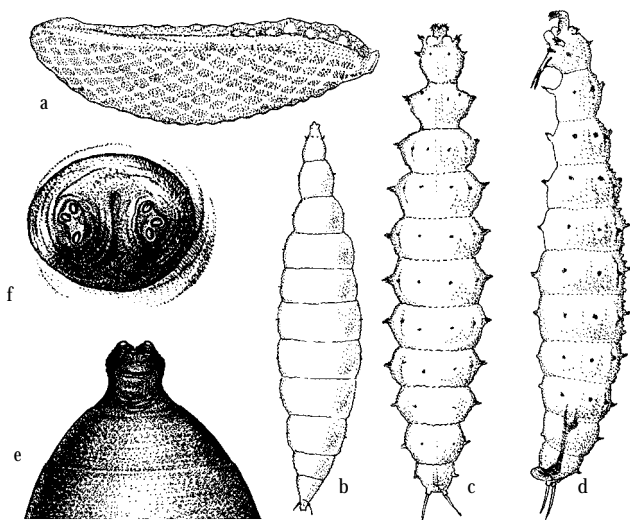


Pissebedden hebben opmerkelijk weinig natuurlijke vijanden. De Rhinophoridae vormen de enige vliegengroep waarvan de larven obligaat in pissebedden leven. Van 1996 tot en met 2001 werd veldonderzoek gedaan naar een aantal aspecten van de biologie en ecologie van zes van de zeven Nederlandse pissebedvliegen. Een belangrijk onderdeel van het onderzoek was het lopen van een wekelijkse route over een begraafplaats in Nijmegen. Deze werd in totaal 93 keer bezocht. Hierdoor werd informatie verkregen over vlieggedrag, eiafzetting, generatiewisseling, vliegtijden en ruimtelijke verdeling binnen de begraafplaats. Eerder is een artikel gepubliceerd over de verspreiding in Nederland en samen geven ze een beeld van de huidige kennis van deze interessante parasieten.

#### INLEIDING

Rhinophoridae worden weinig gevangen. Toch zijn deze vliegen vaak vrij gemakkelijk te vinden en waar te nemen. Omdat met name *Melanophora roralis* Linnaeus, 1758 en *Paykullia maculata* (Fallén, 1820) ook binnenshuis gevonden worden, kan men voor het verkrijgen van materiaal zelfs heel goed niet-specialisten inschakelen met het verzoek om bijvoorbeeld elke week alle dode vliegen van een vensterbank in een potje te stoppen met een datumetiket. Enkele gegevens heb ik op die manier kunnen verzamelen. Vaak kan op grond van vleugelkenmerken en habitus tot al dan niet vangen besloten worden. Een goede methode is de vlieg met een net vangen en levend met een loep determineren (Zeegers & Van Veen 1993, Wijnhoven & Zeegers 1999). Dit geeft goede resultaten met een minimum aan onnodige (bij-)vangsten. Na verloop van tijd herkent men de meeste soorten goed met loep, blote oog of zelfs enkel aan het vlieggedrag. Eventueel één exemplaar ter controle verzamelen is dan genoeg. Rhinophoridae blijven dagen of ook weken lang op dezelfde plekken rondvliegen. Door die vaker te bezoeken kunnen waardevolle veldwaarnemingen worden gedaan. Rhinophoridae zijn voor zover men weet de enige

vliegen waarvan de larven obligaat parasitair leven in landpissebedden. Bedding in Sutton (1972) veronderstelt dat pissebedvliegen in hun gastheerkeuze soortspecifiek zijn en incidenteel andere soorten dan de normale gastheersoort parasiteren (zie Discussie). Voor veel pissebedvliegen neemt het aantal gastheersoorten inderdaad toe naarmate meer goed gedocumenteerde waarnemingen bekend worden. Maar deze tendens kan ook betekenen dat de soorten polyfaag zijn. Over de eiafzetting bestaan heel weinig literatuur-opgaven. Thompson (1934) meldt dat de eieren niet op de gastheer zelf worden afgezet, maar op donkere plekken waar pissebedden aggregaties vormen. De eigen waarnemingen bevestigen dat grotendeels. De maden die na enkele dagen uitkomen zijn er op toegerust om zich aan een passerende pissebed te kunnen vasthechten. Elke soort bezit daartoe een aantal typische aanpassingen (Crosskey 1977, Ferrar 1987, Draber-Monko 1997). In de paragraaf Larven wordt dit toegelicht. De vliegenmade dringt via een intersegmentaal membraan het lichaam van de gastheer binnen en voedt zich met lichaamsvocht en later ook met niet-vitale organen, zoals de ovaria van de wijfjes. De pissebed blijft ogenschijnlijk een normaal leven leiden en maakt de gebruikelijke vervellingen door. Volgens Sutton



Figuur 1  
Enkele onvolwassen stadia van Rhinophoridae. a. Ei van *Stevenia umbratica*, b. Larve eerste stadium *Phyto melanocephala*, c. Larve eerste stadium *S. umbratica* van dorsaal, d. Larve eerste stadium *S. umbratica* van lateraal, e. Achtereind van pophuid, f. Detail achteraanzicht pophuid (fig. e en f soort niet bekend).

Figure 1

Some immature stages of Rhinophoridae. a. Egg of *Stevenia umbratica*, b. First instar larva of *P. melanocephala*, c. Dorsal view of first instar larva of *S. umbratica*, d. Ventral view of first instar larva of *S. umbratica*, e. Pupal skin, f. Detail of pupal skin seen from behind (fig. e and f species unknown).

(1972) overwintert het tweede larvale stadium in de gastheer. Aan het eind van het derde larvestadium worden vitale organen aangetast waardoor de pissebed sterft. Binnen het exoskelet van de gastheer verpopt de made. In het voorjaar of aan het begin van de zomer komen de vliegen tevoorschijn.

#### METHODE

De eerste veldwaarnemingen van volwassen Rhinophoridae in Nijmegen en omgeving zijn gedaan in de zomer van 1996. Vanaf die tijd heb ik zes soorten leren kennen: *Rhinophora lepida* (Meigen, 1824), *Stevenia umbratica* (Fallén, 1820), *Phyto melanocephala* (Meigen, 1824), *Paykullia maculata*, *Tricogena rubricosa* (Meigen, 1824) en *Melano-*

*phora roralis*. De waarnemingsperiode is afgesloten op 14 augustus 2001. Het aantal basisgegevens (één of meer exemplaren van een soort, van dezelfde sekse, op een bepaalde dag in een UTM-hectometerhok) bedraagt 613. Van de in totaal 3490 exemplaren zijn er 3165 in het veld op zicht of met een loep op naam gebracht, 325 exemplaren zijn als handvangsten verzameld en onder een binoculair gecontroleerd met determinatietabellen (Zeegers & Van Veen 1993, Herting 1961). Een deel van de collectie is verloren gegaan, de exemplaren van 1999, 2000 en 2001 zijn in mijn privéverzameling opgenomen (op alcohol 60%). Een belangrijk deel van de gegevens is afkomstig van de eigen achtertuin (UTM FT 9746) en van de nabijgelegen 'begraafplaats Daalseweg' in Nijmegen (FT 9747 en FT 9847). De begraafplaats, met een oppervlak van 3,1 hectare, is ruim honderd jaar oud en herbergt een rijke flora en fauna. In 1999 en 2000 heb ik op deze begraaf-

plaats systematisch waarnemingen verricht door vanaf begin mei tot half oktober minimaal een keer per week een route van ongeveer anderhalf uur te lopen. Hierdoor is nu voor de meeste soorten een beter beeld te geven van vliegtijden en aantal generaties dan in het laatste overzicht (Wijnhoven & Zeegers 1999). De gegevens zijn opgeslagen in het faunistische software-pakket Faunist 2.3g (Van Veen 1999).

