. 1988 Isolierte bienenvorkommen auf dem Olymp in Griechenland (Hymenoptera, Apidae). – Linzer biologische Beiträge 20: 83-117.
Warncke, K. 1992a Die westpalaärktischen Arten der Bienengattung *Sphecodes* Latr. (Hymenoptera, Apidae, Halictinae). – Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Augsburg 52: 9-64.
Warncke, K. 1992b Die westpalaärktische Arten der Bienengattung *Coelioxys* Latr. (Hymenoptera, Apidae, Magachilinae). – Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Augsburg 53: 31-77.
Warncke, K. 1992c Die westpaläarktischen Arten der Bienengattung *Stelis* Panzer, 1806. (Hymenoptera, Apidae, Megachilinae). – Entomofauna 13: 341-376.
Warncke, K. 1992d Beitrag zur Systematik und Verbreitung der Bienengattung *Prosopis* Fabricius in der Westpaläarktis (Hymenoptera, Apidae). – Linzer biologische Beiträge 24: 747-801.
Waser, N.M. 2006 Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. – In: N.M. Waser & J. Ollerton (red.), Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago & London: 3-17.
Waterhouse, G.R. 1844 Notes on the habits of *Osmia atricapilla*. – Zoologist 2: 403-404.
Wcislo, W.T. 1987 The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta) with special reference to bees (Apoidea). – Biological Reviews 62: 515-543.
Wcislo, W.T. & J.H. Cane 1996 Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. – Annual Review of Entomology 41: 257-286.
Weber, K. 2007 Die Mohnbiene (*Osmia papaveris*) bei Kemmern (Landkreis Bamberg). – www.die-natur-gewinnt-immer.de/uploads/media/Projektbericht_Mohnbiene.pdf.
Wedmann, S., T. Wappler & M.S. Engel 2009 Direct and indirect fossil records of megachilid bees from the Paleogene of Central Europe (Hymenoptera: Megachilidae). – Naturwissenschaften 96: 703-712.
Weigand, E. 2006 Massenvorkommen der Zottelbiene *Panurgus dentipes* im Hunsrück. – Bembix 23: 40-41.
Westphal, C., R. Bommarco, G. Carre, E. Lamborn, N. Morison, T. Petanidou, S.G. Potts, S.P.M. Roberts, H. Szentgyorgyi, T. Tscheulin, B.E. Vaissiere, M. Woyciechowski, J.C. Biesmeijer, W.E. Kunin, J. Settele & I. Steffan-Dewenter 2008 Measuring bee biodiversity in different European habitats and biographical regions. – Ecological Monographs 78: 653-671.
Westerkamp, C. 1977 Zum Pollensammeln bauchsammelnder Bienen (Hymenoptera: Magachilidae) an Composieten. – Sitzungsberichte der Gesellschaft für Naturforschender Freunde zu Berlin (N.F.) 18: 71-79.
Westerkamp, C. 1991 Honeybees are poor pollinators. Why? – Plant Systematics and Evolution 177: 71-75.
Westrich, P. 1979 Faunistik und Ökologie der Hymenoptera Aculeata des Tübinger Gebiets, vor allem des Spitzberg, unter besonderer Berücksichtigung der in Holz un Pflanzenstengeln nistenden Arten. – Dissertatie, Tübingen.
Westrich, P. 1983 Zur Biologie der Keulenwespe *Sapygina decemguttata* (Jurine) (Hymenoptera, Sapygidae). – Carolinea 41: 134-136.
Westrich, P. 1989a Die Wildbienen Baden-Württembergs I. Allgemeiner Teil. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
Westrich, P. 1989b Die Wildbienen Baden-Württembergs II. Spezieller Teil. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
Westrich, P. 1996 Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. – In: A. Matheson, S.L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams (red.), The conservation of bees. Academic Press, New York: 1-16.
Westrich, P. 2002 Über das Nest des Scherenbiene *Osmia grandis* (Nylander) (Hymenoptera, Apidae). – Stapfia 80: 517-523.
Westrich, P. 2006 Ein weiterer Beleg für den Bivoltinismus and das Wirt-Parasit-Verhältnis von *Andrena bicolor* (FABRICIUS 1804) und *Nomada fabriciana* (KIRBY 1802) (Hym. Apidae). – Linzer biologische Beiträge 38: 919-923.
Westrich, P. 2008 Flexibles Pollensammelverhalten der ansonsten streng oligolektischen Seidenbiene *Colletes hederae* Schmidt & Westrich (Hymenoptera: Apidae). – Eucera 2: 17-29.
Westrich, P. & H.H. Dathe 1997 Die Bienenarten Deutschlands (Hymenopera, Apidae). Ein aktualisiertes Verzeichnis mit kritischen Anmerkungen. – Mitteilungen des entomologischen Vereins Stuttgart 32: 3-34.
Westrich, P. & K. Schmidt 1986 Methoden und Anwendungsgebiete der Pollenanalyse bei Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). – Linzer biologische Beiträge 18: 341-360.
Westrich, P. & K. Schmidt 1987 Pollenanalyse, ein Hilfsmittel beim Studium des Sammelverhaltens von Wildbienen. (Hymenoptera, Apoidea). – Apidologie 18: 199-214.
Westrich, P., L. Westrich & A. Müller 1992 Beobachtungen zur Nachtruhe der Kraftbiene *Biastes emarginatus* (Schenck) (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). – Linzer biologische Beiträge 24: 3-12.
Westrich, P., H.R. Schwenninger, H.H. Dathe, H. Riemann, C. Saure, J. Voith & K. Weber 1998 Rote Liste der Bienen (Hymenoptera: Apidae). – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 119-129.
Westrich, P., U. Frommer, K. Mandery, H. Riemann, H. Ruhnke, C. Saure & J. Voith 2008 Rote Liste der Bienen Deutschlands (Hymenoptera, Apidae) (4. Fassung, Dezember 2007). – Eucera 1 (3): 33-87.
Wheeler, G.C. & J. Wheeler 1979 Larvae of some eusocial bees and wasps. – Contributions in Science.? Natural History Museum Los Angeles County 321: 1-19.
Whitehead, P.F. 1987 *Meloe rugosis* in Worcestershire. – Entomologist's Monthly Magazine 123: 90.
Whitehead, P.F. 1992 The breeding population of *Meloe rugosus* at Broadway, Worchestershire, England. – Elytron 5: 225-229.
Whitfield, C.W., S.K. Behura, S.H. Berlocher, A.G. Clark, J.S. Johnston, W.S. Sheppard, D.R. Smith, A.V. Suarez, D. Weaver & N.D. Tsutsui 2006 Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. – Science 314: 642-645.
Whitfield, G.H., K.W. Richards & T.M. Kveder 1987 Number of instars of larvae of the alflafa leafcutter bee, *Megachile rotundata* (F.). – Canadian Entomologist 119: 859-865.
Whiting, M.F., J.M. Carpenter, Q.D. Wheeler & W.C. Wheeler 1997 The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. – Systematic Biology 46: 1-68.
Wiegmann, B.M., M.D. Trautwein, J.-W. Kim, B.K. Cassel, M.A. Bertone, S.L. Winterton & D.K. Yeates 2009 Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. – BMC Biology 7: 34.
Wiering, H. 1951 Merkwaardige Hymenoptera-vondst. – Entomologische Berichten 13: 208.
Wiering, H. 1954 Over enkele soorten van het geslacht *Prosopis* (Hymenoptera Apidae). – Entomologische Berichten 15: 31-32.
Wiering, H. 1958 Over enkele Nederlandse bijen (Hym., Apidae). – Entomologische Berichten 18: 166-168.
Wiering, H. 1997 Wie hoort bij wie? – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 5: 16-18.
Wiering, H. 1999 Hoe zeldzaam is *Colletes hederae*? – Bzzz, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 10: 27-30.
Wilde, J. de 1956 Mechanisms of communication in the honey-bee colony. – Archives Neerlandaises de Zoologie 11: 527-529.
Willems, E. 2011 De Grijze zandbij (*Andrena vaga*). – HymenoVaria, Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera Nederlandse Entomologische Vereniging 3: 51.
Williams, P.H. 1991 The bumble bees of the Kashmir Himalaya. – Bulletin of the natural History Museum London (Entomology) 60: 1-204.
Williams, P.H. 1998 An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). – Bulletin of the natural History Museum London (Entomology) 67: 79-152.

Williams, P.H. 2000 Are *Bombus lucorum* and *magnus* separate species? – BWARS Newsletter 2000 (1): 15-17.
Williams, P.H. 2007 The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. – Biological Journal of the Linnean Society 92: 97-118.
Williams, P.H. 2008 Do the parasite *Psithyrus* resemble their host bumblebees in colour pattern? – Apidologie 39: 637-649.
Williams, P.H. & J.C. Thomas 2005 A bumblebee new to the New World: *Bombus distinguendus* (Hympenoptera: Apidae). – Canadian Entomologist 137: 158-162 (205).
Williams, P.H., S.A. Cameron, H.M. Hines, B. Cederberg & P. Rasmont 2008 A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*). – Apidologie 39: 46-74.
Williams, P., S. Colla & Z. Xie 2009 Bumblebee vulnerability: common correlates of winners and losers across three continents. – Conservation Biology 23: 931-940.
Wilson, E.O. 1971 The insect societies. – Belknap Press of Harvard University, Cambridge.
Wilson, J.S., T. Griswold & O.J. Messinger 2008 Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: are pan traps sufficient? – Journal of the Kansas Entomological Society 81: 288-300.
Wilson, E.E., C.S. Sidhu, K.E. LeVan & D.A. Holway 2010 Pollen foraging behaviour of solitary Hawaiian bees revealed through molecular pollen analysis. – Molecular Ecology 19: 4823-4829.
Winfree, R. & C. Kremen 2009 Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 276: 229-237.
Winston, M. 1987 The biology of the honeybee. – Harvard University Press, Cambridge.
Winter, K., L. Adams, R. Thorp, D. Inouye, L. Day, J.Ascher & S. Buchmann 2006 Importation of non-native bumble bees into North America: potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumble bees for greenhouse crop pollination in Canada, Mexico and the United States. – A white paper of the North American Pollinator Protection Campaign (NAPPC).
Wirtz, P., S. Kopka & G. Schmoll 1992 Phenology of two territorial solitary bees, *Anthidium manicatum* and *A. florentinum* (Hymenoptera: Megachilidae). – Journal of Zoology, London 228: 641-651.
Witt, R. 1992 Zur Bionomie der Sandbiene *Andrena barbilabris* (KIRBY 1802) und ihrer Kuckucksbienen *Nomada alboguttata* Herrich-Schäffer 1839 und *Sphecodes pellucidus* Smith 1845. – Drosera 1992: 47-81.
Witt, R. 2009 Wespen beobachten, bestimmen. 2., überarbeitete und erweiterte Auflage. Vademecum-Verlag, Oldenburg.
Wittmann, D. & B. Blochtein 1995 Why males of leafcutter bees hold the females' antennae with their front legs during mating. – Apidologie 26: 181-195.
Wolf, H. 1950 Über die Wirte der Gruppe der *Nomada flavopicta* K. (Hym. Apidae). – Entomologische Zeitschrift 60: 106-108.
Wolf, H. 1968 Bienen und Wespen als Bewohner eines Waldrandes. – Sauerländische Naturbeobachter 8: 4-15.
Wolf, H. 1976 Die Berg-Singzikade in Hessen und in Mitteleuropa. – Jahrbücher des nassauischen Vereins für Naturkunde 103: 18-23.
Wolf, H. 2000 *Anthidium punctatum* Latreille und *Chrysis analis* Spinola (Hym.: Apidae, Chrysididae). – Bembix 13: 11.
Woyke, J. 1960 [Natural and artificial insemination of queen honey bees]. – Pszczelnicze Zeszyty Naukowe 4: 183-273. [In Pools; voor Engelse samenvatting zie Bee World 43 (1962): 21-25.]
Wu, Y. 1960 Bees: pollinators of leguminous plants of Borisovska in the Belgorod province. – Proefschrift, Leningrad. [In Russisch.]

Xu, H & O. Tadauchi 1999 A revision of the subgenus *Tarsandrena* of the genus *Andrena* of eastern Asia (Hymenoptera, Andrenidae). – Esakia 39: 31-46.
Xu, H. & O. Tadauchi 2006 A revision of the subgenus *Notandrena* of the genus *Andrena* from eastern Asia (Hymenoptera, Andrenidae). – Esakia 46: 25-29.
Xu, H. & O. Tadauchi 2011 A revision of the subgenus *Micrandrena* of the genus *Andrena* of Eastern Asia (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). – Journal of the Faculty of Agriculture Kyushu University 56: 279-283.
Xu, H., O. Tadauchi & Y. Wu 2000 A revision of the subgenus *Oreomelissa* of the genus *Andrena* of Eastern Asia (Hymenoptera, Andrenidae). – Esakia 40: 41-61.

Yanega, D. 1989 Caste determination and differential diapause within the first brood of *Halictus rubicundus* in New York (Hymenoptera: Halictidae). – Behavioral Ecology and Sociobiology 24: 97-107.
Yanega, D. 1992 Does mating determine caste in sweat bees? (Hymenoptera: Halictidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 65: 231-237.
Yanega, D. 1993 Environmental influences on male production and social structure in *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). – Insectes Sociaux 40: 169-180.
Yang, E.C., Y.C. Chuang, Y.L. Chen, L.H. Chang 2008 Abnormal foraging behavior induced by sublethal dosage of Imidacloprid in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). – Journal of Economic Entomology, 101: 1743-1748.
Yarrow, I.H.H. 1940 An observation on *Melitta leporina* (Panz.) (Hym., Apidae). – Entomologist's Monthly Magazine 76: 253-254.
Yarrow, I.H.H. 1941 *Melitta leporina* (Panz.) and *Nomada flavopicta* (Hym., Apidae). – Entomologist's Monthly Magazine 77: 61-62.
Yarrow, I.H.H. 1954 *Colletes halophila* Verhoeff (= *C. succincta halophila* Verhoeff), a bee hitherto unrecognized in Great Britain. – Journal of the Society for British Entomology 5: 39-41.
Yeates, D.K., S.L. Cameron & M. Trautwein 2012 A view from the edge of the forest: recent progress in understanding the relationships of the insect orders. – Australian Journal of Entomology 51: 79-87.

Zanden, G. van der 1955 Aantekeningen over Hymenoptera Aculeata I. – Entomologische Berichten 15: 418-422.
Zanden, G. van der 1958 Aantekeningen over Hymenoptera II. – Entomologische Berichten 18: 14-15.
Zanden, G. van der 1961 Aantekeningen over Hymenoptera IV. – Entomologische Berichten 21: 214-215.
Zanden, G. van der 1981 Aantekeningen over Nederlandse Hymenoptera Aculeata, VIII. – Entomologische Berichten 41: 129-131.
Zanden, G. van der 1982 Tabel en verspreidingsatlas van de Nederlandse niet-parasitaire Mechachilidae. – Nederlandse Faunistische Mededelingen 3: 1-48.
Zdobnov, E.M. & P. Bork 2007 Quantification of insect genome divergence. – Trends in Genetics 23: 16-20.
Zerova, M.D. & N.M. Stolbov 1986 [New data on the trophic relations of *Monodontomerus laticornis* Griss. Et Zer. (Hymenoptera, Torymidae).] – Vestnik Zoologii 1986 (5): 86-87. [In Russisch.]
Zobel, M. 2003 Königinnen-Konkurrenz während des Nestbaus und der Nestversorgung bei der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum*. – Diplomarbeit der Fakultät für Biologie der Eberhardt-Karls-Universität, Tübingen.
Zollinger, R. 2008 Veluwse heide verbonden. Visie op hoe populaties van entomofauna en herpetofauna zijn te verbinden en te versterken binnen het Veluwe Natura 2000 gebied. – VOFF, Nijmegen.
Zucchi, H. 1993 Beobachtungen an der Wildbiene *Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758) in Osnabrück. – Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens 46: 151-156.
Zucchi, H. 1996 Ist die Silberlinde rehabilitiert? Zur Diskussion um das Hummelsterben an spätblühenden Linden. – Natur und Landschaft 71 (2): 47-50.
Zuijlen, J.W.A van, T.M.J. Peeters, P.S. van Wielink, A.P.W. van Eck & E.H.M. Bouvy 1996 Brand-stof. Een inventarisatie van de entomofauna van het natuurreservaat 'De Brand' in 1990 – Insektenwerkgroep KNNV-afdeling Tilburg, Tilburg.
Zurbuchen, A., L. Landert, J. Klaiber, A. Müller, S. Hein & S. Dorn 2010 Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. – Biological Conservation 143: 669-676.

HOOFDSTUK 21 SUMMARY

THE DUTCH BEES (HYMENOPTERA: APIDAE S.L.)

In the Netherlands, 358 species of bees have been recorded. The knowledge of their distribution and biology has greatly improved over recent years, thanks to hundreds of people who contributed their observations. This book attempts to present the accumulated knowledge on the Dutch bees in an attractive fashion, without compromizing the quality of the information. In 18 chapters, comprehensive general reviews are given of current knowledge of life history, ecology, social behaviour, evolutionary history, taxonomy, distributional trends, threats and conservation. Each species is discussed separately in its own account.

CHAPTER 1 Introduction

The importance of bees as pollinators and honey producers is widely recognized, and their biology has been studied by many. Despite the large amount of information available, little of it used to be easily accessible for Dutch amateur biologists, certainly not in their own language. The present book is the first attempt to present a summary of knowledge on bees in general, and Dutch bees in particular.

Originally, this book was conceived to present accounts of all Dutch 'sting-bearing' Hymenoptera (Aculeata). In the process of writing, however, it soon became apparent that the required number of pages for such a book would become a problem. This prompted the decision to publish two separate volumes, one dealing with wasps and ants, the other with bees. The first was published in 2004, the second lies before you now.

This introductory chapter provides a brief outline of the contents of the book, and accounts for the contributions made by each individual author. The book was written by a team of 23 Dutch bee experts.

CHAPTER 2 Bee studies in the Netherlands: a history

This chapter briefly summarizes the development of bee studies in the world, before discussing the history of bee studies in the Netherlands in more detail. A chronological account is given of people who, and institutions and organizations that made significant contributions.

The first records of bees in the Netherlands, by Goedaert and Swammerdam, date from the 17th and 18th centuries. Bennet & van Olivier (1825) mentioned eight species, a number that would rise to around 230 by the end of the 19th century, as recorded by Snellen van Vollenhoven and Ritsema.

During 1900-1945, the study of bees gained popularity thanks to publications by – among others – Oudemans, Thijsse, Heimans, Bouwman, Vuyck, Van der Vecht and Walrecht.

By 1951, according to a checklist published by Benno, the number of bee species known from the Netherlands had risen to 322. Between 1950 and the late 1970s, Benno published several important identification keys, as well as articles on biology and books aimed at popularizing the study of bees. In 1975, European Invertebrate Survey - the Netherlands was founded. In collaboration with this organization, Virgilius Lefeber started to build a faunistic database of the Dutch bees. Other important contributors to faunistic and biological knowledge of the Dutch bee fauna were Koster, Teunissen, Vegter, Wiering and Van der Zanden. At universities, researchers like Kwak, Sommeijer and Velthuis studied pollination biology and the social behaviour of bees.

After 1990, a new group of amateur entomologists founded the 'section Hymenoptera' within the Dutch Entomologists Society (NEV). This would prove to be a stimulating development for the study of bees in the Netherlands. During these recent years, bees became increasingly popular in the Netherlands, and even gained a place in Dutch nature policy and management. In 1999, a 'preliminary' atlas of the Dutch bees was published, in which distributional maps of 338 species were included. This publication launched a national recording scheme, which eventually resulted in the present book.

CHAPTER 3 The life of bees

This chapter outlines general aspects of the life of bees. The first part deals with adult bees and treats subjects like mating strategies, territorial behaviour, nest construction, foraging, oviposition, phenology and dispersal. The second part deals with the immature stages and discusses subjects like egg biology and morphology, larval development and pupation. The chapter concludes with a paragraph on the different types of life cycle found in bees.

CHAPTER 4 Bees and flowers

Approximately 80% of all Dutch plant species are pollinated by insects. Together with flies, bees are the most important pollinating insects. In their morphology, bees appear to be fully adapted for collecting pollen. Many plants are adapted to attract their pollinators. This chapter discusses these mutual adaptations of bees and plants. Some of the subjects covered are tongue length, pollen transportation, generalists vs. specialists, flower morphology, shape and structure of pollen, and pollen competition between wild bees and honeybees. A separate text box describes orchids that mimic other plants or female bees in order to attract their pollinators.

CHAPTER 5 Social behaviour in bees

Although the vast majority of bees live their lives in solitude, a few lineages have developed social life styles. Well-known examples are the highly social honeybees and bumblebees, but a range of different levels of sociality also occurs in other groups of bees, especially in the tribe Halictini (genera *Halictus* and *Lasioglossum*). This chapter describes the levels of social behaviour found in bees and discusses several examples. Possible explanations for the evolution of sociality are briefly indicated.

CHAPTER 6 The honeybee

The honeybee is one of the most studied animal species. This is not surprising, considering its importance in agriculture, and its highly interesting social behaviour. This chapter describes several aspects of the life history of the honeybees, such as nest construction, temperature regulation, food and foraging, communication, dispersal (swarming), mating, reproduction, development of immature stages, hibernation, natural enemies and diseases. A separate text box describes the global diversity and distribution of the species of *Apis*, the genus to which the honeybee belongs.

CHAPTER 7 Parasitic bees

A considerable proportion of bee species do not build nests and do not take care of their offspring themselves. Instead, they are social parasites of other bees. Parasitic bees can be divided into intra- and interspecific parasites. Both main types of parasitism occasionally (facultatively) occur in species which usually do not live as parasites. Obligate parasites are only found among interspecific parasites. These parasitic bees are commonly called 'cuckoo bees', because of their habit to oviposit inside the nests of other bee species. In the Netherlands, this life style is represented by all species belonging to the genera *Ammobates*, *Biastes*, *Coelioxys*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Melecta*, *Nomada*, *Sphecodes*, *Stelis* and *Thyreus*, and by some species of *Bombus*. This chapter describes several aspects of the biology and morphology of parasitic bees.

CHAPTER 8 Relationships of bees with other insects

Bees exhibit an astoundingly large array of relationships with other organisms. Predators, parasites, parasitoids, commensals, inquilines and pathogens of bees can be found among many lineages of life on earth. This chapter focuses on the relationships of bees with other insects, most notably those occurring in the Netherlands. These insects are categorized according to the type of relationship, and brief accounts are given of their biology. Examples of covered groups are digger wasps (Crabronidae), parasitic wasps (Chalcidoidea, Ichneumonidae), conopid flies (Conopidae), bee flies (Bombyliidae), blister beetles (Meloidae) and spider beetles (Ptinidae). The chapter concludes with a discussion of possible explanations for the evolution of the remarkably large number of bee-insect relationships. Several aspects of bee-life seem to be potentially explanatory, but in general this phenomenon is hypothesized to be triggered by the successful co-evolution of bees and flowering plants, which has forced bees to lead residential lives, as they need to build nests in order to reproduce.

CHAPTER 9 Seven districts: their habitats and their bees

Based on physical and geographical properties, the Netherlands can be divided into seven main districts. For each district, characteristic habitat types can be distinguished. This chapter characterizes the bee fauna of each district and habitat type. The following districts are recognized (with habitat types in parentheses):

- marl and loess district (calcareous grassland, thicket, *Quercus-Carpinus* forest, flower rich arable field);
- higher sand district (moist grassland, dry grassland, heathland and peat moor, borders and brushwood, forest, wasteland);
- river and tidal district (grassland, moist brushwood, thicket, riparian forest, sand dunes and beaches, pioneer vegetation);
- peat bog district (bog, moist oligo-meotrophic grassland);
- dune and coastal district (wet and dry heathland, swampy thicket, dry grassland, salt marsh);
- urban district (railway yard, gardens, urban plantation).

CHAPTER 10 The Dutch bee database

Over the course of 200 years, many hundreds of people contributed their records of bees to the Dutch bee database. This resulted in the number of 186.147 records as used in the present book. This chapter describes the history, structure and contents of the database. The oldest Dutch bee record in the database concerns a specimen of *Sphecodes pellucidus*, collected in 1809. The majority of records (85%) originate from entomological collections. Recently, this percentage has drastically decreased in favour of field observations. In the years 2000-2009 the proportion of field-based records was 29%; in 2010-2011 as much as 70%. This increase in field observations is mainly caused by the increasing popularity of photographing insects. Nowadays, many field observations are accompanied by good photographs, which often allow for a reliable identification.

CHAPTER 11 Changes in the Dutch bee fauna

The Dutch bee database is used in this chapter for analyzing changes in the Dutch bee fauna over the years. Trends are calculated based on the occurrence in 5 × 5 km grid cells. Only collection-based records were used, in order to avoid possible bias caused by the strong increase of field observations in the database in recent years (presumably containing a larger proportion of common and easily recognizable species than collection-based records). The main analysis compares two periods: before 1990 and 1990-2011 (*two period analysis*). The results of this analysis are quite rough, as they are based on a comparison of the years 1990-2011 with the very long period before 1990. This is why an additional analysis was also performed, comparing three periods: before 1970, 1970-1989 and 1990-2011 (*three period analysis*). This could provide some more understanding of patterns of increase and decline over time. Each analysis only employs data from grid cells which were investigated in all (two or three) relevant periods. The results for each species can be found in Appendix 3.
The number of bee species that have declined (122) is larger than the number of species that have increased (71). So, of all species with a significant trend, 63% have declined. 34 species (almost 10% of the species recorded from the country) have disappeared from the Netherlands since 1990. On the other hand, eight 'new' species have established themselves after 1990, while some of another 15 newly recorded species are possibly also establishing themselves.

The decline among bumblebees is dramatic: 21 of 29 species have declined, and only one (*Bombus sylvestris*) is considered to have increased.
Among ground-nesting bees, a larger proportion of species appears to have decreased (36%) than among bee species nesting above the ground (26%). This could possibly be explained by the negative effect of eutrophication on sparsely vegetated soils.
Surprisingly, no difference in trend could be found between oligolectic and polylectic bee species. Among both categories, approximately 35% of species have declined and 20% have increased. Trends of parasitic bees also appear to be comparable to those of non-parasitic bees.
In order to detect a possible effect of climate change on the bee fauna, trends of bee species which reach the northern limit of their range in the Netherlands are compared with those of other bee species. No differences in trends were found between these categories in the two period analysis. The three period analysis, however, indicated that there was an initial decline of 72% of the southern species between the first two periods (before 1970 and 1970-1989), while only 57% of the other species declined between these two periods. This decline of southern species was followed by a recovery of 67% of southern species (from 1970-1989 to 1990-2011), while only 42% of the other species increased between these two periods.
In general, the majority of species that have declined seem to have done so before 1990. After this year, the decrease in diversity seems to have stopped. It is difficult to distinguish the apparent effect of climate change (since approximately 1990) from a possibly positive effect of changes in Dutch nature policy and management. The substantial proportion of southern bee species among the species that have increased possibly camouflages a more negative development. Indeed, southern Europe is much more diverse in bee fauna than northern Europe, so shifting ranges might account for part of the results presented in this chapter.

CHAPTER 12 Conservation and habitat management

Like most other groups of organisms, bees suffer from eutrophication, acidification, desiccation and habitat fragmentation. But bees have some unique ecological traits that make them even more vulnerable to these 'usual suspects' than most other organisms: **1** specialized associations with certain flowers and certain types of nesting sites; **2** habitat differentiation (food, nesting site and nest material need to be obtained from different 'partial habitats'); **3** limited flight range (usually less than a few hundreds of meters from their nest); **4** limited phenological flexibility (flight period can hardly be adapted to changing environment). With these traits in mind, this chapter analyzes the threats and opportunities for bees in Dutch habitat management, subdivided into natural, agricultural and urban areas. Natural areas are considered very important for bees, but at present their bee fauna suffers from a lack of dynamics and small-scale variation. The bee fauna of agricultural areas has strongly deteriorated because of an excess of dynamics and a lack of small-scale variation. Urban areas are increasingly gaining importance for bees, due to a more natural approach towards managing parks and gardens. The chapter briefly discusses the effects of climate change on wild bees, competition with honey bees, pesticides and genetic modification. Concluding subjects are the international importance of the Dutch bee fauna and the position of bees in Dutch nature policy, which has improved since bees are included on the national Red List.

CHAPTER 13 Bees and humans

Bees and human share a long common history, mainly because their pollination services are indispensable for our food production. The first part of this chapter deals with the pollination of agricultural crops by bees, both wild bees and domesticated honeybees, with special attention to current research on this subject in the Netherlands. The second part of this chapter discusses the cohabitation of bees with humans in their streets, gardens and even their homes. Although some people are annoyed or alarmed by the presence of bees in their domestic territories, these emotions are rarely justified. When the right kind of information is provided, people can learn to enjoy the beauty and interesting behaviour of bees.

CHAPTER 14 Observing bees

Every year, new discoveries are made on the biology, ecology and distribution of bees in the Netherlands. Even beginners in the study of bees can contribute. This chapter aims to give practical advice for the beginner to get started, and suggestions for the advanced to spark off new ideas. Several methods of observation and research are presented, like photography, building artificial nesting sites and preparation of pollen samples. Collecting and sampling methods are also discussed.

CHAPTER 15 Morphology and function of the bee body

An overview is given of the main morphological features of bees. Special attention is paid to the function of body parts, like the sensory organs of the antennae, the specialized organs for storing pollen, different types of glands, the reproductive organs, and the sting.

CHAPTER 16 Identifying bees

This chapter presents a key to all genera of bees known from the Netherlands. In the introduction, the difference between bees and aculeate wasps is explained, as well as the difference between male and female bees. Some practical advice is provided on collecting, mounting, labeling, preserving and identifying bees. A table presents an overview of recommended literature for identifying bees to species level.

CHAPTER 17 Diversity, phylogenetic relationships and nomenclature

Worldwide, approximately 20.000 bee species have been described. These are divided into seven subfamilies, six of which occur in the Netherlands. The evolution of bees is discussed by presenting modern hypotheses on the phylogenetic relationships with other insects, as well as their

mutual relationships. Some information on fossil bees is given. The chapter concludes with a checklist of 358 bee species known from the Netherlands. A list of species known from adjacent parts of Belgium and Germany is also given.

CHAPTER 18 Species accounts

This chapter presents summarized information for all bee species known from the Netherlands. Genus and species accounts are sorted in alphabetical order and include information on identification and taxonomy, distribution and biology. For every species, a map indicating the distribution of Dutch records is given, as well as a phenology diagram.

BIJLAGEN

BIJLAGE 1: LIJST VAN MEDEWERKERS

Alfabetische namenlijst van medewerkers die gegevens voor dit boek hebben aangeleverd, inclusief personen die determinaties hebben verzorgd van exemplaren waarvan de gegevens zijn opgenomen. Ook namen van personen die via de website Waarneming.nl goedgekeurde gegevens hebben doorgegeven zijn in de lijst opgenomen. Een overzicht van opgenomen instituutscollecties is te vinden in hoofdstuk 10.

A. Aalders
A.J. Aalders
J. Aalders
T. Aaldijk
B. van Aartsen
C. Abbink-Meijerink
C. van Achterberg
Br. Adelfus
A. Adriaanse
M. van Adrichem
J. Albers
A. Alberts
H. Alberts
C.J.M. Alders
F. van Alebeek
J. Alfken
broeder Antonius
M. van Antwerpen
I. Appel
A. Aptroot
H. Arentsen
R. Arnhem
broeder Arnoud
F. Arts
J.R.J. van Asperen de Boer
E. van Asseldonk
A. van Assen
G. van der Assem
B. Aukema
A.M. Baaijens
I. van Baast
Backer
H. Bais
D. Bakker
W. Bakker
L. Bakx
M. Baltus
G. Bank
L. Bansberg
G. Barendrecht
R. Barendse
M. Barendtszen
J. Barteling
F. Bax
W.H.J. van der Beek
S. van Beek
H. Beers
W. Beijerinck
N. Bekema
G. Bekke
J. Bekker
D. Belgers
J. van Bellen
G. Bemboom
van Bemmelen
M. van den Bemt
D. Benders
Pater. Benno
J. v.d. Bent
W.S.S. van Benthem Jutting
J. Berendsen
N. van de Berg
A. van den Berg
K. van den Berg
S. van den Berg
A. van Berge Henegouwen
L. van Bergeijk
M. van Bergen
H. van Berkel
H.J. Berkers
B. Berkhoudt
H. Berkhoudt
D. Bernard
K.W.J. Bernet Kempers
J. Bes
A.F.H. Besemer
J.G. Betrem
P.L.Th. Beuk
D. Beuker
P.C. Beunder
Beyer
F. Bianchi
C.F.M. den Bieman
F.A. Bink
R. Bink-Moenen
G. Blokhuis
A. Blom
L. Blommers
H.C. Blöte
P. Blüthgen
T. Bode
B. & M. van Bodegom-Boom
V. de Boer
E.P. de Boer
R.J. de Boer
G. de Boer
P.J. den Boer
M. Bolten
D.G.J. Bolten
M. de Bont
G. Boomhouwer
W. Boomkens
G. Boonstra
R. Boonstra
B. Borkent
M. van den Bos
W. Bosgra
V. Boshoven-Scholten
H. Bosma
A. Bosman
B. Bosman
H. Botter
A. Bottone
H. Bouman
L. Boumans
L.Th. Bouwman
B.E. Bouwman
J. Bouwmans
J. Bouwmeester
P. Boymans
T. van Bracht
B. Brak
A. van den Brandt
G. Bredewold
P.J.H. van Bree
E. de Bree
S. Brennand
P. van Breugel
W.F. Breurken
J. Briedé
G. Brinkhof
C. Brinkman
R. van den Broek
J. Broerse
R. Broersma
L.D. Brongersma
R. Brouwer
R. Brouwer et al.
B.J.H. Brugge
J. Brummer
R. Brunink
E. Brunner
K. Brussee
Bruuk
J. Cost Budde
M. Budding
M. Bulte
M. Bultman
C.F. van de Bund
J. Burg
A.G. Burgmans
F. van Bussel
C. Buter
L. Calle
P. Calle
A. van Calsbeek
M. Camphuijsen
W. Camping
M. Caris
L. Caron
J. Cavé
L. Claassens
W. van Cleef
D. Clerx
R.H. Cobben
J. Coelander
E. Colijn
J. Cooijman
P. Cools
Copijn
J.B. Corporaal
H. Corten
R.O. Cossee
H.W.C. Cossee
M. Courbois
G. Cremers
R. Cremers
R. Cupers
L. Custers
A. van Dam
H. Damen
Z. Damen
T. Damm
H.H. Dathe
A.L.A. Deelman
A.J. Dees
N. Dek
W. Dekker
J. Willem Dekker
J.A.G. Delfos
M.J. Delfos
J. Dellink
T. Denters
P.J.T. Derks
H. Detz
J. Devalez
Deyck
A. van Diemen
E. van Dijk
A. van Dijk
C. van Dijk
B. Dijks
K.-D. Dijkstra
H. Dijkstra
W. Dimmers
M. Dobbelaar
S. Dobbelaar
P.H. van Doesburg Jr.
P.H. van Doesburg Sr.
K. Dol
T. Doodkorte
M. Dorenbosch
D. van Dorp
A. van den Dorpel
l. Douma
G. Drenth
J. van der Drift
S. Drok
B. Drost
L. van Drunen
J. van Duinen
A. Dulfer
J. Dutmer
J. Ebink
A.W. Ebmer
A. van Eck
G. Eding
G. Eenkhoorn
J. van der Eijk
T. van Eijk
G.L. van Eijndhoven
R. van Ekeris
W.N. Ellis
R. Elschkamp
E.F.G. Elton
C. van Elzelingen
S. Elzerman
T. Elzerman
W. Emsens
G. van den Ende
H. Endt
H. Engel
L.J. van der Ent
K. Eradus
A. van Erkelens
S. Erlandsson
W.H.O. Ernst
H.H. Evenhuis
E. Everts

T. Faasen
V. Faber
W.S.S. van der Feen
J.C. Felton
F. Fischer
P. Fleurbaaij
B. Flierman
W. Fliervoet
G.J. Flint
J. Fokkema
J.F. Fokker
C. Fokker
A. van Franken-huyzen
L. Franssen
Franssen
F. Frenken
H. Friese
M. Frowijn
C. Gabriels
J. de Gans
D. Ganzevoort
D.C. Geijskes
B. Geling
R. Geling
L. Geraets
C. Geris
V. Gerris
H. Gerrits
K. Gerritsen
R. Geurts
S. Gielen
Gielkens
J. van Giersbergen
M. Gieskens
F. Gijselhart
M.J. Gijswijt
A. Gijzen
J. Goedbloed
M. Gohlike
J. de Gooijer
Goosens
V. van der Goot
M. Gotink
J. Gotink-Gillis
K. Goudsmits
T. de Graaf
H.W. de Graaf
R. de Graaf
L. de Graaff-van Eerde
P. K.H. Gragert
R. de Greeff
H. Gremmer
J. Gribnau
J. Groen
M. Groenendijk
M. Groeneveld
M. Groenewegen
C. Groot
B. de Groot
C. de Groot
J. de Groot
W. de Groot
R. Grootenboer
F. Grotenhuis
S. Gubbels
M. Guégan
M.D. Guliker
E. van Haaften
J. van Haaften
J. de Haan
M. de Haan
N. de Haas
K. van Haeringen
H. van Hage
E. Hageman
S. Hageman
E. van den Ham
J. van Harten
P.J. Hartevelt
A. Hartgers
E. Hartgers
F.-J. Hartgers
D. den Hartog-Noordam
R. van de Haterd
T. van Hattum
P. Haverhorst
J. Haverkamp
Heckhausen
R. Heemskerk
Heemtuin Thijsse's Hof
H. de Heer
J. Heeremans
R. Heij
P. van der Heijden
Th. Heijerman
C. Heijmen
P. Heijne
C. van Heijningen
S. van Heijnsbergen
F. van Heijst
J. Heimans
W.R.B. Heitmans
C.L. Hellegreen
P.J. van Helsdingen
K. Hendriks
G.R. van Hengel
A. van Hengstum
H. Hennink
A. Hens
R. Hensen
D.J. Hermes
J. van Hespen
R. Hiemstra
J. Hoedeman
F. Hoefnagels
J. Hoek
B. Hoekstra
F. Hoffmann
B. Hogeling
W. Hogenes
B. Hogeveen
W.A. Hol
T. Holsink
W. van Holten
J. Holtkamp
J. Holtman
van der Hoop
P. Hoppenbrouwers
J. Horst
J. Hotting
M. Hotting
M. van der Hout
H. van Houten
A. Hoven
S.G. Hovenkamp
H. Huijbregts
K.J. Huisman
H. Huisman
J. Huizenga
A. van Hunnik
P. van der Hurk
W. Hurkmans
F. Hustings
M. Huysse
M. Immerzeel
Insectenwerkgroep HZL (Zeeland)
Insectenwerkgroep KNNV Tilburg
IVN Bakel
IVN Ede/Otterloo
A. Jacobs
J. Jacobs
C. Jacobusse
E. Jager
K. Jalink
L. Jalink
K. Janmaat
T. Janse
H. Jansen
N. Jansen
P. Jansen
R.Ph. Jansen
H. Janssen
P. Janssen
S. Jansson
M. Jaspers
C.A.W. Jeekel
B. Jeucken
L. Jochems
A. de Jong
B. de Jong
C. de Jong
J. de Jong
J.W. de Jong
W.G. de Jong
H. de Jonge
T. Jongejan
Y. Jongema
B. de Jongh
A. Joosse
H. Joziasse
P. Julsing
G.C.A. Junge
W.J. Kabos
T. Kaizer
J.P.A. Kalis
H. Kampinga
M. Kanters
M. Kapoen
R. Karsenbarg
D. Katerbarg
R. van Kats
G.O. Keijl
W. Kerkhof
van de Kerkhof
Kerkhoven
J. van Kessel
K. van Keulen
P. de Keuning
H. Kivit
E. Kjellander
G. Klaus
D. Kleijn
W. Klein
J. Kleine
N.M. Klerk
R.M.J.C. Kleukers
T. Klink
J. van Klinken
M.A.B. Klop
U. Kloss
F. van de Knaap
T. van der Knaap
L. Knijnsberg
W. Knippenberg
T. Knol
H. Koek
H. Koel
B. Koelensmid
C. Koelewijn
J.M. Koese
F. Köhler
F.R. Kok
A. Kok-Scheele
J. de Koning
M. Koning
M. Kooi
B. Kooij
C. Kooij
P. Koomen
G. Koopman
C. Koops
J. & H. Koornneef
P. Korringa
S. de Kort
J.C. Koster
M.J.A. de Koster
A. Koster
H. Kouwenberg
C. de Kraker
G. Kramer
Kramer
H.J. van der Krift
G. Krijnen
P. Krijnen
J. Krikken
G.C. Kronenberg
G. Kroon
E. Krüger
A. Kruithof
H.J. Kruseman
G. Kruseman
J. Kühnen
W. Kuijken
A. Kuijper
J. Kuijper-Nannenga
A. Kuijpers
J.T. Kuper
G. Kurstjens
P. Kuyten
M.M. Kwak
La Fontaine
J. van der Laan
P.A. van der Laan
E. de Laat
B. Lamers
D.R. Lammertsma
H. Landsman
M. Langbroek
E. de Lange
G. de Lange
H. Langerijs
D.W. Langeveld
L. Lankreijer
Y. Lavrijsen
J. Leclercq
S. Leefmans
P. Leemreise
B. van Leer
H. Leerschool
Th. van Leeuwen
M. van Leeuwen
J. van Leeuwen
V. Lefeber
K.B.L. Lehmann
Leidse Biologen (Club)
T. v.d. Leij
L.J.J. van der Leij
C. Leijdekker-Winthorst
R. Leijs
B.J. Lempke
B.M. Lensink
C.J. Lepelaar

W. Leurs
M.A. Lieftinck
B. te Linde
J. Lindemans
J. van der Linden
P. Lindenburg
C. Lindhout
E. Linnartz
J.P. van Lith
B. Logtenberg
A. Loken
O. Lomholdt
D. Lont
A.J. van Loon
B. Loonen
A.J. Loonstra
G. Loos
K. Lotterman
M. Louwen
N. Louwers
W. Lubbers
J.A.W. Lucas
H. Luijten
D. van Lunsen
R. Luttikhold
C. Maas
S. Maas
A.W.P. Maassen
D. Mac Gillavry
J.W. Maessen
H. Maier van der Does
I. Maijer
J. Maltezer
M. Mandos
F. Manning
P. Maréchal
L. Marinissen
H. Martens
T. Martens
R. Martens
A. Masseli
A.K. Masselink
A.H. Maurissen van de Meché
J. Meekel
F. van der Meer
G. van der Meer
P. van der Meer
G.F. Mees
B.D.J. Meeuse
J. Meeuwis
P. Megens
H.J. Megens
E. Meijer
H.J. Meijer
J.C.H. de Meijere
M. Meijrink
P.L. Meininger
H. Melissen
G. Mensink
H. Meuffels
K. Meuzelaar
E. Michels
M. Middeljans
R. van Middelkoop
F.C. Mijnssen
Milieueducatiecentrum Eindhoven
A. Minderhoud
Th. M. Theo Minkenberg
G. van Minnen
R. van Minnen
W. Moerland
A.W.M. Mol
S. van der Molen
K. Monsch
R. Montsma
P.J.M. Moonen
H. Moorlag
G. Morseld
S. Mostard
K. Mostert
F. Moussault
M. van den Munckhof-Heunen
A. Mundi
T. Muusse
J. Nagtegaal
T. Neckheim
J.H.H. van Nes
A. Neve
C. van Nidek
A. Niehof
G. Nieland
E.J. van Nieukerken
J. van de Nieuwegiessen
H. Nieuwenhuijsen
M. Nieuwstraten
A. van Nijendaal
R. Nijenhuis
G. Nijhof
M. Nijssen
C. Nolte
A. Noordam
T. van Noordwijk
J. Nugteren
J. van Oers
H. Offereins
H. Olff
L. Olsthoorn
P. van Ooijen
W. Oord
W. van Oordt
H. van Oorschot
E.D. van Oort
M. van Oosten
P. Oosterbroek
J.J. van Oosterhout
H. van Oosterhout
H. Oosterlee
L. Oosterweghel
S.J. van Ooststroom
S. van Ophemert
C. Ottenheym
S. Ouburg
J.Th. Oudemans
A. den Ouden
L. den Ouden
L. Oudman
G. Overbeek
K. Overwater
L. Packer
A.H. Padberg
E. Paree
J. Parie
R. Pater
A. Pauly
M.P. Peerdeman
N. Peet
C. Peeters
T.M.J. Peeters
L. Peeters
P.H. Peeters
S. Pekel
G. Pennards
A.C. Perdeck
J. Perez
A. Perin
R.C.L. Perkins
J. Petit
E. Piaget
A. Piek
D. Piet
R. Pieters
J.H.N. Pijfers
H.C. Pijpers
B. Pijs
W. Planjer
P. van der Poel
H. Pohlmann
P.H. v.d. Pol
A. de Ponti
P. Poot
W. Popken
M. van Poppelen
A. Postma
M. Poulussen
H.J. Prijs
Y. Princen
D. Prins
W. Prins
T.G. Prins
H. Prinsen
J. Prinsen
Ph. Pronk
S. Pronk
W. Pronk
F. van de Putte
M. Quaijtaal
F. Raemakers
I. Raemakers
A. van Randen
P. Rasmont
R. Rave
M. Reemer
M. van Reenen
J. Regelink
J. de Regt
C.O. van Regteren Altena
J.F. Reichwein
W. Reinboud
W. Reinig
K. Reinink
G. Reitsma
A. Rekers
M. Rekers
R. Remmerts
M. Renden
D. Rensen
L. Reyns
J. Riemens
A. van Riemsdijk
K. van Rij
J.C. Rijk
P. Rijnen
R. van Rijswijk
C. Ritsema Cz
Ritzema Bos
N.A. Robinson
A. Roessingh
G. Romeijn
J. Rommens
J. de Rond
J.G. de Rond (vader)
C.J. de Ronde
G. Roobeek
K. Roobeek
H. de Rooij
M. Roos
G. de Roos
J. van Roosmalen
E. Roozeboom
C. Rosmalen
G. van Rossem
S. Rousse
J. Rouwenhorst
M. Rovers
J. Ruben
W. Rubers
J. Ruijs
J. Rutten
B. Salomé
L. Samson
E. Sandberg
C. van de Sanden
H. Sanders
Br. J. Sanders
M. Schaafstra
M. Schaper
C. Scheffer
J. Scheffers
M. Schellekens
S. Schepel
G. Schepers
J. Schepman
H. Schloesser
O. Schmiedeknecht
M. Schoe
G. Scholte
G.A.M. Scholte
J. Schoute
R.T.A. Schouten
J. Schouten
J.E. Schreuder
S. Schreven
P. Schrijvershof
R. Schrijvershof
G.G.M. Schulten
P. Schuttelaar
M. Schwarz
R. Schwartz
M. Servaas
I.T. Sibrandi
L.E.N. Sijstermans
R.T. Simon Thomas
M. Sips
G.A. Six
J. Slaats
Y. Slegel
D. Slegers
R. Slings
J. Sloos
E. Slootweg
J. Slot
Slothouwer
M. Sluijter
H. van der Sluis
R. Smabers
C. Smeenk
J. Smeets
P. Smeets
R. Smid
A. de Smidt
F.M. Smit
H.A.W. Smit
J. Smit
J.T. Smit
J.A.H. Smits
R. Smits
S.M. ter Smitte
I. Smit-Willemsen
S.C. Snellen van Vollenhoven
J.A. Snijder
H. Soepenberg
M. Soesbergen

