

# De waaivleugeligen (Strepsiptera) van Nederland

Naar aanleiding van de vondst van de voor Nederland nieuwe soort *Xenos vesparum* Rossi presenteren we een overzicht van de waaivleugeligen (Strepsiptera) van Nederland. *Xenos vesparum* werd aangetroffen in een veldwesp (*Polistes dominulus* (Christ)). Omdat de waaivleugeligen een obscure groep insecten met een bizar uiterlijk zijn behandelen we ook de morfologie en de levenswijze. We bespreken de eerdere meldingen in de literatuur, de biologie en de verspreiding in Nederland.

Entomologische Berichten 65(2): 43-51

**Trefwoorden:** *Elenchus*, *Halictoxenos*, *Pseudoxenos*, *Stylops*, *Xenos*, faunistiek

## Inleiding

Al heel snel na de constatering dat de veldwespen in Nederland aan het oprukken zijn (Smit 2003) is gebleken dat de parasieten niet lang op zich lieten wachten. Op 18 juli 2003 fotografeerde Ben Hamers bij het plaatsje Eys in Zuid-Limburg een vrouwtje van *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae). Na bestudering van de foto's bleken er zich tussen de tergieten twee exemplaren van *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera: Stylopidae) te bevinden (figuur 1). *Xenos vesparum* is een waaivleugelige die alleen op veldwespen (*Polistes*) parasiteert. Dit is de eerste waarneming van deze soort in Nederland. In 2004 zijn nog enkele geparasiteerde *Polistes*-exemplaren waargenomen door Ben Hamers en Ivo Raemakers. Deze waarnemingen vormden de aanleiding om een overzicht van de waaivleugeligen van Nederland samen te stellen. Omdat het een obscure groep insecten betreft, die waarschijnlijk maar weinigen zullen kennen, zal er eerst stil worden gestaan bij het bizarre uiterlijk en de intrigerende levenswijze. Voor dit artikel is het hoofdstuk 'Strepsiptera' uit het Stikke-Truibook als uitgangspunt genomen (Smit 2001).

## Waaivleugeligen

Waaivleugeligen (Strepsiptera) zijn kleine insecten (♂ tot 3 mm, ♀ tot 10 mm) met een endoparasitaire levenswijze: het grootste deel van hun leven speelt zich af in een gastheer. Alleen van de soorten uit de voornamelijk tropische familie Mengenillidae zijn zowel de volwassen mannetjes als vrouwtjes vrijlevend. Voor de overige soorten geldt dat slechts de volwassen mannetjes en het eerste larvestadium vrij levende

John T. Smit<sup>1</sup> & Jan Smit<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Wolvenstraat 62  
3512 CH Utrecht  
smitj@naturalis.nl

<sup>2</sup>Voermanstraat 14  
6921 NP Duiven

stadia zijn. Het eerste larvestadium, de zogenaamde triunguline larve, verschilt sterk qua uiterlijk en gedrag van de andere larvenstadia. De triunguline larven zien er uit als de meeste volwassen insecten: een duidelijke driedeling in het lichaam, functionele poten en een springstaart (figuur 2).



**Figuur 1a.** Vrouwtje van *Polistes dominulus* bij Eys, Limburg, 18 juli 2003. Te zien is dat de tergietachtterranden van segmenten 3 en 4 niet aansluiten op het volgende segment door de uitstekende poppen van de mannetjes van *Xenos vesparum*. Foto: Ben Hamers.

Female *Polistes dominulus* near Eys, Limburg, 18 July 2003. The posterior margins of tergites 3 and 4 are clearly not smoothly joining the following segments, due to the extruding pupae of the males of *Xenos vesparum*.



**Figuur 1b.** Foeragerend vrouwtje *Polistes dominulus* bij Eys, Limburg, 3 september 2004. Tussen tergieten 4 en 5 heeft een pop gezeten van een mannetje *Xenos vesparum*, die een gapend gat heeft achter gelaten. Er zijn hooguit nog wat resten van de pophuid te vinden. Foto: Ben Hamers. *Foraging female Polistes dominulus near Eys, Limburg, 3 September 2004. There was a pupa of a male Xenos vesparum between tergites 4 and 5, which has pupated, leaving nothing but a hole.*

De larven gaan actief op zoek naar een geschikte gastheer. De overige larvenstadia zien er madechtig uit en bevinden zich geheel in het lichaam van de gastheer. In het veld blijven waaivleugeligen vaak onopgemerkt doordat de triunguline larven zeer klein zijn (80-350  $\mu\text{m}$ ), de mannetjes maar enkele uren leven en de vrouwtjes in het achterlijf van de gastheer zitten. De vrouwtjes zijn echter zichtbaar aanwezig in de gastheren doordat de cephalothorax (kopborststuk) tussen twee achterlijfssegmenten uitsteekt. De meeste waarnemingen van Strepsiptera betreffen dan ook vrouwtjes die worden aangetroffen in gastheren die zijn verzameld. In figuur 3 is een deel van het achterlijf van een *Polistes*-vrouwtje afgebeeld met een mannetje van *X. vesparum* tussen de tergieten. Aan de gele achterranden van de segmenten is duidelijk te zien dat de tergieten niet meer recht op elkaar aansluiten.