#### BIOLOGIE EN GEDRAG

##### Geparasiteerde pissebedden

Gedurende de inventarisatieperiode heb ik maar enkele geparasiteerde lijkjes van pissebedden gevonden met een pissebedvliegenpop in de lichaamsholte (fig. 1e, f). In al deze gevallen be-

trof het de ruwe pissebed *Porcellio scaber* Latreille, 1804, die overal uiterst algemeen en talrijk is. Voor het betrouwbaar determineren van de poppen heb ik tot nu toe onvoldoende referentie-exemplaren en literatuurgegevens tot mijn beschikking. De weinige soortkenmerken lijken bovendien nogal variabel.

Uit een pop in *P. scaber*, gevonden achter schors aan een bosrand, is *R. lepida* gekweekt.

Voor kweekproeven zijn in het Colenbandersbos (rivierduin in de Millingerwaard) door G. Heijmans (Alterra, Wageningen) 576 exemplaren van *Trachelipus rathkii* (Brandt, 1833) levend verzameld. Eén vrouwtje bleek gear parasiteerd door *P. maculata*. De pissebed was in maart 1995 gevangen en maakte begin mei nog een normale vervelling door (kweektemperatuur 18°C). Op 29 mei bleek het dier stervende en werd er een vliegenmade in waargenomen. Twee dagen later was de larve verpopt. Op 21 juni verscheen de vlieg. Het is tot nu toe de enige vondst van *P. maculata* ex *T. rathkii*. Uit deze waarnemingen bleek dat de overwinterende larve zich traag ontwikkelde en zich waarschijnlijk maandenlang voedde met de haemolymfe, zodat het slachtoffer aanvankelijk normaal bleef functioneren. Het vrouwtje vormde echter geen broedbuidel, wat er op wees dat ook de ovaria waren opgegeten. Aan het eind van het derde larvestadium werden de vitale organen aangetast.

### Eiafzetting

Na de paring verandert het gedrag van de pissebedvliegenvrouwtjes. Ze lopen nerveus, sluipwespachtig over de grond of tegen muren en zetten de eitjes afzonderlijk af onder stenen, hout, in muur- of schorsspleten en tussen kiezelstenen. Voor alle zes soorten heb ik dit gedrag kunnen waarnemen: *T. rubricosa* (11x), *M. roralis* (9x), *P. melanocephala* (50x), *R. lepida* (2x), *S. umbratica* (5x) en *P. maculata* (3x).

De vrouwtjes van *M. roralis* trillen voortdurend met de vleugels en ze wrijven de voorpoten tegen elkaar wat er op wijst dat ze bepaalde geurstoffen detecteren. Bij vrouwtjes van *P. melanocephala* is dat vleugeltrillen nauwelijks gezien. Zij brengen

vooral de voorpoten, afwisselend links en rechts, in een trillende beweging. Pootwrijven en kop-poetsen komt bij alle soorten voor. Als een geschikte plek gevonden is, kruipt de vlieg er, vaak achterwaarts, in en zet een eitje af. Op een vrij klein oppervlak van bijvoorbeeld 10 cm<sup>2</sup> kunnen zo tien tot twintig eieren worden afgezet.

De vrouwtjes van *Phyto* zitten meestal op bodemniveau, aan de voet van een muur of grafsteen met een lage of schaarse vegetatie, een zuidelijke tot westelijke expositie en in de volle zon.

In slechts vier gevallen vond de eiafzetting op muren plaats, tot ongeveer een meter hoogte. *Melanophora roralis* en *P. maculata* echter lijken de eieren gemiddeld veel hoger af te zetten, tussen één en drie meter op muren en boomstammen (fig. 2).

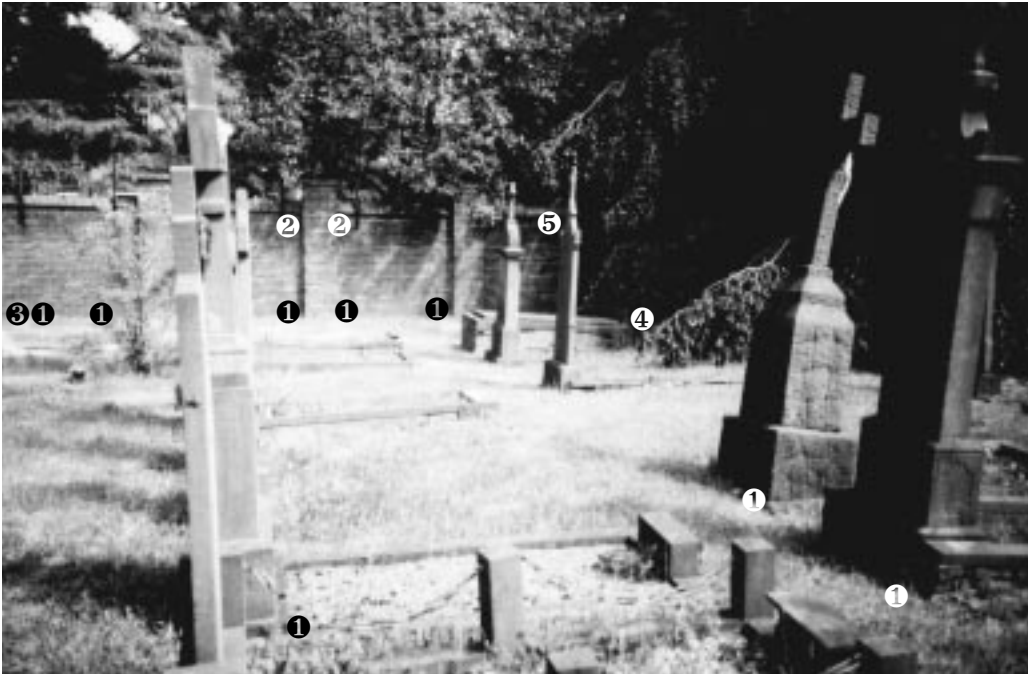
Een vrouwtje van *S. umbratica* dat in muurspleten eieren aan het leggen was, werd levend verzameld. In een plastic bakje legde het binnen twee dagen 25 eieren, waarna het doodging.

Drie eieren zijn verzameld. In figuur 1a is een van deze eieren afgebeeld. De overige eieren werden uitgekweekt (zie Larven).

Vaak kon ik opmerken hoe voorbijlopende pissebedden door *Phyto*-vrouwtjes werden genegeerd. Blijkbaar herkennen de volwassen vliegen een gastheer niet. Op de plaatsen waar eiafzetting is waargenomen zitten soms enkele pissebedden (*P. scaber* en/of *Porcellio spinicornis* Say, 1818), maar van aggregaties is doorgaans geen sprake.

De sterke indruk bestaat dat de vrouwtjes vooral 'paden' selecteren waarvan pissebedden gebruik maken tijdens hun nachtelijke activiteiten.