H. Soetekouw
H. Soeters
Sonja & Lex
J. Sparreboom
E.A.M. Speijer
E. van der Spek
E. Speksnijder
H. Spiekers
M. Spil
S. van der Spoel
S. Sprong
M.C.E. Stakman
H. Stammeshaus
M. Stang
A. Stärcke
N. van der Steen
B. Steenbergen
J. van Steenis
W. van Steenis
W. Stelling
A. v.d. Stelt
J. Sterk
Stichting Bargerveen
A. Stip
A. van Stipdonk
G. Stobbe
F. Stöckhert
G. Stoel
P. Stolwijk
S. van het Strandje
H. Strijker
N. Suiker
K. Swaans
M. Sytsma
G. Tacoma
G. Tanis
D. Tempelman
S. Terlouw
J. Terpstra
A.P.J. Teunissen
J. & H. Teunissen
W. Teunissen
broeder Theowald
P. Thomas
R.W. Tienstra
J.R. Timmer
L. Timmer
R. Timmer
C.J. Tjaden
J. van Tol
R. Tolman
L.J. Toxopeus
R. Troelstra
L. Troisfontaine
G. Tuinstra
H. Turin
G. Turksema
A. van Tuyl
M. van Tweel
G. Twijnstra
F.T. Valck Lucassen
H.J. Vallenduuk
J. Vandewall
L. Vari
Varno
B. Vastenhouw
J. van der Vecht
S. van der Veeken
J. Veeken
M. van Veen
R. van der Veen
R.L. Veenendaal
J. Veenstra
K. Vegter
I. van Veldhuisen
J. Veldman
K. Veling
J. Velterop
A. Veltman
J. Veltman
M. Venema
Y. Veninga
K. Venneker
A.J. Verbeek
M. Verbeek
A. Verburg
W. Verhaak
D. Verhagen
J. Verhoef
P.M.F. Verhoeff
S. Verhoef
J. Verhoeven
B. Verhoeven
J. Verhulst
M. Vering
N. Verkaik-de Haan
L. Verkoelen
R. Versteeg
R. Verstraaten
J. Verveer
W. Vervoort
E. Vestgens
G. Veurink
G. Vierbergen
A. Vink
P. Vink
Violet & Remco
F. Visscher
G. Visser
J. Visser
M. Vlaardingerbroek
D.A. Vleugel
M. van Vlierden
J. van Vliet
N.C. van der Vliet
Voet
H. Vogel
R. Vogels
T. Vogels
Snellen van Vollenhove
B.J. van Vondel
D. Vonk
J. van der Voorn
T.N. Vos
H.A. de Vos tot Nederveen Cappel
A.N. Voüte
P. de Vree
J. Vreeken
Th.L.J. Vreugde
A. Vreugdenhil
G. de Vries
N. de Vries
R. de Vries
Vroege
P. Vroegindeweij
L. Vuyck
J. Vuyk
VWG Engbertsdijksvenen
W.H. Wachter
F. Wagenaar
A. van der Wal
J. Walhout
B.J.J.R. Walrecht
E. Walstra
J. Wannet
K. Warncke
E. Wasmann
J. Wasser
J. van Waveren
M. Weber
E.J. Weeda
E. de Weerd
T. van der Wege
S. Wegh
M. Weites
J. Wennekes
P. van de Werken
Wesselson
H. Westerneng
H. Westra
P. Westrich
G. van Wezel
J.T. Wiebes
J.H. Wieffering
P. van der Wiel
P.S. van Wielink
H. Wiering
J.J. Wieringa
L. Wieteler
H. Wijers
G. van Wijk
N. van Wijk
A. Wijker
W. Wijngaard
S. van Wijngaarden
W.J.R. de Wijs
J. Wilcke
J. de Wilde
A.G. de Wilde
A. de Wilde
Wilden
A.P. Willeboordse
L. Willems
C. Willemse
L. Willemse
R. Willemse
S.C. Willemstein
I. Wind
J. Wind
J. van der Winden
J. Windig
J.K. Winkelman
P. de Winter
A. Wintjes
H. de Wit
J. de Wit
L. Witmond
Witzenburg
H. van Woerden
H. Wolf
P. Wolf
P. de Wolf
C.J.M. Wolff
B.J. Wolfs
J.B. Wolschrijn
M. Wolters
H. Wouda
J H. Woudstra
K. Woudstra
R. van de Wouw
F.M. van der Wulp
G. van der Zanden
J. van der Zee
J. de Zeeuw
H. Zeij
B. Zeijlmaker
Ph. Zeinstra
A.J. Zöllner
C. Zonneveld
J. Zorgdrager
J.W.A. van Zuijlen
C. Zuyderduyn
J. Zwaaneveld
C.J. Zwakhals

BIJLAGE 2: LIJSTEN VAN GEBRUIKTE PLANTEN- EN DIERENNAMEN

In deze bijlage staan lijsten van respectievelijk de in de teksten gebruikte plantennamen en dierennamen.

Planten

Gebaseerd op Van der Meijden (2005) (m.u.v. enkele tuinplanten en gewassen)

aalbes - *Ribes rubrum*
aardaker - *Lathyrus tuberosus*
aardbei - *Fragaria*
aarddistel - *Cirsium acaulon*
acerola, Barbadoskers, West-Indische kers - *Malpighia glabra*
akelei - *Aquilegia*
akkerdistel - *Cirsium arvense*
akkerhoornbloem - *Cerastium arvense*
akkerklokje - *Campanula rapunculoides*
akkerkool - *Lapsana communis*
akkerleeuwenbek - *Misopates orontium*
akkermelkdistel - *Sonchus arvensis*
akkermunt - *Mentha arvensis*
akkerwinde - *Convolvulus arvensis*
alfalfa - zie luzerne
amandel - *Prunus dulcis*
andoorn - *Stachys*
anjerachtigen - Caryophyllaceae
appel - *Malus sylvestris*
asperge - *Asparagus officinalis*
Asteraceae - composieten
asterfijnstraal - *Conyza*
aubergine - *Solanum melongena*
augurk - *Cucumis sativus*
Barbadoskers, acerola, West-Indische kers - *Malpighia glabra*
barbarakruid - *Barbarea*
basterdwederik - *Epilobium*
beemdkroon - *Knautia arvensis*
beklierde kogeldistel - *Echinops sphaerocephalus*
bergandoorn - *Stachys recta*
berk - *Betula*
betonie - *Stachys officinalis*
beuk - *Fagus sylvatica*
bieslook - *Allium schoenoprasum*
biggenkruid - *Hypochaeris*
bijenorchis - *Ophrys apifera*
bijvoet - *Artemisia vulgaris*
bittere wilg - *Salix purpurea*
bitterkruid - *Picris*
bitterzoet - *Solanum dulcamara*
blaassilene - *Silene vulgaris*
blauw glidkruid - *Scutellaria galericulata*
blauw kattenkruid - *Nepeta racemosa*
blauwe bes - *Vaccinium*
blauwe bosbes - *Vaccinium myrtillus*
blauwe knoop - *Succisa pratensis*
blauwe lupine - *Lupinus angustifolius*
blauwe monnikskap - *Aconitum napellus*
blauwe regen - *Wisteria sinensis*
blauwe zeedistel - *Eryngium maritimum*
blauwmaanzaad - *Papaver somniferum*
blazenstruik - *Colutea*
boekweit - *Fagopyrum esculentum*
boerenkers - *Thlaspi*
boerenwormkruid - *Tanacetum vulgare*
bonte krokus - *Crocus vernus*
bosaardbei - *Fragaria vesca*
bosandoorn - *Stachys sylvatica*
bosbes - *Vaccinium*
boslathyrus - *Lathyrus sylvestris*
bosrank - *Clematis vitalba*
bossalie - *Salvia nemorosa*
bosvergeet-mij-nietje - *Myosotis sylvatica*
boswilg - *Salix caprea*
boterbloem - *Ranunculus*
braam - *Rubus*
brandnetel - *Urtica*
brede ereprijs - *Veronica teucrium*
breed klokje - *Campanula latifolia*
brem - *Cytisus scoparius*
bremraapachtigen - Orobanchaceae
bruidsbloem - *Deutzia*
buxus - *Buxus sempervirens*
Canadese guldenroede - *Solidago canadensis*
centaurie - *Centaurea*
chrysant - *Chrysanthemum*
cichorei - *Cichorium intybus*
composieten - Asteraceae
courgette - *Cucurbita pepo*
cranberry - zie grote veenbes
dahlia - *Dahlia*
daslook - *Allium ursinum*
dauwbraam - *Rubus caesius*
dauwnetel - *Galeopsis speciosa*
den - *Pinus*
Dipsacaceae - kaardebolfamilie
distelachtigen - Asteraceae, Carduoideae
distel - *Carduus, Onopordum, Cirsium, Echinops*
dolle kervel - *Chaerophyllum temulum*
dophei - *Erica*
dotterbloem - *Caltha palustris*
dovenetel - *Lamium*
druifje - *Bellevalia*
duifkruid - *Scabiosa columbaria*
duinroosje - *Rosa pimpinellifolia*
duizendblad - *Achillea*
duizendknoopachtigen - Polygonaceae
duizendschoon - *Dianthus barbatus*
dwergmispel - *Cotoneaster*
echt bitterkruid - *Picris hieracoides*
echte koekoeksbloem - *Silene flos-cuculi*
echte tijm - *Thymus vulgaris*
echte valeriaan - *Valeriana officinalis*
eenstijlige meidoorn - *Crataegus monogyna*
eik - *Quercus*
engelwortel - *Angelica sylvestris*
ereprijs - *Veronica*

es - *Fraxinus excelsior*
esdoorn - *Acer*
esparcette - *Onobrychis viciifolia*
ezelsoren - *Stachys byzantina*
fijnstraal - *Erigeron*
fluitenkruid - *Anthriscus sylvestris*
framboos - *Rubus idaeus*
gamander - *Teucrium*
ganzerik - *Potentilla*
gaspeldoorn - *Ulex europaeus*
geitenbaard - *Aruncus dioicus*
Gelderse roos - *Viburnum opulus*
gele kamille - *Anthemis tinctoria*
gele kornoelje - *Cornus mas*
gele lis - *Iris pseudacorus*
gele morgenster - *Tragopogon pratensis pratensis*
geoorde wilg - *Salix aurita*
geranium - *Pelargonium*
gevlekte dovenetel - *Lamium maculatum*
gewone berenklauw - *Heracleum sphondylium*
gewone braam - *Rubus fruticosus*
gewone brunel - *Prunella vulgaris*
gewone dophei - *Erica tetralix*
gewone engelwortel - *Angelica sylvestris*
gewone ereprijs - *Veronica chamaedrys*
gewone ossentong - *Anchusa officinalis*
gewone rolklaver - *Lotus corniculatus*
gewone smeerwortel - *Symphytum officinale*
gewone spurrie - *Spergula arvensis*
gewone vleugeltjesbloem - *Polygala vulgaris*
gewoon biggenkruid - *Hypochaeris radicata*
gewoon duizendblad - *Achillea millefolium*
gewoon knoopkruid - *Centaurea jacea*
gewoon vingerhoedskruid - *Digitalis purpurea*
glanshaver - *Arrhenatherum elatius*
gouden regen - *Laburnum anagyroides*
grasklokje - *Campanula rotundifolia*
grassen - Poaceae
grauwe wilg - *Salix cinerea*
grijskruid - *Berteroa incana*
groot streepzaad - *Crepis biennis*
grote bevernel - *Pimpinella major*
grote centaurie - *Centaurea scabiosa*
grote engelwortel - *Angelica archangelica*
grote kaardebol - *Dipsacus fullonum*
grote kattenstaart - *Lythrum salicaria*
grote klaproos - *Papaver rhoeas*
grote klit - *Arctium lappa*
grote pimpernel - *Sanguisorba officinalis*
grote ratelaar - *Rhinanthus angustifolius*
grote valeriaan - zie echte valeriaan
grote veenbes - *Oxycoccus macrocarpos*
grote watereppe - *Sium latifolium*
grote waterweegbree - *Alisma plantago-aquatica*
grote wederik - *Lysimachia vulgaris*
grove den - *Pinus sylvestris*
guldenroede - *Solidago*
haagwinde - *Convolvulus sepium*
harige ratelaar - *Rhinanthus alectorolophus*
harlekijn - *Anacamptis morio*
hartgespan - *Leonurus cardiaca*
havikskruid - *Hieracium*
hazenpootje - *Trifolium arvense*
heelblaadjes - *Pulicaria dysenterica*
heemst - *Althaea officinalis*
heggendoornzaad - *Torilis japonica*
heggenrank - *Bryonia dioica*
heggenwikke - *Vicia sepium*
heiachtigen - Ericaceae
heidekartelblad - *Pedicularis sylvatica*
helmkruid - *Scrophularia*
helmkruidachtigen - Scrophulariaceae
helmogentroost - *Odontites*
hemelsleutel - *Sedum telephium*
hengel - *Melampyrum pratense*
herik - *Sinapis arvensis*
hertshooi - *Hypericum*
hoenderbeet - *Lamium amplexicaula*
hondsdraf - *Glechoma hederacea*
hondsviooltje - *Viola canina*
honingklaver - *Melilotus*
honingorchis - *Herminium*
hoornbloem - *Cerastium*
hopklaver - *Medicago lupulina*
iep - *Ulmus*
inkarnaatklaver - *Trifolium incarnatum*
Israëlitische orchis - *Anacamptis israelitica*
jacobskruiskruid - *Jacobaea vulgaris*
jasmijn - *Jasminum*
kaardebol - *Dipsacus*
kaardebolfamilie - *Dipsacaceae*
kaasjeskruid - *Malva*
kaasjeskruiden - Malvaceae
kale jonker - *Cirsium palustre*
kamille - *Matricaria*
kamperfoelie - *Lonicera*
kamperfoelieachtigen - Caprifoliaceae
kartelblad - *Pedicularis*
kastanje - *Castanea*
katoen - *Gossypium*
kattendoorn - *Ononis spinosa*
kattenkruid - *Nepeta*
kattenstaart - *Lythrum*
katwilg - *Salix viminalis*
kers - *Prunus*
kiwi - *Actinidia arguta*
klaproos - *Papaver*
klaver - *Trifolium*
klein hoefblad - *Tussilago farfara*
klein kruiskruid - *Senecio vulgaris*
klein streepzaad - *Crepis capillaris*
klein vlooienkruid - *Pulicaria vulgaris*
klein vogelpootje - *Ornithopus perpusillus*
kleine pimpernel - *Sanguisorba minor*
kleine ratelaar - *Rhinanthus minor*
kleine tijm - *Thymus serpyllum*
kleine veldkers - *Cardamine hirsuta*
klimop - *Hedera helix*
klit - *Arctium*
klokje - *Campanula*

klokjesachtigen - Campanulaceae
klokjesgentiaan - *Gentiana pneumonanthe*
knikkend nagelkruid - *Geum rivale*
knikkende distel - *Carduus nutans*
knolboterbloem - *Ranunculus bulbosus*
knollathyrus - *Lathyrus linifolius*
knoopkruid - *Centaurea jacea*
knopig helmkruid - *Scrophularia nodosa*
koffie - *Coffea*
kogeldistel - *Echinops*
kogellook - *Allium sphaerocephalon*
komkommer - *Cucumis sativus*
komkommerkruid - *Borago*
koninginnenkruid - *Eupatorium cannabinum*
kool - *Brassica*
koolzaad - *Brassica napus*
korenbloem - *Centaurea cyanus*
kraaiheide - *Empetrum nigrum*
kraailook - *Allium vineale*
krokus - *Crocus*
kroonkruid - *Securigera*
kruipbrem - *Genista pilosa*
kruipend zenegroen - *Ajuga reptans*
kruipwilg - *Salix repens*
kruisbloemen - Brassicaceae
kruisdistel - *Eryngium campestre*
kruiskruid - *Senecio*
kruldistel - *Carduus crispus*
lamsoor - *Limonium vulgare*
lathyrus - *Lathyrus*
laurierkers - *Prunus laurocerasus*
laurierwilg - *Salix pentandra*
lavas - *Levisticum officinale*
lavendel - *Lavandula*
leeuwenbek - *Antirrhinum*
leeuwenbekachtigen - Plantaginaceae
leeuwentand - *Leontodon*
lelieachtigen - Liliaceae
liguster - *Ligustrum*
lijsterbes - *Sorbus*
linde - *Tilia*
lipbloemen - Lamiaceae
lis - *Iris*
longkruid - *Pulmonaria officinalis*
look - *Allium*
look-zonder-look - *Alliaria petiolata*
lork - *Larix*
lupine - *Lupinus*
luzerne - *Medicago sativa*
Maasraket - *Sisymbrium austriacum chrysanthum*
madeliefje - *Bellis perennis*
mahonie - *Berberis aquifolium*
Malvaceae - kaasjeskruiden
margriet - *Leucanthemum vulgare*
meidoorn - *Crataegus*
meisjesogen - *Coreopsis*
melkdistel - *Sonchus*
melkeppe - *Peucedanum palustre*
meloen - *Cucumis melo*
middelste ganzerik - *Potentilla intermedia*
middelste teunisbloem - *Oenothera biennis*
moerasandijvie - *Tephroseris palustris*
moerasandoorn - *Stachys palustris*
moerasereprijs - *Veronica longifolia*
moeraskartelblad - *Pedicularis palustris*
moeraskruiskruid - *Senecio paludosus*
moerasrolklaver - *Lotus pedunculatus*
moerasspirea - *Filipendula ulmaria*
moeraswederik - *Lysimachia thyrsiflora*
moesdistel - *Cirsium oleraceum*
moeslook - *Allium oleraceum*
mosterd - *Sinapis*
muizenoor - *Hieracium pilosella*
muskuskaasjeskruid - *Malva moschata*
muur - *Stellaria*
muurpeper - *Sedum acre*
nachtschadeachtigen - Solanaceae
narcis - *Narcissus*
ogentroost - *Euphrasia*
ooievaarsbek - *Geranium*
Ophrys aveyronensis (J.J. Wood) P.Delforge (1984)
orchideeën - *Orchidaceae*
paardenbloem - *Taraxacum officinale*
paardenhoefklaver - *Hippocrepis comosa*
paardenkastanje - *Aesculus*
paarse dovenetel - *Lamium purpureum*
paprika - *Capsicum annuum*
parelzaad - *Lithosperum*
passiebloemen
pastinaak - *Pastinaca sativa*
peen - *Daucus carota*
peer - *Pyrus communis*
penningkruid - *Lysimachia nummularia*
peper - *Piper nigrum*
perzik - *Prunus persica*
phacelia - *Phacelia tanacetifolia*
pijlbrem - *Chamaespartium sagittale*
pijlkruidkers - *Lepidium draba*
pijlriet - *Arundo donax*
pijpenstrootje - *Molinia caerulea*
pimpernel - *Sanguisorba*
pinksterbloem - *Cardamine pratensis*
prei - *Allium porrum*
prikneus - *Lychnis coronaria*
primula - *Primula*
pruim - *Prunus domestica*
prunus - *Prunus*
puntwederik - *Lysimachia punctata*
raapzaad - *Brassica campestris*
rankende helmbloem - *Ceratocapnos claviculata*
ranonkelachtigen - Ranunculaceae
rapunzelklokje - *Campanula rapunculus*
ratelaar - *Rhinanthus*
ratelpopulier - *Populus tremula*
reseda - *Reseda*
reseda-achtigen - Resedaceae
reuzenbalsemien - *Impatiens glandulifera*
reuzenberenklauw - *Heracleum mantegazzianum*
ribes - *Ribes*
riet - *Phragmites australis*

rivierkruiskruid - *Senecio fluviatilis*
robinia - *Robinia*
rode bosbes - *Vaccinium vitis-idaea*
rode klaver - *Trifolium pratense*
rode ogentroost - *Odontites vernus serotinus*
rode ribes - *Ribes sanguineum*
rododendron - *Rhododendron*
rolklaver - *Lotus*
rood bosvogeltje - *Cephalantera rubra*
rood zwenkgras - *Festuca rubra*
roos - *Rosa*
roosachtigen - Rosaceae
ruig klokje - *Campanula trachelium*
ruige leeuwentand - *Leontodon hispidus*
rupsklaver - *Medicago*
ruwbladigen - Boraginaceae
ruwe berk - *Betula pendula*
salie - *Salvia*
schapenzuring - *Rumex acetosella*
schermbloemen - Apiaceae
schermhavikskruid - *Hieracium umbellatum*
scherpe boterbloem - *Ranunculus acris*
schietwilg - *Salix alba*
sering - *Syringa*
sikkelklaver - *Medicago falcata*
sint janskruid - *Hypericum perforatum*
slangenkruid - *Echium vulgare*
slanke wikke - *Vicia sativa*
sleedoorn - *Prunus spinosa*
sleutelbloem - *Primula*
sleutelbloemachtigen - Primulaceae
smalle raai - *Galeopsis angustifolia*
smalle weegbree - *Plantago lanceolata*
smalle wikke - *Vicia sativa* ssp. *nigra*
smeerwortel - *Symphytum*
sneeuwbes - *Symphoricarpos albus*
Spaanse aak - *Acer campestre*
speerdistel - *Cirsium vulgare*
spiegelorchis - *Ophrys*
sporkehout - *Rhamnus frangula*
spurrie - *Spergula*
stalkruid - *Ononis*
stekelbrem - *Genista anglica*
stijf havikskruid - *Hieracium laevigatum*
stijve ogentroost - *Euphrasia stricta*
stinkende ballote - *Ballota nigra*
stokroos - *Alcea rosea*
streepzaad - *Crepis*
struikhei - *Calluna vulgaris*
struikmalva - *Lavatera thuringiaca*
tamme kastanje - *Castanea sativa*
teunisbloem - *Oenothera*
teunisbloemachtigen - Onograceae
theeboompje - *Spirea salicifolia*
tijm - *Thymus*
tomaat - *Solanum lycopersicum*
toorts - *Verbascum*
tormentil - *Potentilla erecta*
tuinboon - *Vicia faba major*
tuinreseda - *Reseda odorata*
tweestijlige meidoorn - *Crataegus laevigata*
ui - *Allium cepa*
valeriaan - *Valeriana*
vals muizenoor - *Hieracium peleterianum*
valse salie - *Teucrium scorodonia*
vederdistel - *Cirsium*
veenbes - Oxycoccus
veldboon - *Vicia faba*
veldereprijs - *Veronica arvensis*
veldlathyrus - *Lathyrus pratensis*
veldsalie - *Salvia pratensis*
vertakte leeuwentand - *Leontodon autumnalis*
vetkruid - *Sedum*
vetplanten - Crassulaceae
vijfvingerkruid - *Potentilla reptans*
vingerhelmbloem - *Corydalis solida*
vlas - *Linum*
vlasbekje - *Linaria vulgaris*
vlier - *Sambucus nigra*
vlierorchis - *Dactylorhiza sambucina*
vlinderbloemen - Fabaceae
vlinderstruik - *Buddleja davidii*
vogelmuur - *Stellaria media*
vogelwikke - *Vicia cracca*
voorjaarsganzerik - *Potentilla tabernaemontani*
voorjaarshelmkruid - *Scrophularia vernalis*
voorjaarszonnebloem - *Doronicum*
vroege sterhyacint - *Scilla bifolia*
vroegeling - *Erophila verna*
vrouwenschoentje - *Cypripedium calceolus*
wateraardbei - *Comarum palustre*
watermunt - *Mentha aquatica*
waterscheerling - *Cicuta virosa*
watertorkruid - *Oenanthe aquatica*
wederik - *Lysimachia*
weegbree - *Plantago*
weegbreeachtigen - Plantaginaceae
wegdistel - *Onopordum acanthium*
wegedoorn - *Rhamnus cathartica*
weideklokje - *Campanula patula*
weigelia - *Weigela*
West-Indische kers, acerola, Barbadoskers - *Malpighia glabra*
wijnstok - *Vitis vinifera*
wikke - *Vicia*
wilde cichorei - *Cichorium intybus*
wilde hyacint - *Hyacinthoides non-scripta*
wilde kamperfoelie - *Lonicera periclymenum*
wilde liguster - *Ligustrum vulgare*
wilde lijsterbes - *Sorbus aucuparia*
wilde marjolein - *Origanum vulgare*
wilde reseda - *Reseda lutea*
wilde weit - *Melampyrum arvense*
wilg - *Salix*
wilgachtigen - Salicaceae
wilgenroosje - *Chamerion angustifolium*
windefamilie - Convolvulaceae
witte dovenetel - *Lamium album*
witte honingklaver - *Melilotus alba*
witte klaver - *Trifolium repens*

witte mosterd - *Sinapis alba*
witte rapunzel - *Phyteuma spicatum*
witte reseda - *Reseda alba*
wolfsmelk - *Euphorbia*
wolfspoot - *Lycopus europaeus*
wondklaver - *Anthyllis vulnaria*
wormkruid - *Tanacetum*
wouw - *Reseda luteola*
zandblauwtje - *Jasione montana*
zeepboomachtigen - Sapindaceae
zeeraket - *Cakile maritima*
zeewolfsmelk - *Euphorbia paralias*
zegge - *Carex*
zenegroen - *Ajuga*
zevenblad - *Aegopodium podagraria*
zijdeplanten - Asclepiadaceae
zilverschoon - *Potentilla anserina*
zoete kers - *Prunus avium*
zomerandoorn - *Stachys annua*
zomereik - *Quercus robur*
zonneroosje - *Helianthemum*
zonneroosjes - Cistaceae
zulte - *Aster tripolium*
zwart tandzaad - *Bidens frondosa*
zwartblauwe rapunzel - *Phyteuma spicatum nigrum*
zwarte bes - *Ribes nigrum*
zwarte den - *Pinus nigra*
zwartkoren - *Melampyrum*
zwenkgras - *Festuca*

Dieren

Genoemde Nederlandse soorten zijn gebaseerd op het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl). Europese soorten volgen Fauna Europaea 2011 (www.faunaeur.org). In enkele algemene hoofdstukken genoemde niet-Europese taxa staan in onderstaande lijst vermeld met auteursnaam en jaar van publicatie.

Aethina (= *Idaethina*) Gemminger & Harold, 1868
Aethina tumida Murray, 1867
Alpinobombus Skorikov, 1922
Amegilla dawsoni (Rayment, 1951)
Apis cerana Fabricius, 1793
Apis dorsata Fabricius, 1793
Apis florea Fabricius, 1787
Apis mellifera capensis Eschscholtz, 1822
Apis mellifera scutellata Lepeletier, 1836
Augochloropsis Cockerell, 1897
blaaskopvliegen - Diptera: Conopidae
bloemvliegen - Diptera: Anthomyiidae
bochelvliegen - Diptera: Phoridae
Bombus affinis Cresson, 1863
Bombus arcticus Dahlbom, 1832
Bombus ephippiatus Say, 1837
Bombus ignitus Smith, 1869
Bombus impatiens Cresson, 1863
Bombus occidentalis Greene, 1858
Bombus pullatus Franklin, 1913
Bombus terrestris canariensis Pérez, 1895
Bombus terrestris dalmatinus Dalla Torre, 1882
Bombus terricola Kirby, 1837
Bombylius (Bombylius) posticus Fabricius, 1805 (= *B. vulpinus* Wiedemann, in Meigen 1820); NB: *Bombylius vulpinus* wordt beschouwd als senior synoniem, maar in de gangbare en oudere literatuur is *B. posticus* niet terug te vinden.
bonte kevers - Coleoptera: Cleridae
brakwespen - Hymenoptera: Braconidae
Braunsapis Michener, 1969
bronswespen - Hymenoptera: Chalcidoidea
Centris adani Cockerell, 1949
Centris analis (Fabricius, 1804)
Ceratina velthuisi Terzo & Rasmont, 2001
Cleptotrigona Moure, 1961
Crithidia bombi Gorbunov, 1987
dambordvliegen - Diptera: Sarcophagidae
diefkevers - Coleoptera: Ptinidae
dwergschimmelkevers - Coleoptera: Cryptophagidae
Eufriesea Cockerell, 1908
Euglossa Latreille, 1802
fruitvliegen - Diptera: Drosophilidae
galwespen - Hymenoptera: Cynipidae
gewone struikslak - Pulmonata: Bradybaenidae: *Fruticicola fruticum*
gewone tuinslak - Pulmonata: Helicidae: *Cepaea nemoralis*
glanskevers - Coleoptera: Nitidulidae
goudwespen - Hymenoptera: Chrysididae
graafwespen - Hymenoptera: Crabronidae
groene specht - *Picus viridis*
Grotea Cresson, 1864
halmvliegen - Diptera: Chloropidae
harige schimmelkevers - Coleoptera: Cryptophagidae
heesterslak - Pulmonata: Helicidae: *Arianta arbustorum*
heideslak - Pulmonata: Hygromiidae: *Helicella itala*
hongerwespen - Hymenoptera: Gasteruptiidae
hoornaar - Hymenoptera: Vespidae: *Vespa crabro*
kevers - Coleoptera
knotswespen - Hymenoptera: Sapygidae
Lasioglossum (Dialictus) asteris (Mitchell, 1960)
Lasioglossum zephyrum (Smith, 1853)
Lestrimelitta Friese, 1903
lichtmotten - Lepidoptera: Pyralidae
Macrogalea berentyensis Brooks & Pauly, 2001
Megabraula Grimaldi & Underwood, 1986
Melipona Illiger, 1806
Melipona ferruginea (Lepeletier, 1836)
mieren - Hymenoptera: Formicidae
mierkevers - Coleoptera: Cleridae
mierwespen - Hymenoptera: Mutillidae
Nomia triangulifera Vachal, 1897
Nomia melanderi Cockerell, 1906
Nosema bombi Fantham & Porter, 1914
oliekevers - Coleoptera: Meloidae
Osmia cornifrons (Radoszkowski, 1887)
Osmia lignaria Say, 1837
Osmia ribifloris Cockerell, 1900
pimpelmees - *Parus caeruleus*
plooivleugelwespen - Hymenoptera: Vespidae
Pseudaugochloropsis Schrottky, 1906
roofvliegen - Diptera: Asilidae

schildwespen - Hymenoptera: Braconidae
schoorsteenwespen - Hymenoptera: Vespidae: *Odynerus*
Senotaina Macquart, 1846
sluipvliegen - Diptera: Tachinidae
sluipwespen - Hymenoptera: Ichneumonidae
snuitmotten - Lepidoptera: Pyralidae
spektorren - Coleoptera: Dermestidae
Sphecodes subovalis Schenck, 1866
spinnendoders - Hymenoptera: Pompilidae
stofluizen - Psocoptera
tuinslakken - Pulmonata: Helicidae: *Cepaea*
vliesvleugeligen - Hymenoptera
waaierkevers - Coleoptera: Ripiphoridae
waaiervleugeligen - Strepsiptera
wantsen - Heteroptera
wasmotten - Lepidoptera: Pyralidae: *Galleria mellonella*
wijngaardslak - Pulmonata: Helicidae: *Helix pomatia*
wilgenhoutrups - Lepidoptera: Cossidae: *Cossus cossus*
wolzwevers - Diptera: Bombyliidae
Xylocopa caffra (Linnaeus, 1767)
Xylocopa pubescens Spinola, 1838
zandloopkevers - Coleoptera: Cicindelidae
zanglijster - *Turdus philomelos*
zweefvliegen - Diptera: Syrphidae

BIJLAGE 3: EIGENSCHAPPEN EN TRENDGEGEVENS

Legenda bij de tabel

Areaalgrens – Aanduiding van aanwezigheid areaalgrens in Nederland: G = geen; N = noord(west)elijke grens; W = westelijke grens; Z = zuidelijke grens.

Nestelwijze – Aanduiding nestelwijze: e = endogeïsch (ondergronds); h = hypergeïsch (bovengronds); eh = zowel onder- als bovengronds nestelend.

Parasiet – Broedparasitaire levenswijze: ja / nee.

Sociaal – Sociale broedzorg: ja / nee.

Bloembezoek – Specialisatie in bloembezoek: oligo = oligolectisch; poly b = beperkt polylectisch; poly = polylectisch (zie hoofdstuk 4 voor een toelichting op deze termen).
N.B.: leeggelaten bij broedparasieten.

Status – Verspreidingsstatus op basis van het aantal 5×5km-hokken waarin de soort is aangetroffen in de periode 1990-2011 (zie kolom 9). De volgende categorieën zijn gehanteerd:

(mogelijk) verdwenen (49 soorten)	0 hokken
zeer zeldzaam (60 soorten)	1-4 hokken
zeldzaam (57 soorten)	5-19 hokken
vrij zeldzaam (72 soorten)	20-69 hokken
vrij algemeen (62 soorten)	70-149 hokken
algemeen (38 soorten)	150-249 hokken
zeer algemeen (19 soorten)	>=250 hokken

Trend – Trendaanduiding volgens het volgende format: Hoofdtrend (subtrend A / subtrend B).
Voorbeeld: afgenomen (-/0)
De hoofdtrend is gebaseerd op een vergelijking tussen de periode 1900-1989 met de periode 1990-2011. De subtrends A en B zijn gebaseerd op vergelijkingen tussen (A) 1900-1969 met 1970-1989 en (B) 1970-1989 met 1990-2011. Uitleg over de trendberekeningen is te vinden in hoofdstuk 11.

De volgende kolommen bevatten gegevens die gebruikt zijn voor de trendanalyse. De kolommen in het eerste gekleurde vlak zijn gebruikt voor de tweeperiodenanalyse, de overige kolommen (in de twee volgende gekleurde vlakken) voor de drieperiodenanalyse. Voor verdere toelichting, zie hoofdstuk 11.

Tweeperiodenanalyse (voor 1990 / 1990-2011)

Hok voor 1990	Aantal 5×5km-hokken waarin soort aangetroffen vóór 1990.
Hok Totaal na 1990	Totaal aantal 5×5km-hokken waarin soort aangetroffen in 1990-2011. Op basis van dit aantal is de verspreidingsstatus bepaald zoals in de zesde kolom is aangeduid.
Hok na 1990 1	Aantal hokken in periode 1990-2011 dat gebruikt is voor de tweeperiodenanalyse.
Hok na 1990 1 corr	Gecorrigeerd aantal hokken periode 1990-2011.
pqLR1	Uitkomst Likelihood Ratio-test (significantie).
cqLR1	Mate van significantie van uitkomst Likelihood Ratio-test. -- = zeer significante afname (p<0,001; - = significante afname (0,001<p<0,05); 0 = geen significante trend; + = significante toename (0,001<p<0,05); ++ = zeer significante toename (p<0,001).
Areaalverandering 1	Percentage verandering in areaal op basis van 5×5-kilometerhokken bij vergelijking van periode vóór 1990 met 1990-2011.

Drieperiodenanalyse A (voor 1970 / 1970-1989)

Hok voor 1970	Aantal 5×5km-hokken waarin soort aangetroffen vóór 1970.
Hok 1970-1989 A	Aantal 5×5km-hokken waarin soort aangetroffen in 1970-1989 dat gebruikt is voor deel A van de drieperiodenanalyse.
Hok 1970-1989 A corr	Gecorrigeerd aantal hokken periode 1970-1989.
pqLRA	Uitkomst Likelihood Ratio-test (significantie).
cqLRA	Mate van significantie van uitkomst Likelihood Ratio-test. Voor uitleg symbolen, zie cqLR1.
Areaalverandering A	Percentage verandering in areaal op basis van 5×5km-hokken bij vergelijking van periode vóór 1970 met 1970-1989.

Drieperiodenanalyse B (1970-1989 / 1990-2011)

Hok 1970-1989 B	Aantal 5×5km-hokken waarin soort aangetroffen in 1970-1989 dat gebruikt is voor deel B van de drieperiodenanalyse.
Hok na 1990 B	Aantal 5×5km-hokken waarin soort aangetroffen in 1990-2011 dat gebruikt is voor deel B van de drieperiodenanalyse.
Hok na 1990 B corr	Gecorrigeerd aantal hokken periode 1990-2011.
pqLRB	Uitkomst Likelihood Ratio-test (significantie).
cqLRB	Mate van significantie van uitkomst Likelihood Ratio-test. Voor uitleg symbolen, zie cqLR1.
Areaalverandering B	Percentage verandering in areaal op basis van 5×5km-hokken bij vergelijking van periode 1970-1989 met 1990-2011.