Er zijn wereldwijd ongeveer 580 soorten Strepsiptera bekend, verdeeld over negen families, waarvan er een alleen bekend is van een fossiele soort: Mengeidae (Kinzelbach & Pohl 1994, Kathirithamby 2001). De gastheren lopen sterk uiteen en worden gemeld uit zeven verschillende orden: Thysanura, Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Hemiptera, Hymenoptera en Diptera (Kathirithamby 1989). De soorten van de waaivleugelige familie Myrmecolacidae hebben qua gastheer de meest extreme biologie: de vrouwtjes parasiteren op sprinkhanen (Orthoptera) en de mannetjes op mieren (Hymenoptera) (Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989, Halbert *et al.* 2001). Recent zijn de soorten die parasiteren op wespen in de familie Xenidae geplaatst, apart van de parasieten op bijen (Stylopidae) (Pohl 2002). Dit wordt echter niet door alle auteurs gevolgd, ook niet in dit artikel.

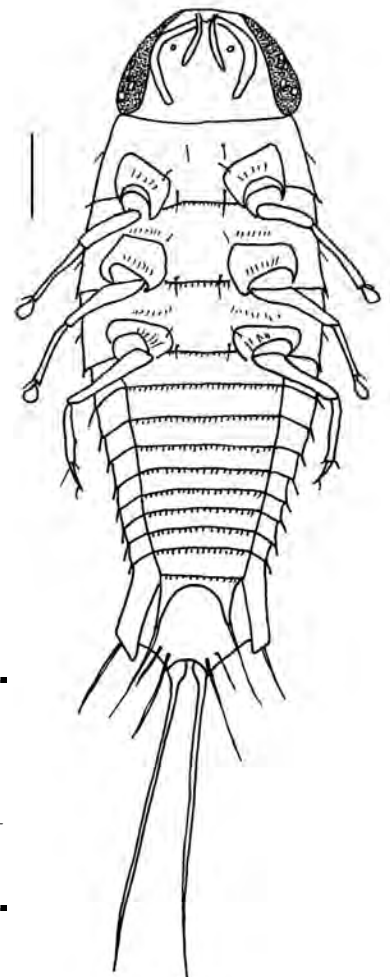
In Europa komen vertegenwoordigers van vijf recente families voor, die voor het merendeel te determineren zijn met Kinzelbach (1978) en met Kathirithamby (1989). Wel dient opgemerkt te worden dat veel vrouwtjes niet op uiterlijke

kenmerken te determineren zijn maar veelal aan de hand van de gastheer van een determinatie worden voorzien (Kathirithamby 1989).

Naast de recente soorten zijn er ook negen fossiele soorten bekend, verdeeld over drie van de huidige families (Kinzelbach & Pohl 1994).

## Morfologie

Waaivleugeligen vertonen een zeer sterke seksuele dimorfie. De vrouwtjes lijken niet op volwassen insecten omdat zij geheel zijn aangepast aan de endoparasitaire levenswijze. Ze hebben het uiterlijk van een insectenlarve, wat wel wordt aangeduid met de term neotenie (= als geslachtsrijp individu lijken op een larve) (figuur 4). Het grootste deel van het lichaam bevindt zich in het achterlijf van een gastheer. Alleen de cephalothorax heeft een stevig uitwendig skelet en steekt voor een deel buiten het achterlijf van de gastheer, vaak tussen twee tergieten door. Het vrouwtje bezit rudimentaire monddelen; ze neemt haar voedsel door middel van diffusie rechtstreeks door de huid op uit de gastheer. Zij bezit een broedkanaal, een soort zak die aan het lichaam vastzit, gevormd door de oude larvenhuid. Hierdoor komen de spermatozoiden het lichaam van het vrouwtje binnen en hierlangs verlaten de triunguline larven het lichaam. De opening van het broedkanaal bevindt zich aan de cephalothorax. Deze is in het subadulte stadium afgesloten door een dunne membraan. De verharding van de cephalothorax en de vorming van het broedkanaal vindt plaats tijdens de laatste vervelling.



**Figuur 2.** Triunguline larve van *Elenchus tenuicornis* (naar Kinzelbach 1978). Het maatstreepje komt overeen met 50  $\mu\text{m}$ .

*First instar larva of Elenchus tenuicornis (after Kinzelbach 1978). The scale bar indicates 50  $\mu\text{m}$ .*



**Figuur 3.** Achterlijf van *Polistes dominulus*, Gronsveld, Limburg, 8 augustus 2004. Hier is duidelijk te zien dat er tussen het vierde en vijfde achterlijfssegment een pop van een mannetje *Xenos vesparum* een klein stukje naar buiten steekt. Foto: Roy Kleukers  
*Tip of the abdomen of a Polistes dominulus, Gronsveld, Limburg, 8 August 2004. The pupa of a male Xenos vesparum is clearly visible.*

Mannetjes zien er wel uit als volwassen insecten en ze hebben functionele vleugels (figuur 5). Waaivleugeligen hebben hun Nederlandse naam te danken aan de achternvleugels van de mannetjes, die er als een waaier uitzien en ook als zodanig opgevouwen worden. De voorvleugels zijn gereduceerd tot een soort 'kolfjes', die er overigens meer lobvormig uitzien en daarmee dus afwijken van de kolfjes of halters zoals we die kennen van vliegen en muggen (Diptera). Bij de Diptera zijn het overigens de achternvleugels die omgevormd zijn tot halters. Bij beide groepen zorgen ze voor de balans tijdens de vlucht (Pix *et al.* 1993). De mannetjes hebben grote vertakte antennen waarop chemoreceptoren zitten die een belangrijke rol spelen bij het vinden van vrouwtjes.

Vroeger werd gedacht dat de vleugels niet echt functioneel waren en dat ze dienden ter ondersteuning bij lopen en kruipen (Everts 1892). Een waarneming op 20 maart 2000 wees echter uit dat de mannetjes wel degelijk kunnen vliegen: op die dag werd in het gebied de Stikke Trui te Rheden een vliegend mannetje van *Stylops melittae* Kirby waargenomen. Het vliegbeeld had veel weg van dat van een kleine kortschildkever (Coleoptera: Staphylinidae). Ook Linsley & MacSwain (1957) melden het vliegen van mannetjes.