Die looppaden zijn voorzien van soortspecifieke geurstoffen. Kennelijk hebben de volwassen vliegen geen directe binding met hun gastheren. Uit de waarnemingen blijkt dat de eiafzetting in een aantal sessies wordt uitgevoerd, verdeeld over meerdere dagen. In de ovaria vond ik tot honderden eieren, in alle stadia van ontwikkeling. Na de paring zitten de vrouwtjes meestal in de vegetatie of laag bij de grond, terwijl de mannetjes op grotere hoogten actief zijn (zie Vlieggedrag). Slepend door de vegetatie ving ik dan ook voorname lijk vrouwtjes. De vrouwtjes vertonen dan



Figuur 2

Enkele plaatsen waar eiafzetting is waargenomen op begraafplaats Daalseweg in Nijmegen. De muur ligt pal op het zuiden (rechtsboven in figuur 5). De cijfers geven de soorten aan: 1. *Phyto melanocephala*, 2. *Melanophora roralis*, 3. *Tricogena rubricosa*, 4. *Rhinophora lepida*, 5. *Paykullia maculata*.

Figure 2

Some sites on graveyard Daalseweg in Nijmegen where Rhinophoridae females have been recorded while depositing eggs. The wall in the background is facing south (upper right corner in figure 5). The numbers indicate different species: 1. *Phyto melanocephala*, 2. *Melanophora roralis*, 3. *Tricogena rubricosa*, 4. *Rhinophora lepida*, 5. *Paykullia maculata*.

nauwelijks activiteit. Een bevrucht vrouwtje van *M. roralis* bijvoorbeeld zat buiten in de hoek van een raamkozijn en zat daar twaalf uur later nog.

### Larven

Rhinophoridae hebben drie larvenstadia. Larven van het eerste stadium zijn vrijlevend en er toe uitgerust om de gastheer op te zoeken en binnen te dringen. Na een aantal dagen vindt een vervelling plaats, waarna de larve van het tweede en derde stadium zich verder in de pissebed ontwikkelt.

De larven van het eerste stadium zijn het sterkst gedifferentieerd. Hierin kunnen twee typen worden onderscheiden. De larven van *Paykullia*,

*Phyto* en *Melanophora* zijn langgerekt en in doorsnede ovaal tot rond. De segmenten dragen eenvoudige haren. Het kopskelet is zwak gesclerotiseerd en voorzien van drie of meer tanden. De top van het achterlijf is aangepast om zich vast te kunnen hechten aan een pissebed en om de larve in een opgerichte stand te kunnen houden (fig. 1b). De larven van *Tricogena*, *Stevenia* en *Rhinophora* zijn dorsoventraal iets afgeplat (fig. 1c, d). De segmenten dragen complex gebouwde 'pseudopoden'. Het kopskelet is zwaar gesclerotiseerd en voorzien van twee grote tanden, en soms enkele kleinere. Het achterlijf is zeer complex gebouwd, met een aantal 'zuignappen' en haken, waarvan de functie nog niet goed begrepen wordt.

Omdat de onvolwassen stadia van *S. umbratica* tot nu niet bekend waren, worden elders in detail de morfologie van ei, eerste en tweede larvale stadium besproken (Wijnhoven in prep.). Na de eiafzetting kan het verscheidene dagen duren eer de eieren uitkomen (Ferrari 1987). De resterende 22 eieren van het verzamelde vrouwtje van *S. umbratica* (zie Eiafzetting) kwamen na acht dagen uit. Hoewel de larven van Rhizophoridae relatief goed bestand zijn tegen uitdroging (Bedding 1973), moeten ze binnen een bepaalde tijd een geschikte gastheer hebben gevonden, zich eraan hebben weten vast te hechten en die zijn binnengedrongen. In deze levensfase zullen door predatie en uitputting flinke verliezen optreden. Die verliezen worden door grote aantallen larven gecompenseerd. Hoewel tot nu toe nooit larven in het veld gevonden zijn, bleek dit wel mogelijk. Aan de voet van een muur vond ik tientallen larven *P. melanocephala* in een dichtheid van ongeveer een larve per 5 cm<sup>2</sup>. Ze zijn minder dan een millimeter lang, maar omdat ze wit afsteken tegen een donkere ondergrond en heel actief zijn, kunnen ze met het blote oog worden opgemerkt. Naast veel zichtwaarnemingen zijn onder stenen, stukken cement, hout en bij muren op begraafplaats Daalseweg 23 larven verzameld, alle behorend tot *P. melanocephala*. De larve hecht zich met het achterlijf vast en neemt een verticale houding aan, daarbij zoekend in het rond bewegend ('pivoting about this point of attachment', Ferrari 1987). Die activiteit neemt toe als andere ongewervelden dicht bij de larve langslopen of als je bijvoorbeeld met een vinger in de buurt komt. Door afwisselend kop en achterlijf aan het substraat te hechten kunnen de maden zich, aldus kopjeduikelend, verrassend goed verplaatsen. Met behulp van een binoculair heb ik kunnen zien dat de made zich zo ook óp de gastheer voortbeweegt en zich in een geschikte positie manoeuvreert om de pissebed te kunnen binnendringen.

### Vlieggedrag

Pissebedvliegen zijn niet zulke goede langeafstands-vliegers als veel van hun nauwe verwanten, de

Calliphoridae. Als een pissebedvlieg wordt opgejaagd vliegt die zelden ver weg, vaak zie je het dier even later alweer in de buurt neerstrijken.

Zoals gezegd zijn ze wekenlang op bepaalde plaatsen te vinden. Men kan er groepen mannetjes waarnemen, stellen in copula en vrouwtjes die hun eieren afzetten. Jaar na jaar heb ik dezelfde soorten teruggevonden op exact dezelfde plekken. Die plaatstrouw en hun vermoedelijk relatief geringe dispersievermogen hebben ongetwijfeld te maken met het feit dat hun gastheren doorgaans stabiele en langlevende populaties handhaven. In het vlieggedrag zijn duidelijke verschillen tussen de seksen waargenomen. Net als veel Calliphoridae zijn Rhizophoridae sterke 'hill-toppers': de vliegen verzamelen zich op zonnige, in de windluwte liggende objecten. De mannetjes van *P. melanocephala* zijn voornamelijk gevonden op de zonzijde van muren, grafmonumenten en boomstammen, op een hoogte van één tot drie meter (fig. 3). In groepen tot meer dan 35 exemplaren voeren ze er typische dansvoorstellingen op. Ze vliegen in boogjes van 5 tot 30 cm op en landen weer waarbij steeds van 'kijkrichting' veranderd wordt. Als twee mannetjes elkaar ontmoeten ontstaat een kort, hevig luchtgevecht. De vrouwtjes vertonen dit vlieggedrag niet. Als ze bereid zijn tot een paring zoeken ze die strategisch gelegen arena's op. Ze zitten gemiddeld lager en verdwijnen na een korte paring weer uit het zicht. De mannetjes blijven het grootste deel van hun leven op hun post. Hierdoor is de gevonden sekseratio van *P. melanocephala* sterk verschoven ten gunste van de mannetjes.