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Ammobates punctatus	N	e	ja	nee			verdwenen (-/o)	15	0	0	0	0,000
Andrena agilissima	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	6	2	2	2,263	0,201
Andrena alfkenella	N	e	nee	nee	poly		verdwenen (-/o)	14	0	0	0	0,000
Andrena angustior	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (o/o)	102	104	96	108,626	0,638
Andrena apicata	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	78	47	43	48,656	0,009
Andrena argentata	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	78	26	25	28,288	0,000
Andrena barbilabris	G	e	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/-)	250	290	256	289,670	0,049
Andrena bicolor	N	e	nee	nee	poly	algemeen	sterk toegenomen (o/+)	85	174	145	164,071	0,000
Andrena bimaculata	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (-/o)	54	30	29	32,814	0,024
Andrena carantonica	G	e	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/o)	171	271	229	259,119	0,000
Andrena chrysopyga	N	e	nee	nee	poly		verdwenen (-/o)	5	0	0	0	0,012
Andrena chrysosceles	G	e	nee	nee	poly	algemeen	sterk toegenomen (o/+)	87	199	161	182,175	0,000
Andrena cineraria	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (o/o)	121	130	110	124,468	0,818
Andrena clarkella	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	afgenomen (+/-)	155	121	106	119,942	0,026
Andrena coitana	G	e	nee	nee	poly		verdwenen (o/-)	8	0	0	0	0,001
Andrena combinata	N	e	nee	nee	poly		verdwenen (o/-)	9	0	0	0	0,001
Andrena curvungula	N	e	nee	nee	oligo		verdwenen (-/o)	16	0	0	0	0,000
Andrena denticulata	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	sterk toegenomen (-/+)	37	87	75	84,864	0,000
Andrena distinguenda	N	e	nee	nee	oligo		mogelijk verdwenen (o/-)	2	0	0	0	0,111
Andrena dorsata	N	e	nee	nee	poly	algemeen	toegenomen (o/+)	90	167	145	164,071	0,000
Andrena falsifica	G	e	nee	nee	poly b	zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	23	7	7	7,921	0,007
Andrena ferox	G	e	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	3	3	3	3,395	0,880
Andrena flavipes	N	e	nee	nee	poly	zeer algemeen	sterk toegenomen (o/+)	146	359	275	311,169	0,000
Andrena florea	N	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	57	75	67	75,812	0,100
Andrena fucata	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (+/o)	111	110	100	113,152	0,882
Andrena fulva	G	e	nee	nee	poly	algemeen	geen trend (+/-)	190	194	169	191,228	0,945
Andrena fulvago	G	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	afgenomen (o/o)	34	17	16	18,104	0,030
Andrena fulvata	N	e	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	2	2	2,263	0,082
Andrena fulvida	W	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (-/o)	42	29	26	29,420	0,141
Andrena fuscipes	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	afgenomen (+/-)	169	134	120	135,783	0,043
Andrena gelriae	N	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	21	5	5	5,658	0,003
Andrena gravida	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (-/o)	86	69	60	67,891	0,140
Andrena haemorrhoa	G	e	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/o)	263	430	345	390,376	0,000
Andrena hattorfiana	G	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	42	18	17	19,236	0,004
Andrena helvola	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	sterk toegenomen (+/+)	33	74	69	78,075	0,000
Andrena humilis	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	84	51	46	52,050	0,006
Andrena intermedia	W	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	geen trend (o/-)	9	4	3	3,395	0,117
Andrena labialis	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	afgenomen (-/o)	84	50	42	47,524	0,001
Andrena labiata	G	e	nee	nee	poly b	vrij algemeen	geen trend (o/o)	69	71	60	67,891	0,924
Andrena lapponica	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	46	52	50	56,576	0,297
Andrena lathyri	G	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	geen trend (o/o)	20	16	15	16,973	0,626
Andrena marginata	G	e	nee	nee	oligo		verdwenen (-/o)	32	0	0	0	0,000
Andrena minutula	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (+/-)	109	145	121	136,914	0,063
Andrena minutuloides	G	e	nee	nee	poly	zeldzaam	geen trend (o/o)	19	17	16	18,104	0,886
Andrena mitis	N	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	58	54	46	52,050	0,571
Andrena nigriceps	G	e	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	58	36	35	39,603	0,063
Andrena nigroaenea	G	e	nee	nee	poly	algemeen	geen trend (+/o)	163	181	166	187,833	0,153
Andrena nitida	G	e	nee	nee	poly	algemeen	toegenomen (o/+)	154	231	180	203,674	0,004
Andrena nitidiuscula	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	geen trend (-/o)	6	1	1	1,132	0,066
Andrena niveata	G	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	geen trend (-/+)	15	9	8	9,052	0,236
Andrena ovatula	G	e	nee	nee	poly b	vrij algemeen	afgenomen (-/o)	128	91	80	90,522	0,009

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
--	-100	15	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-62,283	3	5	9	0,106	O	68,411	5	2	1	0,052	O	-78,115
--	-100	13	1	2	0,015	-	-85,389	1	0	0	0,149	O	-100
O	6,100	74	38	72	0,896	O	-2,462	38	76	42	0,633	O	8,612
-	-37,621	58	24	46	0,297	O	-21,403	24	35	19	0,386	O	-20,212
--	-63,733	66	17	32	0,004	-	-51,076	17	20	11	0,179	O	-35,633
+	13,695	157	146	277	0,000	++	43,386	146	194	106	0,001	--	-27,300
++	48,193	64	34	65	0,965	O	0,898	34	109	60	0,002	+	42,988
-	-39,233	47	9	17	0,002	-	-63,628	9	25	14	0,261	O	34,201
++	34,007	113	82	156	0,017	+	27,449	82	179	98	0,130	O	16,271
-		5	0	0	0,039	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
++	52,244	57	40	76	0,150	O	24,977	40	116	63	0,005	+	36,974
O	2,786	85	43	82	0,821	O	-3,912	43	85	47	0,657	O	7,537
-	-22,618	85	69	131	0,005	+	35,144	69	79	43	0,003	-	-37,359
-	-100	6	2	4	0,561	O	-36,686	2	0	0	0,041	-	-100
--	-100	9	2	4	0,228	O	-57,791	2	0	0	0,041	-	-100
--	-100	16	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
++	56,401	35	2	4	0,000	--	-89,146	2	57	31	0,000	++	93,587
O	-100	1	2	4	0,256	O	73,676	2	0	0	0,041	-	-100
++	45,146	70	26	49	0,105	O	-29,450	26	111	61	0,000	++	57,188
-	-65,562	13	12	23	0,160	O	42,965	12	7	4	0,013	-	-68,085
O	11,624	1	2	4	0,256	O	73,676	2	3	2	0,829	O	-17,932
++	53,080	102	71	135	0,053	O	24,365	71	195	107	0,001	++	33,451
O	24,814	45	22	42	0,769	O	-7,140	22	52	28	0,289	O	22,672
O	1,902	65	52	99	0,019	+	34,190	52	80	44	0,309	O	-15,828
O	0,642	108	107	203	0,000	++	46,860	107	126	69	0,000	--	-35,573
-	-46,752	30	9	17	0,116	O	-43,017	9	16	9	0,946	O	-2,734
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	2	1	0,186	O	100
O	-29,953	36	9	17	0,030	-	-52,515	9	19	10	0,716	O	13,422
-	-19,655	122	91	173	0,006	+	29,417	91	96	53	0,000	--	-42,282
-	-73,059	20	0	0	0,000	--	-100	0	4	2	0,061	O	100
O	-21,056	74	16	30	0,000	--	-58,932	16	48	26	0,067	O	39,075
++	32,629	144	151	287	0,000	++	49,793	151	252	138	0,282	O	-8,693
-	-54,200	39	15	28	0,281	O	-26,945	15	15	8	0,097	O	-45,288
++	57,733	16	19	36	0,015	+	55,665	19	59	32	0,031	+	41,140
-	-38,036	66	24	46	0,098	O	-30,930	24	40	22	0,715	O	-8,813
O	-62,283	4	4	8	0,367	O	47,352	4	1	1	0,040	-	-86,322
-	-43,424	72	16	30	0,000	--	-57,791	16	34	19	0,609	O	13,988
O	-1,607	53	23	44	0,419	O	-17,572	23	52	28	0,375	O	19,157
O	18,694	35	19	36	0,913	O	3,017	19	40	22	0,600	O	13,182
O	-15,136	15	8	15	0,976	O	1,286	8	14	8	0,921	O	-4,254
--	-100	31	1	2	0,000	--	-93,873	1	0	0	0,149	O	-100
O	20,388	56	72	137	0,000	++	59,052	72	96	53	0,031	-	-27,051
O	-4,714	14	11	21	0,321	O	32,994	11	15	8	0,460	O	-25,393
O	-10,258	38	21	40	0,855	O	4,733	21	35	19	0,733	O	-8,813
O	-31,718	47	16	30	0,110	O	-35,339	16	28	15	0,888	O	-4,254
O	13,221	101	74	141	0,021	+	28,143	74	136	74	0,967	O	0,549
+	24,389	106	56	106	0,982	O	0,345	56	138	76	0,036	+	25,830
O	-81,141	6	0	0	0,024	-	-100	0	1	1	0,350	O	100
O	-39,652	15	0	0	0,000	--	-100	0	6	3	0,022	+	100
-	-29,280	107	30	57	0,001	--	-46,745	30	70	38	0,236	O	21,668

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Andrena pandellei	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	geen trend (-/o)	9	3	3	3,395	0,117
Andrena pilipes	G	e	nee	nee	poly b	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	89	15	13	14,710	0,000
Andrena polita	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	3	4	4	4,526	0,587
Andrena praecox	G	e	nee	nee	oligo	algemeen	geen trend (o/o)	165	187	159	179,912	0,388
Andrena proxima	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	sterk toegenomen (o/+)	44	88	81	91,653	0,000
Andrena pusilla	?	e	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	10	4	4	4,526	0,159
Andrena rosae	G	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	34	13	11	12,447	0,002
Andrena ruficrus	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	77	53	47	53,182	0,036
Andrena schencki	N	e	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	25	2	2	2,263	0,000
Andrena semilaevis	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (o/-)	65	37	32	36,209	0,004
Andrena similis	G	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	33	3	3	3,395	0,000
Andrena simillima	G	e	nee	nee	poly		mogelijk verdwenen (o/o)	2	0	0	0	0,111
Andrena strohmella	N	e	nee	nee	poly	zeldzaam	geen trend (+/o)	11	14	11	12,447	0,771
Andrena subopaca	G	e	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/o)	186	276	228	257,987	0,000
Andrena synadelpha	N	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	toegenomen (+/o)	32	53	51	57,708	0,006
Andrena tarsata	G	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	20	4	4	4,526	0,002
Andrena thoracica	G	e	nee	nee	poly		verdwenen (-/o)	19	0	0	0	0,000
Andrena tibialis	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (-/+)	134	121	104	117,678	0,283
Andrena trimmerana	N	e	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1	0,218
Andrena vaga	G	e	nee	nee	oligo	algemeen	toegenomen (o/+)	104	154	130	147,098	0,004
Andrena varians	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	105	57	48	54,313	0,000
Andrena ventralis	N	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	sterk toegenomen (o/+)	57	128	107	121,073	0,000
Andrena viridescens	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	verschenen (o/o)	0	4	3	3,395	0,033
Andrena wilkella	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	120	114	94	106,363	0,348
Anthidiellum strigatum	N	h	nee	nee	poly b	vrij algemeen	geen trend (o/o)	65	78	67	75,812	0,358
Anthidium manicatum	G	eh	nee	nee	poly b	vrij algemeen	geen trend (o/o)	97	119	109	123,336	0,066
Anthidium oblongatum	N	eh	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Anthidium punctatum	N	e	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	39	31	28	31,683	0,390
Anthophora aestivalis	N	e	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	2	1	1	1,132	0,633
Anthophora bimaculata	N	e	nee	nee	poly b		verdwenen (-/o)	47	0	0	0	0,000
Anthophora borealis	?	e	nee	nee	poly b		verdwenen (-/o)	6	0	0	0	0,006
Anthophora furcata	G	h	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	64	49	44	49,787	0,183
Anthophora plagiata	N	e	nee	nee	poly b		verdwenen (-/o)	8	0	0	0	0,001
Anthophora plumipes	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (o/o)	89	108	96	108,626	0,152
Anthophora quadrimaculata	N	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	44	24	24	27,157	0,048
Anthophora retusa	G	e	nee	nee	poly b	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	71	14	14	15,841	0,000
Biastes truncatus	G	e	ja	nee			mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Bombus barbutellus	G	eh	ja	ja		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/-)	83	2	1	1,132	0,000
Bombus bohemicus	G	eh	ja	ja		vrij algemeen	sterk afgenomen (-/o)	185	123	103	116,547	0,000
Bombus campestris	G	eh	ja	ja		vrij algemeen	afgenomen (-/+)	183	146	118	133,520	0,003
Bombus confusus	N	eh	nee	ja	poly		verdwenen (-/o)	14	0	0	0	0,000
Bombus cryptarum	G	e	nee	ja	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (-/o)	51	27	24	27,157	0,007
Bombus cullumanus	N	eh	nee	ja	poly		verdwenen (-/o)	5	0	0	0	0,012
Bombus distinguendus	G	eh	nee	ja	poly		verdwenen (-/o)	94	0	0	0	0,000
Bombus hortorum	G	eh	nee	ja	poly	algemeen	geen trend (-/+)	180	222	178	201,411	0,232
Bombus humilis	G	eh	nee	ja	poly b	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	69	15	13	14,710	0,000
Bombus hypnorum	W	h	nee	ja	poly	vrij algemeen	afgenomen (-/o)	174	131	110	124,468	0,002
Bombus jonellus	G	eh	nee	ja	poly b	vrij algemeen	afgenomen (-/+)	139	109	92	104,100	0,020
Bombus lapidarius	G	eh	nee	ja	poly	zeer algemeen	geen trend (-/+)	218	265	207	234,225	0,394
Bombus lucorum	G	e	nee	ja	poly	algemeen	afgenomen (-/+)	228	207	166	187,833	0,030
Bombus magnus	G	e	nee	ja	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	107	48	42	47,524	0,000

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
O	-62,283	9	0	0	0,006	-	-100	0	3	2	0,105	O	100
--	-83,472	76	12	23	0,000	--	-70,009	12	12	7	0,138	O	-45,288
O	33,718	3	1	2	0,681	O	-36,686	1	4	2	0,451	O	54,306
O	8,289	107	66	125	0,278	O	14,647	66	109	60	0,484	O	-9,642
++	51,993	36	13	25	0,222	O	-31,410	13	56	31	0,002	+	57,570
O	-54,739	8	2	4	0,311	O	-52,515	2	4	2	0,917	O	8,612
-	-63,392	33	3	6	0,000	--	-82,733	3	7	4	0,718	O	21,668
-	-30,933	55	28	53	0,881	O	-3,302	28	37	20	0,187	O	-27,702
--	-90,948	25	0	0	0,000	--	-100	0	2	1	0,186	O	100
-	-44,294	46	28	53	0,535	O	13,507	28	28	15	0,022	-	-45,288
--	-89,713	27	8	15	0,129	O	-43,721	8	2	1	0,004	-	-86,322
O	-100	2	0	0	0,193	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	11,624	3	10	19	0,002	+	84,206	10	11	6	0,245	O	-39,817
++	27,903	107	103	196	0,000	++	45,308	103	158	86	0,121	O	-16,073
+	44,548	18	20	38	0,020	+	52,617	20	39	21	0,809	O	6,269
-	-77,370	17	4	8	0,115	O	-55,308	4	2	1	0,119	O	-72,644
--	-100	19	1	2	0,001	-	-90,003	1	0	0	0,149	O	-100
O	-12,180	110	27	51	0,000	--	-53,378	27	84	46	0,009	+	41,251
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
+	29,299	78	31	59	0,158	O	-24,510	31	91	50	0,013	+	37,736
--	-48,273	73	44	84	0,459	O	12,653	44	34	19	0,000	--	-57,723
++	52,921	37	21	40	0,779	O	7,240	21	74	40	0,004	+	48,131
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	3	2	0,105	O	100
O	-11,364	95	38	72	0,123	O	-24,023	38	75	41	0,684	O	7,394
O	14,262	47	22	42	0,637	O	-11,091	22	56	31	0,165	O	28,195
O	21,353	74	39	74	0,996	O	0,104	39	81	44	0,487	O	11,997
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
O	-18,762	32	11	21	0,200	O	-34,708	11	26	14	0,461	O	22,672
O	-43,424	2	0	0	0,193	O	-100	0	1	1	0,350	O	100
--	-100	46	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
-	-100	6	0	0	0,024	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-22,208	48	22	42	0,576	O	-12,943	22	35	19	0,603	O	-12,958
-	-100	8	0	0	0,009	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	18,068	57	39	74	0,193	O	23,053	39	69	38	0,865	O	-3,202
-	-38,281	31	20	38	0,473	O	18,396	20	23	13	0,126	O	-37,081
--	-77,688	65	10	19	0,000	--	-70,778	10	14	8	0,519	O	-23,403
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
--	-98,637	75	7	13	0,000	--	-82,272	7	1	1	0,002	-	-92,184
--	-37,002	153	45	85	0,000	--	-44,135	45	80	44	0,875	O	-2,734
-	-27,038	161	28	53	0,000	--	-66,967	28	86	47	0,009	+	40,492
--	-100	14	0	0	0,001	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
-	-46,752	42	8	15	0,003	-	-63,821	8	21	11	0,366	O	30,371
-	-100	5	0	0	0,039	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
--	-100	89	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	10,631	148	53	101	0,007	-	-31,980	53	136	74	0,020	+	28,771
--	-78,681	60	6	11	0,000	--	-81,006	6	10	5	0,858	O	-8,813
-	-28,467	134	37	70	0,000	--	-47,553	37	87	48	0,169	O	22,268
-	-25,108	117	15	28	0,000	--	-75,648	15	75	41	0,000	++	63,445
O	6,927	179	42	80	0,000	--	-55,433	42	146	80	0,000	++	47,421
-	-17,617	181	48	91	0,000	--	-49,629	48	127	69	0,016	+	30,920
--	-55,585	90	16	30	0,000	--	-66,233	16	34	19	0,609	O	13,988

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Bombus muscorum	G	eh	nee	ja	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	171	39	31	35,077	0,000
Bombus norvegicus	W	h	ja	ja		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	40	42	39	44,129	0,655
Bombus pascuorum	G	eh	nee	ja	poly	zeer algemeen	geen trend (-/+)	360	360	283	320,221	0,062
Bombus pomorum	N	e	nee	ja	poly		verdwenen (-/o)	16	0	0	0	0,000
Bombus pratorum	G	eh	nee	ja	poly	zeer algemeen	geen trend (-/+)	222	278	222	251,198	0,131
Bombus ruderarius	G	h	nee	ja	poly b	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	144	69	48	54,313	0,000
Bombus ruderatus	G	e	nee	ja	poly		verdwenen (-/-)	77	0	0	0	0,000
Bombus rupestris	G	eh	ja	ja		vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/+)	69	23	20	22,630	0,000
Bombus soroeensis	G	e	nee	ja	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	49	7	7	7,921	0,000
Bombus subterraneus	G	e	nee	ja	poly		verdwenen (-/o)	23	0	0	0	0,000
Bombus sylvarum	N	eh	nee	ja	poly	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	42	3	3	3,395	0,000
Bombus sylvestris	G	eh	ja	ja		algemeen	toegenomen (o/o)	159	209	175	198,017	0,026
Bombus terrestris	G	eh	nee	ja	poly	zeer algemeen	geen trend (-/+)	237	282	220	248,935	0,540
Bombus vestalis	G	eh	ja	ja		vrij algemeen	geen trend (-/+)	126	115	94	106,363	0,182
Bombus veteranus	N	h	nee	ja	poly b	zeldzaam	sterk afgenomen (-/-)	151	11	6	6,789	0,000
Ceratina cyanea	N	h	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	22	25	24	27,157	0,469
Chalicodoma ericetorum	G	h	nee	nee	oligo	vrij algemeen	toegenomen (o/o)	51	74	65	73,549	0,042
Chelostoma campanularum	G	h	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	86	70	65	73,549	0,318
Chelostoma distinctum	N	h	nee	nee	oligo	zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	25	8	8	9,052	0,007
Chelostoma florisomne	G	h	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	103	108	91	102,969	0,998
Chelostoma rapunculi	N	h	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	109	131	119	134,651	0,087
Coelioxys afra	N	eh	ja	nee		zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1	0,218
Coelioxys alata	W	h	ja	nee		zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	2	4	4	4,526	0,329
Coelioxys aurolimbata	N	h	ja	nee		zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	26	5	5	5,658	0,000
Coelioxys conica	G	h	ja	nee		zeldzaam	sterk afgenomen (-/-)	88	16	16	18,104	0,000
Coelioxys conoidea	G	e	ja	nee		zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	61	7	6	6,789	0,000
Coelioxys elongata	G	h	ja	nee		zeldzaam	geen trend (o/o)	27	15	13	14,710	0,061
Coelioxys inermis	G	h	ja	nee		vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	78	57	49	55,445	0,049
Coelioxys mandibularis	G	e	ja	nee		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	63	59	53	59,971	0,784
Coelioxys rufescens	G	e	ja	nee		zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	32	8	7	7,921	0,000
Colletes cunicularius	G	e	nee	nee	poly b	algemeen	toegenomen (+/+)	100	179	161	182,175	0,000
Colletes daviesanus	G	e	nee	nee	oligo	algemeen	toegenomen (+/o)	142	211	189	213,858	0,000
Colletes fodiens	N	e	nee	nee	oligo	algemeen	toegenomen (+/+)	108	174	154	174,255	0,000
Colletes halophilus	N	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	toegenomen (+/o)	23	51	37	41,866	0,020
Colletes hederae	N	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	verschenen (o/o)	0	6	5	5,658	0,006
Colletes impunctatus	Z	e	nee	nee	poly b	zeldzaam	geen trend (o/o)	14	8	7	7,921	0,204
Colletes marginatus	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	65	60	52	58,839	0,579
Colletes similis	G	e	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	sterk toegenomen (o/+)	6	34	32	36,209	0,000
Colletes succinctus	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	122	131	118	133,520	0,451
Dasypoda hirtipes	G	e	nee	nee	oligo	algemeen	geen trend (o/o)	197	217	184	208,200	0,541
Dufourea dentiventris	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	14	1	1	1,132	0,001
Dufourea halictula	N	e	nee	nee	oligo		verdwenen (-/-)	30	0	0	0	0,000
Dufourea inermis	N	e	nee	nee	oligo		verdwenen (o/-)	15	0	0	0	0,000
Dufourea minuta	G	e	nee	nee	oligo		verdwenen (o/o)	5	0	0	0	0,012
Epeoloides coecutiens	N	e	ja	nee		vrij algemeen	sterk toegenomen (o/+)	33	73	63	71,286	0,000
Epeolus alpinus	G	e	ja	nee		zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	3	1	1	1,132	0,366
Epeolus cruciger	G	e	ja	nee		algemeen	geen trend (o/o)	119	152	131	148,230	0,060
Epeolus tarsalis	?	e	ja	nee		zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	2	3	3	3,395	0,557
Epeolus variegatus	N	e	ja	nee		vrij algemeen	sterk toegenomen (+/+)	49	134	115	130,125	0,000
Eucera longicornis	G	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	sterk afgenomen (-/-)	56	12	12	13,578	0,000
Eucera nigrescens	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	22	4	4	4,526	0,001

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
--	-79,487	148	10	19	0,000	--	-87,166	10	20	11	0,813	O	8,612
O	9,358	26	16	30	0,620	O	14,447	16	32	18	0,763	O	8,612
O	-11,050	290	78	148	0,000	--	-48,912	78	219	120	0,000	++	34,902
--	-100	16	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	11,624	168	65	123	0,017	-	-26,511	65	174	95	0,003	+	31,722
--	-62,283	128	10	19	0,000	--	-85,161	10	23	13	0,533	O	20,533
--	-100	73	4	8	0,000	--	-89,592	4	0	0	0,004	-	-100
--	-67,202	66	0	0	0,000	--	-100	0	19	10	0,000	++	100
--	-83,835	48	2	4	0,000	--	-92,086	2	7	4	0,390	O	47,779
--	-100	23	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
--	-91,918	41	0	0	0,000	--	-100	0	3	2	0,105	O	100
+	19,704	109	60	114	0,766	O	4,357	60	136	74	0,125	O	19,364
O	4,795	177	65	123	0,005	-	-30,247	65	172	94	0,004	+	30,928
O	-15,585	108	20	38	0,000	--	-64,826	20	74	40	0,002	+	50,601
--	-95,504	132	7	13	0,000	--	-89,927	7	2	1	0,009	-	-84,368
O	18,988	16	11	21	0,495	O	23,421	11	22	12	0,804	O	8,612
+	30,659	41	17	32	0,389	O	-21,244	17	47	26	0,122	O	33,890
O	-14,478	62	39	74	0,367	O	16,304	39	52	28	0,125	O	-27,051
-	-63,791	19	11	21	0,800	O	9,063	11	8	4	0,044	-	-60,209
O	-0,030	81	31	59	0,106	O	-27,306	31	73	40	0,210	O	22,383
O	19,050	82	47	89	0,625	O	8,147	47	93	51	0,636	O	7,630
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
O	55,812	2	0	0	0,193	O	-100	0	2	1	0,186	O	100
--	-78,240	26	1	2	0,000	--	-92,695	1	5	3	0,308	O	63,445
--	-79,427	74	16	30	0,000	--	-58,932	16	14	8	0,042	-	-52,127
--	-88,870	57	4	8	0,000	--	-86,671	4	6	3	0,760	O	-17,932
O	-45,519	21	6	11	0,160	O	-45,731	6	11	6	0,995	O	0,304
-	-28,917	60	22	42	0,124	O	-30,355	22	35	19	0,603	O	-12,958
O	-4,808	50	23	44	0,578	O	-12,627	23	44	24	0,855	O	4,458
--	-75,248	31	2	4	0,000	--	-87,746	2	7	4	0,390	O	47,779
++	45,108	60	51	97	0,009	+	38,061	51	127	69	0,040	+	26,602
++	33,601	95	73	139	0,010	+	31,486	73	140	77	0,713	O	4,696
++	38,022	57	50	95	0,006	+	39,982	50	125	68	0,039	+	26,890
+	45,063	6	9	17	0,043	+	64,902	9	22	12	0,448	O	25,228
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	4	2	0,061	O	100
O	-43,424	7	9	17	0,074	O	59,052	9	7	4	0,087	O	-57,446
O	-9,478	37	28	53	0,141	O	30,430	28	41	22	0,355	O	-19,886
++	83,429	2	4	8	0,108	O	73,676	4	30	16	0,001	+	75,630
O	8,628	91	53	101	0,536	O	9,605	53	98	54	0,942	O	1,152
O	5,380	142	68	129	0,479	O	-9,042	68	141	77	0,345	O	11,853
--	-91,918	13	2	4	0,061	O	-70,778	2	1	1	0,270	O	-72,644
--	-100	27	3	6	0,002	-	-78,895	3	0	0	0,012	-	-100
--	-100	13	3	6	0,161	O	-56,167	3	0	0	0,012	-	-100
-	-100	4	0	0	0,066	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
++	53,708	25	8	15	0,197	O	-39,219	8	48	26	0,000	++	69,537
O	-62,283	2	1	2	0,966	O	-5,029	1	1	1	0,672	O	-45,288
O	19,719	86	47	89	0,828	O	3,666	47	103	56	0,266	O	16,598
O	41,082	1	1	2	0,653	O	47,352	1	1	1	0,672	O	-45,288
++	62,344	24	24	46	0,024	+	47,352	24	100	55	0,000	++	56,134
--	-75,753	52	14	27	0,015	-	-48,862	14	11	6	0,034	-	-57,012
--	-79,427	22	3	6	0,009	-	-74,099	3	3	2	0,462	O	-45,288

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Halictus compressus	N	e	nee	?	poly		verdwenen (-/o)	11	0	0	0	0,000
Halictus confusus	N	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (o/o)	136	145	131	148,230	0,444
Halictus langobardicus	N	e	nee	?	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Halictus leucaheneus	N	e	nee	?	poly	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	25	2	2	2,263	0,000
Halictus maculatus	?	e	nee	ja	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	32	11	11	12,447	0,004
Halictus quadricinctus	N	e	nee	?	poly	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	21	1	1	1,132	0,000
Halictus rubicundus	G	e	nee	ja	poly	zeer algemeen	geen trend (+/-)	213	250	219	247,804	0,069
Halictus scabiosae	N	e	nee	ja	poly	zeldzaam	sterk toegenomen (o/+)	1	13	13	14,710	0,000
Halictus sexcinctus	N	e	nee	ja	poly b		verdwenen (-/o)	35	0	0	0	0,000
Halictus smaragdulus	N	e	nee	ja	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Halictus tumulorum	G	e	nee	ja	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/o)	190	363	289	327,010	0,000
Heriades truncorum	G	h	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	121	140	129	145,967	0,109
Hoplitis adunca	N	h	nee	nee	oligo	zeldzaam	geen trend (-/o)	25	13	13	14,710	0,109
Hoplitis anthocopoides	N	h	nee	nee	oligo		mogelijk verdwenen (o/o)	3	0	0	0	0,051
Hoplitis claviventris	G	h	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	75	65	62	70,154	0,685
Hoplitis leucomelana	G	h	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	50	65	58	65,628	0,145
Hoplitis papaveris	N	h	nee	nee	oligo		verdwenen (-/o)	20	0	0	0	0,000
Hoplitis ravouxi	N	h	nee	nee	oligo	zeldzaam	geen trend (o/o)	11	5	5	5,658	0,200
Hoplitis tridentata	N	h	nee	nee	oligo	zeldzaam	verschenen (o/+)	0	6	6	6,789	0,003
Hoplitis villosa	N	h	nee	nee	oligo		mogelijk verdwenen (o/o)	2	0	0	0	0,111
Hylaeus angustatus	G	h	nee	nee	poly		mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Hylaeus annularis [=spilotus]	N	h	nee	nee	poly	zeldzaam	geen trend (o/o)	5	7	5	5,658	0,845
Hylaeus annulatus	Z	h	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	1	1	1	1,132	0,930
Hylaeus brevicornis	G	h	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (+/-)	138	110	101	114,284	0,119
Hylaeus clypearis	N	h	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	9	3	3	3,395	0,117
Hylaeus communis	G	eh	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/-)	219	304	266	300,985	0,000
Hylaeus confusus	G	h	nee	nee	poly	algemeen	toegenomen (+/-)	172	211	187	211,595	0,027
Hylaeus cornutus	N	eh	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	sterk toegenomen (+/+)	3	22	21	23,762	0,000
Hylaeus difformis	N	eh	nee	nee	poly	zeldzaam	sterk toegenomen (o/+)	2	8	8	9,052	0,031
Hylaeus dilatatus	G	h	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (+/-)	103	72	69	78,075	0,059
Hylaeus gibbus	G	h	nee	nee	poly	vrij algemeen	sterk afgenomen (+/-)	163	111	96	108,626	0,001
Hylaeus gracilicornis	N	h	nee	nee	poly		mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Hylaeus gredleri	N	h	nee	nee	poly	zeldzaam	sterk toegenomen (+/o)	3	10	10	11,315	0,026
Hylaeus hyalinatus	G	eh	nee	nee	poly	algemeen	geen trend (+/-)	178	174	153	173,123	0,779
Hylaeus leptocephalus	N	h	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	7	4	4	4,526	0,478
Hylaeus paulus	N	h	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	verschenen (o/o)	0	3	3	3,395	0,033
Hylaeus pectoralis	G	h	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/-)	48	34	27	30,551	0,051
Hylaeus pfankuchi	W	h	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	mogelijk verdwenen (o/o)	1	1	0	0	0,260
Hylaeus pictipes	G	eh	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (o/-)	68	35	33	37,340	0,003
Hylaeus punctulatissimus	?	h	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	26	20	20	22,630	0,635
Hylaeus rinki	N	h	nee	nee	poly	zeldzaam	afgenomen (o/o)	33	18	16	18,104	0,040
Hylaeus signatus	N	h	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (+/-)	92	82	78	88,259	0,776
Hylaeus styriacus	N	h	nee	nee	poly	zeldzaam	geen trend (o/o)	4	6	6	6,789	0,405
Hylaeus trinotatus	N	h	nee	nee	poly		mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Hylaeus variegatus	N	e	nee	nee	poly b	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	44	5	5	5,658	0,000
Lasioglossum aeratum	N	e	nee	?	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	2	2	2,263	0,082
Lasioglossum albipes	G	e	nee	?	poly	vrij algemeen	afgenomen (+/-)	172	134	116	131,257	0,013
Lasioglossum brevicorne	G	e	nee	?	oligo	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	43	22	20	22,630	0,013
Lasioglossum calceatum	G	e	nee	ja	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/-)	334	454	359	406,217	0,001
Lasioglossum costulatum	N	e	nee	?	oligo		mogelijk verdwenen (o/o)	2	0	0	0	0,111
Lasioglossum fratellum	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (+/o)	22	32	31	35,077	0,086

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
--	-100	11	0	0	0,002	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	8,250	93	59	112	0,235	O	17,013	59	107	59	0,959	O	-0,776
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
--	-90,948	23	1	2	0,000	--	-91,742	1	2	1	0,941	O	8,612
-	-61,104	30	3	6	0,001	--	-81,006	3	10	5	0,335	O	45,167
--	-94,612	20	0	0	0,000	--	-100	0	1	1	0,350	O	100
O	14,045	130	126	239	0,000	++	45,681	126	174	95	0,006	-	-24,445
++	93,202	1	1	2	0,653	O	47,352	1	13	7	0,012	+	85,940
--	-100	34	1	2	0,000	--	-94,413	1	0	0	0,149	O	-100
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
++	41,898	91	107	203	0,000	++	55,225	107	194	106	0,939	O	-0,802
O	17,104	86	52	99	0,406	O	12,929	52	102	56	0,656	O	6,820
O	-41,161	21	4	8	0,036	-	-63,821	4	12	7	0,370	O	39,075
O	-100	3	0	0	0,111	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-6,461	53	28	53	0,988	O	0,345	28	53	29	0,877	O	3,440
O	23,813	37	18	34	0,778	O	-7,596	18	49	27	0,127	O	32,858
--	-100	20	0	0	0,000	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-48,567	7	5	9	0,604	O	26,293	5	5	3	0,342	O	-45,288
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	6	3	0,022	+	100
O	-100	2	0	0	0,193	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	11,624	5	4	8	0,536	O	34,190	4	4	2	0,396	O	-45,288
O	11,624	1	0	0	0,358	O	-100	0	1	1	0,350	O	100
O	-17,186	87	75	142	0,001	++	38,929	75	86	47	0,002	-	-37,264
O	-62,283	9	1	2	0,071	O	-78,895	1	3	2	0,655	O	39,075
++	27,239	134	136	258	0,000	++	48,126	136	205	112	0,041	-	-17,530
+	18,713	90	107	203	0,000	++	55,717	107	142	78	0,005	-	-27,392
++	87,375	0	3	6	0,011	+	100	3	17	9	0,040	+	67,746
+	77,906	2	0	0	0,193	O	-100	0	7	4	0,013	+	100
O	-24,199	60	47	89	0,035	+	32,790	47	55	30	0,020	-	-35,975
--	-33,358	103	79	150	0,007	+	31,358	79	79	43	0,000	--	-45,288
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
+	73,487	0	3	6	0,011	+	100	3	9	5	0,438	O	39,075
O	-2,740	93	113	215	0,000	++	56,670	113	128	70	0,000	--	-38,025
O	-35,341	6	2	4	0,561	O	-36,686	2	4	2	0,917	O	8,612
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	3	2	0,105	O	100
O	-36,352	27	19	36	0,328	O	25,185	19	18	10	0,044	-	-48,168
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
-	-45,088	45	31	59	0,239	O	23,576	31	30	16	0,011	-	-47,053
O	-12,960	15	13	25	0,188	O	39,253	13	18	10	0,444	O	-24,245
-	-45,138	22	13	25	0,739	O	10,904	13	12	7	0,086	O	-49,497
O	-4,066	42	61	116	0,000	++	63,751	61	69	38	0,004	-	-38,113
O	41,082	1	3	6	0,098	O	82,451	3	6	3	0,898	O	8,612
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
--	-87,142	42	1	2	0,000	--	-95,478	1	5	3	0,308	O	63,445
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	2	1	0,186	O	100
-	-23,688	112	79	150	0,032	+	25,360	79	93	51	0,002	-	-35,592
-	-47,371	30	13	25	0,546	O	-17,692	13	19	10	0,532	O	-20,036
++	17,778	209	184	349	0,000	++	40,199	184	263	144	0,001	-	-21,797
O	-100	2	0	0	0,193	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	37,281	6	16	30	0,000	++	80,257	16	25	14	0,620	O	-14,512

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Lasioglossum fulvicorne	G	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	geen trend (o/-)	95	84	74	83,733	0,390
Lasioglossum intermedium	N	e	nee	?	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	17	5	5	5,658	0,018
Lasioglossum laeve	G	e	nee	?	poly		verdwenen (-/o)	12	0	0	0	0,000
Lasioglossum laevigatum	G	e	nee	?	poly		verdwenen (o/o)	4	0	0	0	0,024
Lasioglossum laticeps	N	eh	nee	ja	poly	vrij zeldzaam	geen trend (+/o)	30	37	35	39,603	0,254
Lasioglossum lativentre	G	e	nee	?	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	45	13	13	14,710	0,000
Lasioglossum leucopus	G	e	nee	?	poly	algemeen	geen trend (+/o)	151	185	162	183,307	0,058
Lasioglossum leucozonium	G	e	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/o)	260	384	325	367,745	0,000
Lasioglossum lineare	N	e	nee	ja	poly		verdwenen (o/o)	8	0	0	0	0,001
Lasioglossum lucidulum	N	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	toegenomen (o/o)	60	92	83	93,916	0,005
Lasioglossum majus	N	e	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	1	1	1	1,132	0,930
Lasioglossum malachurum	N	e	nee	ja	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	52	41	38	42,998	0,358
Lasioglossum minutissimum	?	e	nee	nee	poly	vrij algemeen	toegenomen (+/o)	70	106	92	104,100	0,008
Lasioglossum minutulum	N	e	nee	?	poly	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	10	1	1	1,132	0,006
Lasioglossum morio	G	eh	nee	ja	poly	algemeen	sterk toegenomen (+/+)	96	224	186	210,463	0,000
Lasioglossum nitidiusculum	G	e	nee	nee	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (-/-)	59	12	12	13,578	0,000
Lasioglossum nitidulum	N	e	nee	?	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	42	41	39	44,129	0,820
Lasioglossum pallens	N	e	nee	nee	poly	zeldzaam	verschenen (o/+)	0	13	10	11,315	0,000
Lasioglossum parvulum	N	e	nee	?	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	63	21	21	23,762	0,000
Lasioglossum pauxillum	N	e	nee	ja	poly	vrij algemeen	sterk toegenomen (o/o)	32	82	72	81,470	0,000
Lasioglossum prasinum	G	e	nee	?	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (+/-)	100	56	55	62,234	0,003
Lasioglossum punctatissimum	G	e	nee	?	poly	algemeen	geen trend (o/o)	152	161	146	165,203	0,429
Lasioglossum pygmaeum	N	e	nee	?	poly	zeldzaam	geen trend (o/+)	3	5	5	5,658	0,375
Lasioglossum quadrinotatulum	N	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	88	64	61	69,023	0,125
Lasioglossum quadrinotatum	N	e	nee	nee	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	34	14	14	15,841	0,011
Lasioglossum rufitarse	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	87	28	27	30,551	0,000
Lasioglossum sabulosum	?	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	toegenomen (o/o)	43	68	66	74,681	0,003
Lasioglossum semilucens	G	e	nee	?	poly	vrij algemeen	toegenomen (o/o)	63	84	77	87,127	0,046
Lasioglossum sexmaculatum	N	e	nee	?	poly		verdwenen (o/o)	9	0	0	0	0,001
Lasioglossum sexnotatum	N	e	nee	?	poly	vrij algemeen	geen trend (-/+)	82	83	80	90,522	0,509
Lasioglossum sexstrigatum	N	e	nee	?	poly	zeer algemeen	geen trend (+/-)	229	279	234	264,777	0,068
Lasioglossum subfulvicorne	G	e	nee	?	poly		mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Lasioglossum tarsatum	N	e	nee	?	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	33	21	20	22,630	0,171
Lasioglossum villosulum	G	e	nee	nee	poly	algemeen	geen trend (+/-)	220	238	208	235,357	0,421
Lasioglossum xanthopus	N	e	nee	?	poly	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	32	32	27	30,551	0,857
Lasioglossum zonulum	G	e	nee	nee	poly	algemeen	geen trend (+/-)	158	161	138	156,150	0,912
Macropis europaea	G	e	nee	nee	oligo	algemeen	geen trend (+/-)	173	201	169	191,228	0,301
Macropis fulvipes	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	5	3	3	3,395	0,590
Megachile alpicola	G	h	nee	nee	poly	zeldzaam	sterk afgenomen (o/-)	36	7	7	7,921	0,000
Megachile analis	W	e	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	45	24	22	24,894	0,017
Megachile centuncularis	G	eh	nee	nee	poly	algemeen	geen trend (o/o)	171	190	156	176,518	0,750
Megachile circumcincta	G	eh	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	120	44	43	48,656	0,000
Megachile genalis	N	h	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	verschenen (o/o)	0	3	3	3,395	0,033
Megachile lagopoda	Z	h	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Megachile lapponica	G	h	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	afgenomen (+/-)	86	50	44	49,787	0,002
Megachile leachella	G	eh	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	78	68	61	69,023	0,455
Megachile ligniseca	Z?	h	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (-/+)	44	42	37	41,866	0,819
Megachile maritima	G	e	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	97	34	31	35,077	0,000
Megachile pilidens	N	e	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	verschenen (o/o)	0	3	3	3,395	0,033
Megachile pyrenaea	G	eh	nee	nee	poly b		mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Megachile rotundata	N	h	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1	0,218

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
O	-11,860	67	50	95	0,052	O	29,452	50	61	33	0,028	-	-33,251
-	-66,720	11	5	9	0,782	O	-13,663	5	5	3	0,342	O	-45,288
--	-100	12	0	0	0,001	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
-	-100	4	0	0	0,066	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	24,249	20	23	44	0,009	+	54,219	23	31	17	0,262	O	-26,258
--	-67,312	40	7	13	0,002	-	-66,760	7	12	7	0,892	O	-6,208
O	17,624	82	74	141	0,000	++	41,661	74	123	67	0,482	O	-9,060
++	29,299	155	142	270	0,000	++	42,532	142	250	137	0,666	O	-3,676
-	-100	8	1	2	0,105	O	-76,257	1	0	0	0,149	O	-100
+	36,113	37	23	44	0,524	O	15,306	23	63	34	0,077	O	33,273
O	11,624	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-17,312	36	23	44	0,461	O	17,595	23	33	18	0,365	O	-21,500
+	32,757	35	38	72	0,002	+	51,509	38	75	41	0,684	O	7,394
-	-88,685	9	3	6	0,476	O	-36,686	3	1	1	0,106	O	-81,763
++	54,386	59	54	103	0,002	+	42,477	54	142	78	0,011	+	30,494
--	-76,986	53	16	30	0,036	-	-42,659	16	11	6	0,011	-	-62,385
O	4,825	30	21	40	0,311	O	24,789	21	29	16	0,322	O	-24,445
++	100	0	0	0	1,000	O	0	0	10	5	0,003	+	100
--	-62,283	48	31	59	0,363	O	18,481	31	19	10	0,000	--	-66,467
++	60,722	23	21	40	0,066	O	42,338	21	57	31	0,100	O	32,662
-	-37,766	62	54	103	0,005	+	39,553	54	46	25	0,000	--	-53,393
O	7,992	102	67	127	0,133	O	19,850	67	120	66	0,885	O	-2,008
O	46,974	3	0	0	0,111	O	-100	0	5	3	0,036	+	100
O	-21,565	64	36	68	0,741	O	6,404	36	51	28	0,228	O	-22,491
-	-53,408	30	4	8	0,002	-	-74,674	4	13	7	0,288	O	43,761
--	-64,884	59	41	78	0,158	O	24,239	41	21	11	0,000	--	-71,977
+	42,421	28	18	34	0,504	O	18,104	18	54	30	0,052	O	39,075
+	27,692	39	25	47	0,433	O	17,870	25	55	30	0,422	O	16,920
--	-100	6	1	2	0,225	O	-68,343	1	0	0	0,149	O	-100
O	9,414	68	18	34	0,004	-	-49,721	18	64	35	0,006	+	48,594
O	13,512	142	140	266	0,000	++	46,600	140	179	98	0,000	--	-30,047
O	-100	0	1	2	0,144	O	100	1	0	0	0,149	O	-100
O	-31,423	26	14	27	0,945	O	2,226	14	16	9	0,198	O	-37,472
O	6,525	139	117	222	0,000	++	37,453	117	161	88	0,008	-	-24,713
O	-4,528	28	10	19	0,271	O	-32,164	10	20	11	0,813	O	8,612
O	-1,171	102	73	139	0,032	+	26,437	73	94	51	0,016	-	-29,549
O	9,532	92	98	186	0,000	++	50,576	98	127	69	0,005	-	-29,098
O	-32,109	2	4	8	0,108	O	73,676	4	2	1	0,119	O	-72,644
--	-77,998	26	10	19	0,382	O	-26,945	10	7	4	0,048	-	-61,702
-	-44,681	31	13	25	0,477	O	-20,347	13	17	9	0,362	O	-28,454
O	3,126	124	59	112	0,486	O	-9,625	59	114	62	0,708	O	5,406
--	-59,454	103	25	47	0,000	--	-53,898	25	38	21	0,465	O	-16,838
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	3	2	0,105	O	100
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
-	-42,108	38	49	93	0,000	++	59,171	49	37	20	0,000	--	-58,687
O	-11,509	58	36	68	0,422	O	15,179	36	46	25	0,099	O	-30,090
O	-4,849	37	5	9	0,001	--	-74,332	5	30	16	0,004	+	69,537
--	-63,838	87	16	30	0,000	--	-65,068	16	28	15	0,888	O	-4,254
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	3	2	0,105	O	100
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Megachile versicolor	G	eh	nee	nee	poly b	vrij algemeen	toegenomen (o/+)	97	137	121	136,914	0,007
Megachile willughbiella	G	eh	nee	nee	poly b	algemeen	toegenomen (+/+)	127	235	203	229,699	0,000
Melecta albifrons	G	e	ja	nee		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	52	38	32	36,209	0,095
Melecta luctuosa	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	37	1	1	1,132	0,000
Melitta haemorrhoidalis	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	71	75	75	84,864	0,260
Melitta leporina	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	72	81	70	79,207	0,553
Melitta nigricans	N	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	toegenomen (o/+)	38	78	65	73,549	0,001
Melitta tricincta	N	e	nee	nee	oligo	zeldzaam	geen trend (o/o)	22	18	17	19,236	0,673
Nomada alboguttata	G	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (+/o)	156	193	174	196,885	0,019
Nomada argentata	G	e	ja	nee			verdwenen (-/o)	9	0	0	0	0,001
Nomada armata	G	e	ja	nee		zeldzaam	geen trend (o/o)	17	9	8	9,052	0,127
Nomada baccata	G	e	ja	nee		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/-)	38	4	4	4,526	0,000
Nomada bifasciata	N	e	ja	nee		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	43	44	39	44,129	0,904
Nomada conjungens	N	e	ja	nee		vrij zeldzaam	sterk toegenomen (+/o)	8	32	31	35,077	0,000
Nomada distinguenda	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	15	3	3	3,395	0,007
Nomada emarginata	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	2	1	1	1,132	0,633
Nomada errans	N	e	ja	nee			mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Nomada fabriciana	G	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (o/o)	99	158	140	158,413	0,000
Nomada femoralis	N	e	ja	nee		zeldzaam	geen trend (-/o)	25	13	12	13,578	0,071
Nomada ferruginata	G	e	ja	nee		vrij algemeen	geen trend (o/o)	66	92	75	84,864	0,120
Nomada flava	G	e	ja	nee		zeer algemeen	toegenomen (+/o)	205	337	282	319,090	0,000
Nomada flavoguttata	G	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (+/o)	115	203	175	198,017	0,000
Nomada flavopicta	G	e	ja	nee		vrij algemeen	geen trend (o/o)	91	72	59	66,760	0,050
Nomada fucata	N	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (o/+)	84	153	123	139,177	0,000
Nomada fulvicornis	G	e	ja	nee		vrij zeldzaam	afgenomen (-/o)	102	68	59	66,760	0,006
Nomada furva	N	e	ja	nee			mogelijk verdwenen (o/o)	3	0	0	0	0,051
Nomada fuscicornis	W?	e	ja	nee		vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	55	25	23	26,025	0,001
Nomada goodeniana	G	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (o/+)	134	171	150	169,729	0,029
Nomada guttulata	G	e	ja	nee		zeldzaam	geen trend (o/o)	13	10	10	11,315	0,739
Nomada integra	N	e	ja	nee		zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	37	13	12	13,578	0,001
Nomada lathburiana	G	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (o/+)	90	152	133	150,493	0,000
Nomada leucophthalma	G	e	ja	nee		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	70	67	55	62,234	0,497
Nomada marshamella	G	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (+/o)	142	199	170	192,359	0,003
Nomada melathoracica	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Nomada moeschleri	Z	e	ja	nee		zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Nomada mutabilis	N	e	ja	nee			verdwenen (o/o)	4	0	0	0	0,024
Nomada mutica	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Nomada obscura	W	e	ja	nee		zeldzaam	geen trend (o/o)	15	6	6	6,789	0,084
Nomada obtusifrons	G	e	ja	nee			verdwenen (-/o)	5	0	0	0	0,012
Nomada opaca	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	6	4	4	4,526	0,659
Nomada panzeri	G	e	ja	nee		algemeen	geen trend (+/-)	147	163	140	158,413	0,488
Nomada piccioliana	N	e	ja	nee			mogelijk verdwenen (o/o)	1	0	0	0	0,260
Nomada pleurosticta	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	2	2	2,263	0,082
Nomada rhenana	N	e	ja	nee			verdwenen (-/o)	11	0	0	0	0,000
Nomada roberjeotiana	?	e	ja	nee		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	30	1	1	1,132	0,000
Nomada ruficornis	G	e	ja	nee		zeer algemeen	toegenomen (+/o)	202	311	253	286,276	0,000
Nomada rufipes	G	e	ja	nee		vrij algemeen	sterk afgenomen (+/-)	213	144	127	143,704	0,000
Nomada sexfasciata	N	e	ja	nee		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	33	3	3	3,395	0,000
Nomada sheppardana	N	e	ja	nee		algemeen	toegenomen (+/o)	147	184	168	190,096	0,012
Nomada signata	G	e	ja	nee		vrij algemeen	geen trend (o/o)	104	125	111	125,599	0,139
Nomada similis	N	e	ja	nee		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	46	27	27	30,551	0,080