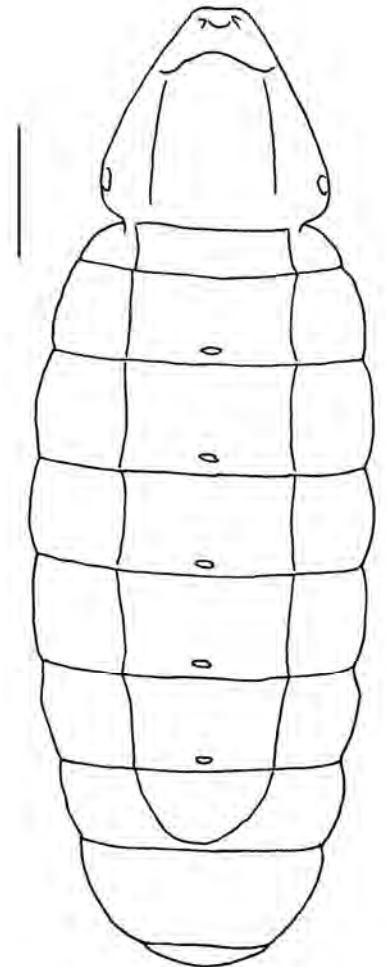
Een ander opvallend aspect aan mannelijke Strepsiptera zijn de facetogen. Deze blijken aspecten te hebben van zowel samengestelde ogen zoals we die kennen bij veel insectengroepen, maar ook van enkelvoudige ogen (Pix *et al.* 2000, Buschbeck *et al.* 2003). Elk afzonderlijk facet heeft een netvlies en is daarom onafhankelijk van de anderen facetten in staat om een (deel)beeld te vormen. Bij de gewone facetogen wordt een totaalbeeld opgebouwd uit een grote hoeveelheid aan punten, elk afkomstig van de afzonderlijke facetten, die gezamenlijk gebruik maken van een groot netvlies. Uit

onderzoek blijkt dat de deelbeeldjes van de afzonderlijke facetten bij Strepsiptera een soort mozaïekbeeld zouden moeten geven van allemaal net iets van elkaar afwijkende beeldjes. Deze worden echter omgezet naar een compleet beeld (Buschbeck 2003).

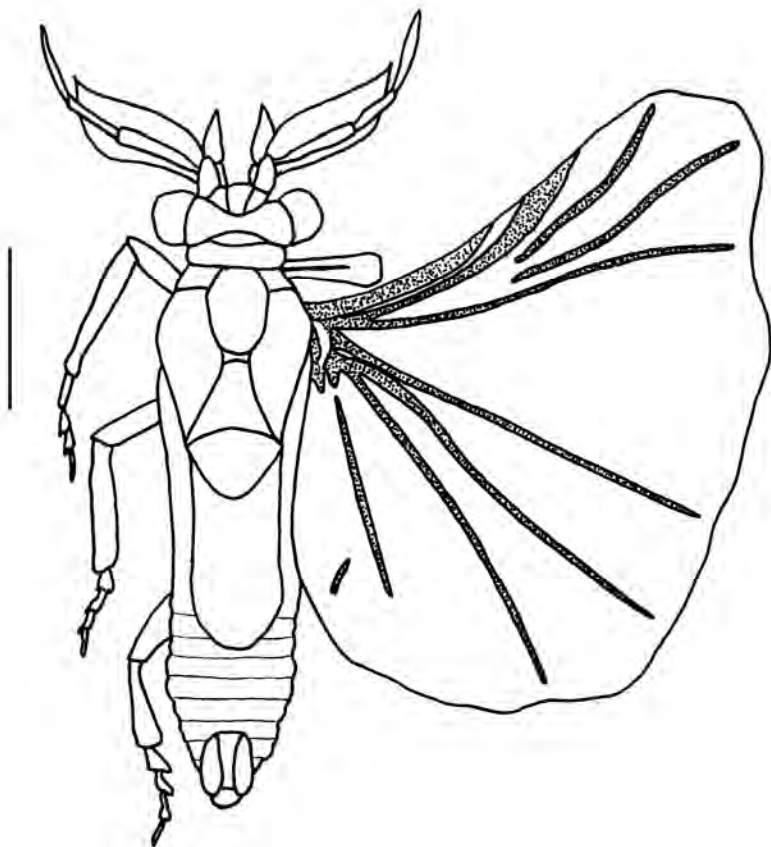
Bij de paring doorbreekt het mannetje het membraan van het broedkanaal bij het vrouwtje. De spermatozoïden kun-

### Levenswijze

nen via een paar genitale kanalen vanuit het broedkanaal het lichaam van het vrouwtje binnendringen. In haar lichaam drijven de eitjes vrij rond en na de bevruchting zwemmen de triunguline larven eveneens vrij rond. Ze verlaten het lichaam van het vrouwtje via hetzelfde broedkanaal. Triunguline larven van de soorten die op bijen of wespen parasiteren liften vanaf een een bloem met een bij of een wesp mee. Larven die het geluk hebben terecht te komen op een vrouwtje liften mee naar het nest van de gastheer. Eenmaal in het nest wacht de larve vermoedelijk tot de larve van de bij of wesp uit het ei komt, waarna de larve zich bij de gastheerlarve in het achterlijf vreet. Eenmaal in de gastheer ondergaat de triunguline larve een vervelling en ziet er vervolgens uit als een normale madeachtige insectenlarve. De waaivleugelige larve neemt vanaf dat moment door middel van diffusie rechtstreeks door de huid zijn voedsel op uit de gastheer. Na verpopping van de gastheerlarve breekt de waaivleugelige larve door het membraan tussen twee tergieten van het achterlijf van de gastheer. Hierna volgt de laatste vervelling. Bij een vrouwtje steekt dan de cephalothorax tussen de twee