Bij *M. roralis* speelt zich iets soortgelijks af. De mannetjes van deze soort zoeken in kleine aantallen (eigen waarnemingen: tot 5 exemplaren) zonnige plaatsen die uit de wind liggen op. In figuur 4 staat een viertal fragmenten van dergelijke vliegbewegingen genoteerd. Ze vliegen licht parachuterend rond in halfcirkelvormige bogen (van 20 tot 70 cm) op verticale muurgedeelten, grafstenen of boomstammen, waarbij ze afwisselend links en rechts landen. Ze vliegen daarbij ook achterwaarts, steeds blijft de kop naar boven georiënteerd. Ook bij deze soort proberen



Figuur 3

Tien mannetjes *Phyto melanocephala* op een grafsteen, half mei 2000, begraafplaats Daalseweg, Nijmegen. Op deze steen werden die dag tot 35 mannetjes geteld. Figure 3

Ten males of *Phyto melanocephala* on a gravestone, midst of May 2000, graveyard Daalseweg, Nijmegen. At this site up to 35 males were recorded on this particular day.

de mannetjes elkaar te verjagen. Het zijn letterlijk zoekvluchten naar vrouwtjes. Van meters afstand zijn deze zwarte vliegjes hieraan te herkennen. Een keer heb ik bij een grafsteen waarop twee mannetjes vlogen een (vijftien meter verderop gevangen) vrouwtje vrijgelaten. Binnen de minuut vond een paring plaats. Het vrouwtje vloog weg, beide mannetjes bleven hun post trouw. Voor *M. roralis* geldt eveneens dat de gevonden sekseratio als gevolg van waarnemen op zicht zeer sterk verschoven is ten gunste van de mannetjes. De gegevens wijzen er bovendien op dat visuele stimuli een rol spelen bij de herkenning van de vrouwtjes. Het zal geen toeval zijn dat *M. roralis* een soort is met een zeer opvallend vlieggedrag én een sterke seksuele dimorfie (de vleugels van de mannetjes zijn zwart, die van de vrouwtjes dragen een witte vlek aan de top).

Voor *R. lepida* zijn de oplichtende bloemschermen van berenklaauw aan zonnige bosranden behalve foerageer- ook belangrijke ontmoetingsplaatsen, waar verscheidene keren vliegen in copula zijn waargenomen. De aantallen kunnen tot in de honderden lopen. Ook bij *R. lepida* is, zoals later besproken wordt, het aandeel mannetjes op deze

plekken hoger dan dat van de vrouwtjes.

De motoriek van bevruchte vrouwtjes (vleugel- of poottrillen, nerveus rondlopen en poetsgedrag) is, zoals hierboven beschreven, heel kenmerkend.

De vrouwtjes vertonen dit gedrag vaak ook als niet direct sprake is van eiafzetting en zij zijn hieraan dan goed te onderscheiden van de mannetjes.

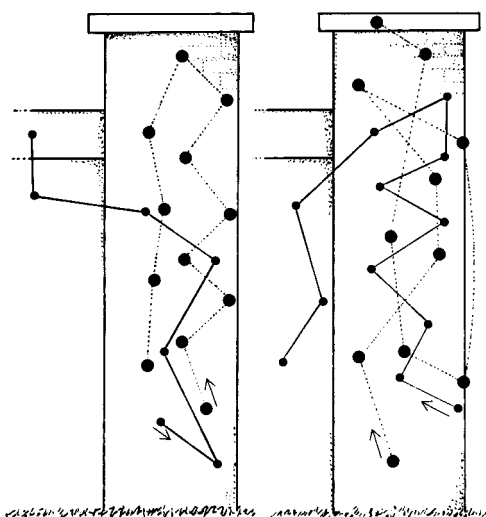
### Bloembezoek

Rhinophoridae bezitten een goed ontwikkelde zuigsnuut waarmee vloeistoffen kunnen worden opgenomen. *Rhinophora lepida* is van de Nederlandse soorten veruit de fanatiekste bloembezoeker. Deze vlieg foerageert in grote aantallen op berenklaauw *Heracleum sphondylium* waarvan de hoofdbloeitijd samenvalt met zijn belangrijkste vliegtijd. Daarnaast is hij waargenomen op bloemschermen van pastinaak *Pastinaca sativa* en tuinpeterselie *Petroselinum crispum*, op echte valeriaan *Valeriana officinalis*, bloeiende beklierde duizendknoop *Persicaria lapathifolium*, Japanse duizendknoop *Fallopia japonica*, canadese guldenroede *Solidago canadensis*, klis *Arctium* sp., boerenwormkruid *Tanacetum vulgare*, gewoon duizendblad *Achillea millefolium*, valse kamille *Anthemis arvensis*, gewone raket *Sisymbrium officinale*, Astilbe *Astilbe* sp. en diverse andere tuinplanten.

Op pastinaak, berenklaauw, Japanse duizendknoop en duizendblad is *T. rubricosa* regelmatig gevonden, *P. melanocephala* enkele keren.

### Vondsten binnenshuis

Van sommige soorten Rhinophoridae is bekend dat zij hun ontwikkeling binnenshuis kunnen doormaken. De imago's worden dan meestal op ruiten gevonden. Vaak komen de vliegen, toevallig of wellicht aangelokt door warme luchtstromen, via open ramen, deuren en kieren binnenvliegen. Op *R. lepida* na heb ik alle soorten binnenshuis gevonden: *P. melanocephala* (5 ♂, 1 ♀ met eitjes), *T. rubricosa* (1 ♂, 4 ♀), *M. roralis* (2 ♀), *P. maculata* (4 ♀) en *S. umbratica* (1 ♂). Hoewel het aantal waarnemingen binnenshuis maar klein is, lijkt de fractie vrouwtjes met 61% relatief groot (7 ♂ tegenover 11 ♀) vergeleken met de zichtwaarnemingen buiten. Hierbij werden gemiddeld



Figuur 4  
*Melanophora roralis*. Vier fragmenten die het typische vlieggedrag van de mannetjes laten zien.

Figure 4  
*Melanophora roralis*. Four fragments showing the typical flight behaviour of the males.

slechts 14% vrouwtjes gevonden. Uit landelijke gegevens blijkt dat met name van *P. maculata* binnenshuis veel meer vrouwtjes worden gevangen dan mannetjes (zie Discussie).

#### Verspreiding op begraafplaats Daalseweg

Op de begraafplaats Daalseweg zijn tijdens 93 bezoeken in 1999, 2000 en 2001 zes soorten Rhizophoridae gevonden. *Phyto melanocephala* en *M. roralis* kwamen het talrijkst voor. Figuur 5 geeft een situatieschets en de ruimtelijke verdeling van de soorten over het gebied, waarbij alle waarnemingen van het jaar 2000 zijn opgeteld.

Rond de centrale, noord/zuid georiënteerde kruisvormige laan van rode beuken vond ik zelden pissebedvliegen. Ze prefererden de meest open, windluwe gedeelten ten westen en ten oosten van de beuken. *Melanophora roralis* zat meestal op de zonbeschenen, warmste plekken op of in de directe omgeving van de twee meter hoge omheinende bakstenen muur. Ook de andere soorten hielden zich graag op in de buurt van deze muur,