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
+	29,153	60	37	70	0,433	O	14,625	37	97	53	0,043	+	30,282
++	44,710	80	64	122	0,009	+	34,190	64	154	84	0,038	+	24,041
O	-30,368	47	15	28	0,072	O	-39,380	15	29	16	0,857	O	5,461
--	-96,942	37	0	0	0,000	--	-100	0	1	1	0,350	O	100
O	16,337	51	33	63	0,343	O	18,635	33	60	33	0,980	O	-0,524
O	9,099	53	19	36	0,128	O	-31,908	19	41	22	0,536	O	15,299
++	48,334	29	11	21	0,336	O	-27,953	11	51	28	0,002	+	60,578
O	-12,564	19	7	13	0,403	O	-30,021	7	16	9	0,614	O	20,036
+	20,766	98	78	148	0,004	+	33,853	78	132	72	0,555	O	-7,410
--	-100	9	0	0	0,006	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-46,752	15	4	8	0,196	O	-49,349	4	8	4	0,882	O	8,612
--	-88,089	32	8	15	0,041	-	-52,515	8	4	2	0,027	-	-72,644
O	2,559	33	12	23	0,251	O	-30,930	12	34	19	0,170	O	35,491
++	77,193	3	6	11	0,049	+	73,676	6	24	13	0,062	O	54,306
-	-77,370	15	2	4	0,030	-	-74,674	2	3	2	0,829	O	-17,932
O	-43,424	2	0	0	0,193	O	-100	0	1	1	0,350	O	100
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
++	37,505	66	43	82	0,258	O	19,192	43	98	54	0,194	O	19,803
O	-45,687	24	2	4	0,001	-	-84,172	2	11	6	0,105	O	66,768
O	22,229	45	26	49	0,699	O	8,879	26	58	32	0,376	O	18,066
++	35,755	123	120	228	0,000	++	46,036	120	199	109	0,329	O	-9,269
++	41,924	64	73	139	0,000	++	53,843	73	133	73	0,981	O	-0,319
O	-26,637	68	28	53	0,247	O	-21,789	28	39	21	0,263	O	-23,794
++	39,645	53	29	55	0,863	O	3,782	29	95	52	0,002	+	44,205
-	-34,549	89	17	32	0,000	--	-63,719	17	47	26	0,122	O	33,890
O	-100	3	0	0	0,111	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
-	-52,682	47	8	15	0,001	--	-67,669	8	20	11	0,439	O	26,890
+	21,050	92	47	89	0,858	O	-2,965	47	119	65	0,038	+	27,811
O	-12,960	12	2	4	0,086	O	-68,343	2	9	5	0,207	O	59,383
-	-63,302	31	8	15	0,052	O	-50,983	8	8	4	0,228	O	-45,288
++	40,196	67	30	57	0,438	O	-14,951	30	100	55	0,001	+	45,167
O	-11,095	44	28	53	0,422	O	17,268	28	44	24	0,522	O	-14,024
+	26,180	81	78	148	0,000	++	45,327	78	132	72	0,555	O	-7,410
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	0	0	1,000	O	0
-	-100	4	0	0	0,066	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
O	-54,739	10	3	6	0,368	O	-43,017	3	3	2	0,462	O	-45,288
-	-100	5	0	0	0,039	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	-24,565	5	1	2	0,328	O	-62,012	1	3	2	0,655	O	39,075
O	7,205	83	78	148	0,000	++	43,977	78	106	58	0,032	-	-25,648
O	-100	1	0	0	0,358	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	2	1	0,186	O	100
--	-100	10	1	2	0,048	-	-81,006	1	0	0	0,149	O	-100
--	-96,228	29	0	0	0,000	--	-100	0	1	1	0,350	O	100
++	29,439	129	96	182	0,005	+	29,255	96	178	97	0,898	O	1,425
--	-32,534	149	119	226	0,000	++	34,080	119	104	57	0,000	--	-52,184
--	-89,713	31	3	6	0,000	--	-81,619	3	3	2	0,462	O	-45,288
+	22,671	80	82	156	0,000	++	48,636	82	133	73	0,351	O	-11,260
O	17,197	67	44	84	0,236	O	19,832	44	84	46	0,804	O	4,261
O	-33,584	31	15	28	0,784	O	-8,093	15	25	14	0,775	O	-8,813

Soort	Areaalgrens	Nestelwijze	Parasiet	Sociaal	Bloembezoek	Status	Trend	Hok voor 1990	Hok Totaal na 1990	Hok na 1990 1	Hok na 1990 1 corr	pqLR1
Nomada stigma	G	e	ja	nee		zeldzaam	sterk toegenomen (+/o)	3	14	13	14,710	0,004
Nomada striata	G	e	ja	nee		vrij zeldzaam	afgenomen (-/o)	92	55	47	53,182	0,001
Nomada succincta	N	e	ja	nee		algemeen	geen trend (+/o)	156	183	167	188,965	0,056
Nomada villosa	G	e	ja	nee		zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Nomada zonata	N	e	ja	nee		vrij zeldzaam	sterk toegenomen (o/+)	1	43	40	45,261	0,000
Osmia aurulenta	N	h	nee	nee	poly b	vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	30	22	21	23,762	0,403
Osmia bicolor	N	h	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	geen trend (-/o)	5	1	1	1,132	0,118
Osmia bicornis	G	h	nee	nee	poly	zeer algemeen	toegenomen (+/o)	194	270	234	264,777	0,000
Osmia caerulescens	G	eh	nee	nee	poly b	vrij algemeen	geen trend (o/o)	121	89	84	95,048	0,069
Osmia cornuta	N	eh	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	76	49	46	52,050	0,033
Osmia leaiana	G	h	nee	nee	oligo	zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	89	17	16	18,104	0,000
Osmia maritima	W	e	nee	nee	poly b	zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	7	2	2	2,263	0,124
Osmia niveata	N	h	nee	nee	oligo	vrij zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	79	39	36	40,735	0,000
Osmia parietina	G	h	nee	nee	poly b	zeldzaam	geen trend (o/o)	10	5	5	5,658	0,284
Osmia spinulosa	G	h	nee	nee	oligo	zeldzaam	geen trend (o/o)	9	10	10	11,315	0,616
Osmia uncinata	G	h	nee	nee	poly	vrij zeldzaam	sterk toegenomen (o/+)	19	45	43	48,656	0,000
Osmia xanthomelana	N	eh	nee	nee	oligo		verdwenen (-/o)	13	0	0	0	0,000
Panurgus banksianus	N	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	afgenomen (+/-)	136	86	82	92,785	0,003
Panurgus calcaratus	G	e	nee	nee	oligo	vrij algemeen	geen trend (o/o)	153	147	133	150,493	0,879
Rophites quinquespinosus	N	e	nee	nee	oligo		mogelijk verdwenen (o/o)	2	0	0	0	0,111
Sphecodes albilabris	N	e	ja	?		vrij algemeen	sterk toegenomen (o/+)	51	141	131	148,230	0,000
Sphecodes crassus	G	e	ja	?		vrij algemeen	toegenomen (o/o)	94	138	124	140,309	0,002
Sphecodes ephippius	G	e	ja	?		vrij algemeen	geen trend (o/o)	136	134	115	130,125	0,706
Sphecodes ferruginatus	G	eh	ja	?		zeldzaam	geen trend (o/o)	16	14	14	15,841	0,978
Sphecodes geoffrellus	G	e	ja	?		vrij algemeen	geen trend (+/-)	109	119	108	122,205	0,368
Sphecodes gibbus	G	e	ja	?		vrij algemeen	geen trend (o/o)	129	145	135	152,756	0,136
Sphecodes hyalinatus	G	e	ja	?		zeldzaam	geen trend (o/o)	16	9	9	10,184	0,267
Sphecodes longulus	N	e	ja	?		vrij algemeen	geen trend (+/o)	103	129	116	131,257	0,055
Sphecodes majalis	N	e	ja	?		zeldzaam	verschenen (o/+)	0	6	6	6,789	0,003
Sphecodes marginatus	N	e	ja	?		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	74	65	58	65,628	0,475
Sphecodes miniatus	N	e	ja	?		algemeen	toegenomen (+/o)	115	185	165	186,701	0,000
Sphecodes monilicornis	G	e	ja	?		zeer algemeen	toegenomen (o/o)	211	289	250	282,881	0,000
Sphecodes niger	?	e	ja	?		zeldzaam	geen trend (o/o)	7	7	7	7,921	0,817
Sphecodes pellucidus	G	e	ja	?		algemeen	toegenomen (+/o)	169	236	208	235,357	0,000
Sphecodes puncticeps	G	e	ja	?		vrij algemeen	geen trend (o/o)	105	79	72	81,470	0,078
Sphecodes reticulatus	G	e	ja	?		vrij algemeen	geen trend (o/o)	101	123	103	116,547	0,276
Sphecodes rubicundus	N	e	ja	?		vrij zeldzaam	geen trend (-/+)	25	31	28	31,683	0,381
Sphecodes rufiventris	G	e	ja	?		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	10	2	2	2,263	0,027
Sphecodes scabricollis	N	e	ja	?		vrij zeldzaam	geen trend (o/o)	28	33	27	30,551	0,743
Sphecodes spinulosus	N	e	ja	?		zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	15	1	1	1,132	0,000
Stelis breviuscula	N	h	ja	nee		vrij zeldzaam	geen trend (-/o)	57	42	40	45,261	0,247
Stelis minima	G	h	ja	nee		zeer zeldzaam	geen trend (o/o)	5	1	1	1,132	0,118
Stelis minuta	N	h	ja	nee		zeldzaam	geen trend (-/o)	8	5	4	4,526	0,338
Stelis ornatula	G	h	ja	nee		vrij zeldzaam	afgenomen (o/o)	42	20	20	22,630	0,017
Stelis phaeoptera	G	eh	ja	nee		zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	49	8	8	9,052	0,000
Stelis punctulatissima	G	h	ja	nee		vrij zeldzaam	sterk toegenomen (-/+)	26	57	54	61,102	0,000
Stelis signata	N	h	ja	nee			verdwenen (-/o)	19	0	0	0	0,000
Tetralonia malvae	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	mogelijk verschenen (o/o)	0	1	1	1,132	0,218
Thyreus orbatus	N	e	ja	nee			verdwenen (-/o)	5	0	0	0	0,012
Trachusa byssina	N	e	nee	nee	oligo	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (-/o)	46	2	2	2,263	0,000
Xylocopa violacea	N	h	nee	nee	poly	zeer zeldzaam	sterk afgenomen (o/o)	20	4	4	4,526	0,002

cqLR1	Areaal-verandering 1	Hok voor 1970	Hok 1970-1989 A	Hok 1970-1989 A corr	pqLRA	cqLRA	Areaal-verandering A	Hok 1970-1989 B	Hok na 1990 B	Hok na 1990 B corr	pqLRB	cqLRB	Areaal-verandering B
+	79,605	0	3	6	0,011	+	100	3	12	7	0,190	O	54,306
-	-42,194	82	16	30	0,000	--	-62,938	16	38	21	0,361	O	23,042
O	17,445	104	77	146	0,015	+	28,891	77	131	72	0,585	O	-6,919
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
++	97,791	0	1	2	0,144	O	100	1	32	18	0,000	++	94,288
O	-20,793	23	8	15	0,292	O	-33,933	8	20	11	0,439	O	26,890
O	-77,370	5	0	0	0,039	-	-100	0	1	1	0,350	O	100
++	26,731	123	102	194	0,000	++	36,513	102	184	101	0,903	O	-1,304
O	-21,448	89	38	72	0,248	O	-18,901	38	66	36	0,794	O	-4,974
-	-31,513	52	24	46	0,579	O	-12,335	24	33	18	0,281	O	-24,771
--	-79,658	76	15	28	0,000	--	-62,512	15	14	8	0,069	O	-48,935
O	-67,671	5	3	6	0,858	O	12,254	3	2	1	0,262	O	-63,525
--	-48,437	67	19	36	0,009	-	-46,136	19	30	16	0,612	O	-13,613
O	-43,424	6	5	9	0,451	O	36,823	5	4	2	0,216	O	-56,230
O	20,461	7	3	6	0,762	O	-18,596	3	9	5	0,438	O	39,075
++	60,950	13	6	11	0,786	O	-12,335	6	34	19	0,003	+	67,746
--	-100	13	0	0	0,001	--	-100	0	0	0	1,000	O	0
-	-31,776	91	67	127	0,027	+	28,493	67	67	37	0,000	--	-45,288
O	-1,639	110	62	118	0,644	O	6,593	62	102	56	0,484	O	-9,990
O	-100	2	0	0	0,193	O	-100	0	0	0	1,000	O	0
++	65,594	39	22	42	0,791	O	6,670	22	104	57	0,000	++	61,336
+	33,005	62	39	74	0,367	O	16,304	39	97	53	0,079	O	26,513
O	-4,320	106	46	87	0,237	O	-17,572	46	93	51	0,550	O	9,595
O	-0,992	13	8	15	0,728	O	14,447	8	13	7	0,793	O	-11,093
O	10,805	53	64	122	0,000	++	56,401	64	85	47	0,041	-	-27,336
O	15,551	90	52	99	0,572	O	8,879	52	108	59	0,414	O	11,997
O	-36,352	15	8	15	0,976	O	1,286	8	9	5	0,319	O	-38,449
O	21,528	62	49	93	0,027	+	33,385	49	95	52	0,720	O	5,726
+	100	0	0	0	1,000	O	0	0	6	3	0,022	+	100
O	-11,313	49	31	59	0,411	O	16,783	31	45	25	0,312	O	-20,579
++	38,404	57	71	135	0,000	++	57,734	71	125	68	0,784	O	-3,676
++	25,410	138	92	175	0,053	O	21,028	92	188	103	0,315	O	10,557
O	11,624	4	3	6	0,646	O	29,803	3	6	3	0,898	O	8,612
++	28,194	100	85	161	0,000	++	38,061	85	163	89	0,687	O	4,688
O	-22,410	72	39	74	0,881	O	2,804	39	60	33	0,385	O	-15,828
O	13,340	69	42	80	0,440	O	13,507	42	87	48	0,478	O	11,764
O	21,093	19	3	6	0,025	-	-70,009	3	21	11	0,010	+	73,889
-	-77,370	10	0	0	0,004	-	-100	0	2	1	0,186	O	100
O	8,350	20	5	9	0,107	O	-52,515	5	19	10	0,117	O	51,901
--	-92,457	15	0	0	0,000	--	-100	0	1	1	0,350	O	100
O	-20,595	44	13	25	0,050	-	-43,881	13	32	18	0,347	O	25,748
O	-77,370	4	1	2	0,475	O	-52,515	1	1	1	0,672	O	-45,288
O	-43,424	8	0	0	0,009	-	-100	0	3	2	0,105	O	100
-	-46,118	33	11	21	0,167	O	-36,686	11	17	9	0,663	O	-15,445
--	-81,526	45	6	11	0,000	--	-74,674	6	6	3	0,297	O	-45,288
++	57,448	25	4	8	0,011	-	-69,609	4	42	23	0,000	++	82,593
--	-100	18	1	2	0,002	-	-89,448	1	0	0	0,149	O	-100
O	100	0	0	0	1,000	O	0	0	1	1	0,350	O	100
-	-100	5	0	0	0,039	-	-100	0	0	0	1,000	O	0
--	-95,080	44	2	4	0,000	--	-91,366	2	2	1	0,549	O	-45,288
-	-77,370	16	4	8	0,151	O	-52,515	4	4	2	0,396	O	-45,288

BIJLAGE 4: PROEFSCHRIFTEN OVER BIJEN AAN NEDERLANDSE UNIVERSITEITEN

Buitenlandse overzichtswerken en andere studies zijn van groot belang geweest in het Nederlandse onderzoek. Maar ook het onderzoek in ons land zelf heeft internationaal een belangrijke rol gespeeld. Om de verwevenheid van het Nederlandse bijenonderzoek met het internationale werk te illustreren, volgt hier een overzicht van de proefschriften verschenen aan Nederlandse universiteiten, waarin (ook) bijen zijn onderzocht.

1890. Heinsius, H.W. Bijdrage tot de kennis der bestuiving van inlandsche bloemen door insecten. – Amsterdam.

1908. Hildebrandt, A.J. Eigendomsrecht op bijenzwermen: beschouwd in verband met het eigendomsrecht op dieren in het algemeen. – Utrecht.

1929. Minderhout, A. Onderzoekingen over de wijze waarop de honingbij haar voedsel verzamelt. – Wageningen, Veenman.

1932. Barendrecht, G. Die corpora pedunculata bei den Gattungen *Bombus* und *Psithyrus*. – Acta Zoologica 12: 1-52.

1953. Groot, A.P. de Protein and amino requirements of the honeybee (*Apis mellifica* L.). – Universiteit Utrecht.

1959. Verheijen-Voogd, C. How worker bees perceive the presence of their queen. – Zeitschrift für vergleichende Physiologie 41: 527-582.

1962. Piek, T. Over de vorming van was bij de honingbij (*Apis mellifera* L.). – Rijksuniversiteit Utrecht.

1971. Velthuis, H.H.W. Het werkingsmechanisme van koninginnestoffen bij de honingbij. – Universiteit Utrecht.

1973. Wirtz, P. Differentiation in the honeybee larva. A histological, electron-microscopical and physiological study of caste induction in *Apis mellifera mellifera* L. – Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 73-75: 1-156.

1974. Praagh, J.P. van De ontwikkeling van een klimaatkamer voor de honingbij. – Universiteit Utrecht.

1978. Goewie, E.A. Regulation of caste differentiation in the honey bee (*Apis mellifera* L.). – Wageningen, Veenman.

1979. Kwak, M.M. The role of bumblebees in the pollination and variation of some Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). – Rijksuniversiteit Groningen.

1981. Honk, C.G.J. van The social structure of bumblebee colonies. – Rijksuniversiteit Utrecht.

1983. Sommeijer, M.J. Social mechanisms in stingless bees. – Universiteit Utrecht.

1987. Willemstein, S.C. An evolutionary basis for pollination ecology. – Brill, Leiden University Press.

1988. Doorn, A. van Reproductive dominance in bumblebees: an etho-physiological study. – Rijksuniversiteit Utrecht.

1989. Duchateau, M.J.H.M. The regulation of colony development in the bumblebee, *Bombus terrestris*. – Rijksuniversiteit Utrecht: 1-100.

1991. Blom, J. van der Behavioural differentiation of individual honeybee workers within the colony. – Rijksuniversiteit Utrecht.

1992. Buren, N.W.M. van Bees, mites and perizin, the implications of chemical pestmanagement. – Universiteit Utrecht.

1994. Hogendoorn, K. Socio-economics of the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. – Universiteit Utrecht.

1995. Koedam, D. Behavioural an physiological implications of queen dominance in stingless bees. – Universiteit Utrecht.

1995. Boot, W.J. Invasion of *Varroa* mites into honey bee brood cells. – Universiteit Wageningen.

1997. Pereboom, J.J.M. '...While they banquet splendidly the future mother...'; the significance of trophogenic and social factors on caste determination and differentiation in the bumblebee *Bombus terrestris*. – Universiteit Utrecht.

1997. Ribeiro, M. Larval nutrition in the bumble bee *Bombus terrestris*, and its influence in caste differentiation. – Universiteit Utrecht.

1997. Biesmeijer, J.C. The organisation of foraging in stingless bees of the genus *Melipona*: an individual-oriented approach. – Universiteit Utrecht: 1-263.

1998. Beekman, M. The bumblebee life cycle: overwintering and colony growth of *Bombus terrestris*. – Universiteit van Amsterdam.

1998. Rademaker, M.C.J. Sex-allocation strategies of hermaphroditic plants. – Universiteit Leiden.

1999. Jong, H.J. de The land of corn and honey: the keeping of stingless bees (meliponiculture) in the ethnoecological environment of Yucatan (Mexico) and El Salvador. – Universiteit Utrecht.

1999. Veen, J.W. van Colony reproduction in stingless bees. – Universiteit Utrecht.

2000. Velterop, O. Effects of fragmentation on pollen and gene flow in insect-pollinated populations. – Rijksuniversiteit Groningen.

2001. Koster, A. Openbaar groen op ecologische grondslag. – Wageningen Universiteit.

2001. Calis, J.N.M. Parasite-host interactions between the *Varroa* mite and the honey bee: a contribution to sustainable *Varroa* control. – Wageningen Universiteit.

2003. Slaa, E.J. Foraging ecology of stingless bees: from individual behaviour to community ecology. – Universiteit Utrecht.

2003. Vries, H. de Finding structure in social interaction data: analysis and models of social behaviour. – Universiteit Utrecht.

2004. Aguilar Monge, I. Communication and recruitment for the collection of food in stingless bees: a behavioral approach. – Universiteit Utrecht.

2004. Chinh, T.X. Reproduction in eusocial bees (Apidae: Apini, Meliponini). – Universiteit Utrecht.

2005. Hoffmann, F. Biodiversity and pollination: flowering plants and flower - visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes. – Universiteit Groningen.

2006. Hofstede, F.E. Foraging task specialisation and foraging labour allocation in stingless bee colonies. – Universiteit Utrecht.

2006. Ongus, J.R. *Varroa destructor virus* 1: a new picorna-like virus in *Varroa* mites as well as honey bees. – Wageningen Universiteit.

2007. Stang, M. The structure of of flower visitation webs: how morphology and abundance affect interaction

patterns between flowers and flower visitors. – Universiteit Leiden.
2008. Kajobe, R. Foraging behaviour of equatorial Afrotropical stingless bees: habitat selection and competition for resources. – Universiteit Utrecht.
2009. Calderón Fallas, R.A. Reproductive biology of *Varroa* mites in colonies of Africanized honey bees. – Universiteit Utrecht.
2009. Noordijk, J. Arthropods in linear elements. Occurrence, behaviour and conservation management. – Wageningen University.

BIJLAGE 5: VERANTWOORDING ILLUSTRATIES

FOTO'S EN TEKENINGEN

Overzicht per hoofdstuk

In onderstaand overzicht wordt per hoofdstuk naar de foto's en tekeningen verwezen met het hoofdstuknummer en het figuurnummer, gescheiden door een punt. De verwijzingen naar de illustraties (foto's en tekeningen) in hoofdstuk 18 (soortbesprekingen) bestaan uit een paginacijfer, eventueel gevolgd door een nadere positieaanduiding op de pagina. Tenzij anders vermeld zijn de foto's van hoofdstuk 18 gemaakt in Nederland.

Hoofdstuk 2

2.6 Marilda Cortopassi Laurino

Hoofdstuk 3

3.1 Anne Jan Loonstra, **3.2** Anne Jan Loonstra, **3.3** Anne Jan Loonstra, **3.4** Anne Jan Loonstra, **3.5** Anne Jan Loonstra, **3.6** Anne Jan Loonstra, **3.7** Anne Jan Loonstra, **3.8** Anne Jan Loonstra, **3.9** Anne Jan Loonstra, **3.10** Anne Jan Loonstra, **3.11** Herman Berkhoudt, **3.12** Anne Jan Loonstra, **3.13** Pieter van Breugel, **3.14** Pieter van Breugel, **3.15** Jochem Kühnen, **3.16** Anne Jan Loonstra, **3.17** Anne Jan Loonstra, **3.18** Jochem Kühnen, **3.19** Anne Jan Loonstra, **3.20** Anne Jan Loonstra, **3.21** Anne Jan Loonstra, **3.tabel 2** Inge van Noortwijk

Hoofdstuk 4

4.1 Manja Kwak, **4.2** Mervyn Roos, **4.3** Manja Kwak, **4.4** Manja Kwak, **4.5** Manja Kwak, **4.6** Manja Kwak, **4.7** Manja Kwak, **4.8** Manja Kwak, **4.9** Manja Kwak, **4.11** Manja Kwak, **4.12** Manja Kwak, **4.13** Piet C. Brouwer, **4.14** Piet C. Brouwer, **4.15** Anne Jan Loonstra

Hoofdstuk 6

6.1 Jap Smits, **6.2** Roy Kleukers, **6.3** Albert de Wilde, **6.4** Nicolas J. Vereecken, **6.5** Nicolas J. Vereecken, **6.7** Herman Berkhoudt, **6.8** Inge van Noortwijk, **6.9** Albert de Wilde, **6.10** Inge van Noortwijk, **6.11** Inge van Noortwijk, **6.12** Albert de Wilde, **6.13** Albert de Wilde, **6.15** Albert de Wilde

Hoofdstuk 7

7.1 Mervyn Roos, **7.2** Pieter van Breugel, **7.3** Anne Jan Loonstra, **7.4** Anne Jan Loonstra, **7.5** Anne Jan Loonstra, **7.6** Pieter van Breugel, **7.7** Anne Jan Loonstra

Hoofdstuk 8

8.1 Albert de Wilde, **8.2** Jaco Visser, **8.3** Mervyn Roos, **8.4** Albert de Wilde, **8.5** Herman Berkhoudt, **8.6** Roy Kleukers, **8.7** Herman Berkhoudt, **8.8** Anne Jan Loonstra, **8.9** Pieter van Breugel, **8.10** Pieter van Breugel, **8.11a** Anne Jan Loonstra, **8.11b** Anne Jan Loonstra, **8.12** P.C. Spangenburg, **8.13** Tim Faasen, **8.14** Albert de Wilde

Hoofdstuk 9

9.3 Menno Reemer, **9.4** Anne Jan Loonstra, **9.5** Tim Faasen, **9.6** Jap Smits, **9.7** Tim Faasen, **9.8** Anne Jan Loonstra, **9.9** Anne Jan Loonstra, **9.10** Anne Jan Loonstra, **9.11** Anne Jan Loonstra, **9.12** Pieter van Breugel, **9.13** Ilse T. Sibrandi

Hoofdstuk 12

12.1 Menno Reemer, **12.2** Menno Reemer, **12.3** Tim Faasen, **12.4** Anne Jan Loonstra, **12.5** Ivo Raemakers, **12.6** Pieter van Breugel

Hoofdstuk 13

13.1 Anne Jan Loonstra, **13.3** Leon Gütz, **13.4** Theo Peeters, **13.5** Pieter van Breugel, **13.6** Priska van Neer, **13.7** Priska van Neer, **13.8** Huib de Rooij

Hoofdstuk 14

14.1 Pieter van Breugel, **14.2** Menno Reemer, **14.3** Giel van der Linden, **14.4** Pieter van Breugel, **14.5** Pieter van Breugel, **14.6** Pieter van Breugel, **14.7** Pieter van Breugel, **14.8** Pieter van Breugel, **14.9** Pieter van Breugel, **14.10** Pieter van Breugel, **14.11** Pieter van Breugel, **14.12** Lucien Calle, **14.13** Anne Jan Loonstra, **14.14** Lucien Calle, **14.15** Martha Courbois, **14.16** Kees van Achterberg

Hoofdstuk 15

15.1 Inge van Noortwijk, **15.2** Inge van Noortwijk, **15.3** Inge van Noortwijk, **15.4** Inge van Noortwijk, **15.5** Inge van Noortwijk, **15.6** Inge van Noortwijk, **15.7** Inge van Noortwijk, **15.8** Inge van Noortwijk, **15.9** Inge van Noortwijk, **15.10** Inge van Noortwijk, **15.11** Anne Jan Loonstra, **15.12** Kees van Achterberg, **15.13** Inge van Noortwijk, **15.14** Inge van Noortwijk, **15.15** Inge van Noortwijk, **15.16** Inge van Noortwijk, **15.17** Inge van Noortwijk, **15.18** schema, **15.19** schema, **15.20** Inge van Noortwijk

Hoofdstuk 16

16.1 Jeroen de Rond, **16.2** Jeroen de Rond, **16.3** Jeroen de Rond, **16.4** Jeroen de Rond, **16.5** Jeroen de Rond, **16.6** Inge van Noortwijk

Hoofdstuk 17

17.1 John T. Smit, **17.2** Sean McCann, **17.3** Nicolas J. Vereecken, **17.4** Nicolas J. Vereecken, **17.5** Jelle Devalez, **17.7** Denis Michez

Hoofdstuk 18

189 Inge van Noortwijk, **190** Tim Faasen, **194** Herman Berkhoudt, **195** Jochem Kühnen, **198** Maarten Jacobs (België), **199** Anne Jan Loonstra, **203** Tim Faasen, **204** Ivo Raemakers, **205** Maarten Jacobs (België), **206** Tim Faasen, **207** Albert de Wilde, **212** Inge van Noortwijk, **213** Pieter van Breugel, **216** Tim Faasen, **218** Tim Faasen, **221** Anne Jan Loonstra, **223** Tim Faasen, **224** Tim Faasen, **226** Anne Jan Loonstra, **227** Tim Faasen, **228** Albert de Wilde, **235** Anne Jan Loonstra, **237** Tim Faasen, **239** (**links**) Ivo Raemakers, **239** (**rechts**) Tim Faasen, **240** (**boven**) Pieter van Breugel, **240** (**midden**) Pieter van Breugel, **240** (**onder**) Herman Berkhoudt, **242** Tim Faasen, **243** Inge van Noortwijk, **248** Pieter van Breugel, **249** Tim Faasen, **252** (**linksboven**) Ad Brouwers, **252** (**rechtsboven**) Ad Brouwers, **252** (**onder**) Herman Berkhoudt, **257** Tim Faasen (België), **260** (**links**) Inge van Noortwijk, **260** (**rechts**) Chantal de Schepper, **261** (**links**) Tim Faasen, **261** (**midden**) Tim Faasen, **261** (**rechts**)

Tim Faasen, **262** Roy Kleukers, **263** Tim Faasen, **264** (**links**) Anne Jan Loonstra, **264** (**rechts**) Tim Faasen, **266** Mervyn Roos, **273** Tim Faasen, **274** Mervyn Roos, **275** Mervyn Roos, **277** Tim Faasen, **278** Pieter van Breugel, **279** Pieter van Breugel, **281** Tim Faasen, **283** Inge van Noortwijk, **285** Tim Faasen, **287** Albert de Wilde, **289** (**links**) Nicolas J. Vereecken, **289** (**rechts**) Nicolas J. Vereecken, **290** Anne Jan Loonstra, **293** (**links**) Tim Faasen, **293** (**rechts**) Tim Faasen, **299** (**1**) Anne Jan Loonstra, **299** (**2**) Anne Jan Loonstra, **299** (**3**) Maarten Jacobs (België), **299** (**4**) Cees Beunders, **299** (**5**) Herman Berkhoudt, **300** Tim Faasen, **302** Bernhard Jacobi, **303** (**links**) Dick Belgers, **303** (**rechts**) Tim Faasen, **304** Bas Blankevoort, **305** Tim Faasen, **307** Maarten Jacobs (België), **308** Tim Faasen (België), **309** Tim Faasen, **313** Tim Faasen, **314** Tim Faasen, **316** Tim Faasen, **317** Bas Blankevoort, **318** (**boven**) Ad Brouwers, **318** (**onder**) Pieter van Breugel, **320** (**onder**) Nicolas J. Vereecken, **320** (**linksboven**) Nicolas J. Vereecken, **320** (**middenboven**) Nicolas J. Vereecken, **320** (**rechtsboven**) Nicolas J. Vereecken, **325** Inge van Noortwijk, **326** Ben Hamers, **330** Tim Faasen, **336** Tim Faasen, **342** Erik-Jan Bosch, **343** Tim Faasen, **345** Herman Berkhoudt, **346** Tim Faasen, **347** Tim Faasen, **350** Tim Faasen, **361** Tim Faasen, **367** Tim Faasen, **368** Tim Faasen, **369** Inge van Noortwijk, **370** Herman Berkhoudt, **371** Tim Faasen, **373** Inge van Noortwijk, **375** Albert de Wilde, **379** Albert de Wilde, **382** Tim Faasen, **384** Anne Jan Loonstra, **385** Ben Hamers (Duitsland), **386** Tim Faasen, **387** Jelle Devalez (België), **389** Inge van Noortwijk, **391** Anne Jan Loonstra, **392** Tim Faasen, **398** Herman Berkhoudt, **400** Albert de Wilde, **404** Tim Faasen, **405** Maarten Jacobs (België), **408** Tim Faasen, **409** Maarten Jacobs (België), **410** Tim Faasen, **414** (**boven**) Aart Noordam, **414** (**midden**) Aart Noordam, **414** (**onder**) Aart Noordam, **416** (**links**) Albert de Wilde, **416** (**rechts**) Pieter van Breugel, **418** Ad Brouwers, **419** Maarten Jacobs (België), **426** Anne Jan Loonstra, **427** (**onder**) Anne Jan Loonstra, **427** (**middenonder**) Anne Jan Loonstra, **427** (**middenboven**) Anne Jan Loonstra, **427** (**boven**) Maarten Jacobs (België), **429** Andrej Gogala (Slovenië), **430** Erik-Jan Bosch, **431** Herman Berkhoudt, **435** Tim Faasen, **438** Albert de Wilde, **439** Tim Faasen, **440** Albert de Wilde, **442** Tim Faasen, **446** Tim Faasen, **447** Bernhard Jacobi, **448** Bernhard Jacobi, **449** Josef Dvorak (Tsjechië), **450** Bernhard Jacobi, **453** Pieter van Breugel (Frankrijk)

Overzicht per fotograaf/tekenaar

In onderstaand overzicht wordt per fotograaf of tekenaar naar de illustraties verwezen met het hoofdstuknummer en het figuurnummer, gescheiden door een punt. De verwijzingen naar de foto's in hoofdstuk 18 (soortbesprekingen) bestaan echter uit het hoofdstuknummer met het paginacijfer, gescheiden door een streepje, eventueel gevolgd door een nadere positieaanduiding op de pagina.

Foto's

Kees van Achterberg 14.16; **Dick Belgers** 18-303 (links); **Herman Berkhoudt** 3.11, 6.7, 8.5, 8.7, 18-194, 18-240 (onder), 18-252 (onder), 18-299 (5), 18-345, 18-370, 18-398, 18-431; **Cees Beunders** 18-299 (4); **Pieter van Breugel** 3.13, 3.14, 7.2, 7.6, 8.9, 8.10, 9.12, 12.6, 13.5, 14.1, 14.4, 14.5, 14.6, 14.7, 14.8, 14.9, 14.10, 14.11, 18-213, 18-240 (boven), 18-240 (midden) 18-248, 18-278, 18-279, 18-318 (onder), 18-416 (rechts), 18-453; **Piet C. Brouwer** 4.13, 4.14; **Ad Brouwers** 18-252 (linksboven), 18-252 (rechtsboven), 18-318 (boven), 18-418; **Lucien Calle** 14.12, 14.14; **Marilda Cortopassi Laurino** 2.6; **Martha Courbois** 14.15; **Jelle Devalez** 17.5, 18-387; **Josef Dvorak** 18-449; **Tim Faasen** 8.13, 9.5, 9.7, 12.3, 18-190, 18-203, 18-206, 18-216, 18-218, 18-223, 18-224, 18-227, 18-237, 18-239 (rechts), 18-242, 18-249, 18-257, 18-261 (links), 18-261 (midden), 18-261 (rechts), 18-263, 18-264 (rechts), 18-273, 18-277, 18-281, 18-285, 18-293 (links), 18-293 (rechts), 18-300, 18-303 (rechts), 18-305, 18-308, 18-309, 18-313, 18-314, 18-316, 18-330, 18-336, 18-343, 18-346, 18-347, 18-350, 18-361, 18-367, 18-368, 18-371, 18-382, 18-386, 18-392, 18-404, 18-408, 18-410, 18-435, 18-439, 18-442, 18-446; **Andrej Gogala** 18-429; **Leon Gütz** 13.3; **Ben Hamers** 18-326, 18-385; **Bernhard Jacobi** 18-302, 18-447, 18-448, 18-450; **Maarten Jacobs** 18-198, 18-205, 18-299 (3), 18-307, 18-405, 18-409, 18-419, 18-427 (boven); **Roy Kleukers** 6.2, 8.6, 18-262; **Jochem Kühnen** 3.15, 3.18, 18-195; **Manja Kwak** 4.1, 4.3, 4.4, 4.5, 4.6, 4.7, 4.8, 4.9, 4.11, 4.12; **Giel van der Linden** 14.3; **Anne Jan Loonstra** 3.1, 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6, 3.7, 3.8, 3.9, 3.10, 3.12, 3.16, 3.17, 3.19, 3.20, 3.21, 4.15, 7.3, 7.4, 7.5, 7.7, 8.8, 8.11a, 8.11b, 9.4, 9.8, 9.9, 9.10, 9.11, 12.4, 13.1, 14.13, 15.11, 18-199, 18-221, 18-226, 18-235, 18-264 (links), 18-290, 18-299 (2), 18-384, 18-391, 18-426, 18-427 (onder), 18-427 (middenonder), 18-427 (middenboven); **Sean McCann** 17.2; **Denis Michez** 17.7; **Priska van Neer** 13.6, 13.7; **Aart Noordam** 18-414 (boven), 18-414 (midden), 18-414 (onder); **Theo Peeters** 13.4; **Ivo Raemakers** 12.5, 18-204, 18-239 (links); **Menno Reemer** 9.3, 12.1, 12.2, 14.2; **Huib de Rooij** 13.8; **Mervyn Roos** 4.2, 7.1, 8.3, 18-266, 18-274, 18-275; **Chantal de Schepper** 18-260 (rechts); **Ilse T. Sibrandi** 9.13; **John T. Smit** 17.1; **Jap Smits** 6.1, 9.6; **P.C. Spangenburg** 8.12; **Nicolas J. Vereecken** 6.4, 6.5, 17.3, 17.4, 18-289 (links), 18-289 (rechts), 18-320 (onder), 18-320 (linksboven), 18-320 (middenboven), 18-320 (rechtsboven); **Jaco Visser** 8.2; **Albert de Wilde** 6.3, 6.9, 6.12, 6.13, 6.15, 8.1, 8.4, 8.14, 18-207, 18-228, 18-287, 18-375, 18-379, 18-400, 18-416 (links), 18-438, 18-440

Tekeningen

Kees van Achterberg (**Naturalis Biodiversity Center**) 15.12, alle tekeningen in de generatabel van hoofdstuk 16; **Bas Blankevoort** (**Naturalis Biodiversity Center**) 18-304, 18-317; **Erik-Jan Bosch** (**Naturalis Biodiversity Center**) 18-342, 18-430; **Anne Jan Loonstra** 18-299 (1); **Inge van Noortwijk** (**Naturalis Biodiversity Center**) tekening op omslag, 3.tabel 2, 6.8, 6.10, 6.11, 15.1, 15.2, 15.3, 15.4, 15.5, 15.6, 15.7, 15.8, 15.9, 15.10, 15.13, 15.14, 15.15, 15.16, 15.17, 15.20, 16.6, 18-189, 18-212, 18-243, 18-260 (links), 18-283, 18-325, 18-369, 18-373, 18-389; **Jeroen de Rond** 16.1, 16.2, 16.3, 16.4, 16.5

INDEX

Deze index bevat wetenschappelijke en Nederlandse namen van de in dit boek genoemde bijen, overige dieren en planten. Wetenschappelijke soortnamen zijn zowel onder de genusnaam als onder het soortsdeel van de naam te vinden. Bij de wetenschappelijke namen van planten wordt voor de paginavermeldingen verwezen naar de Nederlandse naam in de index. Bij de namen van de Nederlandse bijen verwijzen grote vetgedrukte paginacijfers naar de betreffende soortbespreking.