**Figuur 4.** Vrouwtje van *Stylops melittae* (naar Kinzelbach 1978). Het maatstreepje komt overeen met 1000  $\mu\text{m}$ .  
*Female Stylops melittae (after Kinzelbach 1978). The scale bar indicates 1000  $\mu\text{m}$ .*



**Figuur 5.** Mannetje van *Stylops melittae* (naar Kinzelbach 1978). Het maatstreepje komt overeen met 1000  $\mu\text{m}$ .

*Male Stylops melittae* (after Kinzelbach 1978). The scale bar indicates 1000  $\mu\text{m}$ .

tergieten uit, bij een mannetje vormt de laatste vervelling een pop die voor een deel tussen de tergieten uitkomt. Op het deel van de pop dat buiten het lichaam van de gastheer steekt zit een paar doorschijnende oogplekken. Bij het waarnemen van zonlicht komt het mannetje uit zijn pop te voorschijn.

### Parasitering en gevolgen voor de gastheer

Parasitering door een waaiervleugelige wordt meestal aangeduid met stylopisatie, naar de oude naam voor de waaiervleugeligen: Stylopidae. Er is een viertal mogelijke gevolgen van stylopisatie voor de gastheer (Askew 1971, Kinzelbach 1978, Kuhlmann 1998, Hughes *et al.* 2003): morfologische afwijking, vitaliteitsvermindering, gedragsverandering of steriel worden.

Het meest opvallende aan gestylopiseerde bijen is dat ze morfologisch afwijken van hun sexegenoten. Vaak krijgen vrouwtjes mannelijke kenmerken en vice versa, waardoor het intersexen lijken. De mate van verandering hangt zowel af van het aantal parasieten in het lichaam alsook van de sexe ervan (Askew 1971, Smit 1994). *Andrena*'s (Hymenoptera: Apidae) met vrouwelijke parasieten in het lichaam wijken sterker af dan *Andrena*'s met mannelijke parasieten. Dit is te verklaren doordat de vrouwtjes, in tegenstelling tot de mannetjes, na de laatste vervelling nog steeds een chemische interactie hebben met de gastheer.

Een tweede gevolg is vitaliteitsvermindering van de gastheer. Dit kan zich uiten in minder actief zijn tot het tijdelijk

niet meer in staat zijn om te vliegen. De vitaliteitsvermindering wordt teweegebracht door een beïnvloeding van het neuro-endocriene systeem van de gastheer door de parasiet (Brandenburg 1953, 1956, Kinzelbach 1978). Hierdoor is er geen of weinig interactie meer tussen spieren en zenuwstelsel. Bij een sterke beïnvloeding kan de gastheer zelfs tijdelijk verlamd raken. Dit is vastgesteld voor *Andrena*'s in Duitsland en Amerika (pers. meded. R. Kinzelbach). Door het lam leggen van de gastheer door een Strepsiptera vrouwtje heeft deze een grotere kans om te kunnen copuleren. De mannetjes zijn geen geweldige vliegers en zijn bovendien zeer teer gebouwd. Doordat het vrouwtje rustig op een plek zit en haar feromonen verspreidt heeft het mannetje een grotere kans om het vrouwtje te bereiken. Verlamde gastheren zijn meermalen in het veld waargenomen door beide auteurs. Een mooi voorbeeld hiervan is de waarneming van twee copulaties van *S. melittae* die gelijktijdig plaatsvonden. Op 6 april 1996 werd in Susteren door de eerste auteur een *Andrena* waargenomen met drie mannetjes *S. melittae*. Twee mannetjes bleken aan het copuleren te zijn met een tweetal vrouwtjes dat zich in het achterlijf van de *Andrena* bevond. Het derde mannetje liep nogal zenuwachtig trillend met zijn vleugels om het achterlijf van de *Andrena* heen en weer. De *Andrena* liet zich, samen met de *S. melittae* mannetjes, gemakkelijk met een buisje vangen.

Een derde gevolg van stylopisatie is gedragsverandering. Dit uit zich in het gemiddeld eerder uitkomen van gestylopiseerde gastheren ten opzichte van de rest van hun soortgenoten (Linsley & MacSwain 1957, Kinzelbach 1978, Smit 1994, 2001). Hierdoor komen de triunguline larven uit het ei op of vlak voor het moment dat de gastheerpopulatie het grootst is, met andere woorden wanneer de kans het grootst is om een nieuwe gastheer te vinden. Verder blijven gestylopiseerde exemplaren, vermoedelijk door vitaliteitsvermindering, dichter in de buurt van de kolonie. Hughes *et al.* (2003) maken aannemelijk dat dit in ieder geval gebeurt bij nesten van *Polistes*. Uit hun gegevens blijkt een duidelijk significante relatie tussen het aantal parasieten per gastheer en het deel van het broed dat geïnfecteerd is.

Als laatste kan stylopisatie steriliteit van de gastheer tot gevolg hebben. Dit komt doordat de inwendige organen van de gastheer wegens ruimtegebrek verkleind, misvormd of zelfs geheel gereduceerd raken (Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989). Steriliteit van de gastheer komt regelmatig voor; bij cicaden blijkt stylopisatie de ontwikkeling van de genitaliën altijd nadelig te beïnvloeden (Kathirithamby 1989). Bij Hymenoptera komt steriliteit alleen voor wanneer er zich meerdere Strepsiptera in het achterlijf bevinden.