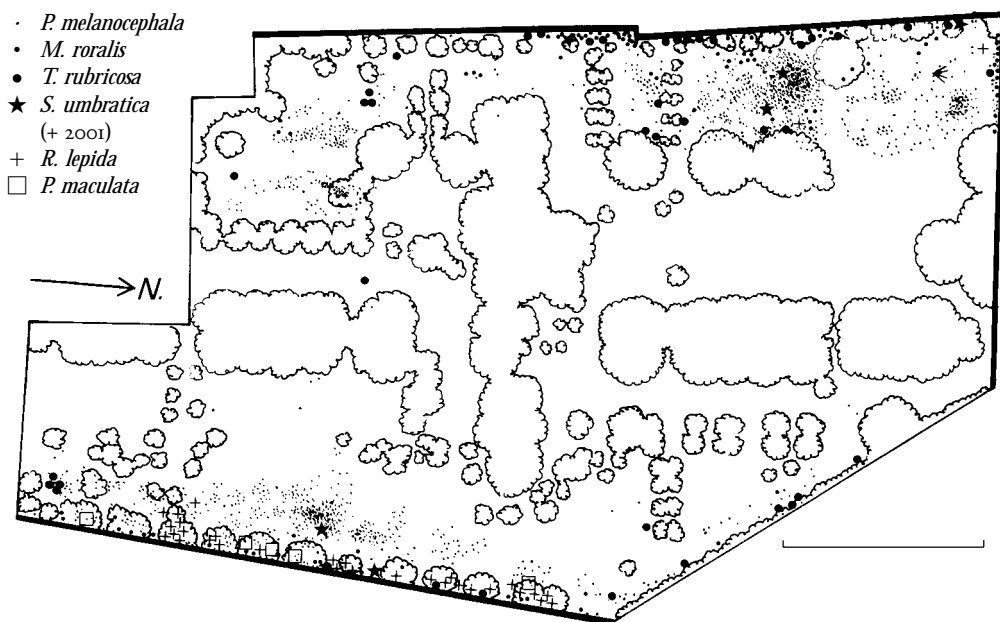
die in de figuur als een vette lijn is aangegeven. Maar de forsere *Phyto* waagde zich ook in het meer aan de wind overgeleverde, centraal gelegen gedeelte. Het viel op dat *P. melanocephala* enorm dominant was en dat de andere soorten in het algemeen gevonden werden aan de periferie van diens verspreidingsgebied. Door het agressieve, territoriale vlieggedrag van de mannetjes van *Phyto* werden de andere soorten mogelijk verdreven. Van de vrouwtjes die eieren aan het leggen waren zijn er 32 waargenomen op of aan de voet van de muur en 18 bij grafstenen.

#### Hyperparasitisme en predatie

Uit een pop van een pissebedvlieg (ex *P. scaber*) is een sluipwesp gekweekt ( $\delta$  *Phygadeuon* sp., Hymenoptera: Ichneumonidae). Waarschijnlijk betreft het een sluipwesp die parasiteert op allerlei vliegpoppen, waardoor in dit geval sprake is van facultatief (toevallig) hyperparasitisme. Een tweede pop, verzameld van dezelfde plek, bleek ook door een sluipwesp gearasiteerd (Wijnhoven 2001: fig. 32).

De grote populaties pissebedvliegen op begraafplaats Daalseweg zijn ongetwijfeld een belangrijke voedselbron voor de gewone vliegendoder *Mellinus arvensis* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Crabronidae) die er algemeen voorkomt. Een keer heb ik de vliegendoder minutenlang zien patrouilleren aan de voet van een muur, waar vele vrouwtjes van *T. rubricosa* bezig waren met de eiafzetting.

Springspinnen (Arachnida: Salticidae) die muren en boomstammen als jachtterrein gebruiken, blijken goed in staat pissebedvliegen te vangen. Vooral de eiafzetting is een zeer riskante fase omdat de vrouwtjes lopend, in hoeken en gaten kruipend, hun weg zoeken en volledig gefixeerd zijn op het vinden van geschikte plekken om hun eieren te leggen. *Sitticus pubescens* (Fabricius, 1775) is drie keer op een muur gezien met een vlieg als prooi: een vrouwtje van *R. lepida*, een van *T. rubricosa* en een vrouwtje met eitjes van *P. melanocephala*. Een vrouwtje van *P. melanocephala*, dat eieren aan het afzetten was in muurspleten, werd onder mijn ogen gegrepen door



Figuur 5

De verspreiding van Rhinophoridae op begraafplaats Daalseweg in 2000. De belangrijkste bomen en struiken zijn aangegeven. De vette lijn geeft aan waar de originele, twee meter hoge, bakstenen muur bewaard is gebleven. Het symbool rechtsboven in de figuur geeft de plaats aan van waaruit de foto van figuur 2 genomen is. Maatstreepje = 50 meter.

Figure 5

The distribution of adult Rhinophoridae on graveyard Daalseweg in 2000. The dominating trees and shrubs are depicted. The bold line indicates the remaining original brick wall of about two meters high. The symbol in the upper right corner indicates the spot where the photo of figure 2 is taken. Scale bar = 50 meters.

*S. pubescens*. De huiszebraspin *Salticus scenicus* (Clerck, 1757) is twee keer gevonden met een mannetje van *M. roralis* als prooi, een maal met een vrouwtje van *P. melanocephala*, en *Marpisa muscosa* (Clerck, 1757) een keer met *P. melanocephala*. In het web van een kruisspin (*Araneus diadematus* Clerck, 1757) vond ik twee keer een vrouwtje van *P. melanocephala* met eieren.

#### SOORTBESPREKINGEN

Over de generatiewisseling van Rhinophoridae was voor aanvang van dit onderzoek weinig met zekerheid bekend (Zeegers & Van Veen 1993). Uit de hier gepresenteerde gegevens en het landelijk overzicht (Wijnhoven & Zeegers 1999) is nu duidelijk dat *R. lepida* en *T. rubricosa* jaarlijks één

generatie hebben. De overige soorten hebben er twee, met een partiële derde generatie. In figuur 6 worden de vliegtijdgegevens samengevat.

#### *Rhinophora lepida*

(collectie: 142 ♂, 51 ♀; zichtwaarnemingen: 74 ♂, 7 ♀, 40 ex.)

*Rhinophora lepida* is in ons land een gewone soort en ook in en rond Nijmegen komt hij algemeen voor. Hij is gevonden in tuinen, ruige wegbermen, bij overhoekjes en aan bosranden. De imago's verzamelen zich bij voorkeur op windluwe, zonnige, matig vochtige plekken. *Porcellio scaber* is de meest kenmerkende pissebed in deze biotopen en hij is dan ook waarschijnlijk de belangrijkste gastheer. Op heel vochtige, kleiige grondsoorten, waar *P. scaber* in lage dichtheden voorkomt, is



ook de vlieg zeldzamer. *Rhinophora lepida* ontbreekt in de Waal-uitwaarden en komt in de komkleigebieden van de Ooijpolder sporadisch voor. Opvallend is zijn schaarse voorkomen op zeer warme, droge en kalkrijke plaatsen zoals de begraafplaats Daalseweg in Nijmegen.

Waarschijnlijk is dit onder andere te wijten aan een gebrek aan geschikte nectarbronnen.

*Rhinophora lepida* foerageert vooral op berenklauw. In kleinere aantallen vindt men de vliegen op hogere tuinplanten, op muren, boomstammen, bladeren, (betonnen) palen, enzovoort. Wat opvalt is dat ze door lichte objecten worden aangelokt. Zo zitten zij regelmatig op vergeelde bladeren, witte verkeerspaaltjes, raamkozijnen, stukken papier, op de stralend witte bloemen van haagwinde *Calystegia sepium* of op het glimmende blad van jonge snijmaïs.

*Rhinophora lepida* heeft maar één generatie per jaar (fig. 9). Ik neem aan dat de verhouding mannetjes/vrouwtjes in werkelijkheid 1:1 is en dat de gevonden gemiddelde sekseratio (78%) een gevolg is van het vangen op zicht. Mannetjes verschijnen significant ( $p < 0,01$ ) vroeger dan de vrouwtjes, gemiddeld ongeveer anderhalve week eerder, hetgeen door landelijke gegevens bevestigd wordt (Wijnhoven & Zeegers 1999).