This index lists both scientific and vernacular (Dutch) names of bees, other animals and plants. Scientific species names can be found both under the generic and specific part of their names. Under the scientific names of plants reference is made to the Dutch names in the index for the page numbers. Large, bold page numbers refer to the species accounts of the Dutch bees.

aalbes 262
aardaker 324
aardbei 120, 121, 125, 232
aarddistel 259
aardhommel 35, 36, 37, 38, 39, 51, 70, 75, 90, 99, 118, 119, 121, 124, 125, 128, 144, 251, 252, 253, 254, 258, 264, 265, **273**, 274, 275
Abrupta 186
acantha, Ceratina 276
acanthium, Onopordum (zie wegdistel)
acasta, Melittobia 77, 78, 282, 373, 376, 377, 379, 417, 418, 420, 423
acaulon, Cirsium (zie aarddistel)
Acer (zie esdoorn)
Acer campestre (zie Spaanse aak)
acerola 118
acetosella, Rumex (zie schapenzuring)
Achillea (zie duizendblad)
Achillea millefolium (zie gewoon duizendblad)
Achroia grisella 83
Achroia 83
Aconitum napellus (zie blauwe monnikskap)
acre, Sedum (zie muurpeper)
acris, Ranunculus (zie scherpe boterbloem)
Actinidia arguta (zie kiwi)
adani, Centris 25
adunca, Hoplitis 78, 91, **319**, 320, 321, 446
Aegopodium podagraria (zie zevenblad)
aeneus, Monodontomerus 78
aeratum, Lasioglossum 181, **343**, 356
Aesculus (zie paardenkastanje)
aestivalis, Anthophora **244**, 248, 325, 385
Aethina tumida 83, 125
Aethina 83, 87, 125
aethiops, Anthrax 423
affinis, Bombus 125
afra, Coelioxys 282, **283**, 379, 381
Afrikaanse honingbij 57, 74
Agandrena 184
agilissima, Andrena 23, 47, 92, **190**, 191, 398, 402, 441
Ajuga (zie zenegroen)
Ajuga reptans (zie kruipend zenegroen)
akelei 36, 253
akkerdistel 41, 95, 189, 196, 234, 265, 269, 295, 330, 332, 335, 364, 421
akkerhommel 37, 40, 42, 75, 90, 119, 121, 251, 252, 254, 256, 257, 261, 265, **267**, 268, 270
akkerhoornbloem 216
akkerklokje 201
akkerkool 280
akkerleeuwenbek 453
akkermelkdistel 226, 293, 380
akkermunt 272
akkerwinde 435
alata, Coelioxys 246, **284**, 380
alba, Melilotus (zie witte honingklaver)
alba, Reseda (zie witte reseda)
alba, Salix (zie schietwilg)
alba, Sinapis (zie witte mosterd)
albifrons albifrons, Melecta 384
albifrons albovaria, Melecta 384
albifrons nigra, Melecta 384
albifrons, Melecta 24, 70, 99, 247, 248, **384**, 385
albilabris, Sphecodes 106, 290, 313, 316, 429, 430, **431**, 432
albipes, Lasioglossum 29, 51, **343**, 344, 438
albofasciata, Andrena 223
alboguttata, Nomada 69, 195, 237, 389, **390**, 391, 392, 393, 439
album, Lamium (zie witte dovenetel)
albus, Symphoricarpos (zie sneeuwbes)
Alcea rosea (zie stokroos)
Alcidamea 182, 319
alectorolophus, Rhinanthus (zie harige ratelaar)
alfkenella, Andrena 189, **192**
algirus trispinosus, Rophites 428
Alisma plantago-aquatica (zie grote waterweegbree)
alkalibij 117
Alliaria petiolata (zie look-zonder-look)
Allium (zie look)
Allium cepa (zie ui)
Allium oleraceum (zie moeslook)
Allium porrum (zie prei)
Allium schoenoprasum (zie bieslook)
Allium sphaerocephalon (zie kogellook)
Allium ursinum (zie daslook)
Allium vineale (zie kraailook)
Allocoelioxys 183, 282
Allodapini 28, 175
Alocandreninae 176
alpicola, Megachile 30, 287, **374**
Alpinobombus 68
alpinus, Epeolus 98, 115, 295, **305**
altercator, Dasypoda 297
Althaea officinalis (zie heemst)
alvearius, Trichodes 74, 82, 279, 282
amandel 118, 125
Amaurobius fenestralis 248
Amegilla chlorocyanea 118
Amegilla dawsoni 25
Amegilla 25, 118, 158, 449
Ammobates carinatus 188
Ammobates punctatus 106, 172, **188**, 244, 245
Ammobates 67, 68, 69, 106, 153, 156, 172, 183, 188, 244, 245
Ammobatini 183, 188
Ammobatoides 69
Ammomyia grisea 425, 428, 429
amoeben 73
amplexicaula, Lamium (zie hoenderbeet)
Ampulicidae 85
Anacamptis israelitica (zie Israëlitische orchis)
Anacamptis morio (zie harlekijn)
anagyroides, Laburnum (zie goudenregen)
analis, Chrysis 243
analis, Megachile 93, 97, 99, 285, **374**, 375, 376
analis, Stenoria 82, 289, 294
Anchusa officinalis (zie gewone ossentong)
Ancyla 188
andoorn 91, 94, 134, 241, 246, 270, 272, 418
andoornbij 28, 91, 134, 243, 244, **246**, 284, 285, 288
Andrena 15, 16, 18, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 37, 40, 42, 43, 44, 47, 48, 69, 71, 74, 75, 76, 80, 81, 89, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 106, 111, 114, 115, 119, 121, 127, 129, 130, 131, 132, 138, 139, 140, 142, 143, 144, 145, 150, 151, 152, 153, 155, 156, 163, 164, 176, 180, 181, 182, 184, 187, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 288, 289, 296, 297, 385, 389, 390, 391, 392, 393, 395, 396, 397, 398, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 410, 411, 412, 425, 429, 430, 433, 434, 439, 441
Andrena agilissima 23, 47, 92, **190**, 191, 398, 402, 441
Andrena albofasciata 223
Andrena alfkenella 189, **192**
Andrena angustior 93, **192**, 208, 395
Andrena anthrisci 153, 181, 219
Andrena apicata 93, 189, **193**, 401
Andrena argentata 93, 97, **193**, 393, 433, 439, 441
Andrena barbilabris 28, 75, 89, 93, 97, 99, 127, 189, 190, **194**, 195, 391, 433, 439, 441
Andrena batava 193
Andrena bicolor 32, 34, 99, 114, **195**, 229, 395, 439
Andrena bimaculata 25, 27, 28, 93, **195**, 196, 288, 398

Andrena bluethgeni 195, 196
Andrena bremensis 231
Andrena bucephala 181, 190
Andrena carantonica 23, 47, 48, 89, 121, 187, 190, **196**, 234, 235, 396, 402
Andrena chrysopyga **197**, 403, 411, 433
Andrena chrysosceles 95, 96, 99, 121, **198**, 222, 395
Andrena cineraria 35, 189, **198**, 235, 400, 401
Andrena clarkella 42, 132, 138, 189, **199**, 217, 401
Andrena coitana 92, 94, **200**, 405, 407
Andrena combinata 91, **200**, 203, 406
Andrena congruens 181, 190
Andrena curtula 227
Andrena curvungula **201**, 224, 398, 412
Andrena decipiens 181, 411, 441
Andrena denticulata 94, 111, **201**, 219, 407, 408
Andrena distinguenda 92, **202**
Andrena dorsata 81, 106, 200, **203**, 412
Andrena eximia 228
Andrena falsifica 92, 93, 189, **203**, 397
Andrena ferox 26, 47, 190, **204**, 205, 235, 396, 402, 404
Andrena flavipes 25, 69, 91, 94, 96, 99, 106, 114, 119, 121, 138, 197, **205**, 211, 398
Andrena florea 23, 42, 43, 57, 95, **206**
Andrena fucata 189, **206**, 403, 405
Andrena fulva 80, 89, 91, 93, 94, 98, 99, 153, 181, 189, 192, **207**, 208, 395, 396, 401, 405, 410
Andrena fulvago 91, 98, **208**, 396, 401
Andrena fulvata 181, 192, **208**, 395
Andrena fulvicornis 222
Andrena fulvida 93, 94, **209**, 405
Andrena fuscipes 18, 42, 93, 98, **209**, 407, 408
Andrena gelriae 189, **210**, 411
Andrena gravida 95, 197, 205, **211**, 393
Andrena haemorrhoa 23, 24, 89, 93, 94, 99, 106, 119, 121, **211**, 212, 403, 408
Andrena hattorfiana 18, 37, 42, 43, 44, 95, 97, 115, 129, **212**, 213, 392
Andrena helvola 91, 189, **213**, 403, 405
Andrena humilis 95, **214**, 396, 401, 439
Andrena intermedia 92, 93, 189, **214**, 411
Andrena labialis 28, 91, 92, 95, 99, **215**, 403, 411, 441
Andrena labiata 95, 96, 97, **216**, 229, 400
Andrena lapponica 23, 93, 94, 189, 193, **216**, 405
Andrena lathyri 95, 189, **217**, 412
Andrena marginata 43, 92, 106, **217**, 218, 392
Andrena minutula 99, 189, 192, **218**, 219, 232, 397
Andrena minutuloides 181, 189, **218**, 219, 397
Andrena mitis 189, 213, **219**
Andrena morawitzi 195, 196
Andrena nana 181
Andrena nanula 181, 190
Andrena nigriceps 93, 201, **219**, 231, 408
Andrena nigroaenea 25, 119, 145, **220**, 221, 395, 396, 398, 400, 402, 412, 441
Andrena nitida forma baltica 221
Andrena nitida 74, 80, 89, 99, **221**, 222, 233, 396, 400, 402, 412
Andrena nitidiuscula 198, **222**, 395
Andrena niveata 95, 189, **222**, 223
Andrena nycthemera 181, 190
Andrena ovatula 93, 106, 189, 210, **223**, 406, 411, 412
Andrena pandellei europaea 224
Andrena pandellei pandellei 224
Andrena pandellei 91, 201, **224**, 411
Andrena pilipes 92, 94, 95, **225**, 398, 402
Andrena polita 28, 91, 92, **225**, 406
Andrena praecox 189, 193, **226**, 396
Andrena propinqua 203
Andrena proxima 43, 95, 106, **226**, 227, 393
Andrena pusilla 189, **227**
Andrena ratisbonensis 411
Andrena rosae 95, 115, **228**, 402
Andrena ruficrus 98, 195, **229**, 404
Andrena schencki **229**, 400, 411
Andrena semilaevis 189, **230**, 397
Andrena similis 189, **230**, 398, 411
Andrena simillima **231**, 408
Andrena spinigera 196, 234
Andrena spreta 227
Andrena stragulata 228
Andrena strohmella 91, 189, **231**
Andrena subopaca 90, 99, 189, 218, **232**, 397
Andrena synadelpha 95, 189, **232**, 233, 405
Andrena tarsata 92, 93, **233**, 405, 407
Andrena thoracica 221, **233**, 398, 400
Andrena tibialis 195, **234**, 398, 400
Andrena trimmerana 196, **234**, 402
Andrena tscheki 181, 190
Andrena vaga 23, 25, 42, 48, 74, 80, 91, 93, 153, 198, **235**, 401, 434
Andrena varians 189, 213, 232, **236**, 405
Andrena ventralis 25, **236**, 237, 391, 439
Andrena viridescens **237**
Andrena wilkella 97, 189, **238**, 411, 439, 441
Andrenidae 26, 69, 73, 74, 81, 87, 156, 176, 179, 189, 430
Andreninae 176, 189
Andrenini 184
Andricus 330, 331
Angelica (zie engelwortel)
Angelica archangelica (zie grote engelwortel)
Angelica sylvestris (zie gewone engelwortel)
angelloze bijen 14, 17, 23, 24, 26, 27, 57, 61, 67, 74, 86, 117, 123, 143, 175, 178, 179
anglica, Genista (zie stekelbrem)
angustatus, Hylaeus 181, **327**
angustifolia, Galeopsis (zie smalle raai)
angustifolium, Chamerion (zie wilgenroosje)
angustifolius, Lupinus (zie blauwe lupine)
angustifolius, Rhinanthus (zie grote ratelaar)
angustior, Andrena 93, **192**, 208, 395
angustula, Chrysis 319
anjerachtigen 192, 224
annua, Stachys (zie zomerandoorn)
annularis, Hylaeus 180, **327**
annulata, Apis 14
annulatus, Hylaeus 181, **328**
annuum, Capsicum (zie paprika)
anserina, Potentilla (zie zilverschoon)
Anthemis tinctoria (zie gele kamille)
Antherophagus canescens 84
Antherophagus nigricornis 84
Antherophagus pallens 84
Antherophagus 84, 86, 87, 254
Anthidiellum 28, 153, 156, 166, 183, 238, 239, 240, 447
Anthidiellum strigatum 28, 132, 166, 238, **239**, 447
Anthidiini 176, 183
Anthidium 15, 16, 23, 24, 28, 43, 47, 69, 76, 77, 98, 99, 119, 129, 132, 133, 153, 167, 181, 183, 239, 240, 241, 242, 325, 429, 443, 444, 446, 450, 451
Anthidium manicatum 23, 24, 43, 99, 119, 133, **240**, 241, 242, 446
Anthidium oblongatum 240, **241**
Anthidium punctatum 98, **242**, 325
Anthirrinum (zie leeuwenbek)
Anthocopa 182, 319, 422
anthocopoides, Hoplitis 24, 28, 67, 68, 77, 319, **321**, 446
Anthomyiidae 79, 80, 81, 86, 191, 197, 208, 222, 236, 425, 428, 429
Anthophila 85, 86, 179, 180
Anthophora 22, 25, 26, 27, 28, 29, 32, 34, 40, 47, 69, 79, 81, 82, 91, 93, 99, 106, 118, 127, 134, 141, 144, 145, 153, 158, 181, 184, 189, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 283, 284, 285, 288, 325, 383, 384, 385, 449, 450
Anthophora aestivalis **244**, 248, 325, 385
Anthophora bimaculata 93, 106, 189, **245**
Anthophora borealis **245**, 248, 288, 450
Anthophora edwardsii 384
Anthophora fulvitarsis 181, 288
Anthophora furcata 28, 91, 134, 243, 244, **246**, 284, 285, 288
Anthophora plagiata 28, 244, **246**, 247, 248, 285, 288, 385, 450
Anthophora plumipes 22, 26, 27, 28, 29, 32, 34, 70, 81, 82, 99, 127, 144, 145, 243, 244, **247**, 248, 288, 384, 385
Anthophora quadrimaculata 28, 91, 245, **248**, 285, 288, 449, 450
Anthophora retusa 91, 244, 247, **248**, 249, 385
Anthophorini 16, 184
Anthrax aethiops 423
Anthrax anthrax 76, 249, 417, 419
Anthrax plato 283
anthrax, Anthrax 76, 249, 417, 419
anthrisci, Andrena 153, 181, 219
Anthriscus sylvestris (zie fluitenkruid)
Anthyllis vulneraria (zie wondklaver)
Aphomia sociella 83, 126, 254
Aphomia 83, 126, 254

Apiaceae (zie schermbloemen)
apiarius, Trichodes 82, 373
apicata, Andrena 93, 189, **193**, 401
Apicomplexa 73
Apicystis bombi 254
apifera, Ophrys (zie bijenorchis)
Apiformes 179
Apinae 56, 175
Apini 56, 57, 67, 175, 178, 184
Apis annulata 14
Apis centuncularis 14
Apis cerana 56, 65, 66, 117, 122
Apis dorsata 56
Apis hortorum 14
Apis hypnorum 14
Apis longicornis 14
Apis mellifera capensis 67, 83
Apis mellifera scutellata 57, 74
Apis mellifera 13, 14, 16, 17, 23, 28, 32, 34, 35, 36, 37, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 49, 51, 52, 55, 56, 57, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 74, 77, 83, 103, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 140, 142, 143, 144, 145, 146, 157, 177, 180, 215, **249**, 267, 274, 289, 419
Apis mellifica 14
Apis muscorum 14
Apis terrestris 14
Apocrita 139, 145, 178, 179, 180
Apoidea 85, 88, 179
appel 117, 118, 119, 120, 121, 125, 197, 205, 221, 271, 274, 453
apum, Pteromalus 423
aquatica, Mentha (zie watermunt)
aquatica, Oenanthe (zie watertorkruid)
Aquilegia (zie akelei)
archangelica, Angelica (zie grote engelwortel)
arcticus, Bombus 68
Arctium (zie klit)
Arctium lappa (zie grote klit)
arenarius, Coelopencyrtus 79
argentata, Andrena 93, 97, **193**, 393, 433, 439, 441
argentata, Dasypoda 39, 44, 181
argentata, Nomada 106, 218, 389, **391**
arguta, Actinidia (zie kiwi)
Arianta arbustorum 415
Aritranis confecor 324
Aritranis explorator 377
Aritranis fugitivus 377
Aritranis signatorius 324
Aritranis 278, 324, 377
armata, Nomada 213, 389, **392**
Arrhenatherum elatius (zie glanshaver)
Artemisia vulgaris (zie bijvoet)
Aruncus dioicus (zie geitenbaard)
Arundo donax (zie pijlriet)
arvense, Cerastium (zie akkerhoornbloem)
arvense, Cirsium (zie akkerdistel)
arvense, Melampyrum (zie wilde weit)
arvense, Trifolium (zie hazenpootje)
arvensis, Convolvulus (zie akkerwinde)
arvensis, Knautia (zie beemdkroon)
arvensis, Mentha (zie akkermunt)
arvensis, Sinapis (zie herik)
arvensis, Sonchus (zie akkermelkdistel)
arvensis, Spergula (zie gewone spurrie)
arvensis, Veronica (zie veldereprijs)
asbij 35, 189, **198**, 235, 400, 401
Asclepiadaceae (zie zijdeplanten)
Asparagus officinalis (zie asperge)
asperge 364
assectator, Gasteruption 330, 331
Astata 162
Aster tripolium (zie zulte)
Asteraceae (zie composieten)
asterfijnstraal 91
atra, Thecophora 352
aubergine 118, 125, 126, 274
aucuparia, Sorbus (zie wilde lijsterbes)
Augochloropsis 48
augurk, komkommer 121, 274
aurolimbata, Coelioxys 279, **284**, 285
aurulenta, Osmia 30, 76, 91, 97, 98, **413**, 414, 423
australis, Phragmites (zie riet)
austriaca, Chrysura 247, 320, 321, 422
austriacum chrysanthum, Sisymbrium (zie Maasraket)
autumnalis, Leontodon (zie vertakte leeuwentand)
aveyronensis, Ophrys 42
Aveyronorchis 42
avium, Prunus (zie zoete kers)
Aziatische honingbij 56, 65, 66, 117, 122
Aziatische hoornaar 74
baccata, Nomada 194, 389, 390, 391, **392**

Bacillus thuringiensis 126
Ballota nigra (zie stinkende ballote)
balteatus, Episyrphus 38
banksianus, Panurgus 95, 98, 410, **425**, 426, 427
Barbadoskers (zie acerola)
barbarakruid 211
Barbarea (zie barbarakruid)
barbatus, Dianthus (zie duizendschoon)
barbilabris, Andrena 28, 75, 89, 93, 97, 99, 127, 189, 190, **194**, 195, 391, 433, 439, 441
barbutellus, Bombus 254, **255**, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276
basterdwederik 211, 218, 246, 297, 434
batava, Andrena 193
batava, Nomada 186
beemdkroon 18, 37, 40, 42, 43, 81, 95, 111, 212, 213, 255, 257, 258, 270, 271, 272, 297, 303, 325, 377, 378, 392, 434, 435, 443, 450
beemdzandbij 181, 192, **208**, 395
behaarde bijenwolf 74, 82, 279, 282
behangersbijen 15, 18, 24, 27, 28, 30, 32, 37, 47, 69, 70, 75, 76, 78, 84, 90, 91, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 106, 114, 117, 119, 128, 129, 130, 132, 138, 139, 141, 144, 150, 153, 165, 167, 169, 176, 179, 180, 181, 183, 278, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 319, 324, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 413, 446
beklierde kogeldistel 377
Bellevalia (zie druifjes)
Bellis perennis (zie madeliefje)
bellosus, Hoplocryptus 77
berentyensis, Macrogalea 68
bergandoorn 43
bergbehangersbij 30, 287, **374**
bergbosgroefbij 181, **365**
berijpte geurgroefbij 29, 51, **343**, 344, 438
berk 94, 210, 221, 269, 333, 347, 360, 375, 376, 379, 380, 381, 383, 452
Berteroa incana (zie grijskruid)
betonie 258, 268, 429
Betula (zie berk)
Betula pendula (zie ruwe berk)
betulus, Carpinus (zie haagbeuk)
Biastes emarginatus 250, 428, 429
Biastes truncatus 173, 249, **250**, 300, 301, 302
Biastes 67, 68, 69, 150, 153, 156, 173, 183, 249, 250, 300, 301, 302, 428, 429
Biastini 183, 249
Biastoides 249
bicolor, Andrena 32, 34, 99, 114, **195**, 229, 395, 439
bicolor, Osmia 413, **414**, 415
bicornis, Osmia 21, 23, 24, 25, 27, 28, 67, 68, 76, 77, 78, 80, 82, 84, 90, 99, 118, 119, 127, 134, 180, 413, 414, **415**, 416, 417, 419, 446
Bidens frondosa (zie zwart tandzaad)
biennis, Crepis (zie groot streepzaad)
biennis, Oenothera (zie middelste teunisbloem)
bieslook 264
bifasciata, Nomada 211, 389, **393**, 397
bifasciatus, Hylaeus 181
bifolia, Scilla (zie vroege sterhyacint)
biggenkruid 298, 318, 344, 347, 351, 362, 366, 425, 426, 428
biggenkruidgroefbij 34, 94, **366**, 394, 432, 440
bijenkastkever 83, 87, 125
bijenluis 73, 83, 84, 86, 87
bijenorchis 40
bijenwolf 65, 73, 74, 79, 82, 86, 282, 373
bijvoet 112, 322, 324, 331, 332
bimaculata, Andrena 25, 27, 28, 93, **195**, 196, 288, 398
bimaculata, Anthophora 93, 106, 189, **245**
bitterkruid 91, 226, 298, 325, 420, 421, 423
bitterzoet 39, 41
blaaskopvlieg 74, 75, 86, 191, 197, 250, 254, 310, 313, 315, 352, 354, 377, 383
blaassilene 271
blauw glidkruid 276
blauw kattenkruid 256, 267
blauwe bosbes 94, 214, 256, 258, 262, 263, 265, 267, 269, 271, 273, 347, 362, 422, 424
blauwe ertsbij 32, 33, 34, 78, 91, 158, 276, **277**

blauwe knoop 40, 43, 92, 218, 263, 264, 271
blauwe lupine 376
blauwe metselbij 30, 119, 413, **418**, 419, 421, 445
blauwe monnikskap 271
blauwe oliekever 81, 197, 247
blauwe zandbij 23, 47, 92, **190**, 191, 398, 402, 441
blauwe zeedistel 262, 264
blauweregen 453
blauwmaanzaad 120
blauwzwarte houtbij 18, 33, 35, 324, **452**, 453
blazenstruik 453
bleekvlekwespbij 69, 195, 237, 389, **390**, 391, 392, 393, 439
bloedbijen 15, 25, 30, 32, 67, 69, 70, 71, 74, 99, 101, 106, 149, 150, 152, 153, 155, 162, 177, 181, 185, 190, 191, 194, 195, 197, 210, 214, 216, 221, 236, 238, 290, 301, 302, 310, 311, 312, 313, 314, 316, 317, 343, 344, 345, 347, 349, 350, 351, 352, 354, 356, 357, 359, 360, 361, 362, 365, 366, 368, 388, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443
bloemvlieg 79, 80, 81, 86, 191, 197, 208, 222, 236, 425, 428, 429
blokhoofdgroefbij 29, 71, 310, **312**, 412, 433, 434, 442
bluethgeni, Andrena 195, 196
boarmiae, Dibrachys 79
bochelvlieg 74, 84, 87, 250, 254
boemerangmaskerbij 91, 326, 327, **331**
boerenkers 232
boerenwormkruid 42, 44, 94, 95, 202, 205, 220, 291, 292, 296, 312, 314, 318, 319, 332, 335, 336, 352
bohemicus, Bombus 254, **256**, 258, 265, 274, 275
boloog 252, **257**
bombi, Apicystis 254
bombi, Crithidia 125, 126, 254
bombi, Nosema 125, 126, 254
bombi, Sphaerularia 254
Bombias 184
Bombini 57, 175, 184
Bombus 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 30, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 50, 51, 52, 57, 60, 61, 67, 68, 69, 70, 71, 74, 75, 76, 77, 78, 83, 84, 86, 87, 90, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 105, 110, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 124, 125, 126, 128, 129, 130, 131, 143, 144, 150, 153, 154, 155, 158, 177, 180, 181, 182, 184, 188, 243, 244, 246, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 451
Bombus affinis 125
Bombus arcticus 68
Bombus barbutellus 254, **255**, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276
Bombus bohemicus 254, **256**, 258, 265, 274, 275
Bombus campestris 254, 255, **256**, 257, 259, 261, 266, 268, 269, 271
Bombus confusus 252, **257**
Bombus cryptarum 251, 256, **258**, 264, 273
Bombus cullumanus 98, 153, 155, **258**
Bombus distinguendus 96, 256, **259**, 271
Bombus ephippiatus 125
Bombus flavidus 263
Bombus hortorum 30, 42, 75, 119, 251, 254, 255, 256, **260**, 262, 269, 271
Bombus humilis 75, 93, 97, 252, 254, 257, **261**, 265
Bombus hypnorum 23, 75, 99, 114, 128, 153, 251, 252, 254, 256, **261**, 262, 267
Bombus ignitus 124, 125
Bombus impatiens 124, 125
Bombus inexpectatus 68
Bombus jonellus 30, 92, 94, 98, 254, 260, **262**, 263, 267, 273
Bombus lapidarius 32, 34, 40, 75, 90, 119, 121, 246, 251, 252, 254, 257, 258, **263**, 264, 268, 269, 270, 271
Bombus lucorum 75, 90, 119, 121, 124, 125, 251, 252, 254, 256, 258, **264**, 265, 273
Bombus magnus 251, 256, 258, 264, **265**, 273
Bombus muscorum 14, 35, 95, 96, 115, 252, 257, **265**, 266, 267
Bombus norvegicus 254, 262, **266**, 272
Bombus occidentalis 124, 125
Bombus pascuorum 37, 40, 42, 75, 90, 119, 121, 251, 252, 254, 256, 257, 261, 265, **267**, 268, 270
Bombus pomorum 254, 257, 258, **268**
Bombus pratorum 30, 36, 75, 90, 93, 94, 119, 251, 252, 254, 257, 258, 262, 265, **268**, 271, 273
Bombus pullatus 23
Bombus quadricolor 181, 271
Bombus ruderarius 14, 24, 75, 97, 252, 257, 258, 263, **269**, 271
Bombus ruderatus 96, 251, 254, 256, 260, **269**
Bombus rupestris 254, 264, 268, **270**, 272
Bombus sichelii 270
Bombus soroeensis 75, 98, 265, 268, **271**
Bombus subterraneus 24, 252, **271**, 272
Bombus sylvarum 40, 251, 254, 258, 270, **272**, 275
Bombus sylvestris 75, 105, 254, 263, 266, 269, **272**
Bombus terrestris dalmatinus 124
Bombus terrestris 35, 36, 37, 38, 39, 51, 70, 75, 90, 99, 118, 119, 121, 124, 125, 128, 144, 251, 252, 253, 254, 258, 264, 265, **273**, 274, 275
Bombus terricola 125
Bombus vestalis 70, 254, 256, **274**
Bombus veteranus 95, 96, 254, 259, 272, **275**, 276
Bombus vosnesenskii 43
bombylans, Volucella 84, 254
Bombyliidae 48, 76, 117, 187, 190, 197, 205, 208, 212, 236, 244, 249, 283, 291, 297, 318, 319, 373, 384, 413, 417, 419, 423
Bombylius major 48, 76, 187, 197, 205, 208, 212, 236
Bombylius minor 291, 297
Bombylius posticus 76
Bombylius vulpinus 76
Bombylius 48, 76, 187, 197, 205, 208, 212, 236, 291, 297
bonte krokus 453
bonte viltbij 161, **302**, 303, 370, 371
bonte wespbij 211, 389, **393**, 397
boomhommel 23, 75, 99, 114, 128, 153, 251, 252, 254, 256, **261**, 262, 267
boomkoekoekshommel 254, 262, **266**, 272
boommetselbij **421**, 424, 446
Boraginaceae (zie ruwbladigen)
Borago (zie komkommerkruid)
borealis, Anthophora **245**, 248, 288, 450
borstelgroefbij 28, **356**, 357, 399, 409, 432, 434, 438, 439, 440
borstelwespbij 95, 197, 216, 230, 389, **410**, 411
bosaardbei 415, 434, 435
bosandoorn 246, 267
bosbesbij 23, 93, 94, 189, 193, **216**, 405
bosbloedbij 69, 194, 195, 197, 312, 317, 349, 351, 361, 431, **432**, 433
bosgroefbij 29, 34, 94, **346**, 365, 433, 434, 435
boshommel 40, 251, 254, 258, 270, **272**, 275
boslathyrus 91, 324
bosmetselbij 94, 132, 413, 422, **423**
bosrank 95
bossalie 453
bosvergeet-mij-nietje 40
boswespbij 209, 389, **405**
boswilg 193, 200, 229, 232, 272, 404
boszandbij 92, 94, **200**, 405, 407
boterbloem 92, 192, 198, 209, 216, 221, 226, 235, 281, 325, 357, 364
braam 25, 41, 44, 94, 112, 113, 119, 132, 133, 189, 193, 196, 200, 203, 209, 211, 215, 216, 218, 221, 229, 230, 232, 234, 235, 241, 259, 266, 267, 273, 274, 277, 284, 295, 318, 322, 324, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 344, 362
Brachicoma devia 75, 254, 266
Brachicoma 75, 76, 254, 266
Braconidae 74, 87
brakwesp 74, 87
brandnetel 112
Brassica (zie kool)
Brassica campestris (zie raapzaad)
Brassica napus (zie koolzaad)
Brassicaceae (zie kruisbloemen)
Braula coeca 73, 83, 84, 86, 87
Braula 83
Braulidae 83, 86, 87
Braunsapis 31
braunsiana, Nomada 181, 201, 224
brede dwergbloedbij 356, 359, 360, 361, 366, **432**, 433
brede ereprijs 237, 280
breed klokje 300, 386
breedbanddwergzandbij 189, **227**

breedbandgroefbij 29, 47, 48, 67, 68, 95, 312, **314**, 315
breedbuikgroefbij **350**, 361, 440
breedkaakgroefbij 29, 91, 347, **349**, 433
breedrandzandbij 95, 189, **232**, 233, 405
brem 37, 93, 224, 231, 253, 262, 274, 360, 364
bremensis, Andrena 231
bremraapachtigen 253, 295
bremzandbij 93, 106, 189, 210, **223**, 406, 411, 412
brevicorne, Lasioglossum 93, **344**, 437, 438, 440
brevicornis, Hylaeus 77, 326, **328**, 334, 340
brevicornis, Osmia 181, 446
brevis, Coelioxys 323
brevis, Megachile 130, 283, 372, 373
breviuscula, Stelis 282, 318, 319, 322, 443, **444**
brilmaskerbij 94, 180, 186, 327, **332**
bronswesp 77, 78, 79, 244, 247, 248, 254, 276, 282, 318, 319, 320, 373, 376, 377, 379, 383, 413, 417, 418, 420, 423
bruidsbloem 219
bruine rouwbij 24, 70, 99, 247, 248, **384**, 385
bruine slobkousbij 42, 303, 370, **371**
bruinsprietwespbij 389, **399**, 428
Bryonia dioica (zie heggenrank)
buccata, Myopa 197
bucephala, Andrena 181, 190
buchneri, Locustacarus 125, 126
Buddleja davidii (zie vlinderstruik)
bulbosus, Ranunculus (zie knolboterbloem)
burmensis, Melittosphex 179
Buxus sempervirens (zie buxus)
buxus 235
byssina, Trachusa 28, 167, **450**
byzantina, Stachys (zie ezelsoor)

Cacoxenus indagator 80, 413, 417, 419, 420
Cacoxenus 80, 413, 417, 419, 420
caerulans, Sphingonotus 75
caerulea, Molinia (zie pijpenstrootje)
caerulescens, Osmia 30, 119, 413, **418**, 419, 421, 445
caesius, Rubus (zie dauwbraam)
Cakile maritima (zie zeeraket)
calcaratus, Panurgus 47, 91, 95, 395, 399, 425, **427**, 428
calceatum, Lasioglossum 29, 50, 90, 99, 119, 343, 344, **345**, 347, 438
calceolus, Cypripedium (zie vrouwenschoentje)
callidii, Coelopencyrtus 79
Calliphoridae 77
Callomelittinae 177
callosa, Ceratina 78
Calluna vulgaris (zie struikhei)
Caltha palustris (zie dotterbloem)
Campanula (zie klokje)
Campanula latifolia (zie breed klokje)
Campanula patula (zie weideklokje)
Campanula rapunculoides (zie akkerklokje)
Campanula rapunculus (zie rapunzelklokje)
Campanula rotundifolia (zie grasklokje)
Campanula trachelium (zie ruig klokje)
Campanulaceae (zie klokjesachtigen)
campanularum, Chelostoma 99, **279**, 280, 445
campestre, Acer (zie Spaanse aak)
campestre, Eryngium (zie kruisdistel)
campestris, Bombus 254, 255, **256**, 257, 259, 261, 266, 268, 269, 271
campestris, Brassica (zie raapzaad)
Camptopoeum 425
canadensis, Solidago (zie Canadese guldenroede)
Canadese guldenroede 265, 330, 336
canescens, Antherophagus 84
canina, Viola (zie hondsviooltje)
cannabinum, Eupatorium (zie koninginnenkruid)
capillaris, Crepis (zie klein streepzaad)
caprea, Salix (zie boswilg)
Caprifoliaceae (zie kamperfoelieachtigen)
Capsicum annuum (zie paprika)
carantonica, Andrena 23, 47, 48, 89, 121, 187, 190, **196**, 234, 235, 396, 402
carbonarius, Ephialtes 282
Cardamine hirsuta (zie kleine veldkers)
Cardamine pratensis (zie pinksterbloem)
Carduoideae 319, 421
Carduus (zie distel)
Carduus crispus (zie kruldistel)
Carduus nutans (zie knikkende distel)
Carex (zie zegge)
carinatus, Ammobates 188
carota, Daucus (zie peen)
Caryophyllaceae (zie anjerachtigen)
Castanea (zie kastanje)
Castanea sativa (zie tamme kastanje)
castellana, Nomada 181
cathartica, Rhamnus (zie wegedoorn)
Centaurea (zie centaurie)
Centaurea cyanus (zie korenbloem)
Centaurea jacea (zie knoopkruid)
Centaurea scabiosa (zie grote centaurie)
centaurie 213, 313, 315, 316, 318, 352, 362
Centris adani 25
Centris 25, 118, 143, 283
centuncularis, Apis 14
centuncularis, Megachile 30, 90, 97, 119, 286, 287, 288, 372, 373, 374, **375**
cepa, Allium (zie ui)
Cepaea nemoralis 414, 415, 423
Cepaea 423
Cephalantera rubra (zie rood bosvogeltje)
cerambycina, Sennertia 453
cerana, Apis 56, 65, 66, 117, 122
Cerastium (zie hoornbloem)
Cerastium arvense (zie akkerhoornbloem)
Ceratina 16, 17, 28, 32, 33, 34, 37, 77, 78, 91, 132, 143, 145, 149, 153, 156, 158, 181, 183, 276, 277, 446
Ceratina acantha 276
Ceratina callosa 78
Ceratina cucurbitina 181, 446
Ceratina cyanea 32, 33, 34, 78, 91, 158, 276, **277**
Ceratina dallatorreana 276
Ceratina parvula 276
Ceratina velthuisi 17
Ceratinini 183, 276
Ceratocapnos claviculata (zie rankende helmbloem)
Cerceris rybyensis 74, 210
Cerceris 74, 210
Cerocoma schaefferi 81
Cerocoma 81
Chaerophyllum temulum (zie dolle kervel)
Chaetodactylus osmiae 413, 414, 417, 419
Chaetodactylus 279, 282, 413, 414, 417, 419
Chalcididae 79
Chalcidoidea 77, 78, 79, 244, 247, 248, 254, 276, 282, 318, 319, 320, 373, 376, 377, 379, 383, 413, 417, 418, 420, 423
Chalicodoma 24, 75, 97, 153, 169, 180, 183, 278, 285, 372
Chalicodoma ericetorum 24, 91, 95, 97, 114, 169, **278**, 285
Chalicodoma sicula 75
chalybii, Melittobia 376
chamaedrys, Veronica (zie gewone ereprijs)
Chamaespartium sagittale (zie pijlbrem)
Chamerion angustifolium (zie wilgenroosje)
Charitandrena 184
Chelostoma 15, 28, 30, 32, 33, 35, 40, 41, 42, 43, 47, 69, 77, 91, 92, 95, 99, 132, 153, 170, 172, 180, 182, 279, 280, 281, 282, 317, 318, 319, 443, 444, 445
Chelostoma campanularum 99, **279**, 280, 445
Chelostoma distinctum 279, **280**, 445
Chelostoma florisomne 30, 32, 33, 35, 92, **280**, 281, 282
Chelostoma fuliginosum 282, 445
Chelostoma maxillosum 281
Chelostoma nigricorne 282
Chelostoma rapunculi 41, 42, 43, 99, **282**, 318, 444, 445
Chlorandrena 184
Chlorion 85
chlorocyanea, Amegilla 118
chlorocyanea, Stelis 444
Chloropidae 25, 96, 322, 326, 330, 336, 377
Chrysandrena 184
chrysant 256
Chrysanthemum (zie chrysant)
Chrysididae 76, 77, 86, 150, 243, 244, 247, 282, 319, 320, 321, 324, 325, 378, 413, 414, 415, 417, 422, 423, 424, 425
Chrysidinae 76
Chrysidoidea 179
Chrysis analis 243
Chrysis angustula 319
Chrysis fasciata 324
Chrysis ignita 247, 282, 320, 321, 417
Chrysis mediata 77
Chrysis ruddii 77, 321, 324

chrysopyga, Andrena **197**, 403, 411, 433
chrysosceles, Andrena 95, 96, 99, 121, **198**, 222, 395
Chrysura austriaca 247, 320, 321, 422
Chrysura cuprea 77, 414, 415, 423
Chrysura hirsuta 325, 422, 425
Chrysura hybrida 324, 325, 424
Chrysura trimaculata 76, 77, 414, 415, 423
Chrysura 76, 77, 247, 320, 321, 324, 325, 413, 414, 415, 422, 423, 424, 425
cichorei 201, 298, 312, 315, 325, 386
Cichorium (zie cichorei)
Cichorium intybus (zie wilde cichorei)
Cicuta virosa (zie waterscheerling)
Cilissa 385
cineraria, Andrena 35, 189, **198**, 235, 400, 401
cinerea, Leucophora 80, 236
cinerea, Salix (zie grauwe wilg)
cinereum, Zodion 75, 191, 310, 313
circumcincta, Megachile 28, 91, 285, 286, 287, 288, **376**
Cirsium (zie vederdistel)
Cirsium acaulon (zie aarddistel)
Cirsium arvense (zie akkerdistel)
Cirsium oleraceum (zie moesdistel)
Cirsium palustre (zie kale jonker)
Cirsium vulgare (zie speerdistel)
clarkella, Andrena 42, 132, 138, 189, **199**, 217, 401
clavicornis, Melitturga 432
clavicornis, Sapyga 244, 279, 282, 418, 421
claviculata, Ceratocapnos (zie rankende helmbloem)
claviventris, Hoplitis 94, 279, 319, **321**, 322, 445
Clematis vitalba (zie bosrank)
Cleptotrigona 67
Cleridae 79, 82, 279, 318, 319, 373, 413
Clisodon 243
clypearis, Hylaeus **329**
Cnemidandrena 184
coeca, Braula 73, 83, 84, 86, 87
coecutiens, Epeoloides 161, **302**, 303, 370, 371
Coelioxys 27, 67, 68, 69, 70, 71, 76, 91, 97, 98, 106, 132, 153, 164, 181, 183, 245, 246, 247, 248, 278, 279, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 322, 323, 324, 325, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 413, 444, 450, 451
Coelioxys afra 282, **283**, 379, 381
Coelioxys alata 246, **284**, 380
Coelioxys aurolimbata 279, **284**, 285
Coelioxys brevis 323
Coelioxys conica 246, 247, **285**, 375, 376, 383, 451
Coelioxys conoidea 98, 106, **285**, 378, 380
Coelioxys elongata **286**, 323, 376, 379, 380, 381, 383
Coelioxys funeraria 283
Coelioxys inermis 70, **286**, 287, 323, 374, 376, 377, 378, 379, 382
Coelioxys mandibularis 283, **287**, 322, 323, 324, 325, 376, 377, 379, 380, 382
Coelioxys obtusispina 378
Coelioxys octodentata 283
Coelioxys rufescens 245, 246, 247, 248, **287**, 288, 376, 379, 383
Coelioxys rufocaudata 283, 372
Coelopencyrtus arenarius 79
Coelopencyrtus callidii 79
Coelopencyrtus 79
coitana, Andrena 92, 94, **200**, 405, 407
Coleoptera 15, 75, 82, 84, 86, 133, 177, 179, 190, 248
Colletes 15, 16, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 32, 33, 42, 43, 45, 47, 67, 68, 69, 80, 81, 82, 91, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 106, 114, 115, 127, 143, 152, 153, 155, 156, 163, 177, 186, 193, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 304, 305, 306, 307, 326, 430, 431, 432, 434
Colletes cunicularius 22, 23, 25, 29, 91, 93, 94, 106, 193, 288, **289**, 290, 291, 431, 432, 434
Colletes daviesanus 25, 28, 42, 80, 94, 95, 99, 127, 288, **291**, 295, 296, 304, 307
Colletes floralis 305
Colletes fodiens hispanicus 291
Colletes fodiens kirgisicus 291
Colletes fodiens 94, 98, 288, **291**, 295, 296, 307
Colletes halophilus 25, 29, 33, 67, 68, 81, 98, 115, 153, 155, 288, 289, **292**, 293, 296, 305, 306, 307
Colletes hederae 28, 82, 97, 114, 288, 289, 292, **293**, 294, 296, 307
Colletes impunctatus 98, 115, 288, 289, **294**, 305
Colletes kincaidii 304
Colletes marginatus 288, **295**, 305, 307
Colletes similis 95, 288, 291, **295**, 307
Colletes succinctus 18, 19, 29, 42, 43, 67, 68, 80, 93, 97, 288, 289, 292, 293, **296**, 297, 305
Colletidae 26, 69, 73, 74, 80, 87, 156, 177, 179, 326
Colletinae 177
Colletini 186
columbaria, Scabiosa (zie duifkruid)
Colutea (zie blazenstruik)
Comarum palustre (zie wateraardbei)
combigroefbij 181, **347**, 363
combinata, Andrena 91, **200**, 203, 406
communis, Hylaeus 79, 90, 99, 119, 326, **329**, 330, 331
communis, Lapsana (zie akkerkool)
communis, Pyrus (zie peer)
comosa, Hippocrepis (zie paardenhoefklaver)
compactus, Epeolus 304
composieten 37, 38, 41, 42, 43, 44, 48, 79, 93, 94, 95, 98, 192, 194, 201, 202, 205, 208, 209, 214, 220, 224, 240, 245, 255, 256, 267, 271, 272, 274, 278, 291, 292, 293, 294, 296, 297, 298, 302, 310, 312, 313, 316, 317, 318, 319, 325, 342, 344, 345, 351, 352, 353, 354, 356, 362, 366, 368, 374, 377, 378, 380, 381, 382, 383, 392, 397, 413, 420, 421, 422, 423, 425, 426, 428, 432, 433, 434, 435, 436, 438, 439, 440, 441, 442
composietglansbij 299, 300, **301**, 302
compressus, Halictus 180, **310**, 311, 443
confecor, Aritranis 324
Confusibombus 184
confusus, Bombus 252, **257**
confusus, Halictus 74, 93, 119, **310**, 311, 316, 317
confusus, Hylaeus **330**, 332, 333
congruens, Andrena 181, 190
conica, Coelioxys 246, 247, **285**, 375, 376, 383, 451
Conicerinae 84
conjungens, Nomada 106, 227, 389, **393**
conoidea, Coelioxys 98, 106, **285**, 378, 380
Conopidae 74, 75, 86, 191, 197, 250, 254, 310, 313, 315, 352, 354, 377, 383
Conops flavipes 75
Conops quadrifasciatus 75
continentale, Lasioglossum 356
continentalis, Halictus 356
Convolvulaceae (zie windefamilie)
Convolvulus arvensis (zie akkerwinde)
Convolvulus sepium (zie haagwinde)
Conyza (zie asterfijnstraal)
Coreopsis (zie meisjesogen)
coriaceum, Hedychridium 378
corniculatus, Lotus (zie gewone rolklaver)
cornifrons, Osmia 117
Cornus mas (zie gele kornoelje)
cornuta, Osmia 67, 68, 78, 82, 84, 99, 118, **419**
cornutus, Hylaeus 114, 326, **331**
coronaria, Lychnis (zie prikneus)
Corydalis solida (zie vingerhelmbloem)
costulatum, Lasioglossum **345**
Cotoneaster (zie dwergmispel)
courgette 118, 125
crabro, Vespa 66, 74, 75, 187
Crabronidae 15, 73, 74, 76, 79, 80, 82, 85, 86, 133, 134, 149, 150, 162, 325, 330, 335, 337, 341
cracca, Vicia (zie vogelwikke)
cranberry (zie grote veenbes)
Crassulaceae (zie vetplanten)
crassus, Sphecodes 356, 359, 360, 361, 366, **432**, 433
Crataegus (zie meidoorn)
Crataegus laevigata (zie tweestijlige meidoorn)
Crataegus monogyna (zie eenstijlige meidoorn)
Creightonella 372
crenulatus, Heriades 78, 181, 317, 444
Crepis (zie streepzaad)
Crepis biennis (zie groot streepzaad)
Crepis capillaris (zie klein streepzaad)
cressoni, Neopasites 250
Cretotrigona 178
crispus, Carduus (zie kruldistel)
cristatus, Sphecodes 311, 429
Crithidia bombi 125, 126, 254
Crocisa scutellaris 449
Crocisa 184, 449
Crocus (zie krokus)
Crocus vernus (zie bonte krokus)

cruciger, Epeolus 18, 19, 71, 80, 93, 295, 297, **305**, 306
cryptarum, Bombus 251, 256, **258**, 264, 273
Cryptinae 77
Cryptophagidae 84, 87
Crysura dichroa 423
Ctenoceratina 276
Ctenocolletes 177
Ctenoplectra 16
Cucumis melo (zie meloen)
Cucumis sativus (zie augurk, komkommer)
Cucurbita pepo (zie courgette)
cucurbitina, Ceratina 181, 446
Cullumanobombus 184
cullumanus, Bombus 98, 153, 155, **258**
cunicularius, Colletes 22, 23, 25, 29, 91, 93, 94, 106, 193, 288, **289**, 290, 291, 431, 432, 434
cuprea, Chrysura 77, 414, 415, 423
cupreus, Torymus 78
curtula, Andrena 227
curvungula, Andrena **201**, 224, 398, 412
cyanea, Ceratina 32, 33, 34, 78, 91, 158, 276, **277**
cyanea, Trichrysis 282
cyanus, Centaurea (zie korenbloem)
Cynipidae 78, 178, 330
Cypripedium calceolus (zie vrouwenschoentje)
Cytisus scoparius (zie brem)