### Fylogenie en systematiek

De zeer intrigerende en vergaand aangepaste parasitaire levenswijze en het daarmee samenhangende bizarre uiterlijk hebben tot nogal wat vragen geleid met betrekking tot de systematische positie van de waaiervleugeligen binnen het insectenrijk, het zogenaamde 'Strepsipteraprobleem' (Kin-

**Tabel 1.** Overzicht van de in Nederland aangetroffen gastheren van Strepsiptera.  
*Checklist of the host species of Strepsiptera found in The Netherlands.*

orde	familie	gastheer	Strepsiptera
Hemiptera - Auchenorrhyncha Hymenoptera	Delphacidae	<i>Xanthodelphax stramineus</i> (Stål, 1858)	<i>Elenchus tenuicornis</i>
	Apidae	<i>Andrena barbilabris</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. carantonica</i> Pérez, 1902	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. chrysoseles</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. clarkella</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. flavipes</i> Panzer, 1799	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. fucata</i> Smith, 1847	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. fulva</i> (Müller, 1766)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. haemorrhoea</i> (Fabricius, 1781)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. helvola</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. minutula</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. nigroaenea</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. nitida</i> (Müller, 1776)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. praecox</i> (Scopoli, 1763)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. tibialis</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>A. varians</i> (Kirby, 1802)	<i>Stylops melittae</i>
		<i>Halictus confusus</i> Smith, 1853	<i>Halictoxenos tumulorum</i>
		<i>H. tumulorum</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Halictoxenos tumulorum</i>
		<i>Lasioglossum morio</i> (Fabricius, 1793)	<i>Halictoxenos tumulorum</i>
		<i>L. punctatissimum</i> (Schenck, 1853)	<i>Halictoxenos tumulorum</i>
	Vespididae: Eumeninae	<i>Acistrocerus claripennis</i> (Thomson, 1874)	<i>Psuedoxenos heydeni</i>
		<i>A. gazella</i> (Panzer, 1798)	<i>Psuedoxenos heydeni</i>
		<i>A. parietum</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Psuedoxenos heydeni</i>
		<i>A. trifasciatus</i> (Müller, 1776)	<i>Psuedoxenos heydeni</i>
		<i>Stenodynerus xanthomelas</i> (Herrich-Schäffer, 1839)	<i>Psuedoxenos heydeni</i>
	Vespididae: Polistinae	<i>Polistes dominulus</i> (Christ, 1791)	<i>Xenos vesparum</i>

zeldbach 1978, Kathirithamby 1989, Whiting & Wheeler 1994, Rokas *et al.* 1999, Huelsenbeck 2001). Vroeger werden de waaivleugeligen gezien als de zustergroep van de kevers (Coleoptera) (Handlirsch 1903). Later werden de waaivleugeligen opgevat als een groep binnen de kevers en als de zustergroep van de Rhipiphoridae (Crowson 1960), een groep van parasitaire kevers. Recent wordt de groep door sommigen als de zustergroep van de Diptera gezien (Whiting & Wheeler 1994, Wheeler *et al.* 2001). De exacte plaatsbepaling van de Strepsiptera binnen de insecten op basis van morfologische kenmerken is vrijwel onmogelijk gebleken: Strepsiptera vertonen weliswaar een unieke combinatie van kenmerken, maar die zijn ofwel sterk gespecialiseerd ofwel gereduceerd, wat vergelijking met andere groepen insecten bemoeilijkt (Kathirithamby 1989, Huelsenbeck 2001). De veronderstelde verwantschap met de Coleoptera is voornamelijk gebaseerd op de overeenkomst van het gebruik van de achtervleugels voor het vliegen en enkele daarvan afgeleide morfologische kenmerken (Crowson 1960, Kathirithamby 1989). De vermeende verwantschap met de Rhipiphoridae is gebaseerd op de vergelijkbare hypermetamorfose: beide hebben een driehoekig larvestadium. Dit geldt overigens ook voor de oliekevers (Meloidae). De veronderstelde verwantschap met Diptera is voornamelijk gebaseerd op de morfologische overeenkomsten, met name de gereduceerde voorvleugels die overeenkomst vertonen met de halters van deze orde (Whiting *et al.* 1997). Whiting & Wheeler (1994) opperen dat het verschil in positie van de halters van Diptera en halterachtige kolfjes van Strepsiptera het gevolg zou zijn van een zeldzame natuurlijke mutatie bij de voorouders van de Strepsiptera. Bij Diptera zorgt een eiwitcomplex voor de sterke ontwikkeling van de mesothorax en de onderdrukking

van de metathorax, terwijl dit bij Strepsiptera, onder invloed van datzelfde complex, precies andersom is. Deze visie wordt verder onderbouwd met moleculaire studies van met name de 18S- en 28S-genen van het ribosomaal DNA (Whiting *et al.* 1997, Wheeler *et al.* 2001). De argumenten tegen dit idee zijn dat de verschillende takken van de Diptera te lang zijn om nog te kunnen vaststellen of bepaalde veranderingen een keer in de gemeenschappelijke stam (synapomorfie) of meer keren in de afzonderlijke takken (homoplasie) zijn voorgekomen (Huelsenbeck 2001). Daarnaast wordt gesteld dat de basenparen van het 18S-gen te snel veranderen voor een behoorlijke interpretatie (Carmean & Crespi 1995). Rokas & Holland (2000) pleiten er dan ook voor dat er naar andere aspecten van het DNA gekeken moet worden dan alleen naar enkele nucleotideveranderingen. Ze leggen hierbij de nadruk op zogenaamde zeldzame genoomveranderingen ('rare genomic changes'), zoals ingevoegde of verwijderde intronen, signatuursequenties, verandering van genenvolgorde en duplicaties. Rokas *et al.* (1999) gebruiken een bepaald intron, dat ingevoegd blijkt in een bepaald gen bij Strepsiptera, als argument tegen de affiniteit van Strepsiptera met Diptera. Kortom, ook de moleculaire systematiek schiet op dit moment nog tekort bij het oplossen van 'het Strepsipteraprobleem'.