### *Stevenia umbratica*

(collectie: 3 ♂, 8 ♀; zichtwaarnemingen: 9 ♂, 13 ♀)

Vanaf de eerste vangst in 1976 zijn van *S. umbratica* in ons land slechts zes vondsten gepubliceerd (Wijnhoven & Zeegers 1999). Het is aannemelijk dat deze soort zich in de loop van het laatste decennium sterk heeft uitgebreid, met name in de zuidelijke helft van Nederland. In Mook en Maasbree (Midden-Limburg) vond ik *S. umbratica* recent op muren.

In de Millingerwaard vond Theo Zeegers een exemplaar in 1993. In Nijmegen ving ik binnenshuis een mannetje op 17 juli 1997. De overige vliegen zijn gevonden in 1998 (1 ♀), 1999 (6 ♂, 7 ♀), 2000 (3 ♂, 10 ♀) en 2001 (3 ♂, 2 ♀), in de achtertuin en op de begraafplaats Daalseweg. De vangstdata doen vermoeden dat *S. umbratica*

per jaar twee hoofdgeneraties heeft (fig. 10).

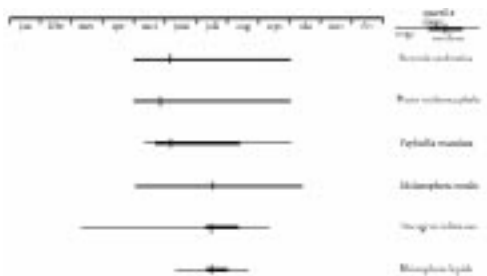
De eerste generatie vliegt in mei/begin juni, de tweede van juli tot half augustus, een partiële derde generatie verschijnt in september.

De fenologie van de soort vertoont overeenkomsten met die van *P. melanocephala* (fig. 6 en 7), maar gemiddeld lijkt *S. umbratica* ongeveer een week eerder te verschijnen (niet significant). Het is hiermee een van de vroegst vliegende soorten.

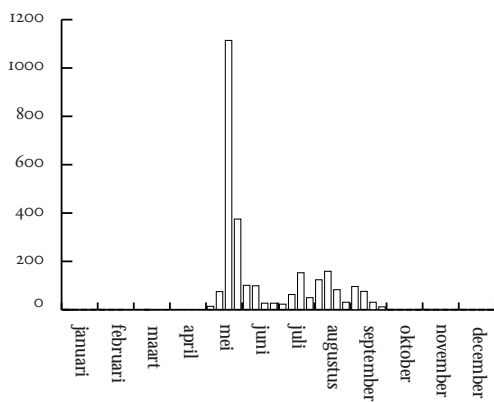
### *Phyto melanocephala*

(collectie: 43 ♂, 40 ♀; zichtwaarnemingen: 2301 ♂, 282 ♀)

*Phyto melanocephala* is landelijk vrij zeldzaam maar in en om Nijmegen komt hij tamelijk algemeen voor. Buiten de stad werden enkele exemplaren gevangen in tuinen, aan een bosrand en in bermten, op één uitzondering na steeds in de directe omgeving van gebouwen. Op (voormalige) steenfabrieksterreinen in de Ooijpolder en de Millingerwaard is de soort algemener, evenals binnen de stedelijke bebouwing van Nijmegen. *Phyto melanocephala* blijkt een sterke voorkeur te hebben voor warme, droge en kalkrijke biotopen. De begraafplaats Daalseweg in Nijmegen is tot nu toe de beste Nederlandse vindplaats voor *P. melanocephala*. Het overgrote deel van de waarnemingen stamt van deze plek, waar op topdagen (rond half mei 2000) meer dan 350 individuen zijn geteld. Door de grote hoeveelheid gegevens van drie opeenvolgende jaren (1999, 2000 en 2001) van één locatie, kan de generatiewisseling in detail geanalyseerd worden. *Phyto melanocephala* heeft een lange vliegtijd, van begin mei tot eind september (fig. 7). Het histogram wordt volledig gedomineerd door de scherpe piek van half mei, die de hoofdvliegtijd vormt van de eerste generatie. De populatie zakt dan snel in. Zo vindt men in juni in het veld relatief veel sterk beschadigde en afgevlogen mannetjes en naar verhouding veel vrouwtjes. Daarna is er enige overlap met de tweede generatie, die begin juli start met gemiddeld kleine individuen. De tweede generatie verloopt heel gespreid en is omstreeks eind augustus afgelopen. Rond begin september verschijnt een partiële derde generatie.

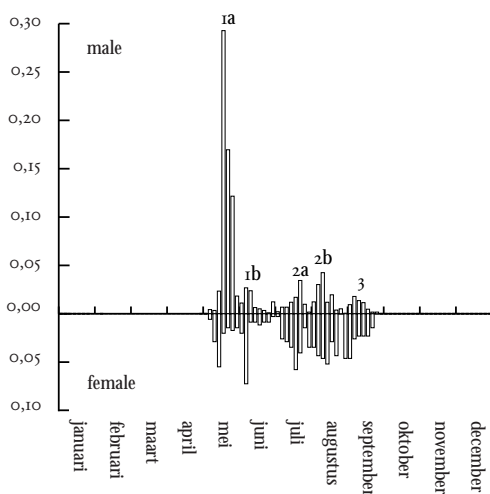


Figuur 6  
Vliegtijden van Rhinophoridae in volgorde van  
verschijnen.  
Figure 6  
Flight periods of Rhinophoridae in order of appearance.



Figuur 7  
Vliegtijd-diagram van *Phyto melanocephala*.  
Figure 7  
Flight period of *Phyto melanocephala*.

De wat vage term 'partiël' krijgt een heel concrete betekenis als de vliegtijdgegevens meer in detail worden bekeken. In figuur 8 is een vliegtijd-diagram gepresenteerd van dezelfde set gegevens als in figuur 7, uitgesplitst voor mannetjes en vrouwtjes en in eenheden van acht perioden per maand. Voor beide seksen lijken er niet drie, maar vijf pieken te zijn. Naar mijn mening is dit beeld reëel, met name omdat zich in drie opeenvolgende jaren hetzelfde patroon voordeed. De generatiewisseling van *P. melanocephala* kan op de volgende manier begrepen worden, er van



Figuur 8  
Vliegtijd-diagram van de fractie mannetjes ( $n=2344$ ) en  
vrouwtjes ( $n=322$ ) van *Phyto melanocephala*, uitgesplitst  
in acht perioden per maand.  
Figure 8  
Flight period of the fraction of the males ( $n=2344$ ) and  
of the females ( $n=322$ ) of *Phyto melanocephala*.  
The records are given in eight periods per month.

uitgaande dat een volledige levenscyclus ongeveer 60 dagen in beslag neemt bij de zomergeneraties. Het nageslacht van generatie 2b moet als larve overwinteren. In het voorjaar komt hieruit de generatie 1a te voorschijn. De vliegen van piek 3 zorgen voor nageslacht dat eveneens overwinteren moet. Deze komen in het voorjaar tevoorschijn als 1b. Vervolgens brengt 1a generatie 2a voort, en 1b die van 2b. De vliegen van 2a (het 'partiële' deel van de tweede generatie) ten slotte slagen erin om binnen dat jaar nog een derde generatie voort te brengen. Men zou, vereenvoudigd,

kunnen zeggen dat de populatie uit twee klassen bestaat die jaarlijks om en om twee respectievelijk drie generaties voortbrengen. Deze twee klassen overlappen elkaar gedeeltelijk waardoor uitwisseling optreedt. Het ene deel van de populatie heeft in twee opeenvolgende jaren de generaties  $1b + 2b$ , en  $1a + 2a + 3$ , het andere deel:  $1a + 2a + 3$  en  $1b + 2b$ . Dit type generatiewisseling doet zich waarschijnlijk ook voor bij andere soorten, zoals *M. roralis* (fig. 12).