Dactylorhiza sambucina (zie vlierorchis)
Dahlia (zie dahlia)
dahlia 256, 453
dallatorreana, Ceratina 276
Dalmannia 75
dambordvlieg 75, 77, 79, 80, 86, 87, 289, 291, 293, 297, 298, 324
daslook 192
Dasymegilla 184
Dasypoda 25, 26, 27, 29, 32, 37, 39, 43, 44, 47, 98, 99, 135, 153, 156, 170, 175, 181, 182, 297, 299, 387, 397
Dasypoda altercator 297
Dasypoda argentata 39, 44, 181
Dasypoda hirtipes 25, 26, 27, 37, 39, 43, 44, 93, 98, 99, 114, 153, 170, 182, **297**, 299, 387, 397
Dasypoda plumipes 298
Dasypodaidae 179
Dasypodainae 175, 297
Dasypodaini 182, 297
Dasypodiinae 87
Daucus carota (zie peen)
dauwbraam 98, 196, 264, 269, 443
dauwnetel 42, 43
davidii, Buddleja (zie vlinderstruik)
daviesanus, Colletes 25, 28, 42, 80, 94, 95, 99, 127, 288, **291**, 295, 296, 304, 307
dawsoni, Amegilla 25
decemguttata, Sapygina 319
decipiens, Andrena 181, 411, 441
dentatus, Xylophrurus 77
denticulata, Andrena 94, 111, **201**, 219, 407, 408
Dentigera 186
dentipes, Monodontomerus 247, 417
dentipes, Panurgus 181, 425, 427
dentiventris, Dufourea 91, 93, 250, **300**, 301
Dermestidae 84, 87
destructor, Varroa 65, 86, 123
detrita, Zebrina 423
Deutzia (zie bruidsbloem)
devia, Brachicoma 75, 254, 266
Dialictus 50, 185, 341, 342, 343, 356, 360
Dianthus barbatus (zie duizendschoon)
Dibrachys boarmiae 79
dichroa, Crysura 423
diefkever 84, 87, 418, 419
difformis, Hylaeus 91, 326, 327, **331**
Digitalis purpurea (zie gewoon vingerhoedskruid)
Digomochaeta setipennis 324
dikbekbehangersbij 287, 324, **376**, 377
dikkopbloedbij 69, 99, 314, 344, 345, 354, 361, 368, 430, 431, **438**
dikpootbijen 29, 42, 43, 45, 47, 69, 91, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 111, 114, 153, 156, 164, 175, 180, 181, 182, 297, 332, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 394, 397
dilatata, Melitta 332
dilatatus, Hylaeus 94, 180, 186, 327, **332**
dimidiata, Melitta 181, 386
Dinogamasus 452
dioica, Bryonia (zie heggenrank)
dioicus, Aruncus (zie geitenbaard)
Dioxys tridentata 181, 321, 324
Dioxys 69, 170, 181, 278, 321, 324
Diphaglossinae 177
Dipsacus (zie kaardebol)
Dipsacus fullonum (zie grote kaardebol)
Diptera 45, 79, 177
discedens, Nomada 359
Distandrena 184
distel 272, 313
distelbehangersbij 91, 97, 181, 284, 286, 372, **379**, 382
distels 25, 94, 95, 110, 255, 256, 257, 258, 260, 262, 264, 267, 268, 271, 272, 273, 274, 275, 297, 313, 316, 318, 322, 349, 377, 378, 379, 421, 430
distinctum, Chelostoma 279, **280**, 445
distinguenda, Andrena 92, **202**
distinguenda, Nomada 358, 366, 389, **393**
distinguendus, Bombus 96, 256, **259**, 271
divisus, Sphecodes 302
dogaressa, Tortonia 413, 415
Dolichostelis 443
dolle kervel 198, 227, 340; zie ook Carduus, Onopordum, Cirsium en Echinops
domestica, Prunus (zie pruim)
donax, Arundo (zie pijlriet)
donkere dubbeltand 229, 389, **404**
donkere klaverzandbij 28, 91, 92, 95, 99, **215**, 403, 411, 441
donkere klokjeszandbij 91, 201, **224**, 411
donkere rimpelrug 25, 27, 28, 93, **195**, 196, 288, 398
donkere tuinhommel 24, 252, **271**, 272
donkere wespbij 99, 197, 205, 221, 222, 229, 235, 389, 398, **402**
donkere wilgenzandbij 93, 189, **193**, 401
donkere zijdebij 288, **295**, 305, 307
donkere zomerzandbij 93, 201, **219**, 231, 408
doornkaakzandbij 196, **234**, 402
doornloze wespbij 386, 389, **394**
dophei 36, 93, 114, 253, 266, 297, 359, 375
Doronicum (zie voorjaarszonnebloem)
dorsata, Andrena 81, 106, 200, **203**, 412
dorsata, Apis 56
dorsiger, Leucospis 320
dotterbloem 200
dovenetel 131, 276, 385
driedoornige metselbij 91, 319, **324**, 445
drievlekkige maskerbij 181, **340**
druifjes 40
dubbeldoornwespbij 208, 214, 389, **395**
Dufourea 29, 40, 42, 69, 91, 93, 153, 173, 182, 185, 249, 250, 299, 300, 301, 302, 428, 437
Dufourea dentiventris 91, 93, 250, **300**, 301
Dufourea halictula 42, 93, **300**, 301, 437
Dufourea inermis 93, 250, 300, **301**
Dufourea minuta 299, 300, **301**, 302
Dufourea novaeangliae 299, 300
Dufourea vulgaris 301
duifkruid 39, 40, 42, 44, 213, 218, 257, 367, 391, 450
duingroefbij 93, 98, **365**, 366, 436
duinkegelbij 283, **287**, 322, 323, 324, 325, 376, 377, 379, 380, 382
duinroosje 421
duinzijdebij 94, 98, 288, **291**, 295, 296, 307
Duitse wesp 75
duizendblad 200, 222, 291, 297, 343, 352, 354, 362, 439
duizendschoon 453
dulcamara, Solanum (zie bitterzoet)
dulcis, Prunus (zie amandel)
dwerggroefbij **360**
dwergmispel 262
dwergschimmelkevers 84, 86, 87, 254
dysenterica, Pulicaria (zie heelblaadjes)

Echinops (zie kogeldistel)
Echinops sphaerocephalus (zie beklierde kogeldistel)
Echium plantagineum 320
Echium vulgare (zie slangenkruid)
echte koekoeksbloem 44
echte tijm 256
echte valeriaan 44, 45
edwardsii, Anthophora 384
eendoornwespbij 181, 207, 212, 214, 389, **402**
eenstijlige meidoorn 95
eik 89, 91, 217, 221, 330, 331, 375, 383, 402

eikenzandbij 26, 47, 190, **204**, 205, 235, 396, 402, 404
elatius, Arrhenatherum (zie glanshaver)
Electrapini 178
Eletrobombini 178
elongata, Coelioxys **286**, 323, 376, 379, 380, 381, 383
elongativentris, Stelis 444
emarginata, Nomada 386, 389, **394**
emarginata, Osmia 181, 446
emarginatus, Biastes 250, 428, 429
emeraldgroefbij 181, **316**
Empetrum nigrum (zie kraaiheide)
Empis 45
Encyrtidae 79
Endopterygota 177
engelwortel 229
eocenicus, Paleomacropis 178
Epeolini 183
Epeoloides 67, 68, 69, 153, 156, 161, 183, 302, 303, 370, 371
Epeoloides coecutiens 161, **302**, 303, 370, 371
Epeolus 18, 19, 31, 67, 68, 69, 71, 80, 93, 98, 115, 150, 153, 155, 160, 161, 183, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 303, 304, 305, 306
Epeolus alpinus 98, 115, 295, **305**
Epeolus compactus 304
Epeolus cruciger 18, 19, 71, 80, 93, 295, 297, **305**, 306
Epeolus rozenburgensis 306
Epeolus tarsalis 98, 115, 153, 155, 293, 304, **306**
Epeolus variegatus 291, 292, 293, 294, 295, 296, 304, **306**
Ephialtes carbonarius 282
Ephialtes manifestator 77
ephippiatus, Bombus 125
ephippius, Sphecodes 69, 194, 195, 197, 312, 317, 349, 351, 361, 431, **432**, 433
Epilobium (zie basterdwederik)
Episyrphus balteatus 38
erecta, Potentilla (zie tormentil)
ereprijs 95, 192, 203, 204, 216, 232, 237, 347, 351, 363, 432, 434, 435, 438, 439
ereprijszandbij 95, 96, 97, **216**, 229, 400
Eriades fuliginosus 282
Eriades maxillosus 281
Eriades nigricornis 282
Eriades 182, 279, 281, 282
Erica (zie dophei)
Erica tetralix (zie gewone dophei)
ericabij 93, 97, 99, 285, **374**, 375, 376
Ericaceae (zie heiachtigen)
ericetorum, Chalicodoma 24, 91, 95, 97, 114, 169, **278**, 285
Erigeron (zie fijnstraal)
Eristalinae 45
Erophila verna (zie vroegeling)
errans, Nomada 222, 389, **394**, 428
ertsbijen 16, 17, 28, 32, 33, 34, 37, 77, 78, 91, 132, 143, 145, 149, 153, 156, 158, 181, 183, 276, 277, 446
Eryngium campestre (zie kruisdistel)
Eryngium maritimum (zie blauwe zeedistel)
erythrostomum, Gasteruption 278
es 322, 371
esdoorn 380
esparcette 211, 324, 360, 386
Euandrena 184
Eubacteria 73
Eucara 448
Eucera 15, 29, 33, 40, 69, 91, 92, 153, 161, 165, 183, 283, 307, 308, 309, 389, 390, 408, 447, 448, 449
Eucera interrupta 409
Eucera longicornis 33, 307, **308**, 309, 408
Eucera nigrescens continentis 308
Eucera nigrescens **308**, 409
Eucera sociabilis 307
Euceratina 276, 277
Eucerini 183, 307, 447
Eufriesea 175
Euglenozoa 73
Euglossa 175, 283
Euglossini 56, 57, 175
Eupatorium cannabinum (zie koninginnenkruid)
Eupavlovskia 383
Eupelmidae 79
Euphileremus 188
Euphorbia (zie wolfsmelk)
Euphorinae 74
Euphrasia (zie ogentroost)
Euphrasia stricta (zie stijve ogentroost)
europaea, Macropis 41, 42, 43, 76, 94, 99, 302, 303, 369, **370**, 371
europaea, Mutilla 76, 254, 261, 266
europaeus, Lycopus (zie wolfspoot)
europaeus, Ulex (zie gaspeldoorn)
Europese ertsbij 78
Euryglossinae 177
eurygnathus, Halictus 180
Eurytoma nodularis 78, 282
Eurytoma 78, 282, 318
Eurytomidae 78
Eurytominae 78
Eutricharaea 183
Evanoidea 79
Evylaeus 185, 341, 342
excelsior, Fraxinus (zie es)
Exeristes roborator 377
eximia, Andrena 228
explorator, Aritranis 377
ezelsoor 240, 241

faba major, Vicia (zie tuinboon)
faba, Vicia (zie veldboon)
Fabaceae (zie vlinderbloemen)
fabriciana, Nomada 192, 195, 198, 209, 221, 229, 389, **395**
facilis, Nomada 181
falcata, Medicago (zie sikkelklaver)
falsifica, Andrena 92, 93, 189, **203**, 397
Fannia 254
farfara, Tussilago (zie klein hoefblad)
fasciata, Chrysis 324
fasciatus, Halictus 311
femoralis, Nomada 208, 214, 389, **395**
fenestralis, Amaurobius 248
ferox, Andrena 26, 47, 190, **204**, 205, 235, 396, 402, 404
ferruginata, Nomada 226, 389, **396**
ferruginatus, Sphecodes 347, 349, 359, **433**, 435
ferrugineus, Sicus 75
Festuca (zie zwenkgras)
Festuca rubra (zie rood zwenkgras)
Fideliinae 87, 176
figulus, Trypoxylon 79
fijngestippelde groefbij 74, **359**, 399, 432
fijnstraal 324
Filipendula ulmaria (zie moerasspirea)
flava, Nomada 197, 205, 221, 222, 389, **396**, 409
flavidus, Bombus 263
Flavipanurgus 425
flavipes, Andrena 25, 69, 91, 94, 96, 99, 106, 114, 119, 121, 138, 197, **205**, 211, 398
flavipes, Conops 75
Flavodufourea 428
flavoguttata, Nomada 99, 204, 218, 219, 223, 230, 232, 389, **396**, 409
flavopicta, Nomada 298, 386, 387, 388, 389, **397**
floralis, Colletes 305
florea, Andrena 23, 42, 43, 57, 95, **206**
florisomne, Chelostoma 30, 32, 33, 35, 92, **280**, 281, 282
flos-cuculi, Silene (zie echte koekoeksbloem)
fluitenkruid 43, 95, 96, 198, 227, 230, 232, 267, 349, 438
fluitenkruidbij 43, 95, 106, **226**, 227, 393
fluviatilis, Senecio (zie rivierkruiskruid)
fodiens hispanicus, Colletes 291
fodiens kirgisicus, Colletes 291
fodiens, Colletes 94, 98, 288, **291**, 295, 296, 307
Formicidae 35, 42, 47, 49, 50, 67, 75, 84, 85, 122, 128, 132, 147, 149, 177, 178, 179, 216, 254
Foveosmia 182, 279
Fragaria (zie aardbei)
Fragaria vesca (zie bosaardbei)
framboos 41, 121, 133, 209, 328, 339
frangula, Rhamnus (zie sporkehout)
fratellum, Lasioglossum 29, 34, 94, **346**, 365, 433, 434, 435
Fraxinus excelsior (zie es)
frondosa, Bidens (zie zwart tandzaad)
Fructicicola fructicum 415, 423
fructicum, Fructicicola 415, 423
fruticosus, Rubus (zie gewone braam)
fucata, Andrena 189, **206**, 403, 405
fucata, Nomada 69, 106, 141, 205, 389, 393, **397**, 398
fugitivus, Aritranis 377
fuliginosum, Chelostoma 282, 445

fuliginosus, Eriades 282
fullonum, Dipsacus (zie grote kaardebol)
fulva, Andrena 80, 89, 91, 93, 94, 98, 99, 153, 181, 189, 192, **207**, 208, 395, 396, 401, 405, 410
fulvago, Andrena 91, 98, **208**, 396, 401
fulvata, Andrena 181, 192, **208**, 395
fulvicorne, Lasioglossum **347**, 433, 434, 435, 438, 440
fulvicornis, Andrena 222
fulvicornis, Nomada 191, 196, 201, 216, 221, 225, 231, 234, 389, **398**
fulvida, Andrena 93, 94, **209**, 405
fulvipes, Macropis 42, 303, 370, **371**
fulvitarsis, Anthophora 181, 288
funeraria, Coelioxys 283
Fungi 59, 65, 73, 83, 85, 152, 240, 254, 297
fur, Ptinus 84
furcata, Anthophora 28, 91, 134, 243, 244, **246**, 284, 285, 288
furva, Nomada 351, 355, 356, 360, 389, **398**
fuscicornis, Nomada 389, **399**, 428
fuscipes, Andrena 18, 42, 93, 98, **209**, 407, 408

Galeopsis angustifolia (zie smalle raai)
Galeopsis speciosa (zie dauwnetel)
galericulata, Scutellaria (zie blauw glidkruid)
gallarum, Hoplitis 445
Galleria mellonella 79, 83, 254
Galleria 65, 79, 83, 87, 126, 254
Galleriinae 83, 87
galwesp 78, 178, 330
gamander 248, 418
ganzerik 232, 433, 434, 435
gaspeldoorn 193
Gasteruptiidae 73, 79, 86, 276, 278, 330, 331
Gasteruption assectator 330, 331
Gasteruption erythrostomum 278
Gasteruption 79, 278, 330, 331
gebandeerde dwergzandbij 95, 189, **222**, 223
gedoornde groefbij 312, **348**
gedoornde slakkenhuisbij 77, 91, 97, 98, 413, **422**, 423
gedrongen wespbij 216, 389, **400**
geelgerande tubebij 99, 241, 242, 320, 420, 421, **446**
geelgespoorde houtmetselbij 94, 279, 319, **321**, 322, 445
geelschouderwespbij 226, 389, **396**
geelstaartklaverzandbij 97, 189, **238**, 411, 439, 441
geeltipje 353, 356, 365, 389, 397, **409**
geelzwarte wespbij 186, 201, 221, 222, 389, 399, **411**
gehoornde maskerbij 114, 326, **331**
gehoornde metselbij 67, 68, 78, 82, 84, 99, 118, **419**
geitenbaard 253
gekielde dwergzandbij 91, 189, **231**
gekielde maskerbij 181, **327**
Gelderse roos 362
Gelderse zandbij 189, **210**, 411
gele hommel 96, 256, **259**, 271
gele kamille 319
gele kornoelje 313
gele lis 260, 268, 270, 453
gele morgenster 95, 247
gele tubebij 239, 240, **447**
gele wespbij 205, 389, **403**
gelriae, Andrena 189, **210**, 411
genalis, Megachile 287, 324, **376**, 377
Genista anglica (zie stekelbrem)
Genista pilosa (zie kruipbrem)
Gentiana pneumonanthe (zie klokjesgentiaan)
geoffrellus, Sphecodes 347, 351, 356, 362, 432, **433**
Geranium (zie ooievaarsbek)
geranium 241
geriemde zandbij 93, **192**, 208, 395
germanica, Vespula 75
gestippelde maskerbij **329**
gestippelde smaragdgroefbij 181, **343**, 356
gestreepte bloedbij 312, **441**
gevlekte dovenetel 270
gewone behangersbij 30, 90, 287, **382**
gewone berenklauw 95, 198, 203, 218, 222, 230, 330, 331, 335, 337, 340, 355, 433
gewone braam 257, 261, 262, 265, 269, 271, 275
gewone brunel 256, 259, 269, 272
gewone dophei 211, 215, 256, 258, 261, 263, 265, 273, 375
gewone dubbeltand 106, 193, 212, 389, 390, **407**
gewone dwergbloedbij 344, 347, 356, 365, 430, 436, **437**
gewone dwergzandbij 99, 189, 192, **218**, 219, 232, 397
gewone engelwortel 94, 200, 229, 337
gewone ereprijs 204, 211, 217, 237, 343
gewone franjegroefbij 90, 99, 362, **364**, 365, 409, 430, 436, 437
gewone geurgroefbij 29, 50, 90, 99, 119, 343, 344, **345**, 347, 438
gewone graafbijendoder 74, 210
gewone kegelbij 70, **286**, 287, 323, 374, 376, 377, 378, 379, 382
gewone kleine wespbij 99, 204, 218, 219, 223, 230, 232, 389, **396**, 409
gewone klokjesglansbij 91, 93, 250, **300**, 301
gewone klokjeszandbij **201**, 224, 398, 412
gewone koekoekshommel 254, 255, **256**, 257, 259, 261, 266, 268, 269, 271
gewone langhoornbij 33, 307, **308**, 309, 408
gewone maskerbij 79, 90, 99, 119, 326, **329**, 330, 331
gewone oliekever 81, 129, 212, 249
gewone ossentong 258
gewone pantserbij 173, 249, **250**, 300, 301, 302
gewone rolklaver 98, 211, 238, 239, 242, 243, 261, 265, 269, 309, 324, 352, 418, 421, 422, 425, 451
gewone rozenzandbij 189, **206**, 403, 405
gewone sachembij 22, 26, 27, 28, 29, 32, 34, 70, 81, 82, 99, 127, 144, 145, 243, 244, **247**, 248, 288, 384, 385
gewone slobkousbij 41, 42, 43, 76, 94, 99, 302, 303, 369, **370**, 371
gewone smaragdgroefbij 343, **350**, 356, 399, 434, 436
gewone smeerwortel 95, 260, 265, 269, 270, 273, 274, 275, 276
gewone spurrie 267
gewone struikslak 415, 423
gewone tubebij 282, 318, 319, 322, 443, **444**
gewone tuinslak 414, 415, 423
gewone viltbij 291, 292, 293, 294, 295, 296, 304, **306**
gewone vleugeltjesbloem 231
gewone wespbij 197, 205, 221, 222, 389, **396**, 409
gewoon biggenkruid 208, 209, 214, 420, 425
gewoon duizendblad 220, 222, 296, 312, 331
gewoon vingerhoedskruid 260, 453
gibbus, Hylaeus 99, 153, 330, **332**, 333
gibbus, Sphecodes 236, 312, 313, 314, 316, 354, **434**
glabra, Malpighia (zie acerola)
gladde groefbij **348**
glandulifera, Impatiens (zie reuzenbalsemien)
glansbijen 29, 40, 42, 69, 91, 93, 153, 173, 182, 185, 249, 250, 299, 300, 301, 302, 428, 437
glanshaver 95
glanskever 83, 87
glanzende bandgroefbij 29, 93, 351, 353, **368**, 438, 443
glanzende dwergbloedbij 347, 351, 356, 362, 432, **433**
glanzende dwergwespbij 351, 355, 356, 360, 389, **398**
glanzende franjegroefbij 181, **362**, 364, 437
glanzende groefbij 29, 351, **352**, 354, 363, 436, 439
Glechoma hederacea (zie hondsdraf)
glimmende dwergzandbij 181, 189, **218**, 219, 397
glimmende smaragdgroefbij 343, 350, **356**
goodeniana, Nomada 186, 199, 221, 222, 230, 234, 389, 390, **399**, 400, 411
Gossypium (zie katoen)
gouden kegelbij 279, **284**, 285
gouden slakkenhuisbij 30, 76, 91, 97, 98, **413**, 414, 423
goudenregen 379
goudpootzandbij 95, 96, 99, 121, **198**, 222, 395
goudstaartzandbij **197**, 403, 411, 433
goudwesp 76, 77, 86, 150, 243, 244, 247, 282, 319, 320, 321, 324, 325, 378, 413, 414, 415, 417, 422, 423, 424, 425
goudwespachtigen 179
graafwesp 15, 73, 74, 76, 79, 80, 82, 85, 86, 133, 134, 149, 150, 162, 325, 330, 335, 337, 341
graafwespachtigen 149, 179
gracilicornis, Hylaeus 91, 94, 181, **333**, 335, 336
grasbij 25, 69, 91, 94, 96, 99, 106, 114, 119, 121, 138, 197, **205**, 211, 398

grashommel 14, 24, 75, 97, 252, 257, 258, 263, **269**, 271
grasklokje 42, 43, 44, 45, 93, 201, 271, 280, 282, 300, 386
grassen 210, 229, 258, 259, 261, 265, 266, 269, 270, 272, 322, 357, 363, 380
grauwe wilg 219
gravida, Andrena 95, 197, 205, **211**, 393
gredleri, Hylaeus 96, 326, 328, 329, **334**, 340
grijskruid 222, 335, 441
grijze rimpelrug 195, **234**, 398, 400
grijze zandbij 23, 25, 42, 48, 74, 80, 91, 93, 153, 198, **235**, 401, 434
grisea, Ammomyia 425, 428, 429
grisella, Achroia 83
grisella, Leucophora 80, 428, 429
groefbijen (zie Halictus en Lasioglossum)
groefbijwaaiertje 74, 356, 360
groene specht 187, 205
groene zandbij **237**
groepjesgroefbij 23, 26, 28, 29, 52, 67, 68, 342, 345, **353**, 354, 434, 438
groot streepzaad 111, 214, 226, 256, 325, 363, 368, 421
grote bandgroefbij 28, **353**
grote behangersbij 181, 286, **377**, 378
grote bevernel 222
grote bladsnijder 28, 99, 119, 128, 141, 285, 286, 288, 372, 373, 374, 379, 380, **382**
grote bloedbij 106, 290, 313, 316, 429, 430, **431**, 432
grote centaurie 258, 259, 271, 315, 316, 367
grote engelwortel 229, 274
grote glimmende zandbij 28, 91, 92, **225**, 406
grote harsbij 28, 167, **450**
grote harsbijen 28, 153, 156, 167, 183, 240, 283, 450
grote kaardebol 275
grote kattenstaart 94, 95, 264, 266, 276, 337, 387, 388
grote kegelbij 98, 106, **285**, 378, 380
grote klaproos 274, 323
grote klit 276
grote klokjesbij 41, 42, 43, 99, **282**, 318, 444, 445
grote koekoekshommel 70, 254, 256, **274**
grote metselbij 28, 98, **424**
grote mierwesp 76, 254, 261, 266
grote pimpernel 415
grote ratelaar 36, 39, 41, 42, 44, 261, 266
grote roetbij 95, 98, 410, **425**, 426, 427
grote spitstandbloedbij 344, 347, 350, 356, 361, 362, 366, 435, **440**
grote stomptandwespbij 181, 211, 217, 389, **412**
grote tuinhommel 96, 251, 254, 256, 260, **269**
grote veenbes 118, 125
grote veldhommel 251, 256, 258, 264, **265**, 273
grote wasmot 79, 83, 254
grote waterweegbree 371
grote wederik 41, 42, 43, 44, 45, 94, 95, 302, 370, 371
grote wespbij 307, 308, 309, 389, **408**
grote wolbij 23, 24, 43, 99, 119, 133, **240**, 241, 242, 446
grote zijdebij 22, 23, 25, 29, 91, 93, 94, 106, 193, 288, **289**, 290, 291, 431, 432, 434
Grotea 86
grove den 236, 402, 424, 447
guldenroede 218, 258, 264, 291, 296, 315, 332, 365, 368, 441, 443
guttulata, Nomada 216, 389, **400**
Gymnoptera 84, 87
Gyrodromella 182, 279

haagbeuk 89, 91, 221
haagwinde 95, 257, 262, 303
Habropoda 176, 383
haemorrhoa, Andrena 23, 24, 89, 93, 94, 99, 106, 119, 121, **211**, 212, 403, 408
haemorrhoidalis, Melitta 42, 43, 45, 91, 95, 96, 98, 99, 114, 385, **386**, 394, 397
halfgladde dwergzandbij 189, **230**, 397
halfglanzende groefbij 347, **363**, 437
Halictidae 22, 25, 26, 30, 31, 48, 50, 52, 69, 73, 74, 76, 80, 87, 156, 176, 177, 179, 299, 430, 437
Halictinae 177, 430, 431
Halictini 27, 185
Halictoides 185, 299
Halictoxenos tumulorum 74, 356, 360
Halictoxenos 74, 356, 360
halictula, Dufourea 42, 93, **300**, 301, 437
Halictus compressus 180, **310**, 311, 443
Halictus confusus 74, 93, 119, **310**, 311, 316, 317
Halictus continentalis 356
Halictus eurygnathus 180
Halictus fasciatus 311
Halictus langobardicus 181, 310, **311**
Halictus leucaheneus arenosus 312
Halictus leucaheneus 93, 181, **311**, 316
Halictus maculatus 29, 71, 310, **312**, 412, 433, 434, 442
Halictus perkinsi 310
Halictus quadricinctus 29, 47, 48, 75, 309, 310, **312**, 315, 432, 434
Halictus rubicundus 49, 50, 51, 75, 90, 91, 94, 119, 309, 310, 311, **313**, 434, 438
Halictus scabiosae 29, 47, 48, 67, 68, 95, 312, **314**, 315
Halictus sexcinctus 29, 68, 312, 314, **315**, 356, 432, 434
Halictus simplex 181, 310, 311
Halictus smaragdulus 181, **316**
Halictus subauratus 181, 356
Halictus tumulorum 74, 90, 99, 119, 310, 311, **316**, 433
Halictus 22, 23, 25, 28, 29, 30, 32, 40, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 67, 68, 69, 71, 74, 75, 76, 90, 91, 93, 94, 95, 99, 119, 129, 130, 134, 149, 150, 153, 163, 180, 181, 185, 299, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 341, 342, 347, 353, 354, 356, 357, 358, 364, 366, 367, 412, 429, 430, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 441, 442, 443
halmvlieg 25, 96, 322, 326, 330, 336, 377
halophilus, Colletes 25, 29, 33, 67, 68, 81, 98, 115, 153, 155, 288, 289, **292**, 293, 296, 305, 306, 307
harige ratelaar 258
harige schimmelkevers 84, 87
harlekijn 40
hattorfiana, Andrena 18, 37, 42, 43, 44, 95, 97, 115, 129, **212**, 213, 392
havikskruid 193, 201, 214, 226, 250, 256, 278, 298, 312, 349, 420, 425, 426, 428
hazenpootje 93, 295
Hedera helix (zie klimop)
hederacea, Glechoma (zie hondsdraf)
hederae, Colletes 28, 82, 97, 114, 288, 289, 292, **293**, 294, 296, 307
Hedychridium coriaceum 378
heelblaadjes 292, 293, 296, 298, 318
heemst 264, 276
heesterslak 415
heggenrank 42, 43, 95, 206
heggenrankbij 23, 42, 43, 57, 95, **206**
heggenwikke 95, 217, 224, 249, 258, 309
heiachtigen 224, 297, 375, 383
heidebronsgroefbij 74, 93, 119, **310**, 311, 316, 317
heidehommel 75, 93, 97, 252, 254, 257, **261**, 265
heidekartelblad 44, 260
heidekegelbij 246, 247, **285**, 375, 376, 383, 451
heideslak 423
heideviltbij 18, 19, 71, 80, 93, 295, 297, **305**, 306
heidewespbij 93, 202, 210, 220, 222, 231, 389, 390, **408**
heidezandbij 18, 42, 93, 98, **209**, 407, 408
heizijdebij 18, 19, 29, 42, 43, 67, 68, 80, 93, 97, 288, 289, 292, 293, **296**, 297, 305
Helianthemum (zie zonneroosje)
Helicella itala 423
Helicosmia 182, 413
Heliophila 184
Helix pomatia 414, 415, 423
helix, Hedera (zie klimop)
helmkruid 327, 332, 348
helmkruidachtigen 241, 246, 309
helmogentroost 294, 295, 388
helvola, Andrena 91, 189, **213**, 403, 405
hemelsleutel 265, 275
hengel 43, 263, 267
Heracleum mantegazzianum (zie reuzenberenklauw)
Heracleum sphondylium (zie gewone berenklauw)
Heriades 28, 32, 34, 41, 48, 69, 77, 78, 94, 95, 153, 156, 165, 181, 182, 279, 317, 318, 319, 443, 444, 445
Heriades crenulatus 78, 181, 317, 444
Heriades truncorum 32, 34, 41, 48, 78, 94, 95, 150, 165, 317, **318**, 319, 444, 445
herik 191, 219, 223, 367

Herminium (zie honingorchis)
hertshooi 42
Hexataenites 185, 309
Hieracium (zie havikskruid)
Hieracium laevigatum (zie stijf havikskruid)
Hieracium peleterianum (zie vals muizenoor)
Hieracium pilosella (zie muizenoor)
Hieracium umbellatum (zie schermhavikskruid)
hieracoides, Picris (zie echt bitterkruid)
Hippocrepis comosa (zie paardenhoefklaver)
hirsuta, Cardamine (zie kleine veldkers)
hirsuta, Chrysura 325, 422, 425
hirtipes, Dasypoda 25, 26, 27, 37, 39, 43, 44, 93, 98, 99, 114, 153, 170, 182, **297**, 299, 387, 397
hispidus, Leontodon (zie ruige leeuwentand)
hoenderbeet 275
Holandrena 184
holkopgroefbij 180, **310**, 311, 443
Holometabola 177
hommelnestmot 83, 126, 254
hommelreus 84, 254
hommels 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 30, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 50, 51, 52, 57, 60, 61, 67, 68, 69, 70, 71, 74, 75, 76, 77, 78, 83, 84, 86, 87, 90, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 105, 110, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 124, 125, 126, 128, 129, 130, 131, 143, 144, 150, 153, 154, 155, 158, 177, 180, 181, 182, 184, 188, 243, 244, 246, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 451
hondsdraf 44, 95, 200, 253, 256, 257, 259, 265, 266, 269, 272, 274, 275, 276, 385, 418, 424
hondsviooltje 421
hongerwesp 73, 79, 86, 276, 278, 330, 331
honingbij 13, 14, 16, 17, 23, 28, 32, 34, 35, 36, 37, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 49, 51, 52, 55, 56, 57, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 74, 77, 83, 103, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 140, 142, 143, 144, 145, 146, 157, 177, 180, 215, **249**, 267, 274, 289, 419
honingklaver 264, 324, 335, 433, 434, 442
honingorchis 426
hoornaar 66, 74, 75, 187
hoornbloem 363
hopklaver 227, 232, 309
Hoplandrena 184, 235
Hoplitis 15, 18, 24, 28, 29, 47, 67, 68, 77, 78, 91, 92, 94, 95, 134, 150, 153, 169, 180, 181, 182, 279, 286, 287, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 413, 422, 443, 444, 445, 446
Hoplitis adunca 78, 91, **319**, 320, 321, 446
Hoplitis anthocopoides 24, 28, 67, 68, 77, 319, **321**, 446
Hoplitis claviventris 94, 279, 319, **321**, 322, 445
Hoplitis gallarum 445
Hoplitis leucomelana 77, 94, 95, 279, 287, 319, 321, **322**, 444, 445, 446
Hoplitis papaveris 15, 16, 18, 29, 92, 94, 286, 287, 319, **322**, 323, 446
Hoplitis parvula 445
Hoplitis ravouxi 28, 77, 91, 134, 287, 319, **323**
Hoplitis tridentata 91, 319, **324**, 445
Hoplitis tuberculata 181, 446
Hoplitis villosa 28, 91, 169, 287, 319, **325**
Hoplocryptus bellosus 77
Hoplocryptus 77
Hoplosmia 182, 319, 422
Hoplostelis 70
hortorum, Apis 14
hortorum, Bombus 30, 42, 75, 119, 251, 254, 255, 256, **260**, 262, 269, 271
houtbijen 14, 16, 17, 18, 23, 28, 31, 32, 33, 35, 67, 76, 77, 79, 118, 153, 156, 176, 182, 183, 283, 324, 451, 452, 453
humilis, Andrena 95, **214**, 396, 401, 439
humilis, Bombus 75, 93, 97, 252, 254, 257, **261**, 265
Hyacinthoides non-scripta (zie wilde hyacint)
hyalinatus, Hylaeus 90, 99, 119, 326, **334**
hyalinatus, Sphecodes 347, 361, 433, **435**
hybrida, Chrysura 324, 325, 424
Hylaeinae 177, 326
Hylaeini 186
Hylaeus 15, 17, 18, 19, 25, 26, 27, 28, 32, 35, 37, 47, 77, 78, 79, 81, 84, 90, 91, 93, 94, 95, 96, 98, 99, 114, 119, 129, 132, 134, 137, 141, 142, 146, 149, 150, 152, 153, 156, 170, 177, 180, 181, 186, 276, 289, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341
Hylaeus angustatus 181, **327**
Hylaeus annularis 180, **327**
Hylaeus annulatus 181, **328**
Hylaeus bifasciatus 181
Hylaeus brevicornis 77, 326, **328**, 334, 340
Hylaeus clypearis **329**
Hylaeus communis 79, 90, 99, 119, 326, **329**, 330, 331
Hylaeus confusus **330**, 332, 333
Hylaeus cornutus 114, 326, **331**
Hylaeus difformis 91, 326, 327, **331**
Hylaeus dilatatus 94, 180, 186, 327, **332**
Hylaeus gibbus 99, 153, 330, **332**, 333
Hylaeus gracilicornis 91, 94, 181, **333**, 335, 336
Hylaeus gredleri 96, 326, 328, 329, **334**, 340
Hylaeus hyalinatus 90, 99, 119, 326, **334**
Hylaeus lepidulus 153
Hylaeus leptocephalus 326, **335**
Hylaeus nigritus 181, 326
Hylaeus paulus 91, 181, 326, 333, 334, **335**, 336
Hylaeus pectoralis 25, 79, 95, 96, 326, **336**, 337
Hylaeus pfankuchi 95, 96, 115, 134, 326, **337**, 338
Hylaeus pictipes 326, **337**, 340
Hylaeus pilosulus 181, 326
Hylaeus punctatus 326
Hylaeus punctulatissimus **338**
Hylaeus rinki **338**, 339
Hylaeus signatus 19, 79, 95, 326, 327, **339**
Hylaeus sinuatus 181, 326
Hylaeus spilotus 98, 180, 327, 332
Hylaeus styriacus 326, **340**
Hylaeus trinotatus 181, **340**
Hylaeus variegatus 93, 95, 325, 326, **341**
Hypericum (zie hertshooi)
Hypericum perforatum (zie sint janskruid)
hypnorum, Apis 14
hypnorum, Bombus 23, 75, 99, 114, 128, 153, 251, 252, 254, 256, **261**, 262, 267
Hypochaeris (zie biggenkruid)
Hypochaeris radicata (zie gewoon biggenkruid)

Ichneumonidae 77, 86
idaeus, Rubus (zie framboos)
iep 379
ignita, Chrysis 247, 282, 320, 321, 417
ignitus, Bombus 124, 125
ijszijdebij 98, 115, 288, 289, **294**, 305
Impatiens glandulifera (zie reuzenbalsemien)
impatiens, Bombus 124, 125
impunctatus, Colletes 98, 115, 288, 289, **294**, 305
incana, Berteroa (zie grijskruid)
incarnatum, Trifolium (zie inkarnaatklaver)
inconspicuum, Lasioglossum 130
indagator, Cacoxenus 80, 413, 417, 419, 420
inermis, Coelioxys 70, **286**, 287, 323, 374, 376, 377, 378, 379, 382
inermis, Dufourea 93, 250, 300, **301**
inexpectatus, Bombus 68
ingesnoerde groefbij 29, 187, **354**, 363, 436
inkarnaatklaver 259
integra, Nomada 208, 214, 389, **400**
intermedia, Andrena 92, 93, 189, **214**, 411
intermedia, Potentilla (zie middelste ganzerik)
intermedium, Lasioglossum 181, **347**, 363
interpunctella, Plodia 126
interrupta, Eucera 409
interruptum, Lasioglossum 181
intybus, Cichorium (zie wilde cichorei)
Iris (zie lis)
Iris pseudacorus (zie gele lis)
israelitica, Anacamptis (zie Israëlitische orchis)
Israëlitische orchis 40
itala, Helicella 423

jacea, Centaurea (zie knoopkruid)
Jacobaea vulgaris (zie jacobskruiskruid)
jacobskruiskruid 202, 205, 250, 256, 292, 293, 298, 318, 319, 344, 439, 443
Jasione montana (zie zandblauwtje)
jasmijn 256
Jasminum (zie jasmijn)
jonellus, Bombus 30, 92, 94, 98, 254, 260, **262**, 263, 267, 273

Kaapse honingbij 67, 83
kaardebol 271, 272, 324
kaasjeskruid 41, 297, 386, 448, 449
kaasjeskruiden 40

kakkerlakkenwesp 85
kale jonker 94, 258, 261, 273, 377
kale wespbij 106, 211, 224, 389, **406**
kalkgraslandwespbij 201, 389, **406**
Kallobombus 184
kamille 197, 291, 292, 296, 354
kamperfoelieachtigen 218, 272, 297, 450
kartelblad 42, 43, 92, 222
kastanje 196
katoen 135
kattendoorn 268, 272
kattenkruid 385, 418
kattenkruidbij 28, 91, 245, **248**, 285, 288, 449, 450
kattenstaart 41, 42, 94, 245, 275, 303
kattenstaartdikpoot 94, 95, **387**, 388
katwilg 200
kauwende metselbij 91, 95, 413, 418, **419**, 446
kegelbijen 27, 67, 68, 69, 70, 71, 76, 91, 97, 98, 106, 132, 153, 164, 181, 183, 245, 246, 247, 248, 278, 279, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 322, 323, 324, 325, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 413, 444, 450, 451
kers 119, 125, 194, 452
kever 15, 75, 82, 84, 86, 133, 177, 179, 190, 248
kielstaartkegelbij 246, **284**, 380
kiezelsprinkhaan 75
kincaidii, Colletes 304
kiwi 118
klaproos 39, 120, 142
klaver 41, 95, 96, 117, 221, 224, 264, 270, 272, 276, 295, 308, 322, 378
klaverdikpoot 93, 95, 97, 386, **387**, 397
klavermetselbij 28, 77, 91, 134, 287, 319, **323**
kleigroefbij 26, 29, 91, **358**, 432, 433
klein hoefblad 193, 194, 200, 218, 232
klein kruiskruid 343
klein streepzaad 241
klein vlooienkruid 443
klein vogelpootje 267
kleine bandgroefbij 93, 350, **361**, 440
kleine bijenkastkever 83, 125
kleine bleekvlekwespbij 194, 389, 390, 391, **392**
kleine bonte wespbij 200, 202, 220, 233, 389, **407**
kleine groefbij 91, **357**, 394
kleine harsbij 28, 132, 166, 238, **239**, 447
kleine klokjesbij 99, **279**, 280, 445
kleine lookmaskerbij 326, **335**
kleine pimpernel 423
kleine ratelaar 44
kleine roetbij 47, 91, 95, 395, 399, 425, **427**, 428
kleine sachembij 93, 106, 189, **245**
kleine slanksprietmaskerbij 91, 181, 326, 333, 334, **335**, 336
kleine spitstandbloedbij 351, 353, 354, 356, 365, 366, **435**, 436, 440
kleine tijm 339, 394
kleine tubebij 322, 324, 444, **445**
kleine tuinmaskerbij 326, **337**, 340
kleine veldkers 267
kleine wasmot 83
kleine wolbij 98, **242**, 325
klimop 82, 294, 297
klimopbij 28, 82, 97, 114, 288, 289, 292, **293**, 294, 296, 307
klimopbijenoliekever 82, 289, 294
klit 241
klokje 38, 40, 42, 45, 91, 195, 201, 222, 224, 242, 271, 280, 282, 300, 301, 323, 330, 332, 346, 373, 374, 376, 383, 386
klokjesachtigen 224, 375, 380, 383
klokjesbijen 15, 28, 30, 32, 33, 35, 40, 41, 42, 43, 47, 69, 77, 91, 92, 95, 99, 132, 153, 170, 172, 180, 182, 279, 280, 281, 282, 317, 318, 319, 443, 444, 445
klokjesdikpoot 42, 43, 45, 91, 95, 96, 98, 99, 114, 385, **386**, 394, 397
klokjesgentiaan 261
klokjesglansbij 93, 250, 300, **301**
klokjesgroefbij **345**
Knautia arvensis (zie beemdkroon)
knautiabij 18, 37, 42, 43, 44, 95, 97, 115, 129, **212**, 213, 392
knautiawespbij 213, 389, **392**
knikkende distel 95, 256, 259, 313
knolboterbloem 352
knoopkruid 256, 259, 260, 261, 268, 270, 272, 378, 420, 421
knopig helmkruid 269, 332, 337
knotswespen 79, 150, 282, 318, 373, 413, 421, 425, 452
kogeldistel 377
kogellook 338
komkommer, augurk 121, 274
komkommerkruid 37
koninginnenkruid 95, 257, 265, 273, 275, 337, 432
kool 119, 120, 194, 198, 203, 230
koolzaad 45, 119, 120, 121, 191, 223, 315, 352
koolzwarte zandbij 92, 94, 95, **225**, 398, 402
Koptogaster 186
Koptortosoma 452
korenbloem 323
kortsnuitbloedbij 106, 357, 430, **436**
kortsprietgroefbij 93, **344**, 437, 438, 440
kortsprietmaskerbij 77, 326, **328**, 334, 340
kortsprietwespbij 69, 106, 141, 205, 389, 393, **397**, 398
kraagbloedbij 368, 430, **443**
kraaihei 97
kraailook 338
krokus 274
kroonkruid 324
kruipbrem 422
kruipend zenegroen 256, 261, 271, 418
kruipwilg 97, 193, 194, 229, 234, 258, 290
kruisbloemen 92, 94, 191, 192, 203, 222, 223, 224, 225, 249, 293, 295, 354, 357, 367, 442
kruisbloemzandbij 92, **202**
kruisdistel 95, 229, 316, 328, 331, 332, 341
kruiskruid 94, 297, 345, 365
kruiskruidzandbij 94, 111, **201**, 219, 407, 408
kruldistel 95, 269, 271, 275, 311, 421
kustbehangersbij 28, 98, 106, 286, 287, 372, 373, 377, **380**

Labeninae 86
labialis, Andrena 28, 91, 92, 95, 99, **215**, 403, 411, 441
labiata, Andrena 95, 96, 97, **216**, 229, 400
labiata, Macropis 370
Laburnum anagyroides (zie goudenregen)
laeve, Lasioglossum **348**
laevigata, Crataegus (zie tweestijlige meidoorn)
laevigatum, Hieracium (zie stijf havikskruid)
laevigatum, Lasioglossum 312, **348**
lagopoda, Megachile 181, 286, **377**, 378
Lambdopsis 186
Lamiaceae 91, 224, 240, 241, 244, 245, 248, 249, 253, 259, 260, 267, 268, 309, 353, 374, 376, 380, 382, 384, 414, 418, 428, 429, 451
Lamium (zie dovenetel)
Lamium album (zie witte dovenetel)
Lamium amplexicaula (zie hoenderbeet)
Lamium maculatum (zie gevlekte dovenetel)
Lamium purpureum (zie paarse dovenetel)
lamsoor 265, 266
lanceolata, Plantago (zie smalle weegbree)
langhoornbijen (zie Eucera en Tetralonia)
langkopsmaragdgroefbij 28, 29, 74, 99, 343, 350, 351, **355**, 356, 399, 434, 436, 437, 438, 439
langobardicus, Halictus 181, 310, **311**
langsprietdwergwespbij 358, 366, 389, **393**
langsprietwespbij 106, 227, 389, **393**
langsteelgraafwesp 85
lapidarius, Bombus 32, 34, 40, 75, 90, 119, 121, 246, 251, 252, 254, 257, 258, **263**, 264, 268, 269, 270, 271
lappa, Arctium (zie grote klit)
lapponica, Andrena 23, 93, 94, 189, 193, **216**, 405
lapponica, Megachile 18, 70, 94, 284, 287, **378**
Lapsana communis (zie akkerkool)
Lapse behangersbij 18, 70, 94, 284, 287, **378**
Larandrena 184
Larix (zie lork)
Larra 85
Larrinae 85
Lasiamba 377
Lasioglossum 23, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 40, 47, 49, 50, 51, 52, 67, 68, 69, 74, 75, 80, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 106, 114, 119, 130, 134, 150, 152, 153, 155, 163, 181, 185, 187, 299, 309, 310, 312, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 389, 390, 394, 399, 409, 429, 430, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 443
Lasioglossum aeratum 181, **343**, 356
Lasioglossum albipes 29, 51, **343**, 344, 438