### De waaivleugeligen van Nederland

In Nederland heeft deze groep insecten maar weinig aandacht gehad. De meldingen in de literatuur zijn sporadisch en moeilijk vindbaar omdat een deel alleen is opgenomen als notitie in verslagen van vergaderingen van de NEV. In 2001 zijn de tot dan bekende gegevens over de Strepsiptera

in Nederland op een rij gezet (Smit 2001). In dat overzicht worden vier soorten gemeld voor Nederland. Koornneef (1939) maakt daarnaast nog melding van een gestylopiseerd vrouwtje van *Psuedagenia carbonaria* Scopoli (= *Auplopus carbonarius* (Scopoli)) (Hymenoptera: Pompilidae). Dit wordt echter beschouwd als een misinterpretatie van een deformatie aan het achterlijf van de betreffende wesp, aangezien er geen Strepsiptera bekend zijn van de familie Pompilidae. Dit vermoeden wordt gedeeld door Hans Pohl (pers. meded.), de opvolger van R. Kinzelbach. Helaas kon het betreffende exemplaar niet teruggevonden worden in de collectie van de afdeling Entomologie van de Wageningen Universiteit. Hieronder volgt een overzicht van de vijf soorten die nu in Nederland zijn aangetroffen, met enkele opmerkingen over biologie, verspreiding in Nederland en eerdere opgaven in de Nederlandse literatuur. De soorten worden in alfabetische volgorde per familie behandeld. De in Nederland aangetroffen gastheren van de verschillende soorten waaierveugelen staan in tabel 1. De verspreidingskaarten zijn gebaseerd op de Databank Strepsiptera van EIS-Nederland.

### Elenchidae

#### *Elenchus tenuicornis* (Kirby, 1815)

figuur 6

Deze soort is voor het eerst gemeld door De Meijere (1923) op basis van een mannetje, geslept nabij Linschoten. De soort parasiteert op cicaden van de familie Delphacidae (Hemiptera - Auchenorrhyncha). Cobben (1956) geeft een beschrijving van geparasiteerde cicaden en beeldt een genitaalsegment van een cicade af dat door de stylopisatie niet tot volledige ontwikkeling is gekomen.



**Figuur 6.** Verspreiding van *Elenchus tenuicornis* in Nederland.  
*Distribution of Elenchus tenuicornis in The Netherlands.*

Deze soort is vermoedelijk niet zeldzaam in vochtige terreinen. Dit wordt bevestigd door Cobben (1956) die een parasiteringspercentage van ruim 90% vond onder de larven van *Calligypona straminea* (Stål) (= *Xanthodelphax stramineus* (Stål)). Ook tijdens de inventarisatie van het gebied de Brand bij Udenhout door de KNNV afdeling Tilburg is gebleken dat deze soort niet zeldzaam is: er zijn in een vochtig terrein twaalf mannetjes verzameld met behulp van een malseval (Van Zuijlen *et al.* 1996).



**Figuur 7.** Verspreiding van *Halictoxenos tumulorum* in Nederland.  
*Distribution of Halictoxenos tumulorum in The Netherlands.*

### Stylopidae

#### *Halictoxenos tumulorum* Perkins, 1918

figuur 7

Deze soort is voor het eerst gemeld door Oudemans (1900) op basis van een gestylopiseerde *Halictus* (Hymenoptera: Apidae) als *Halictophagus* spec. Deze determinatie berust echter op een vergissing aangezien het genus *Halictophagus* parasiteert op cicaden en niet op bijen.

Het genus *Halictoxenos* parasiteert op bijen uit de genera *Halictus* en *Lasioglossum* (Hymenoptera: Apidae).

#### *Pseudoxenos heydeni* (Saunders, 1852)

figuur 8

Deze soort is voor het eerst gemeld door Sanders (1966) als *Pseudoxenos schaumii* (Saunders) als parasiet van een vrouwtje *Ancistrocerus claripennis* (Thomson) (Hymenoptera: Vespidae). *Pseudoxenos schaumii* wordt tegenwoordig als synoniem beschouwd van *P. heydeni* (Kinzelbach 1978).

*Pseudoxenos heydeni* parasiteert op wespen uit de subfamilie Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae).



**Figuur 8.** Verspreiding van *Pseudoxenos heydeni* in Nederland.  
*Distribution of Pseudoxenos heydeni in The Netherlands.*

***Stylops melittae*** Kirby, 1802

figuur 9

Deze soort is voor het eerst gemeld door Oudemans (1900) op basis van een gestylopiseerde *Andrena* (Hymenoptera: Apidae). Piet (1942) maakt melding van een mannetje gekweekt uit een *Andrena clarkella* (Kirby). Dat is de eerste waarneming van een mannetje in Nederland. Sindsdien zijn er nog acht keer mannetjes waargenomen in ons land.

Vroeger werden er veel verschillende soorten *Stylops* onderscheiden, allemaal met een specifieke gastheer. Kinzelbach (1978) onderbouwt zijn twijfel over de rechtvaardiging daarvan en beschouwt het als een variabele soort die in veel verschillende soorten van het genus *Andrena* een geschikte gastheer vindt.