Er is een significant verschil ( $p < 0,01$ ) in de vliegtijd én in de mediaan van beide seksen. Dit is echter vermoedelijk vooral een waarnemerseffect. Door de opvallende aanwezigheid van enorme aantallen mannetjes rond half mei ontsnappen veel vrouwtjes aan de aandacht. Dit kan bovendien verklaren waarom tegen het einde van de generaties een toename waarneembaar is in de fractie vrouwtjes (fig. 8). Deels echter zou dit een reëel 'najleffect' kunnen zijn: de vrouwtjes hebben de eiafzetting nog niet voltooid terwijl een groot deel van de mannetjes van de betreffende generatie al dood is. Gedurende de hele vliegtijd van *P. melanocephala* is eiafzetting waargenomen. Ook dit wijst erop dat beide seksen in dezelfde tijd tevoorschijn komen, maar dat de individuele vrouwtjes gemiddeld langer in leven blijven. Tabel 1 geeft een plattegrond van de begraafplaats, verdeeld in zes vakken. Van iedere generatie is het totale aantal in dat vak waargenomen exemplaren vermeld, voor 1999 en 2000. Blijkbaar kunnen plaatselijk, per jaar en per generatie enorme schommelingen optreden in de populatieomvang van *Phyto*. Waarschijnlijk speelt de temperatuur hierbij een rol. Op het succesvolle jaar 2000 volgde een zeer mager jaar met een populatie die ongeveer acht keer kleiner was. In het koude voorjaar van 2001 kwam *P. melanocephala* bovendien ruim twee weken later tevoorschijn dan in de twee voorgaande jaren.

### *Tricogena rubricosa*

(collectie: 13 ♂, 9 ♀; zichtwaarnemingen: 65 ♂, 45 ♀)

*Tricogena rubricosa* (synoniem *Frauenfeldia rubricosa*) werd meestal gevonden in de directe om-

geving van bebouwing: bij steenfabrieken in de Ooijpolder en de Millingerwaard, en in Nijmegen op begraafplaats Daalseweg, bij huizen en in tuinen.

Vergeleken met *M. roralis* en *P. melanocephala* heeft *T. rubricosa* een korte vliegtijd, van juni tot begin september (fig. 11), met enkele vangsten vanaf half mei en een waarneming binnenshuis van half maart. Het is nu wel duidelijk dat de soort jaarlijks slechts één generatie heeft (fig. 6). Landelijke gegevens (Wijnhoven & Zeegers 1999) en malaisevangsten van het Bargerveen bevestigen dat. Net als *P. melanocephala* kan *T. rubricosa* per jaar in zeer wisselende aantallen voorkomen.

Terwijl 2001 voor *Phyto* slecht verliep, was het voor *Tricogena* juist een zeer goed jaar. Er is geen verschil in de vliegtijd van beide seksen.

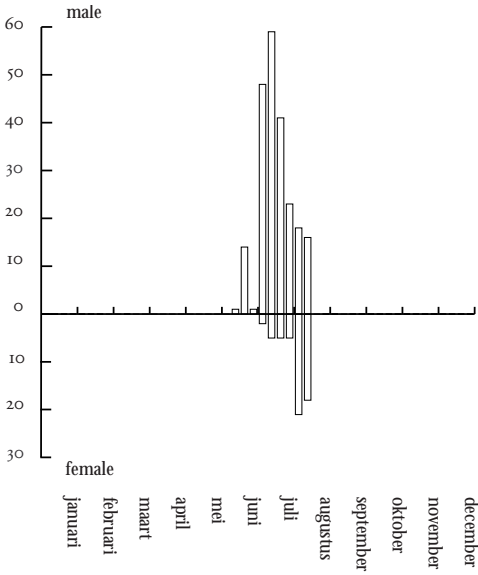
Vanwege zijn onopvallende uiterlijk is *T. rubricosa* zeer lastig waar te nemen. De vliegen lijken bovendien een voorkeur te hebben voor plaatsen met hogere vegetatie van kruiden en struikgewas en in het bijzonder voor met klimop begroeide muren (fig. 5). Ze zijn hierdoor vaak moeilijk te vinden. Omdat de mannetjes minder geneigd zijn open, geëxponeerde plekken op te zoeken, is de gevonden geslachtsverhouding (59%) zeer waarschijnlijk beter in overeenstemming met de werkelijke sekseratio dan bij *Phyto* en *Melanophora*.

Bloembezoek is geregeld gezien. Een opmerkelijke waarneming is die van zeven vrouwtjes, uiterst fanatiek foeragerend op een lijkje van *Porcellio scaber*. Nadat ik de pissebed had gedetermineerd en teruggelegd, waren ze in een mum van tijd weer terug. Ik heb het vliegen op *P. scaber*-aas daarna nog twee keer gezien. Deze waarnemingen zouden een heel nieuw licht kunnen werpen op de relatie van *T. rubricosa* met landpissebedden. Mogelijk zijn de volwassen vliegen gespecialiseerde saprofagen.

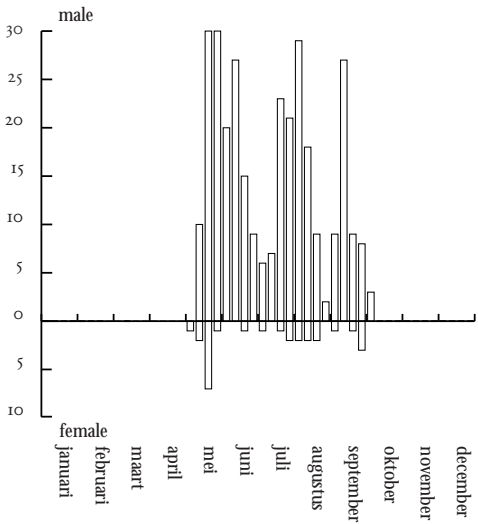
### *Melanophora roralis*

(collectie: 8 ♂, 4 ♀; zichtwaarnemingen: 293 ♂, 23 ♀)

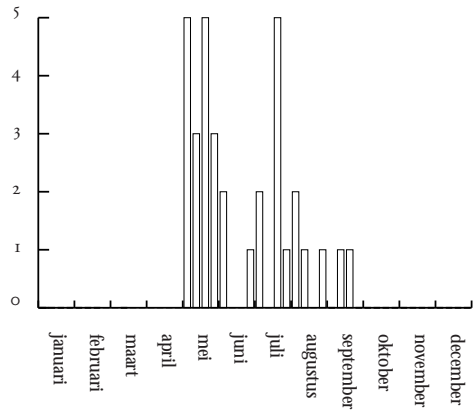
De verspreiding van *M. roralis* in Nijmegen en omgeving vertoont grote overeenkomsten met die van *P. melanocephala*. De soort is gevonden op



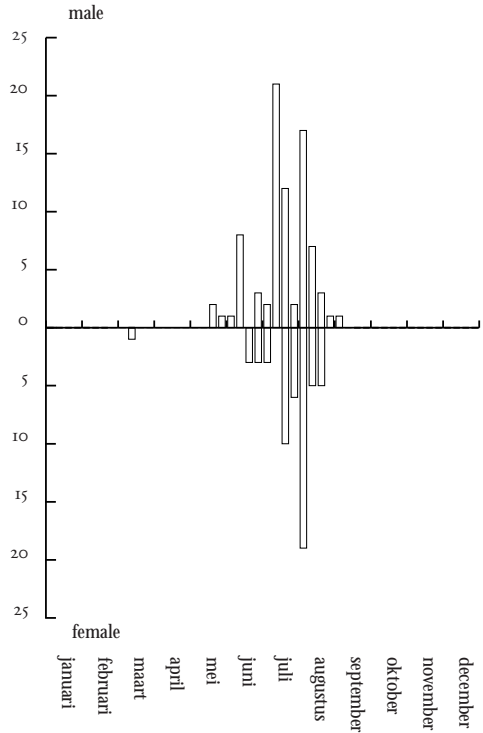
Figuur 9  
Vliegtijddiagram van mannetjes en vrouwtjes van *Rhinophora lepida*.  
Figure 9  
Flight period of males and females of *Rhinophora lepida*.