Lasioglossum brevicorne 93, **344**, 437, 438, 440
Lasioglossum calceatum 29, 50, 90, 99, 119, 343, 344, **345**, 347, 438
Lasioglossum continentale 356
Lasioglossum costulatum **345**
Lasioglossum fratellum 29, 34, 94, **346**, 365, 433, 434, 435
Lasioglossum fulvicorne **347**, 433, 434, 435, 438, 440
Lasioglossum inconspicuum 130
Lasioglossum intermedium 181, **347**, 363
Lasioglossum interruptum 181
Lasioglossum laeve **348**
Lasioglossum laevigatum 312, **348**
Lasioglossum laticeps 29, 91, 347, **349**, 433
Lasioglossum lativentre **350**, 361, 440
Lasioglossum leucopus 343, **350**, 356, 399, 434, 436
Lasioglossum leucozonium 29, 32, 34, 90, 99, 342, **351**, 368, 433, 441
Lasioglossum limbellum 181
Lasioglossum lineare 29, **351**
Lasioglossum longulum 52
Lasioglossum lucidulum 29, 351, **352**, 354, 363, 436, 439
Lasioglossum majus 28, **353**
Lasioglossum malachurum 23, 26, 28, 29, 52, 67, 68, 342, 345, **353**, 354, 434, 438
Lasioglossum marginatum 49, 68
Lasioglossum marginellum 181
Lasioglossum minutissimum 29, 187, **354**, 363, 436
Lasioglossum minutulum **355**, 399
Lasioglossum morio 28, 29, 74, 99, 343, 350, 351, **355**, 356, 399, 434, 436, 437, 438, 439
Lasioglossum nitidiusculum 28, **356**, 357, 399, 409, 432, 434, 438, 439, 440
Lasioglossum nitidulum 343, 350, **356**
Lasioglossum pallens 106, 114, **357**, 436
Lasioglossum parvulum 91, **357**, 394
Lasioglossum pauxillum 26, 29, 91, **358**, 432, 433
Lasioglossum politum 181, 438
Lasioglossum prasinum 93, 97, **359**, 433, 441, 443
Lasioglossum punctatissimum 74, **359**, 399, 432
Lasioglossum pygmaeum **360**
Lasioglossum quadrinotatulum 98, **360**, 361, 432, 435, 438, 440
Lasioglossum quadrinotatum 93, 350, **361**, 440
Lasioglossum rufitarse 92, 93, 181, **362**, 434
Lasioglossum sabulosum 181, **362**, 364, 437
Lasioglossum semilucens 347, **363**, 437
Lasioglossum sexmaculatum **363**
Lasioglossum sexnotatum 93, **364**
Lasioglossum sexstrigatum 90, 99, 362, **364**, 365, 409, 430, 436, 437
Lasioglossum smeathmanellum 181, 356
Lasioglossum subfulvicorne 181, **365**
Lasioglossum tarsatum 93, 98, **365**, 366, 436
Lasioglossum villosulum 34, 94, **366**, 394, 432, 440
Lasioglossum xanthopus 28, 33, 92, 342, **366**, 367, 443
Lasioglossum zephyrum 25, 134
Lasioglossum zonulum 29, 93, 351, 353, **368**, 438, 443
Lasius niger 51, 216
late hommel 75, 98, 265, 268, **271**
lathburiana, Nomada 71, 199, 236, 389, 390, **401**
lathyri, Andrena 95, 189, **217**, 412
Lathyrus (zie lathyrus)
Lathyrus pratensis (zie veldlathyrus)
Lathyrus sylvestris (zie boslathyrus)
Lathyrus tuberosus (zie aardaker)
lathyrus 96, 114, 217, 279
lathyrusbij 24, 91, 95, 97, 114, 169, **278**, 285
laticeps, Lasioglossum 29, 91, 347, **349**, 433
laticornis, Monodontomerus 376
latifolia, Campanula (zie breed klokje)
lativentre, Lasioglossum **350**, 361, 440
laurierkers 262, 264, 269
laurocerasus, Prunus (zie laurierkers)
Lavandula (zie lavendel)
lavas 222
lavendel 248, 267, 418
leachella, Megachile 284, 286, 287, 288, 372, **378**, 379, 380
leaiana, Osmia 91, 95, 413, 418, **419**, 446
leeuwenbek 241, 248
leeuwenbekachtigen, weegbreeachtigen 253
leeuwentand 278, 298, 354, 425, 426, 428
lelieachtigen 382
Leontodon (zie leeuwentand)
Leontodon autumnalis (zie vertakte leeuwentand)
Leontodon hispidus (zie ruige leeuwentand)
Lepidandrena 184
Lepidoptera 45, 78, 177
lepidulus, Hylaeus 153
leporina, Melitta 93, 95, 97, 386, **387**, 397
leptocephalus, Hylaeus 326, **335**
Lestis 451
Lestrimelitta 67
leucaheneus arenosus, Halictus 312
leucaheneus, Halictus 93, 181, **311**, 316
Leucandrena 184
Leucanthemum vulgare (zie margriet)
leucomelana, Hoplitis 77, 94, 95, 279, 287, 319, 321, **322**, 444, 445, 446
Leucophora cinerea 80, 236
Leucophora grisella 80, 428, 429
Leucophora obtusa 80, 208, 222
Leucophora personata 191, 197
Leucophora 80, 86, 191, 197, 208, 222, 236, 428, 429
leucophthalma, Nomada 193, 200, 389, 390, **401**
leucopus, Lasioglossum 343, **350**, 356, 399, 434, 436
Leucospis dorsiger 320
Leucospis 320, 373, 413
leucozonium, Lasioglossum 29, 32, 34, 90, 99, 342, **351**, 368, 433, 441
Levisticum officinale (zie lavas)
libellen 178
lichte bloedbij 347, 361, 433, **435**
lichte koekoekshommel 254, **255**, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276
lichte wilgenzandbij 189, 213, **219**
lichte zomerzandbij **231**, 408
lichtmotten 83, 87
lignaria, Osmia 118
ligniseca, Megachile 91, 97, 181, 284, 286, 372, **379**, 382
liguster 97, 196
Ligustrum (zie liguster)
Ligustrum vulgare (zie wilde liguster)
lijsterbes 194, 258, 268
Liliaceae (zie lelieachtigen)
limbellum, Lasioglossum 181
Limburgse hommel 254, 257, 258, **268**
limonadewespen 75, 78, 83, 127
Limonium vulgare (zie lamsoor)
Linaria vulgaris (zie vlasbekje)
linde 45, 196, 262
lineare, Lasioglossum 29, **351**
Lipara lucens 326
Lipara 25, 96, 322, 326, 330, 337
lipbloemen 91, 224, 240, 241, 244, 245, 248, 249, 253, 259, 260, 267, 268, 309, 353, 374, 376, 380, 382, 384, 414, 418, 428, 429, 451
Liposcelididae 85
Liposcelis 85, 87
Liris 85
lis 453
Lithosperum (zie parelzaad)
Lithurgini 87
Lithurgus 16
Lobosea 73
Locustacarus buchneri 125, 126
lombardgroefbij 181, 310, **311**
longicornis, Apis 14
longicornis, Eucera 33, 307, **308**, 309, 408
longifolia, Veronica (zie moerasereprijs)
longkruid 248, 385
longulum, Lasioglossum 52
longulus, Sphecodes 351, 353, 354, 356, 365, 366, **435**, 436, 440
Lonicera periclymenum (zie wilde kamperfoelie)
look 267, 335, 338, 366
lookmaskerbij **338**
look-zonder-look 267, 366
lork 452
Lotus (zie rolklaver)
Lotus corniculatus (zie gewone rolklaver)
Lotus pedunculatus (zie moerasrolklaver)
lucens, Lipara 326
lucidulum, Lasioglossum 29, 351, **352**, 354, 363, 436, 439
lucorum, Bombus 75, 90, 119, 121, 124, 125, 251, 252, 254, 256, 258, **264**, 265, 273
luctuosa, Melecta 245, 247, 249, 384, **385**

lupine 39, 42
Lupinus (zie lupine)
Lupinus angustifolius (zie blauwe lupine)
lupulina, Medicago (zie hopklaver)
lutea, Reseda (zie wilde reseda)
luteola, Reseda (zie wouw)
luzerne 117, 205, 324, 372, 373, 381, 382, 383, 387, 417
luzernebehangersbij 32, 78, 117, 283, 372, 373, **381**
Lychnis coronaria (zie prikneus)
lycopersicum, Solanum (zie tomaat)
Lycopus europaeus (zie wolfspoot)
Lysimachia (zie wederik)
Lysimachia nummularia (zie penningkruid)
Lysimachia punctata (zie puntwederik)
Lysimachia thyrsiflora (zie moeraswederik)
Lysimachia vulgaris (zie grote wederik)
Lythrum (zie kattenstaart)
Lythrum salicaria (zie grote kattenstaart)
Lytta vesicatoria 81
Lytta 81

Maasraket 230, 232
macrocarpos, Oxycoccus (zie grote veenbes)
Macrogalea berentyensis 68
macroglossa, Tetralonia 448
Macropidini 182
Macropis 16, 26, 29, 41, 42, 43, 44, 45, 69, 94, 99, 153, 156, 171, 175, 182, 297, 302, 303, 368, 369, 370, 371
Macropis europaea 41, 42, 43, 76, 94, 99, 302, 303, 369, **370**, 371
Macropis fulvipes 42, 303, 370, **371**
Macropis labiata 370
maculatum, Lamium (zie gevlekte dovenetel)
maculatus, Halictus 29, 71, 310, **312**, 412, 433, 434, 442
madeliefje 216
magnus, Bombus 251, 256, 258, 264, **265**, 273
majalis, Sphecodes 106, 357, 430, **436**
major, Bombylius 48, 76, 187, 197, 205, 208, 212, 236
major, Pimpinella (zie grote bevernel)
majus, Lasioglossum 28, **353**
malachurum, Lasioglossum 23, 26, 28, 29, 52, 67, 68, 342, 345, **353**, 354, 434, 438
Malanthidium 443
Malpighia glabra (zie acerola)
Malus sylvestris (zie appel)
Malva (zie kaasjeskruid)
Malva moschata (zie muskuskaasjeskruid)
malvabij 75, 161, **448**
Malvaceae (zie kaasjeskruiden)
malvae, Tetralonia 75, 161, **448**
mandibularis, Coelioxys 283, **287**, 322, 323, 324, 325, 376, 377, 379, 380, 382
manicatum, Anthidium 23, 24, 43, 99, 119, 133, **240**, 241, 242, 446
manifestator, Ephialtes 77
mantegazzianum, Heracleum (zie reuzenberenklauw)
Margandrena 184
marginata, Andrena 43, 92, 106, **217**, 218, 392
marginatum, Lasioglossum 49, 68
marginatus biskrensis, Sphecodes 436
marginatus, Colletes 288, **295**, 305, 307
marginatus, Sphecodes 301, **436**, 437
marginellum, Lasioglossum 181
margriet 216, 296, 319, 367
maritima, Cakile (zie zeeraket)
maritima, Megachile 28, 98, 106, 286, 287, 372, 373, 377, **380**
maritima, Osmia 29, 98, 115, 413, **420**, 445
maritimum, Eryngium (zie blauwe zeedistel)
marshamella, Nomada 99, 197, 205, 221, 222, 229, 235, 389, 398, **402**
mas, Cornus (zie gele kornoelje)
Masarinae 79, 150
maskerbijen 15, 17, 18, 19, 25, 26, 27, 28, 32, 35, 37, 47, 77, 78, 79, 81, 84, 90, 91, 93, 94, 95, 96, 98, 99, 114, 119, 129, 132, 134, 137, 141, 142, 146, 149, 150, 152, 153, 156, 170, 177, 180, 181, 186, 276, 289, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341
matglanswespbij 389, **410**, 426
Matricaria (zie kamille)
matte bandgroefbij 29, 32, 34, 90, 99, 342, **351**, 368, 433, 441
matte dwergzandbij 189, **192**
maxillosum, Chelostoma 281
maxillosus, Eriades 281
Mecoptera 177
Mecopteroidea 177
media, Stellaria (zie vogelmuur)
mediata, Chrysis 77
Medicago (zie rupsklaver)
Medicago falcata (zie sikkelklaver)
Medicago lupulina (zie hopklaver)
Medicago sativa (zie luzerne)
Megabombus 184, 250
Megabraula 83
Megaceratina 276
Megachile 15, 18, 24, 27, 28, 30, 32, 37, 47, 69, 70, 75, 76, 78, 84, 90, 91, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 106, 114, 117, 119, 128, 129, 130, 132, 138, 139, 141, 144, 150, 153, 165, 167, 169, 176, 179, 180, 181, 183, 278, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 319, 324, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 413, 446
Megachile alpicola 30, 287, **374**
Megachile analis 93, 97, 99, 285, **374**, 375, 376
Megachile brevis 130, 283, 372, 373
Megachile centuncularis 30, 90, 97, 119, 286, 287, 288, 372, 373, 374, **375**
Megachile circumcincta 28, 91, 285, 286, 287, 288, **376**
Megachile genalis 287, 324, **376**, 377
Megachile lagopoda 181, 286, **377**, 378
Megachile lapponica 18, 70, 94, 284, 287, **378**
Megachile leachella 284, 286, 287, 288, 372, **378**, 379, 380
Megachile ligniseca 91, 97, 181, 284, 286, 372, **379**, 382
Megachile maritima 28, 98, 106, 286, 287, 372, 373, 377, **380**
Megachile pacifica 381
Megachile pilidens 91, 284, 378, **380**
Megachile pluto 372
Megachile pyrenaea 286, **381**
Megachile rotundata 32, 78, 117, 283, 372, 373, **381**
Megachile versicolor 30, 90, 287, **382**
Megachile willughbiella 28, 99, 119, 128, 141, 285, 286, 288, 372, 373, 374, 379, 380, **382**
Megachilidae 15, 17, 18, 26, 32, 69, 79, 81, 87, 156, 175, 176, 179, 443
Megachilinae 176
Megachilini 176, 180, 183
Meganomiidae 179
Meganomiinae 87, 175
Megaselia 84, 87
Megatoma undata 84, 417
Megatoma 84, 417
meidoorn 96, 194, 198, 209, 214, 221, 233, 236, 336, 338, 357, 359, 361, 436
meidoornzandbij 23, 47, 48, 89, 121, 187, 190, **196**, 234, 235, 396, 402
meisjesogen 319
Melampyrum (zie zwartkoren)
Melampyrum arvense (zie wilde weit)
Melampyrum pratense (zie hengel)
melanderi, Nomia 117
Melandrena 184
Melanobombus 184
Melanosmia 182
melathoracica, Nomada 181, 191, 225, 389, **402**
Melea 184
Melecta 15, 24, 67, 69, 70, 99, 135, 153, 159, 184, 244, 245, 247, 248, 249, 383, 384, 385, 449
Melecta albifrons albifrons 384
Melecta albifrons albovaria 384
Melecta albifrons nigra 384
Melecta albifrons 24, 70, 99, 247, 248, **384**, 385
Melecta luctuosa 245, 247, 249, 384, **385**
Melecta separata 383, 384
Melectini 16, 27, 184, 383, 384, 449
Melikertini 178
Melilotus (zie honingklaver)
Melilotus alba (zie witte honingklaver)
Melipona 17, 31, 176
Meliponini 14, 17, 23, 24, 26, 27, 57, 61, 67, 74, 86, 117, 123, 143, 175, 178, 179
Melitta 29, 42, 43, 45, 47, 69, 91, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 111, 114, 153, 156, 164, 175, 180, 181, 182, 297, 332, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 394, 397
Melitta dilatata 332
Melitta dimidiata 181, 386

Melitta haemorrhoidalis 42, 43, 45, 91, 95, 96, 98, 99, 114, 385, **386**, 394, 397
Melitta leporina 93, 95, 97, 386, **387**, 397
Melitta nigricans 94, 95, **387**, 388
Melitta tricincta 42, 95, 97, 111, **388**, 397
melittae, Stylops 74, 195, 198, 203, 205, 206, 207, 208, 210, 212, 221, 222, 224, 225, 226, 233, 234, 236, 238
Melittidae 26, 69, 87, 156, 175, 179, 180
Melittinae 87, 175
Melittini 182
Melittobia acasta 77, 78, 282, 373, 376, 377, 379, 417, 418, 420, 423
Melittobia chalybii 376
Melittobia 77, 78, 254, 282, 318, 319, 373, 376, 377, 379, 413, 417, 418, 420, 423
Melittosphecidae 179
Melittosphex burmensis 179
Melittoxena 249
Melitturga clavicornis 432
melkdistel 280, 298, 366
melkeppe 340
mellifera capensis, Apis 67, 83
mellifera scutellata, Apis 57, 74
mellifera, Apis 13, 14, 16, 17, 23, 28, 32, 34, 35, 36, 37, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 49, 51, 52, 55, 56, 57, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 74, 77, 83, 103, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 140, 142, 143, 144, 145, 146, 157, 177, 180, 215, **249**, 267, 274, 289, 419
mellifica, Apis 14
mellonella, Galleria 79, 83, 254
melo, Cucumis (zie meloen)
Meloe proscarabaeus 81, 129, 212, 249
Meloe rugosus 248
Meloe violaceus 81, 197, 247
Meloe 81, 129, 197, 212, 247, 248, 249
meloen 118, 121, 125
Meloidae 73, 81, 82, 86, 117, 129, 190, 197, 212, 244, 247, 248, 249, 289, 294, 451
melongena, Solanum (zie aubergine)
Mentha aquatica (zie watermunt)
Mentha arvensis (zie akkermunt)
Mesotrichia 452
Metoecus paradoxus 77
Metoecus 77
Metopininae 74, 84
metselbijen (zie Hoplitis en Osmia)
Micrandrena 184
middelste ganzerik 341
middelste teunisbloem 40
mier 35, 42, 47, 49, 50, 67, 75, 84, 85, 122, 128, 132, 147, 149, 177, 178, 179, 216, 254
mierkever 79, 82, 279, 318, 319, 373, 413
mierwesp 76, 149, 254, 318, 384
millefolium, Achillea (zie gewoon duizendblad)
Miltogramma murinum 324
Miltogramma punctata 80, 81, 291, 293, 297
Miltogramma 80, 81, 86, 289, 291, 293, 297, 324
Miltogramminae 80, 81, 86
miniatus, Sphecodes 344, 347, 356, 365, 430, 436, **437**
minima, Stelis 280, 324, **444**, 445
minitubebij 280, 324, **444**, 445
minor, Bombylius 291, 297
minor, Rhinanthus (zie kleine ratelaar)
minor, Sanguisorba (zie kleine pimpernel)
minuta, Dufourea 299, 300, **301**, 302
minuta, Stelis 322, 324, 444, **445**
minutissimum, Lasioglossum 29, 187, **354**, 363, 436
minutula, Andrena 99, 189, 192, **218**, 219, 232, 397
minutuloides, Andrena 181, 189, **218**, 219, 397
minutulum, Lasioglossum **355**, 399
Misopates orontium (zie akkerleeuwenbek)
mitis, Andrena 189, 213, **219**
moerasandijvie 263
moerasandoorn 95, 246, 266, 276
moerasereprijs 261
moeraskartelblad 44, 261
moerasmaskerbij 95, 96, 115, 134, 326, **337**, 338
moerasrolklaver 94, 215, 261, 272
moerasspirea 94, 196, 218, 229, 233, 263
moeraswederik 370
moeschleri, Nomada 181, 207, 212, 214, 389, **402**
moesdistel 261
moeslook 338
Molinia caerulea (zie pijpenstrootje)
Monilapis 185, 309
monilicornis quadratus, Sphecodes 438
monilicornis, Sphecodes 69, 99, 314, 344, 345, 354, 361, 368, 430, 431, **438**
Monodontomerus aeneus 78
Monodontomerus dentipes 247, 417
Monodontomerus laticornis 376
Monodontomerus montivagus 376
Monodontomerus obscurus 78, 248, 383, 417
Monodontomerus obsoletus 379, 417
Monodontomerus 78, 87, 247, 248, 373, 376, 379, 383, 413, 417
monogyna, Crataegus (zie eenstijlige meidoorn)
montana, Jasione (zie zandblauwtje)
montivagus, Monodontomerus 376
mooie sachembij **244**, 248, 325, 385
morawitzi, Andrena 195, 196
morio, Anacamptis (zie harlekijn)
morio, Lasioglossum 28, 29, 74, 99, 343, 350, 351, **355**, 356, 399, 434, 436, 437, 438, 439
mortelbijen 24, 75, 97, 153, 169, 180, 183, 278, 285, 372
moschata, Malva (zie muskuskaasjeskruid)
moshommel 14, 35, 95, 96, 115, 252, 257, **265**, 266, 267
muizenoor 192, 194, 197, 208, 214, 231, 241, 277, 313, 344, 351, 360, 366, 421
muralis, Sitaris 81, 82, 247, 248
murinum, Miltogramma 324
Muscidae 77
muscorum, Apis 14
muscorum, Bombus 14, 35, 95, 96, 115, 252, 257, **265**, 266, 267
muskuskaasjeskruid 280, 323
mustelina, Osmia 446
mutabilis, Nomada 197, 216, 389, **403**
mutica, Nomada 205, 389, **403**
Mutilla europaea 76, 254, 261, 266
Mutilla 76, 254, 261, 266
Mutillidae 76, 149, 254, 318, 384
muur 133, 278, 357
muurpeper 243, 328, 335, 352, 434, 435, 439
Mymaridae 79
Myopa buccata 197
Myopa tessellatipennis 75
Myopa 75, 197
Myosotis sylvatica (zie bosvergeet-mij-nietje)
myrtillus, Vaccinium (zie blauwe bosbes)
Mystacanthophora 184

nana, Andrena 181
nanula, Andrena 181, 190
napellus, Aconitum (zie blauwe monnikskap)
napus, Brassica (zie koolzaad)
narcis 248
Narcissus (zie narcis)
nasuta, Stelis 444
neglecta, Pseudospinolia 325
Nematoda 73
Nemognatha 87
nemoralis, Cepaea 414, 415, 423
nemorosa, Salvia (zie bossalie)
Neopasites cressoni 250
Neopasites 249, 250
Neosmia 182
Nepeta (zie kattenkruid)
Nepeta racemosa (zie blauw kattenkruid)
Nesoprosopis 186
Neuropteroidea 177
neushoornwespbij 181, 226, **406**
niger, Lasius 51, 216
niger, Sphecodes 71, 352, 356, **438**
nigra, Ballota (zie stinkende ballote)
nigra, Pinus (zie zwarte den)
nigra, Sambucus (zie vlier)
nigrescens continentis, Eucera 308
nigrescens, Eucera **308**, 409
nigricans, Melitta 94, 95, **387**, 388
nigriceps, Andrena 93, 201, **219**, 231, 408
nigricorne, Chelostoma 282
nigricornis, Antherophagus 84
nigricornis, Eriades 282
nigritus, Hylaeus 181, 326
nigroaenea, Andrena 25, 119, 145, **220**, 221, 395, 396, 398, 400, 402, 412, 441
nigrum, Empetrum (zie kraaihei)
nigrum, Piper (zie peper)
nigrum, Ribes (zie zwarte bes)
nitida forma baltica, Andrena 221
nitida, Andrena 74, 80, 89, 99, **221**, 222, 233, 396, 400, 402, 412

nitidiuscula, Andrena 198, **222**, 395
nitidiusculum, Lasioglossum 28, **356**, 357, 399, 409, 432, 434, 438, 439, 440
Nitidulidae 83, 87
nitidulum, Lasioglossum 343, 350, **356**
niveata, Andrena 95, 189, **222**, 223
niveata, Osmia 95, 418, 419, **421**, 446
nodosa, Scrophularia (zie knopig helmkruid)
nodularis, Eurytoma 78, 282
Nomada 18, 27, 30, 32, 34, 67, 69, 71, 93, 95, 97, 99, 106, 129, 141, 149, 150, 153, 160, 181, 183, 186, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 298, 307, 308, 309, 343, 351, 353, 355, 356, 358, 359, 360, 365, 366, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 425, 426, 428, 439
Nomada alboguttata 69, 195, 237, 389, **390**, 391, 392, 393, 439
Nomada argentata 106, 218, 389, **391**
Nomada armata 213, 389, **392**
Nomada baccata 194, 389, 390, 391, **392**
Nomada batava 186
Nomada bifasciata 211, 389, **393**, 397
Nomada braunsiana 181, 201, 224
Nomada castellana 181
Nomada conjungens 106, 227, 389, **393**
Nomada discedens 359
Nomada distinguenda 358, 366, 389, **393**
Nomada emarginata 386, 389, **394**
Nomada errans 222, 389, **394**, 428
Nomada fabriciana 192, 195, 198, 209, 221, 229, 389, **395**
Nomada facilis 181
Nomada femoralis 208, 214, 389, **395**
Nomada ferruginata 226, 389, **396**
Nomada flava 197, 205, 221, 222, 389, **396**, 409
Nomada flavoguttata 99, 204, 218, 219, 223, 230, 232, 389, **396**, 409
Nomada flavopicta 298, 386, 387, 388, 389, **397**
Nomada fucata 69, 106, 141, 205, 389, 393, **397**, 398
Nomada fulvicornis 191, 196, 201, 216, 221, 225, 231, 234, 389, **398**
Nomada furva 351, 355, 356, 360, 389, **398**
Nomada fuscicornis 389, **399**, 428
Nomada goodeniana 186, 199, 221, 222, 230, 234, 389, 390, **399**, 400, 411
Nomada guttulata 216, 389, **400**
Nomada integra 208, 214, 389, **400**
Nomada lathburiana 71, 199, 236, 389, 390, **401**
Nomada leucophthalma 193, 200, 389, 390, **401**
Nomada marshamella 99, 197, 205, 221, 222, 229, 235, 389, 398, **402**
Nomada melathoracica 181, 191, 225, 389, **402**
Nomada moeschleri 181, 207, 212, 214, 389, **402**
Nomada mutabilis 197, 216, 389, **403**
Nomada mutica 205, 389, **403**
Nomada obscura 229, 389, **404**
Nomada obtusifrons 200, 233, 389, **404**
Nomada opaca 209, 389, **405**
Nomada panzeri 99, 206, 208, 214, 217, 233, 236, 389, **405**
Nomada piccioliana 201, 389, **406**
Nomada pleurosticta 181, 226, **406**
Nomada rhenana 106, 211, 224, 389, **406**
Nomada roberjeotiana 200, 202, 220, 233, 389, **407**
Nomada ruficornis 106, 193, 212, 389, 390, **407**
Nomada rufipes 93, 202, 210, 220, 222, 231, 389, 390, **408**
Nomada sexfasciata 307, 308, 309, 389, **408**
Nomada sheppardana 353, 356, 365, 389, 397, **409**
Nomada signata 208, 389, 396, **409**
Nomada similis 389, **410**, 426
Nomada stigma 95, 197, 216, 230, 389, **410**, 411
Nomada striata 181, 211, 215, 224, 231, 238, 389, **411**, 412
Nomada succincta 186, 201, 221, 222, 389, 399, **411**
Nomada villosa 181, 211, 217, 389, **412**
Nomada zonata 106, 203, 389, **412**
Nomadinae 70, 175, 188, 444, 449
Nomadini 183
Nomia melanderi 117
Nomia triangulifera 147
Nomiinae 177
Nomioidinae 177
non-scripta, Hyacinthoides (zie wilde hyacinth)
noordelijke groefbij **363**
noordelijke klaverzandbij 92, 93, 189, **214**, 411
noordelijke sachembij **245**, 248, 288, 450
noordse maskerbij 181, **328**
norvegicus, Bombus 254, 262, **266**, 272
Nosema bombi 125, 126, 254
Notandrena 185
novaeangliae, Dufourea 299, 300
nummularia, Lysimachia (zie penningkruid)
nutans, Carduus (zie knikkende distel)
nycthemera, Andrena 181, 190
Nysson 150

oblongatum, Anthidium 240, **241**
obscura, Nomada 229, 389, **404**
obscura, Physocephala 383
obscurus, Monodontomerus 78, 248, 383, 417
obsoletus, Monodontomerus 379, 417
obtusa, Leucophora 80, 208, 222
obtusifrons, Nomada 200, 233, 389, **404**
obtusispina, Coelioxys 378
occidentalis, Bombus 124, 125
octodentata, Coelioxys 283
Odonata 178
Odontites (zie helmogentroost)
Odontites vernus serotinus (zie rode ogentroost)
odontopyga, Stelis 181, 423
odorata, Reseda (zie tuinreseda)
Odynerus 247, 332
Oenanthe aquatica (zie watertorkruid)
Oenothera (zie teunisbloem)
Oenothera biennis (zie middelste teunisbloem)
officinale, Levisticum (zie lavas)
officinale, Symphytum (zie gewone smeerwortel)
officinale, Taraxacum (zie paardenbloem)
officinalis, Althaea (zie heemst)
officinalis, Anchusa (zie gewone ossentong)
officinalis, Asparagus (zie asperge)
officinalis, Pulmonaria (zie longkruid)
officinalis, Sanguisorba (zie grote pimpernel)
officinalis, Stachys (zie betonie)
officinalis, Valeriana (zie echte valeriaan)
ogentroost 42, 388
ogentroostdikpoot 42, 95, 97, 111, **388**, 397
oleraceum, Allium (zie moeslook)
oleraceum, Cirsium (zie moesdistel)
oliekever 73, 81, 82, 86, 117, 129, 190, 197, 212, 244, 247, 248, 249, 289, 294, 451
Onobrychis viciifolia (zie esparcette)
Onograceae (zie teunisbloemachtigen)
Ononis (zie stalkruid)
Ononis spinosa (zie kattendoorn)
Onopordum acanthium (zie wegdistel)
ooievaarsbek 325, 349, 434
opaca, Nomada 209, 389, **405**
Opandrena 185
Ophrys (zie spiegelorchis)
Ophrys apifera (zie bijenorchis)
Ophrys aveyronensis 42
opulus, Viburnum (zie Gelderse roos)
oranje zandbij 43, 92, 106, **217**, 218, 392
orbatus, Thyreus 31, 159, 244, 245, 247, 248, 385, **449**
Orchidaceae (zie orchideeën)
orchideebij 56, 57, 175
orchideeën 38, 40, 41
Oreomelissa 185
Origanum vulgare (zie wilde marjolein)
ornatula, Stelis 322, 324, 418, 421, 443, **445**, 446
Ornithopus perpusillus (zie klein vogelpootje)
Orobanchaceae 253, 295
orontium, Misopates (zie akkerleeuwenbek)
Osirini 183
Osmia 15, 21, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 42, 47, 67, 68, 69, 75, 76, 77, 78, 80, 82, 84, 85, 87, 90, 91, 94, 95, 97, 98, 99, 115, 117, 118, 119, 127, 132, 134, 135, 142, 145, 150, 153, 169, 180, 181, 182, 183, 279, 282, 283, 317, 319, 412, 413, 414, 415, 416, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 443, 444, 445, 446, 450
Osmia aurulenta 30, 76, 91, 97, 98, **413**, 414, 423
Osmia bicolor 413, **414**, 415
Osmia bicornis 21, 23, 24, 25, 27, 28, 67, 68, 76, 77, 78, 80, 82, 84, 90, 99, 118, 119, 127, 134, 180, 413, 414, **415**, 416, 417, 419, 446
Osmia brevicornis 181, 446

Osmia caerulescens 30, 119, 413, **418**, 419, 421, 445
Osmia cornifrons 117
Osmia cornuta 67, 68, 78, 82, 84, 99, 118, **419**
Osmia emarginata 181, 446
Osmia leaiana 91, 95, 413, 418, **419**, 446
Osmia lignaria 118
Osmia maritima 29, 98, 115, 413, **420**, 445
Osmia mustelina 446
Osmia niveata 95, 418, 419, **421**, 446
Osmia parietina **421**, 424, 446
Osmia ribifloris 118
Osmia rufa 180, 416
Osmia spinulosa 77, 91, 97, 98, 413, **422**, 423
Osmia uncinata 94, 132, 413, 422, **423**
Osmia xanthomelana 28, 98, **424**
osmiae, Chaetodactylus 413, 414, 417, 419
Osmiini 176, 180, 182, 319
ovatula, Andrena 93, 106, 189, 210, **223**, 406, 411, 412
Oxaea 176
Oxaeinae 176
Oxycoccus (zie veenbes)
Oxycoccus macrocarpos (zie grote veenbes)

paardenbloem 95, 192, 193, 194, 196, 197, 198, 199, 201, 203, 204, 205, 209, 212, 214, 217, 219, 221, 229, 232, 235, 236, 256, 257, 258, 264, 265, 270, 273, 274, 275, 276, 282, 290, 312, 313, 314, 328, 343, 344, 345, 347, 348, 349, 350, 352, 354, 356, 357, 359, 363, 365, 366, 367, 424, 432
paardenbloembij 95, **214**, 396, 401, 439
paardenhoefklaver 324, 425
paardenkastanje 248
paarse dovenetel 275
Pachyceble 185, 309, 310, 311, 316
Pachycolletes 186, 288
Pachycrepoideus vindemmiae 79
pacifica, Megachile 381
Paleohabropoda 179
Paleomacropis eocenicus 178
Paleomelittidae 178, 179
pallens, Antherophagus 84
pallens, Lasioglossum 106, 114, **357**, 436
palustre, Cirsium (zie kale jonker)
palustre, Comarum (zie wateraardbei)
palustre, Peucedanum (zie melkeppe)
palustris, Caltha (zie dotterbloem)
palustris, Pedicularis (zie moeraskartelblad)
palustris, Stachys (zie moerasandoorn)
palustris, Tephroseris (zie moerasandijvie)
pandellei europaea, Andrena 224
pandellei pandellei, Andrena 224
pandellei, Andrena 91, 201, **224**, 411
pantserbijen 67, 68, 69, 150, 153, 156, 173, 183, 249, 250, 300, 301, 302, 428, 429
pantserbloedbij 236, 312, 313, 314, 316, 354, **434**
Panurginae 176, 425
Panurgini 185
Panurginus 425
Panurgus 23, 27, 29, 32, 47, 69, 76, 80, 91, 93, 94, 95, 98, 135, 153, 156, 170, 172, 176, 181, 185, 389, 390, 395, 399, 410, 425, 426, 427, 428
Panurgus banksianus 95, 98, 410, **425**, 426, 427
Panurgus calcaratus 47, 91, 95, 395, 399, 425, **427**, 428
Panurgus dentipes 181, 425, 427
panzeri, Nomada 99, 206, 208, 214, 217, 233, 236, 389, **405**
Papaver (zie klaproos)
Papaver rhoeas (zie grote klaproos)
Papaver somniferum (zie blauwmaanzaad)
papaverbij 15, 16, 18, 29, 92, 94, 286, 287, 319, **322**, 323, 446
papaveris, Hoplitis 15, 16, 18, 29, 92, 94, 286, 287, 319, **322**, 323, 446
paprika 118, 125, 265, 274
Paracrocisa 383
paradoxus, Metoecus 77
Paramacronychiinae 75
Paramacropis 369
Paraprosopis 186
parelzaad 385
parietina, Osmia **421**, 424, 446
parkbronsgroefbij 74, 90, 99, 119, 310, 311, **316**, 433
parvula, Ceratina 276
parvula, Hoplitis 445
parvulum, Lasioglossum 91, **357**, 394
pascuorum, Bombus 37, 40, 42, 75, 90, 119, 121, 251, 252, 254, 256, 257, 261, 265, **267**, 268, 270
Pasites 69, 188
pastinaak 95, 222, 341
Pastinaca sativa (zie pastinaak)
patula, Campanula (zie weideklokje)
paulus, Hylaeus 91, 181, 326, 333, 334, **335**, 336
pauxillum, Lasioglossum 26, 29, 91, **358**, 432, 433
pectoralis, Hylaeus 25, 79, 95, 96, 326, **336**, 337
Pedicularis (zie kartelblad)
Pedicularis palustris (zie moeraskartelblad)
Pedicularis sylvatica (zie heidekartelblad)
pedunculatus, Lotus (zie moerasrolklaver)
peen 192, 194, 201, 203, 219, 222, 270, 293, 316, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 334, 335, 340, 343, 361, 439, 443
peer 120, 121, 125, 197, 205, 221, 226, 274
Pelargonium (zie geranium)
peleterianum, Hieracium (zie vals muizenoor)
pellucidus, Sphecodes 101, 194, 195, 431, 432, **439**
pendula, Betula (zie ruwe berk)
penningkruid 371
peper 125
pepo, Cucurbita (zie courgette)
perdita, Trachusa 450
perennis, Bellis (zie madeliefje)
perforatum, Hypericum (zie sint janskruid)
periclymenum, Lonicera (zie wilde kamperfoelie)
Perilampidae 79
Perithous scurra 77
Perithous 77
perkinsi, Halictus 310
perpusillus, Ornithopus (zie klein vogelpootje)
persica, Prunus (zie perzik)
personata, Leucophora 191, 197
perversus, Sphecodes 15
perzik 119
petiolata, Alliaria (zie look-zonder-look)
Peucedanum palustre (zie melkeppe)
pfankuchi, Hylaeus 95, 96, 115, 134, 326, **337**, 338
Phacelia tanacetifolia (zie phacelia)
phacelia 453
phaeoptera, Stelis 321, 323, 417, 420, 421, 443, **446**
Phalacrotophora 87
Philanthus triangulum 65, 73, 74, 79, 82, 86, 282, 373
Philanthus 73, 74, 79, 82, 86
Phoridae 74, 84, 87, 250, 254
Phragmites australis (zie riet)
Physocephala obscura 383
Physocephala rufipes 75
Physocephala vittata 75, 377
Phyteuma spicatum (zie witte rapunzel)
Phyteuma spicatum nigrum (zie zwartblauwe rapunzel)
piccioliana, Nomada 201, 389, **406**
Picris hieracoides (zie bitterkruid)
pictipes, Hylaeus 326, **337**, 340
Picus viridis 187, 205
pijlbrem 215
pijlriet 452
pijpenstrootje 296, 347
pilidens, Megachile 91, 284, 378, **380**
pilipes, Andrena 92, 94, 95, **225**, 398, 402
pilosa, Genista (zie kruipbrem)
pilosella, Hieracium (zie muizenoor)
pilosulus, Hylaeus 181, 326
Pimpinella major (zie grote bevernel)
pimpinellifolia, Rosa (zie duinroosje)
Pimplinae 77
pinksterbloem 209
Pinus nigra (zie zwarte den)
Pinus sylvestris (zie grove den)
Piper nigrum (zie peper)
Pithitis 276
plagiata, Anthophora 28, 244, **246**, 247, 248, 285, 288, 385, 450
Plantaginaceae (zie leeuwenbekachtigen, weegbreeachtigen)
plantagineum, Echium 320
Plantago (zie weegbree)
Plantago lanceolata (zie smalle weegbree)
plantago-aquatica, Alisma (zie grote waterweegbree)
Plastandrena 185
platkielwespbij 200, 233, 389, **404**
plato, Anthrax 283
pleurosticta, Nomada 181, 226, **406**

Plodia interpunctella 126
plooivleugelwesp 16, 73, 74, 75, 76, 77, 79, 85, 150
plooivleugelwespachtigen 85, 179
pluimvoetbijen 25, 26, 27, 37, 39, 43, 44, 93, 98, 99, 114, 153, 170, 182, **297**, 299, 387, 397
plumipes, Anthophora 22, 26, 27, 28, 29, 32, 34, 70, 81, 82, 99, 127, 144, 145, 243, 244, **247**, 248, 288, 384, 385
plumipes, Dasypoda 298
pluto, Megachile 372
pneumonanthe, Gentiana (zie klokjesgentiaan)
Poaceae 210, 229, 258, 259, 261, 265, 266, 269, 270, 272, 322, 357, 363, 380
podagraria, Aegopodium (zie zevenblad)
Podalirius 184
Poecilandrena 185
poldermaskerbij **330**, 332, 333
Poliandrena 185
polita, Andrena 28, 91, 92, **225**, 406
politum, Lasioglossum 181, 438
Polochrum repandum 453
Polochrum 452, 453
Polygala vulgaris (zie gewone vleugeltjesbloem)
pomatia, Helix 414, 415, 423
pomorum, Bombus 254, 257, 258, **268**
Populus tremula (zie ratelpopulier)
porrum, Allium (zie prei)
posticus, Bombylius 76
Potentilla (zie ganzerik)
Potentilla anserina (zie zilverschoon)
Potentilla erecta (zie tormentil)
Potentilla intermedia (zie middelste ganzerik)
Potentilla reptans (zie vijfvingerkruid)
Potentilla tabernaemontani (zie voorjaarsganzerik)
praecox, Andrena 189, 193, **226**, 396
prasinum, Lasioglossum 93, 97, **359**, 433, 441, 443
pratense, Melampyrum (zie hengel)
pratense, Trifolium (zie rode klaver)
pratensis pratensis, Tragopogon (zie gele morgenster)
pratensis, Cardamine (zie pinksterbloem)
pratensis, Lathyrus (zie veldlathyrus)
pratensis, Salvia (zie veldsalie)
pratensis, Succisa (zie blauwe knoop)
pratorum, Bombus 30, 36, 75, 90, 93, 94, 119, 251, 252, 254, 257, 258, 262, 265, **268**, 271, 273
prei 338
prikneus 241
Primula (zie sleutelbloem)
Primulaceae (zie sleutelbloemachtigen)
prisca, Trigona 178
Proanthidium 240
propinqua, Andrena 203
proscarabaeus, Meloe 81, 129, 212, 249
Prosopis 186, 326
Protodufourea 249
Protohalictus 185, 309
Protostelis 443
Protoxaea 70, 176
Protozoa 125, 126, 254
Protozoa 125, 126, 254
Proxiandrena 185
proxima, Andrena 43, 95, 106, **226**, 227, 393
Proxylocopa 451, 452
pruim 119, 197, 221, 452
Prunella vulgaris (zie gewone brunel)
Prunus (zie kers)
Prunus avium (zie zoete kers)
Prunus domestica (zie pruim)
Prunus dulcis (zie amandel)
Prunus laurocerasus (zie laurierkers)
Prunus persica (zie perzik)
Prunus spinosa (zie sleedoorn)
pseudacorus, Iris (zie gele lis)
Pseudaugochloropsis 48
pseudofasciatus, Sphecodes 429
Pseudomegachile 183
Pseudomelecta 383
Pseudospinolia neglecta 325
Pseudostelis 443
Psithyrus 47, 68, 69, 71, 158, 184, 251, 254
Psocoptera 85, 152
Pteromalidae 79
Pteromalus apum 423
Pteromalus venustus 383, 423
Pteromalus 373, 383, 413, 423
Ptilandrena 185
Ptiloglossa 70
Ptinidae 84, 87, 418, 419
Ptininae 84
Ptinus fur 84
Ptinus sexpunctatus 84, 418
Ptinus 84, 418
pubescens, Xylocopa 67, 118
Pulicaria dysenterica (zie heelblaadjes)
Pulicaria vulgaris (zie klein vlooienkruid)
pullatus, Bombus 23
Pulmonaria officinalis (zie longkruid)
punctata, Lysimachia (zie puntwederik)
punctata, Miltogramma 80, 81, 291, 293, 297
punctatissimum, Lasioglossum 74, **359**, 399, 432
punctatum, Anthidium 98, **242**, 325
punctatus, Ammobates 106, 172, **188**, 244, 245
punctatus, Hylaeus 326
puncticeps, Sphecodes 344, 347, 350, 356, 361, 362, 366, 435, **440**
punctulatissima, Stelis 99, 241, 242, 320, 420, 421, **446**
punctulatissimus, Hylaeus **338**
puntwederik 370, 371
purpurea, Digitalis (zie gewoon vingerhoedskruid)
purpureum, Lamium (zie paarse dovenetel)
pusilla, Andrena 189, **227**
Pyganthophora 184
pygmaeum, Lasioglossum **360**
Pyralidae 83, 87
pyrenaea, Megachile 286, **381**
pyrenaicus, Trichofoenus 278
Pyrenese behangersbij 286, **381**
Pyrobombus 184, 250
Pyrus communis (zie peer)

quadricinctus, Halictus 29, 47, 48, 75, 309, 310, **312**, 315, 432, 434
quadricolor, Bombus 181, 271
quadrifasciatus, Conops 75
quadrimaculata, Anthophora 28, 91, 245, **248**, 285, 288, 449, 450
quadrinotatulum, Lasioglossum 98, **360**, 361, 432, 435, 438, 440
quadrinotatum, Lasioglossum 93, 350, **361**, 440
Quercus (zie eik)
Quercus robur (zie zomereik)
quinquepunctata, Sapyga 282, 322, 324, 376, 414, 418, 420, 421, 425
quinquespinosus, Rophites 173, **428**, 429

raapzaad 222
racemosa, Nepeta (zie blauw kattenkruid)
radicata, Hypochaeris (zie gewoon biggenkruid)
rankende helmbloem 267
ranonkelachtigen 192
ranonkelbij 30, 32, 33, 35, 92, **280**, 281, 282
Ranunculaceae (zie ranonkelachtigen)
Ranunculus (zie boterbloem)
Ranunculus acris (zie scherpe boterbloem)
Ranunculus bulbosus (zie knolboterbloem)
rapunculi, Chelostoma 41, 42, 43, 99, **282**, 318, 444, 445
rapunculoides, Campanula (zie akkerklokje)
rapunculus, Campanula (zie rapunzelklokje)
rapunzelklokje 41, 42, 43, 111, 224, 279, 282, 343
ratelaar 42, 43, 92, 253
ratelpopulier 200
ratisbonensis, Andrena 411
ravouxi, Hoplitis 28, 77, 91, 134, 287, 319, **323**
recta, Stachys (zie bergandoorn)
repandum, Polochrum 453
repens, Salix (zie kruipwilg)
repens, Trifolium (zie witte klaver)
reptans, Ajuga (zie kruipend zenegroen)
reptans, Potentilla (zie vijfvingerkruid)
Reseda (zie reseda)
Reseda alba (zie witte reseda)
Reseda lutea (zie wilde reseda)
Reseda luteola (zie wouw)
Reseda odorata (zie tuinreseda)
reseda 95, 242, 295, 297, 332, 335, 339, 432, 434, 440, 442
reseda-achtigen 295
Resedaceae (zie reseda-achtigen)
resedamaskerbij 19, 79, 95, 326, 327, **339**
reticulatus, Sphecodes 194, 195, 210, 238, 351, 430, **440**, 441
retusa, Anthophora 91, 244, 247, **248**, 249, 385
reuzenbalsemien 95