*Stylops melittae*, de algemeenste waaiervleugelige in Nederland, parasiteert op verschillende soorten uit het genus *Andrena*. Uit Nederland zijn maar liefst vijftien soorten *Andrena* bekend als gastheer.

***Xenos vesparum*** Rossi, 1793

nieuw voor Nederland

figuur 10

*Xenos vesparum* parasiteert bij verschillende soorten uit het genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae). Het aantal *Xenos*-exemplaren per *Polistes* kan flink oplopen, waarbij er soms exemplaren tussen de sternieten zitten in plaats van tussen de tergieten (Gauss 1959).

De Nederlandse waarnemingen komen alle uit Zuid-Limburg (tabel 2, figuur 10). *Xenos vesparum* komt voor in heel Zuid- en Centraal-Europa en naar het oosten tot in ieder geval het Midden-Oosten (Kinzelbach 1978). In Midden- en



**Figuur 9.** Verspreiding van *Stylops melittae* in Nederland.  
*Distribution of Stylops melittae in The Netherlands.*



**Figuur 10.** Verspreiding van *Xenos vesparum* in Nederland.  
*Distribution of Xenos vesparum in The Netherlands.*

**Tabel 2.** De waarnemingen van *Xenos vesparum* in Nederland. Van de gastheer, *Polistes dominulus*, is het aantal exemplaren gegeven. De waarnemingen staan in chronologische volgorde.

*The records of Xenos vesparum from The Netherlands, with the number of parasitized Polistes dominulus. The records are in chronological order.*

vindplaats	Amersfoort-coördinaten	datum	aantal gastheren	waarneming
Eys	192,1 – 315,2	18.vii.2003	1 ♀	B. Hamers (foto)
Gronsveld	179,1 – 313,0	8.viii.2004	4 exx (1 ♂, 1 ♀ in collectie J.T. Smit)	I. Raemakers
Klein Welsden	184 – 315	2.ix.2004	2 ♂	I. Raemakers
Eys	192 – 315	3.ix.2004	1 ex	B. Hamers
Bemeler Berg	181 – 317	10.ix.2004	1 ♂	I. Raemakers

Zuid-Europa kan de soort algemeen aangetroffen worden in het achterlijf van verschillende soorten *Polistes*. Recent neemt, volgend op de uitbreiding van de veldwespen, het aantal waarnemingen van *X. vesparum* in Noordwest-Europa ook toe. Drees (2002) meldt waarnemingen uit de omgeving van Hagen, zo'n 100 kilometer ten oosten van Venlo. Schneider (2002) geeft een overzicht van de waarnemingen in Luxemburg. Uit België is de soort nog niet gemeld.

## Dankwoord

Ben Hamers (Heerlen) en Ivo Raemakers (Gronsveld) worden hartelijk bedankt voor het ter beschikking stellen van hun waarnemingen van onder andere *Xenos vesparum*. Bovendien worden beiden bedankt voor het respectievelijk ter beschikking stellen van foto's en van materiaal. Yde Jongema, collectiebeheerder van de Wageningen Universiteit, wordt bedankt voor de informatie over het ontbreken van de *Auplopus carbonarius* van Koornneef in de betreffende collectie. Ragnar Kinzelbach, Hans Pohl en Jeya Kathirithamby worden hartelijk bedankt voor de informatie en inspirerende correspondentie. Verder gaat onze dank uit naar de volgende personen voor het ter beschikking stellen van waarnemingen en of informatie met betrekking tot Strepsiptera: Cees den Bieman (Ulvenhout), Wijnand Heijtmans (Amsterdam), Frank van der Meer (Den Haag), Jan Meyer (Groningen), Theo Peeters (Tilburg) en Gerard Pennards (Wageningen).

## Literatuur

Askew RR 1971. Parasitic Insects. Heinemann Educational Books.  
 Brandenburg J 1953. Der Parasitismus der Gattung *Stylops* an der Sandbiene *Andrena vaga* Pz. Zeitschrift für Parasitenkunde 15: 457-475.  
 Brandenburg J 1956. Das endokrine System des Kopfes von *Andrena vaga* Pz. (Insecta: Hymenoptera) und Wirkung der Styloposition (*Stylops*, Insecta: Strepsiptera). Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere 45: 343-364.  
 Buschbeck EK, Ehmer B & Hoy RR 2003. The unusual visual system of the Strepsiptera: external eye and neuropils. Journal of Comparative Physiology A 189: 617-630.  
 Carmean D & Crespi BJ 1995. Do long branches attract flies? Nature 373: 666.  
 Cobben RH 1956. Voorlopige mededeling over enkele cicadenparasieten (Strepsiptera; Hymenoptera; Diptera). Entomologische Berichten 16: 160-165.  
 Crowson RA 1960. The Phylogeny of Coleoptera. Annual Review of Entomology 5: 111-134.  
 Meijere JHC de 1923. Strepsiptera: *Elenchus tenuicornis*. In: Verslag van de 56<sup>e</sup> Wintervergadering van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Tijdschrift voor Entomologie 66: IV-V.  
 Drees M 2002. Nachweis des Fächerflüglers *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera: Stylopidae) bei Hagen. Decheniana 155: 115.  
 Everts E 1892. Strepsiptera. In: Verslag van de 25<sup>e</sup> wintervergadering

der Nederlandse Entomologische Vereeniging, gehouden te Leiden. Tijdschrift voor Entomologie 35: XLII-XLIII.  
 Gauss R 1959. Zum Parasitismus der Fächerflügler (Strepsiptera). Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde 7: 331-347.  
 Halbert NR, Ross LD, Kathirithamby J, Woolley JB, Saff RR & Johnston JS 2001. Phylogenetic analysis as a means of species identification within Myrmecolacidae (Strepsiptera). Tijdschrift voor Entomologie 144: 179-186.  
 Handlirsch A 1903. Zur Phylogenie der Hexapoden (Strepsiptera). Sitzungsberichte des Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe 112: 717-738.  
 Huelsenbeck JP 2001. A Bayesian perspective on the Strepsiptera problem. Tijdschrift voor Entomologie 144: 165-178.  
 Hughes DP, Beani L, Turillazzi S & Kathirithamby J 2003. Prevalence of the parasite Strepsiptera in *Polistes* as detected by dissection of immatures. Insectes Sociaux 50: 62-68.  
 Kathirithamby J 1989. Review of the order Strepsiptera. Systematic Entomology 14: 41-92.  
 Kathirithamby J 2001. Introduction. Symposium papers on Strepsiptera presented at the XXI International Congress of Entomology, Foz do Iguaçu, 20-26 augustus 2001. Tijdschrift voor Entomologie 144: 163-164.  
 Kinzelbach RK 1978. Strepsiptera. Die Tierwelt Deutschlands 65: 1-166.  
 Kinzelbach RK & Pohl H 1994. The fossil Strepsiptera (Insecta: Strepsiptera). Annals of the Entomological Society of America 87: 59-70.  
 Koornneef J 1939. Losse aantekeningen over Hymenoptera Vijfde Reeks, No. 75-84. Entomologische Berichten 10: 129-136.  
 Kuhlmann M 1998. Nachweise mit Bienen und Wespen (Hymenoptera Aculeata) assoziierter Milben (Acari) und Fächerflügler (Strepsiptera). Linzer Biologischer Beiträge 30: 69-80.  
 Linsley EG & MacSwain JW 1957. Observations on the habits of *Stylops pacifica* Bohart. University of California Publications in Entomology 11: 395-430.  
 Meijere JHC de 1923. Strepsiptera: *Elenchus tenuicornis*. In: Verslag der 56<sup>e</sup> Wintervergadering van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Tijdschrift voor Entomologie 66: IV-V.  
 Oudemans JT 1900. Orde XI. Strepsiptera. In: De Nederlandsche Insecten (Oudemans JT): 301-307. Wolters.  
 Piet D 1942. *Stylops* ♂. In: Verslag van de 9<sup>e</sup> zomervergadering van de Nederlandse Entomologische Vereniging. Tijdschrift voor Entomologie 85: LVII.  
 Pix W, Nalbach G & Zeil J 1993. Strepsipteran forewings are haltere-like organs of equilibrium. Naturwissenschaften 80: 371-374.  
 Pix W, Zanker JM & Zeil J 2000. The optomotor response and spatial resolution of the visual system in male *Xenos vesparum* (Strepsiptera). Journal of Experimental Biology 230: 3397-3409.  
 Pohl H 2002. Phylogeny of the Strepsiptera based on morphological data of the first instar larvae. Zoologica Scripta 31: 123-134.  
 Rokas A & Holland PWH 2000. Rare genomic changes as a tool for phylogenetics. Tree 15: 454-459.  
 Rokas A, Kathirithamby J & Holland PWH 1999. Intron insertion as a phylogenetic character: the engrailed homeobox of Strepsiptera does not indicate affinity with Diptera. Insect Molecular Biology 8: 527-530.



- Sanders H 1966. Hymenoptera Aculeata VI. Plooiwespen uit Limburg. (Diploptera). [sic] Natuurhistorisch Maandblad 55: 36-39.
- Schneider N 2002. Sur la présence au Luxembourg de *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera, Stylopidae). Archives Institut Grand-Ducal de Luxembourg Section des Sciences Naturelles et Mathématiques 44: 167-171.
- Smit J 1994. Waaivleugeligen en zandbijen. Veelpoot 5(3): 4-9.
- Smit J 2003. De veldwespen *Polistes dominulus* en *P. biglumis* rukken op in Nederland (Hymenoptera: Vespidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 18: 81-88.
- Smit JT 2001. Strepsiptera - waaivleugeligen. In: Stikke Trui, verslag van 9 jaar inventariseren: 1990-1998 (Smit J ed.): 50-58. Insectenwerkgroep KNNV afdeling Arnhem.
- Van Zuijlen JAW, Peeters TMJ, Wielink PS, Van Eck APW & Bouvy EHM (red) 1996. Brand-stof. Een inventarisatie van de entomofauna van het natuurreservaat 'De Brand' in 1990. KNNV Insectenwerkgroep afdeling Tilburg.
- Wheeler WC, Whiting MF, Wheeler QD & Carpenter JM 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. Cladistics 17: 113-169.
- Whiting MF & Wheeler WC 1994. Insect homeotic transformation. Nature 368: 696.
- Whiting MF, Carpenter LC, Wheeler QD & Wheeler WC 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from the 18S and 28S ribosomal sequences and morphology. Systematic Biology 46: 1-68.

Ingekomen 7 april 2004, geaccepteerd 23 februari 2005.

#### Summary

#### The twisted-wing insects (Strepsiptera) of The Netherlands

An overview of the twisted-wing insects for The Netherlands is provided. *Xenos vesparum* Rossi is recorded for The Netherlands for the first time, as a parasite of *Polistes dominulus* (Christ). Because of the cryptic life cycle of this group of tiny insects, morphology and life history are also described. Records from the Dutch literature are given, along with some biological and faunistic notes. The distribution of each species in The Netherlands is presented.