reuzenberenklauw 264, 274
reuzenhoningbij 56
Rhamnus cathartica (zie wegedoorn)
Rhamnus frangula (zie sporkehout)
rhenana, Nomada 106, 211, 224, 389, **406**
Rhinanthus (zie ratelaar)
Rhinanthus alectorolophus (zie harige ratelaar)
Rhinanthus angustifolius (zie grote ratelaar)
Rhinanthus minor (zie kleine ratelaar)
Rhingia 45
Rhodobombus 184
Rhododendron (zie rododendron)
rhoeas, Papaver (zie grote klaproos)
Rhopalolemma 249
Rhophitoides 181, 428
Ribes (zie ribes)
Ribes nigrum (zie zwarte bes)
Ribes rubrum (zie aalbes)
Ribes sanguineum (zie rode ribes)
ribes 120, 235
ribifloris, Osmia 118
riet 25, 127, 132, 133, 135, 277, 318, 326, 328, 330, 332, 336, 337
rietmaskerbij 25, 79, 95, 96, 326, **336**, 337
rimpelkruinbloedbij 194, 195, 210, 238, 351, 430, **440**, 441
rimpelsnuit 91, **200**, 203, 406
rinki, Hylaeus **338**, 339
Rinks maskerbij **338**, 339
Ripiphoridae 77
rivierkruiskruid 95
roberjeotiana, Nomada 200, 202, 220, 233, 389, **407**
Robinia (zie robinia)
robinia 379, 381
roborator, Exeristes 377
robur, Quercus (zie zomereik)
rode bosbes 217, 347
rode klaver 95, 117, 118, 211, 215, 238, 256, 258, 259, 260, 261, 262, 264, 266, 268, 269, 270, 271, 272, 276, 421
rode koekoekshommel 254, 264, 268, **270**, 272
rode maskerbij 93, 95, 325, 326, **341**
rode ogentroost 95, 111, 261, 264, 266, 272, 295, 388
rode ribes 262, 269, 273, 275
rode wesp 75, 403
rode wespbij 197, 216, 389, **403**
rode zandbij **229**, 400, 411
rododendron 235
roestbruine bloedbij 347, 349, 359, **433**, 435
roetbijen 23, 27, 29, 32, 47, 69, 76, 80, 91, 93, 94, 95, 98, 135, 153, 156, 170, 172, 176, 181, 185, 389, 390, 395, 399, 410, 425, 426, 427, 428
rolklaver 41, 96, 98, 201, 239, 241, 264, 308, 322, 324, 376, 378, 379, 381, 414, 421, 422, 450, 451
rondwormen 73
rood bosvogeltje 40
rood zwenkgras 357
roodbruine groefbij 28, 33, 92, 342, **366**, 367, 443
roodbuikje 25, **236**, 237, 391, 439
roodgatje 23, 24, 89, 93, 94, 99, 106, 119, 121, **211**, 212, 403, 408
roodharige wespbij 71, 199, 236, 389, 390, **401**
roodpotige groefbij 49, 50, 51, 75, 90, 91, 94, 119, 309, 310, 311, **313**, 434, 438
roodrandzandbij 95, 115, **228**, 402
roodscheen-zandbij 98, 195, **229**, 404
roodsprietwespbij 191, 196, 201, 216, 221, 225, 231, 234, 389, **398**
roodstaartklaverzandbij 189, **230**, 398, 411
roodzwarte dubbeltand 192, 195, 198, 209, 221, 229, 389, **395**
roos 39, 41, 95, 322, 329, 330, 336, 372, 380, 381, 383
roosachtigen 41, 197, 245, 253, 357, 415, 432
Rophites 29, 80, 153, 156, 173, 181, 185, 249, 250, 428, 429
Rophites algirus trispinosus 428
Rophites quinquespinosus 173, **428**, 429
Rophitinae 87, 177, 428
Rosa (zie roos)
Rosa pimpinellifolia (zie duinroosje)
Rosaceae (zie roosachtigen)
rosae, Andrena 95, 115, **228**, 402
rosea, Alcea (zie stokroos)
rosse kegelbij 245, 246, 247, 248, **287**, 288, 376, 379, 383
rosse metselbij 21, 23, 24, 25, 27, 28, 67, 68, 76, 77, 78, 80, 82, 84, 90, 99, 118, 119, 127, 134, 180, 413, 414, **415**, 416, 417, 419, 446
rotsbehangersbij 91, 284, 378, **380**
rotsmetselbij 28, 91, 169, 287, 319, **325**
rotundata, Megachile 32, 78, 117, 283, 372, 373, **381**
rotundifolia, Campanula (zie grasklokje)
rouwbijen 15, 24, 67, 69, 70, 99, 135, 153, 159, 184, 244, 245, 247, 248, 249, 383, 384, 385, 449
rozenburgensis, Epeolus 306
rubicundus, Halictus 49, 50, 51, 75, 90, 91, 94, 119, 309, 310, 311, **313**, 434, 438
rubicundus, Sphecodes 191, 216, 221, 430, 431, 432, 433, **441**
rubra, Cephalantera (zie rood bosvogeltje)
rubra, Festuca (zie rood zwenkgras)
rubrum, Ribes (zie aalbes)
Rubus (zie braam)
Rubus caesius (zie dauwbraam)
Rubus fruticosus (zie gewone braam)
Rubus idaeus (zie framboos)
ruddii, Chrysis 77, 321, 324
ruderarius, Bombus 14, 24, 75, 97, 252, 257, 258, 263, **269**, 271
ruderatus, Bombus 96, 251, 254, 256, 260, **269**
rufa, Osmia 180, 416
rufa, Vespula 75, 403
rufescens, Coelioxys 245, 246, 247, 248, **287**, 288, 376, 379, 383
ruficornis, Nomada 106, 193, 212, 389, 390, **407**
ruficrus, Andrena 98, 195, **229**, 404
ruficrus, Sphecodes 181, 214, 441
rufipes, Nomada 93, 202, 210, 220, 222, 231, 389, 390, **408**
rufipes, Physocephala 75
rufitarse, Lasioglossum 92, 93, 181, **362**, 434
rufiventris, Sphecodes 312, **441**
rufocaudata, Coelioxys 283, 372
rugosus, Meloe 248
ruig klokje 386
ruige behangersbij 28, 91, 285, 286, 287, 288, **376**
ruige leeuwentand 225, 226, 325
Rumex acetosella (zie schapenzuring)
rupestris, Bombus 254, 264, 268, **270**, 272
rupsklaver 308, 451
ruwbladigen 131, 224, 244, 245, 248, 253, 309, 376, 380
ruwe berk 209
rybyensis, Cerceris 74, 210

sabulosum, Lasioglossum 181, **362**, 364, 437
sachembijen 22, 25, 26, 27, 28, 29, 32, 34, 40, 47, 69, 79, 81, 82, 91, 93, 99, 106, 118, 127, 134, 141, 144, 145, 153, 158, 181, 184, 189, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 283, 284, 285, 288, 325, 383, 384, 385, 449, 450
sachembijenoliekever 81, 82, 247, 248
sagittale, Chamaespartium (zie pijlbrem)
salicaria, Lythrum (zie grote kattenstaart)
salicifolia, Spirea (zie theeboompje)
salie 241, 282, 453
Salix (zie wilg)
Salix alba (zie schietwilg)
Salix caprea (zie boswilg)
Salix cinerea (zie grauwe wilg)
Salix repens (zie kruipwilg)
Salix viminalis (zie katwilg)
Salvia (zie salie)
Salvia nemorosa (zie bossalie)
Salvia pratensis (zie veldsalie)
sambucina, Dactylorhiza (zie vlierorchis)
Sambucus nigra (zie vlier)
sanguineum, Ribes (zie rode ribes)
Sanguisorba minor (zie kleine pimpernel)
Sanguisorba officinalis (zie grote pimpernel)
Sapyga clavicornis 244, 279, 282, 418, 421
Sapyga quinquepunctata 282, 322, 324, 376, 414, 418, 420, 421, 425
Sapyga similis 282, 421, 422, 424, 425
Sapyga 244, 279, 282, 322, 324, 373, 376, 413, 414, 418, 420, 421, 422, 424, 425
Sapygidae 79, 150, 282, 318, 373, 413, 421, 425, 452
Sapygina decemguttata 319
Sapyginae 79
Sarcophagidae 75, 77, 79, 80, 86, 87, 289, 291, 293, 297, 298, 324
satellietvlieg 80, 81, 86
sativa, Castanea (zie tamme kastanje)
sativa, Medicago (zie luzerne)
sativa, Pastinaca (zie pastinaak)

sativa, Vicia (zie slanke wikke)
sativus, Cucumis (zie komkommer)
Scabiosa columbaria (zie duifkruid)
scabiosa, Centaurea (zie grote centaurie)
scabiosae, Halictus 29, 47, 48, 67, 68, 95, 312, **314**, 315
scabricollis, Sphecodes 15, 310, 359, 368, **442**, 443
schaefferi, Cerocoma 81
schapenzuring 265
schencki, Andrena **229**, 400, 411
schermbloemen 25, 79, 95, 198, 203, 219, 222, 224, 227, 229, 230, 235, 264, 270, 295, 297, 327, 331, 334, 339, 340, 349, 382, 430, 432, 433, 434, 435, 436, 442
schermbloemzandbij 198, **222**, 395
schermhavikskruid 256, 302, 368, 423, 425
scherpe boterbloem 209, 230
schietwilg 193, 219
schimmels 59, 65, 73, 83, 85, 152, 240, 254, 297
schoenoprasum, Allium (zie bieslook)
schoffelbloedbij 101, 194, 195, 431, 432, **439**
schoorsteengroefbij 29, **351**
schoorsteensachem 28, 244, **246**, 247, 248, 285, 288, 385, 450
schoorsteenwespen 247, 332
schorpioenvliegachtigen 177
schorviltbij 98, 115, 153, 155, 293, 304, **306**
schorzijdebij 25, 29, 33, 67, 68, 81, 98, 115, 153, 155, 288, 289, **292**, 293, 296, 305, 306, 307
schubhaarkegelbij 282, **283**, 379, 381
Schwarzia 249
Scilla bifolia (zie vroege sterhyacint)
scoparius, Cytisus (zie brem)
scorodonia, Teucrium (zie valse salie)
Scrapterinae 177
Scrophularia (zie helmkruid)
Scrophularia nodosa (zie knopig helmkruid)
Scrophularia vernalis (zie voorjaarshelmkruid)
Scrophulariaceae (zie helmkruidachtigen)
scurra, Perithous 77
Scutellaria galericulata (zie blauw glidkruid)
scutellaris, Crocisa 449
Securigera (zie kroonkruid)
Sedum (zie vetkruid)
Sedum acre (zie muurpeper)
Sedum telephium (zie hemelsleutel)
Seladonia 185, 309, 310, 316
semilaevis, Andrena 189, **230**, 397
semilucens, Lasioglossum 347, **363**, 437
sempervirens, Buxus (zie buxus)
Senecio (zie kruiskruid)
Senecio fluviatilis (zie rivierkruiskruid)
Senecio vulgaris (zie klein kruiskruid)
Sennertia cerambycina 453
Senotaina 80, 81
separata, Melecta 383, 384
sepium, Convolvulus (zie haagwinde)
sepium, Vicia (zie heggenwikke)
sering 379
serpyllum, Thymus (zie kleine tijm)
serratulae, Trachusa 450
setipennis, Digomochaeta 324
sexcinctus, Halictus 29, 68, 312, 314, **315**, 356, 432, 434
sexfasciata, Nomada 307, 308, 309, 389, **408**
sexmaculatum, Lasioglossum **363**
sexnotatum, Lasioglossum 93, **364**
sexpunctatus, Ptinus 84, 418
sexstrigatum, Lasioglossum 90, 99, 362, **364**, 365, 409, 430, 436, 437
sheppardana, Nomada 353, 356, 365, 389, 397, **409**
sichelii, Bombus 270
sicula, Chalicodoma 75
Sicus ferrugineus 75
Sicus 75
sierlijke wespbij 99, 206, 208, 214, 217, 233, 236, 389, **405**
signaalwespbij 208, 389, 396, **409**
signata, Nomada 208, 389, 396, **409**
signata, Stelis 239, 240, **447**
signatorius, Aritranis 324
signatus, Hylaeus 19, 79, 95, 326, 327, **339**
sikkelklaver 309
Silene flos-cuculi (zie echte koekoeksbloem)
Silene vulgaris (zie blaassilene)
Simandrena 185
Simcolletes 186, 288
similis, Andrena 189, **230**, 398, 411
similis, Colletes 95, 288, 291, **295**, 307
similis, Nomada 389, **410**, 426
similis, Sapyga 282, 421, 422, 424, 425
simillima, Andrena **231**, 408
Simpanurgus 425
simplex, Halictus 181, 310, 311
Sinapis alba (zie witte mosterd)
Sinapis arvensis (zie herik)
sinensis, Wisteria (zie blauwe regen)
Sinomacropis 369
sint janskruid 323
sinuatus, Hylaeus 181, 326
Siphonaptera 177
Sisymbrium austriacum chrysanthum (zie Maasraket)
Sitaris muralis 81, 82, 247, 248
Sitaris 81, 82, 247, 248
slangenkruid 41, 189, 241, 243, 245, 246, 259, 262, 268, 272, 277, 320, 321, 322, 324, 328, 332, 379, 385, 414, 418, 422
slangenkruidbij 78, 91, **319**, 320, 321, 446
slanke groefbij **347**, 433, 434, 435, 438, 440
slanke kegelbij **286**, 323, 376, 379, 380, 381, 383
slanke wikke 324
slanksprietmaskerbij 91, 94, 181, **333**, 335, 336
sleedoorn 95, 196, 200, 203, 214, 229, 232, 233, 236, 264
sleutelbloem 118, 453
sleutelbloemachtigen 248
slobkousbijen 16, 26, 29, 41, 42, 43, 44, 45, 69, 94, 99, 153, 156, 171, 175, 182, 297, 302, 303, 368, 369, 370, 371
slurfbij 173, **428**, 429
smalbandwespbij 186, 199, 221, 222, 230, 234, 389, 390, **399**, 400, 411
smalle raai 259
smalle weegbree 265
smalle wikke 217, 421
smaragdulus, Halictus 181, **316**
smeathmanellum, Lasioglossum 181, 356
smeerwortel 36, 211, 215, 253, 267
sneeuwbes 262, 265, 269, 273
snorzweefvlieg 38
sociabilis, Eucera 307
sociella, Aphomia 83, 126, 254
Solanum dulcamara (zie bitterzoet)
Solanum lycopersicum (zie tomaat)
Solanum melongena (zie aubergine)
solida, Corydalis (zie vingerhelmbloem)
Solidago (zie guldenroede)
Solidago canadensis (zie Canadese guldenroede)
somniferum, Papaver (zie blauwmaanzaad)
Sonchus (zie melkdistel)
Sonchus arvensis (zie akkermelkdistel)
Sorbus (zie lijsterbes)
Sorbus aucuparia (zie wilde lijsterbes)
soroeensis, Bombus 75, 98, 265, 268, **271**
Spaanse aak 204
Spaanse vlieg 81
Spatulariella 186, 334
speciosa, Galeopsis (zie dauwnetel)
speerdistel 256, 259, 271, 275, 377, 420, 421, 432
spektor 84, 87
Spergula (zie spurrie)
Spergula arvensis (zie gewone spurrie)
sphaerocephalon, Allium (zie kogellook)
sphaerocephalus, Echinops (zie beklierde kogeldistel)
Sphaeropthalma unicolor 384
Sphaerularia bombi 254
Sphecidae 85
Spheciformes 149, 179
Sphecodes 15, 25, 30, 32, 67, 69, 70, 71, 74, 99, 101, 106, 149, 150, 152, 153, 155, 162, 177, 181, 185, 190, 191, 194, 195, 197, 210, 214, 216, 221, 236, 238, 290, 301, 302, 310, 311, 312, 313, 314, 316, 317, 343, 344, 345, 347, 349, 350, 351, 352, 354, 356, 357, 359, 360, 361, 362, 365, 366, 368, 388, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443
Sphecodes albilabris 106, 290, 313, 316, 429, 430, **431**, 432
Sphecodes crassus 356, 359, 360, 361, 366, **432**, 433
Sphecodes cristatus 311, 429
Sphecodes divisus 302
Sphecodes ephippius 69, 194, 195, 197, 312, 317, 349, 351, 361, 431, **432**, 433
Sphecodes ferruginatus 347, 349, 359, **433**, 435
Sphecodes geoffrellus 347, 351, 356, 362, 432, **433**
Sphecodes gibbus 236, 312, 313, 314, 316, 354, **434**

Sphecodes hyalinatus 347, 361, 433, **435**
Sphecodes longulus 351, 353, 354, 356, 365, 366, **435**, 436, 440
Sphecodes majalis 106, 357, 430, **436**
Sphecodes marginatus biskrensis 436
Sphecodes marginatus 301, **436**, 437
Sphecodes miniatus 344, 347, 356, 365, 430, 436, **437**
Sphecodes monilicornis quadratus 438
Sphecodes monilicornis 69, 99, 314, 344, 345, 354, 361, 368, 430, 431, **438**
Sphecodes niger 71, 352, 356, **438**
Sphecodes pellucidus 101, 194, 195, 431, 432, **439**
Sphecodes perversus 15
Sphecodes pseudofasciatus 429
Sphecodes puncticeps 344, 347, 350, 356, 361, 362, 366, 435, **440**
Sphecodes reticulatus 194, 195, 210, 238, 351, 430, **440**, 441
Sphecodes rubicundus 191, 216, 221, 430, 431, 432, 433, **441**
Sphecodes ruficrus 181, 214, 441
Sphecodes rufiventris 312, **441**
Sphecodes scabricollis 15, 310, 359, 368, **442**, 443
Sphecodes spinulosus 368, 430, **443**
Sphecodes subovalis 71
Sphecodes zangherii 429
Sphingonotus caerulans 75
sphondylium, Heracleum (zie gewone berenklauw)
spicatum nigrum, Phyteuma (zie zwartblauwe rapunzel)
spicatum, Phyteuma (zie witte rapunzel)
spiegelorchis 42
spilotus, Hylaeus 98, 180, 327, 332
spinigera, Andrena 196, 234
spinosa, Ononis (zie kattendoorn)
spinosa, Prunus (zie sleedoorn)
spinulosa, Osmia 77, 91, 97, 98, 413, **422**, 423
spinulosus, Sphecodes 368, 430, **443**
Spirea salicifolia (zie theeboompje)
Spiroplasmaceae 254
splendidus, Syntretus 74, 75, 254
sporendiertjes 73
sporkehout 94, 209, 262, 263, 273, 333, 334, 344, 345, 347, 361, 362, 364, 365
sporkehoutzandbij 93, 94, **209**, 405
spreta, Andrena 227
spurrie 328
Stachys (zie andoorn)
Stachys annua (zie zomerandoorn)
Stachys byzantina (zie ezelsoor)
Stachys officinalis (zie betonie)
Stachys palustris (zie moerasandoorn)
Stachys recta (zie bergandoorn)
Stachys sylvatica (zie bosandoorn)
stalkruid 241
steenhommel 32, 34, 40, 75, 90, 119, 121, 246, 251, 252, 254, 257, 258, **263**, 264, 268, 269, 270, 271
Steganinae 80
steilrandgroefbij 98, **360**, 361, 432, 435, 438, 440
stekelbrem 224, 231, 344
Stelidomorpha 443
Stelis 27, 67, 69, 70, 76, 77, 78, 91, 99, 132, 153, 166, 181, 183, 238, 239, 240, 241, 242, 278, 279, 280, 282, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 413, 417, 418, 420, 421, 423, 443, 444, 445, 446, 447, 450
Stelis breviuscula 282, 318, 319, 322, 443, **444**
Stelis chlorocyanea 444
Stelis elongativentris 444
Stelis minima 280, 324, **444**, 445
Stelis minuta 322, 324, 444, **445**
Stelis nasuta 444
Stelis odontopyga 181, 423
Stelis ornatula 322, 324, 418, 421, 443, **445**, 446
Stelis phaeoptera 321, 323, 417, 420, 421, 443, **446**
Stelis punctulatissima 99, 241, 242, 320, 420, 421, **446**
Stelis signata 239, 240, **447**
Stelis vernalis 444
Stellaria (zie muur)
Stellaria media (zie vogelmuur)
Stenoria analis 82, 289, 294
Stenotritidae 175, 177, 179
Stenotritus 177
stigma, Nomada 95, 197, 216, 230, 389, **410**, 411
stijf haviksкruid 43
stijve ogentroost 295
stinkende ballote 241, 248, 270, 429
stipmaskerbij 326, **340**
stofluis 85, 152
stokroos 274
stomptandwespbij 181, 211, 215, 224, 231, 238, 389, **411**, 412
stragulata, Andrena 228
streepzaad 222, 264, 298, 315, 318, 350, 351, 356, 359, 426, 428
striata, Nomada 181, 211, 215, 224, 231, 238, 389, **411**, 412
stricta, Euphrasia (zie stijve ogentroost)
strigatum, Anthidiellum 28, 132, 166, 238, **239**, 447
strohmella, Andrena 91, 189, **231**
struikhei 42, 43, 114, 194, 209, 210, 234, 256, 258, 262, 265, 267, 271, 294, 296, 297, 306, 344, 345, 359, 433, 438, 441
Stylopidae 74
Stylops melittae 74, 195, 198, 203, 205, 206, 207, 208, 210, 212, 221, 222, 224, 225, 226, 233, 234, 236, 238
styriacus, Hylaeus 326, **340**
subauratus, Halictus 181, 356
subfulvicorne, Lasioglossum 181, **365**
subopaca, Andrena 90, 99, 189, 218, **232**, 397
subovalis, Sphecodes 71
Subterraneobombus 184
subterraneus, Bombus 24, 252, **271**, 272
succincta, Nomada 186, 201, 221, 222, 389, 399, **411**
succinctus, Colletes 18, 19, 29, 42, 43, 67, 68, 80, 93, 97, 288, 289, 292, 293, **296**, 297, 305
Succisa pratensis (zie blauwe knoop)
sylvarum, Bombus 40, 251, 254, 258, 270, **272**, 275
sylvatica, Myosotis (zie bosvergeet-mij-nietje)
sylvatica, Pedicularis (zie heidekartelblad)
sylvatica, Stachys (zie bosandoorn)
sylvestris, Angelica (zie gewone engelwortel)
sylvestris, Anthriscus (zie fluitenkruid)
sylvestris, Bombus 75, 105, 254, 263, 266, 269, **272**
sylvestris, Lathyrus (zie boslathyrus)
sylvestris, Malus (zie appel)
sylvestris, Pinus (zie grove den)
Symphoricarpos albus (zie sneeuwbes)
Symphyta 178
Symphytum (zie smeerwortel)
Symphytum officinale (zie gewone smeerwortel)
synadelpha, Andrena 95, 189, **232**, 233, 405
Synhalonia 449
Syntretus splendidus 74, 75, 254
Syntretus 74, 75, 254
Syringa (zie sering)
Syrphidae 35, 39, 42, 44, 45, 76, 84, 87, 239, 254
Systropha 249

tabernaemontani, Potentilla (zie voorjaarsganzerik)
Taeniandrena 185
tamme kastanje 253, 265
tanacetifolia, Phacelia (zie phacelia)
Tanacetum (zie wormkruid)
Tanacetum vulgare (zie boerenwormkruid)
Taraxacum officinale (zie paardenbloem)
tarsalis, Epeolus 98, 115, 153, 155, 293, 304, **306**
Tarsandrena 185
tarsata, Andrena 92, 93, **233**, 405, 407
tarsatum, Lasioglossum 93, 98, **365**, 366, 436
Tegenaria 248
telephium, Sedum (zie hemelsleutel)
temulum, Chaerophyllum (zie dolle kervel)
Tephroseris palustris (zie moerasandijvie)
terrestris dalmatinus, Bombus 124
terrestris, Apis 14
terrestris, Bombus 35, 36, 37, 38, 39, 51, 70, 75, 90, 99, 118, 119, 121, 124, 125, 128, 144, 251, 252, 253, 254, 258, 264, 265, **273**, 274, 275
terricola, Bombus 125
tessellatipennis, Myopa 75
tetralix, Erica (zie gewone dophei)
Tetralonia 29, 75, 153, 156, 161, 183, 307, 447, 448
Tetralonia macroglossa 448
Tetralonia malvae 75, 161, **448**
Tetraloniella 188, 283
Tetrastichidae 77
Tetrastichinae 77
Teucrium (zie gamander)

Teucrium scorodonia (zie valse salie)
teucrium, Veronica (zie brede ereprijs)
teunisbloem 421
teunisbloemachtigen 380
Texelse zandbij 91, 98, **208**, 396, 401
Thecophora atra 352
Thecophora 75, 352
theeboompje 237
Thlaspi (zie boerenkers)
thoracica, Andrena 221, **233**, 398, 400
Thoracobombus 68, 184, 251
thuringiensis, Bacillus 126
Thygatina 448
Thymus (zie tijm)
Thymus serpyllum (zie kleine tijm)
Thymus vulgaris (zie echte tijm)
Thyreus 31, 67, 69, 153, 156, 159, 184, 244, 245, 247, 248, 383, 384, 385, 449
Thyreus orbatus 31, 159, 244, 245, 247, 248, 385, **449**
Thyrophagus 417
thyrsiflora, Lysimachia (zie moeraswederik)
tibialis, Andrena 195, **234**, 398, 400
tijm 93, 250, 267, 341
Tilia (zie linde)
tinctoria, Anthemis (zie gele kamille)
tomaat 17, 118, 124, 126, 253, 265, 274
toorts 112, 322, 324
tormentil 92, 204, 233, 332, 337, 339, 352, 362
tormentilzandbij 92, 93, **233**, 405, 407
Tortonia dogaressa 413, 415
Torymidae 78
Toryminae 78
Torymus cupreus 78
Torymus 78
Trachandrena 185
tracheemijt 125, 126
trachelium, Campanula (zie ruig klokje)
Trachusa 28, 153, 156, 167, 183, 240, 283, 450
Trachusa byssina 28, 167, **450**
Trachusa perdita 450
Trachusa serratulae 450
Tragopogon pratensis pratensis (zie gele morgenster)
tremula, Populus (zie ratelpopulier)
triangulifera, Nomia 147
triangulum, Philanthus 65, 73, 74, 79, 82, 86, 282, 373
Trichodes alvearius 74, 82, 279, 282
Trichodes apiarius 82, 373
Trichodes 74, 82, 279, 282, 318, 319, 373
Trichofoenus pyrenaicus 278
Trichrysis cyanea 282
tricincta, Melitta 42, 95, 97, 111, **388**, 397
tridentata, Dioxys 181, 321, 324
tridentata, Hoplitis 91, 319, **324**, 445
Triepeolus tristis 449
Triepeolus 69, 449
Trifolium (zie klaver)
Trifolium arvense (zie hazenpootje)
Trifolium incarnatum (zie inkarnaatklaver)
Trifolium pratense (zie rode klaver)
Trifolium repens (zie witte klaver)
Trigona prisca 178
Trigona 16, 178
trimaculata, Chrysura 76, 77, 414, 415, 423
trimmerana, Andrena 196, **234**, 402
trinotatus, Hylaeus 181, **340**
tripolium, Aster (zie zulte)
tristis, Triepeolus 449
tronkenbij 32, 34, 41, 48, 78, 94, 95, 150, 165, 317, **318**, 319, 444, 445
truncatus, Biastes 173, 249, **250**, 300, 301, 302
truncorum, Heriades 32, 34, 41, 48, 78, 94, 95, 150, 165, 317, **318**, 319, 444, 445
Trypoxylon figulus 79
tscheki, Andrena 181, 190
tubebijen 27, 67, 69, 70, 76, 77, 78, 91, 99, 132, 153, 166, 181, 183, 238, 239, 240, 241, 242, 278, 279, 280, 282, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 413, 417, 418, 420, 421, 423, 443, 444, 445, 446, 447, 450
tuberculata, Hoplitis 181, 446
tuberosus, Lathyrus (zie aardaker)
tuinbladsnijder 30, 90, 97, 119, 286, 287, 288, 372, 373, 374, **375**
tuinboon, veldboon 120, 248
tuinboon, veldboon 120, 248
tuinhommel 30, 42, 75, 119, 251, 254, 255, 256, **260**, 262, 269, 271
tuinmaskerbij 90, 99, 119, 326, **334**
tuinreseda 339
tuinslak 423
tumida, Aethina 83, 125
tumulorum, Halictoxenos 74, 356, 360
tumulorum, Halictus 74, 90, 99, 119, 310, 311, **316**, 433
Tussilago farfara (zie klein hoefblad)
tweekleurige koekoekshommel 254, **256**, 258, 265, 274, 275
tweekleurige slakkenhuisbij 413, **414**, 415
tweekleurige wespbij 208, 214, 389, **400**
tweekleurige zandbij 32, 34, 99, 114, **195**, 229, 395, 439
tweelobbige wolbij 240, **241**
tweestijlige meidoorn 204, 231
Tytthalictus 185, 309

ui 36, 77, 81, 196, 332, 338, 377
Ulex europaeus (zie gaspeldoorn)
ulmaria, Filipendula (zie moerasspirea)
Ulmus (zie iep)
umbellatum, Hieracium (zie schermhavikskruid)
uncinata, Osmia 94, 132, 413, 422, **423**
undata, Megatoma 84, 417
unicolor, Sphaeropthalma 384
ursinum, Allium (zie daslook)
Urtica (zie brandnetel)

Vaccinium myrtillus (zie blauwe bosbes)
Vaccinium vitis-idaea (zie rode bosbes)
vaga, Andrena 23, 25, 42, 48, 74, 80, 91, 93, 153, 198, **235**, 401, 434
valeriaan 380
Valeriana (zie valeriaan)
Valeriana officinalis (zie echte valeriaan)
vals muizenoor 425
valse rozenzandbij 91, 189, **213**, 403, 405
valse salie 196, 246, 265, 268, 271
variabele wespbij 106, 203, 389, **412**
variabele zandbij 189, 213, 232, **236**, 405
varians, Andrena 189, 213, 232, **236**, 405
variegatus, Epeolus 291, 292, 293, 294, 295, 296, 304, **306**
variegatus, Hylaeus 93, 95, 325, 326, **341**
Varroa destructor 65, 86, 123
Varroa 65
varroamijt 65, 86, 123
vederdistel 272, 380
veenbes 125
veenhommel 30, 92, 94, 98, 254, 260, **262**, 263, 267, 273
veldereprijs 216, 230
veldhommel 75, 90, 119, 121, 124, 125, 251, 252, 254, 256, 258, **264**, 265, 273
veldlathyrus 95, 217, 266, 269, 272
veldsalie 37, 41, 360
velthuisi, Ceratina 17
velutina, Vespa 74
ventralis, Andrena 25, **236**, 237, 391, 439
venustus, Pteromalus 383, 423
Verbascum (zie toorts)
verna, Erophila (zie vroegeling)
vernalis, Scrophularia (zie voorjaarshelmkruid)
vernalis, Stelis 444
vernus serotinus, Odontites (zie rode ogentroost)
vernus, Crocus (zie bonte krokus)
Veronica (zie ereprijs)
Veronica arvensis (zie veldereprijs)
Veronica chamaedrys (zie gewone ereprijs)
Veronica longifolia (zie moerasereprijs)
Veronica teucrium (zie brede ereprijs)
verscholen dwergbloedbij 301, **436**, 437
versicolor, Megachile 30, 90, 287, **382**
vertakte leeuwentand 43, 256, 302, 344, 366, 425
vesca, Fragaria (zie bosaardbei)
vesicatoria, Lytta 81
Vespa crabro 66, 74, 75, 187
Vespa velutina 74
Vespa 66, 74, 75, 83
Vespidae 16, 73, 74, 75, 76, 77, 79, 85, 150
Vespoidea 85, 179
Vespula germanica 75
Vespula rufa 75, 403
Vespula vulgaris 78
Vespula 75, 78, 83, 127
vestalis, Bombus 70, 254, 256, **274**
Vestitohalictus 309
veteranus, Bombus 95, 96, 254, 259, 272, **275**, 276

vetkruid 330
vetplanten 242, 381, 382
Viburnum opulus (zie Gelderse roos)
Vicia (zie wikke)
Vicia cracca (zie vogelwikke)
Vicia faba (zie tuinboon, veldboon)
Vicia faba major (zie tuinboon, veldboon)
Vicia sativa (zie slanke wikke)
Vicia sativa ssp. nigra (zie smalle wikke)
Vicia sepium (zie heggenwikke)
viciifolia, Onobrychis (zie esparcette)
vierbandgroefbij 29, 47, 48, 75, 309, 310, **312**, 315, 432, 434
vierkleurige koekoekshommel 75, 105, 254, 263, 266, 269, **272**
vijfvingerkruid 204, 216, 227, 232
villosa, Hoplitis 28, 91, 169, 287, 319, **325**
villosa, Nomada 181, 211, 217, 389, **412**
villosulum, Lasioglossum 34, 94, **366**, 394, 432, 440
viltbijen 18, 19, 31, 67, 68, 69, 71, 80, 93, 98, 115, 150, 153, 155, 160, 161, 183, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 303, 304, 305, 306
viltige groefbij 93, 97, **359**, 433, 441, 443
viltvlekzandbij 74, 80, 89, 99, **221**, 222, 233, 396, 400, 402, 412
viminalis, Salix (zie katwilg)
vindemmiae, Pachycrepoideus 79
vineale, Allium (zie kraailook)
vingerhelmbloem 248, 262, 267
vinifera, Vitis (zie wijnstok)
Viola canina (zie hondsviooltje)
violacea, Xylocopa 18, 33, 35, 324, **452**, 453
violaceus, Meloe 81, 197, 247
viridescens, Andrena **237**
virosa, Cicuta (zie waterscheerling)
vitalba, Clematis (zie bosrank)
Vitis vinifera (zie wijnstok)
vitis-idaea, Vaccinium (zie rode bosbes)
vittata, Physocephala 75, 377
vlasbekje 42, 253, 352
vlekkenbij 31, 159, 244, 245, 247, 248, 385, **449**
vlekpootwespbij 181, 191, 225, 389, **402**
vliegen 45, 79, 177
vlier 25, 132, 133, 277, 322, 329, 330
vlierorchis 40
vlinder 45, 78, 177
vlinderbloemen 41, 42, 91, 93, 96, 97, 131, 205, 211, 215, 224, 231, 238, 239, 241, 242, 244, 245, 248, 253, 261, 267, 269, 272, 279, 295, 307, 308, 309, 322, 324, 335, 373, 374, 375, 376, 380, 381, 382, 383, 387, 414, 418, 422, 425, 441, 450, 451
vlinderstruik 267, 453
vlooien 177
vogelmuur 216, 436
vogelwikke 217, 259, 262, 266, 269, 271, 272, 441
Volucella bombylans 84, 254
Volucella 84, 87, 254
voorjaarsganzerik 204
voorjaarshelmkruid 262
voorjaarszonnebloem 228
vosje 80, 89, 91, 93, 94, 98, 99, 153, 181, 189, 192, **207**, 208, 395, 396, 401, 405, 410
vosnesenskii, Bombus 43
vroege bloedbij 191, 216, 221, 430, 431, 432, 433, **441**
vroege sterhyacint 274
vroege wespbij 193, 200, 389, 390, **401**
vroege zandbij 189, 193, **226**, 396
vroegeling 200
vrouwenschoentje 40
vulgare, Cirsium (zie speerdistel)
vulgare, Echium (zie slangenkruid)
vulgare, Leucanthemum (zie margriet)
vulgare, Ligustrum (zie wilde liguster)
vulgare, Limonium (zie lamsoor)
vulgare, Origanum (zie wilde marjolein)
vulgare, Tanacetum (zie boerenwormkruid)
vulgaris, Artemisia (zie bijvoet)
vulgaris, Calluna (zie struikhei)
vulgaris, Dufourea 301
vulgaris, Jacobaea (zie jacobskruiskruid)
vulgaris, Linaria (zie vlasbekje)
vulgaris, Lysimachia (zie grote wederik)
vulgaris, Polygala (zie gewone vleugeltjesbloem)
vulgaris, Prunella (zie gewone brunel)
vulgaris, Pulicaria (zie klein vlooienkruid)
vulgaris, Senecio (zie klein kruiskruid)
vulgaris, Silene (zie blaassilene)
vulgaris, Thymus (zie echte tijm)
vulgaris, Vespula 78
vulneraria, Anthyllis (zie wondklaver)
vulpinus, Bombylius 76

waaiergroefbij 106, 114, **357**, 436
waaierkever 77
waddenhommel 98, 153, 155, **258**
waddenmetselbij 29, 98, 115, 413, **420**, 445
waddenviltbij 98, 115, 295, **305**
wafelbloedbij 15, 310, 359, 368, **442**, 443
wantsendoders 162
wasmot 65, 79, 83, 87, 126, 254
wateraardbei 233, 263
watermunt 41, 95, 264, 274, 293
waterscheerling 334
watertorkruid 337
wederik 41, 42, 43, 44, 45, 94, 95, 302, 303, 350, 369, 370, 371
weegbree 415
wegdistel 313
wegedoorn 376
wegmier 51, 216
weidebij 95, 197, 205, **211**, 393
weidehommel 30, 36, 75, 90, 93, 94, 119, 251, 252, 254, 257, 258, 262, 265, **268**, 271, 273
weideklokje 224
weidemaskerbij 99, 153, 330, **332**, 333
Weigela (zie weigelia)
weigelia 214
wespbijen 18, 27, 30, 32, 34, 67, 69, 71, 93, 95, 97, 99, 106, 129, 141, 149, 150, 153, 160, 181, 183, 186, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 298, 307, 308, 309, 343, 351, 353, 355, 356, 358, 359, 360, 365, 366, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 425, 426, 428, 439
West-Indische kers (zie acerola)
wijngaardslak 414, 415, 423
wijnstok 277, 328
wikke 96, 120, 217, 308
wikkebij 95, 189, **217**, 412
wilde cichorei 201, 298, 325
wilde hyacint 271
wilde kamperfoelie 260
wilde liguster 206
wilde lijsterbes 194, 258, 268
wilde marjolein 256, 259, 271, 336
wilde reseda 191, 295, 328, 329, 331, 335, 339
wilde weit 44
wilg 41, 42, 45, 95, 96, 114, 193, 194, 196, 199, 203, 205, 212, 219, 221, 228, 231, 232, 234, 235, 256, 257, 273, 275, 338, 345, 347, 348, 352, 354, 379, 402, 404, 433, 434
wilgenhommel 251, 256, **258**, 264, 273
wilgenroosje 44, 94, 189, 211, 262, 266, 267, 269, 273, 275, 350, 352, 362, 364, 378
wilkella, Andrena 97, 189, **238**, 411, 439, 441
willughbiella, Megachile 28, 99, 119, 128, 141, 285, 286, 288, 372, 373, 374, 379, 380, **382**
wimperflankzandbij 81, 106, 200, **203**, 412
windefamilie 448
Wisteria sinensis (zie blauweregen)
witbaardzandbij 28, 75, 89, 93, 97, 99, 127, 189, 190, **194**, 195, 391, 433, 439, 441
witgevlekte tubebij 322, 324, 418, 421, 443, **445**, 446
witkopdwergzandbij 90, 99, 189, 218, **232**, 397
witte dovenetel 260, 267, 269, 270, 272, 275, 418, 453
witte honingklaver 196, 295
witte klaver 45, 215, 216, 230, 238, 257, 261, 263, 264, 265, 266, 269, 271, 295, 324, 387, 441
witte mosterd 191
witte rapunzel 36
witte reseda 294, 339
witte rouwbij 245, 247, 249, 384, **385**
wolbijen 15, 16, 23, 24, 28, 43, 47, 69, 76, 77, 98, 99, 119, 129, 132, 133, 153, 167, 181, 183, 239, 240, 241, 242, 325, 429, 443, 444, 446, 450, 451
wolfsmelk 434
wolfspoot 41, 42, 274, 371
wolzwever 48, 76, 117, 187, 190, 197, 205, 208, 212, 236, 244, 249, 283, 291, 297, 318, 319, 373, 384, 413, 417, 419, 423

wondklaver 258, 259, 268
wormkruid 295
wormkruidbij 25, 28, 42, 80, 94, 95, 99, 127, 288, **291**, 295, 296, 304, 307
wouw 95, 339

xanthomelana, Osmia 28, 98, **424**
xanthopus, Lasioglossum 28, 33, 92, 342, **366**, 367, 443
Xanthosarus 183
Xerammobates 188
Xylocopa 14, 16, 17, 18, 23, 28, 31, 32, 33, 35, 67, 76, 77, 79, 118, 153, 156, 176, 182, 183, 283, 324, 451, 452, 453
Xylocopa pubescens 67, 118
Xylocopa violacea 18, 33, 35, 324, **452**, 453
Xylocopinae 26, 31, 175
Xylocopini 183, 451
Xylophrurus dentatus 77
Xylophrurus 77

zadeldwergzandbij 92, 93, 189, **203**, 397
zadelgroefbij 92, 93, 181, **362**, 434
zandbijen 15, 16, 18, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 37, 40, 42, 43, 44, 47, 48, 69, 71, 74, 75, 76, 80, 81, 89, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 106, 111, 114, 115, 119, 121, 127, 129, 130, 131, 132, 138, 139, 140, 142, 143, 144, 145, 150, 151, 152, 153, 155, 156, 163, 164, 176, 180, 181, 182, 184, 187, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 288, 289, 296, 297, 385, 389, 390, 391, 392, 393, 395, 396, 397, 398, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 410, 411, 412, 425, 429, 430, 433, 434, 439, 441
zandblauwtje 39, 42, 93, 210, 220, 231, 277, 280, 295, 301, 327, 329, 331, 332, 333, 336, 339, 341, 346, 351, 352, 363, 380, 437, 438, 440
zandblauwtjesglansbij 42, 93, **300**, 301, 437
zandhommel 95, 96, 254, 259, 272, **275**, 276
zandloperbij 106, 172, **188**, 244, 245
zangherii, Sphecodes 429
Zebrina detrita 423
zeeraket 295
zegge 415
zenegroen 385
zephyrum, Lasioglossum 25, 134
zesbandgroefbij 29, 68, 312, 314, **315**, 356, 432, 434
zesvlekkige groefbij 93, **364**
zevenblad 198, 216, 227, 230, 334, 335, 340, 341, 347
zijdebijen 15, 16, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 32, 33, 42, 43, 45, 47, 67, 68, 69, 80, 81, 82, 91, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 106, 114, 115, 127, 143, 152, 153, 155, 156, 163, 177, 186, 193, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 304, 305, 306, 307, 326, 430, 431, 432, 434
zijdeplanten 41
zilveren fluitje 284, 286, 287, 288, 372, **378**, 379, 380
zilveren zandbij 93, 97, **193**, 393, 433, 439, 441
zilverschoon 264, 421
Zodion cinereum 75, 191, 310, 313
zoete kers 119, 197, 205, 218, 221, 271
zomerandoorn 259
zomereik 204
zompmaskerbij 96, 326, 328, 329, **334**, 340
Zonandrena 185
zonata, Nomada 106, 203, 389, **412**
zonneroosje 245, 256, 297, 325
zonulum, Lasioglossum 29, 93, 351, 353, **368**, 438, 443
zuidelijke bronsgroefbij 93, 181, **311**, 316
zuidelijke dwerggroefbij **355**, 399
zuidelijke klokjesbij 279, **280**, 445
zuidelijke langhoornbij **308**, 409
zuidelijke zijdebij 95, 288, 291, **295**, 307
zulte 258, 265, 266, 292, 293
zwaluwbij 24, 28, 67, 68, 77, 319, **321**, 446
zwart tandzaad 274
zwartblauwe rapunzel 37, 38, 39, 41, 44
zwartbronzen houtmetselbij 95, 418, 419, **421**, 446
zwartbronzen zandbij 25, 119, 145, **220**, 221, 395, 396, 398, 400, 402, 412, 441
zwartbuikwespbij 222, 389, **394**, 428
zwarte bes 120
zwarte bloedbij 71, 352, 356, **438**
zwarte den 97
zwarte sachembij 91, 244, 247, **248**, 249, 385
zwarte tubebij 321, 323, 417, 420, 421, 443, **446**
zwarte wespbij 106, 218, 389, **391**
zwartflankzandbij 221, **233**, 398, 400
zwartgespoorde houtmetselbij 77, 94, 95, 279, 287, 319, 321, **322**, 444, 445, 446
zwartkoren 42
zwart-rosse zandbij 42, 132, 138, 189, **199**, 217, 401
zwartspriethommelkever 84
zwartsprietwespbij 298, 386, 387, 388, 389, **397**
zweefvlieg 35, 39, 42, 44, 45, 76, 84, 87, 239, 254
zwenkgras 250, 436