Figuur 12  
Vliegtijddiagram van mannetjes en vrouwtjes van *Melanophora roralis*.  
Figure 12  
Flight period of males and females of *Melanophora roralis*.



Figuur 10  
Vliegtijddiagram van *Stevenia umbratica*.  
Figure 10  
Flight period of *Stevenia umbratica*.



Figuur 11  
Vliegtijddiagram van mannetjes en vrouwtjes van *Tricogena rubricosa*.  
Figure 11  
Flight period of males and females of *Tricogena rubricosa*.

steenfabrieksterreinen in de Ooijpolder en binnen de bebouwde kom van Nijmegen. Op de begraafplaats Daalseweg is in 1999 en 2000 een populatie *M. roralis* op de voet gevolgd (fig. 12). De soort heeft een lange vliegtijd van half mei tot begin oktober. De gegevens bevestigen eerdere vermoedens dat *M. roralis* twee generaties heeft, met een partiële derde generatie in september tot begin oktober (Wijnhoven & Zeegers 1999). Een vergelijking van de vliegtijddiagrammen van *M. roralis* en *P. melanocephala* geeft dan ook opvallende overeenkomsten te zien, met dit verschil dat *M. roralis* in het voorjaar ongeveer anderhalve week later begint te vliegen. Bovendien geeft de eerste, overwinterde generatie een rustiger verloop te zien, terwijl de hoogste aantallen gedurende de volgende generaties verschijnen, in de zomer. De tweede generatie is voor *M. roralis* zeer belangrijk voor de opbouw en instandhouding van de populatie. De soort gedijt kennelijk beter onder warmere omstandigheden.

*Melanophora roralis* is in Nederland meestal binnenshuis gevonden op ruiten (Wijnhoven & Zeegers 1999). Een deel van deze dieren kan zich hebben ontwikkeld uit binnenpopulaties van pissebedden. Hoewel de soort sterk aan antropogene biotopen gebonden is, blijkt uit de eigen gegevens over vindplaatsen, vliegtijd, eiafzetting en generatiewisseling dat deze pissebedvlieg zijn hele cyclus in de buitenlucht voltooien kan. Hij is van alle soorten het meest warmteminnend, maar behoort zonder meer tot onze inheemse fauna.

### *Paykullia maculata*

(collectie: 3 ♂, 2 ♀; zichtwaarnemingen: 1 ♂, 7 ♀) Hoewel *P. maculata* de bekendste pissebedvlieg is, lijkt hij in en om Nijmegen niet algemeen voor te komen. De soort is thermofiel en wordt meestal gevonden in antropogene biotopen (Wijnhoven & Zeegers 1999). Een opvallende waarneming was die van twee mannetjes rustend op een boomstam. Door de kleur en het kleurcontrast waren ze zeer goed gecamoufleerd. Mogelijk heeft deze soort, net als *R. lepida* en *T. rubricosa*, een voorkeur voor plaatsen met goed gestructureerde vegetaties, zoals tuinen, parken en bosranden. Misschien zijn zij

minder afhankelijk van kunstmatige 'rotsen' zoals muren, gebouwen, begraafplaatsen en dergelijke dan *M. roralis* en *P. melanocephala*, waardoor zij minder gemakkelijk zijn waar te nemen.

*Paykullia maculata* heeft jaarlijks twee generaties en een partiële derde generatie. Wijnhoven & Zeegers (1999) geven een vliegtijddiagram.

### RELATIES MET LANDPISSEBEDDEN

In tabel 2 zijn voor elk UTM-hectometerhok waar een of meer soorten Rhinophoridae gevonden zijn, de begeleidende landpissebedden vermeld. Ik heb me hierbij tot vijf pissebedsoorten beperkt. Van vier is uit literatuur bekend dat zij als gastheersoorten kunnen optreden: kelderpissebed *Oniscus asellus* Linnaeus, 1758, ruwe pissebed *Porcellio scaber*, gewone oproller *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1802) en zwartkoppissebed *Porcellio spinicornis*. *Ligidium hypnorum* (Cuvier, 1792), die vrij zeker geen potentiële gastheer is, heb ik toegevoegd als een indicatorsoort voor vochtige biotopen. Een korte, vereenvoudigde karakterschets:

*Ligidium hypnorum*: een continentale soort; algemeen op koele, permanent vochtige, schaduwrijke plaatsen; verdraagt lage temperaturen vrij goed. *Oniscus asellus*: van origine West-Atlantisch; zeer eurytope, algemene soort van vochtige tot matig vochtige plaatsen; gevoelig voor temperaturen onder nul.

*Porcellio scaber*: West-Atlantisch; zeer eurytope, algemene soort van matig vochtige tot vrij droge plaatsen; gevoelig voor temperaturen onder nul.

*Armadillidium vulgare*: van oorsprong Midditerraan; algemeen in kalkrijke, matig vochtige tot droge biotopen; warmteminnend; zeer gevoelig voor temperaturen onder het vriespunt. *Porcellio spinicornis*: oorspronkelijk 'Mediterraan'; vrij algemeen op warme, droge en kalkrijke plaatsen; zeer gevoelig voor temperaturen onder het vriespunt.

Elke pissebedsoort heeft een bepaalde vochtvoorkeur en elke soortencombinatie in tabel 2 beantwoordt aan een bepaalde vochtigheid van het biotoop. Men kan er ook een kalkgradiënt in

1999	generatie 1			generatie 2			generatie 3		
aantal	24	50	44	42	123	129	12	47	53
percentage	3	6	5	5	14	15	1	5	6
aantal	19	131	29	31	76	47	7	12	13
percentage	2	15	3	3	9	5	1	1	1
totaal = 879 (100%)	n = 287 (33%)			n = 448 (51%)			n = 144 (16%)		
2000	generatie 1			generatie 2			generatie 3		
aantal	215	410	131	28	53	34	10	19	14
percentage	14	26	8	2	3	2	1	1	1
aantal	164	387	58	3	22	11	2	8	4
percentage	10	25	4	0	1	1	0	1	0
totaal = 1574 (100%)	n = 1365 (87%)			n = 151 (9%)			n = 58 (4%)		

Tabel 1

*Phyto melanocephala* op de begraafplaats Daalseweg in 1999 en 2000. Voor elke generatie is een plattegrond afgebeeld, verdeeld in zes vakken (het noorden is rechts; zie fig. 5). In elk vak is het aantal waargenomen vliegen vermeld en het percentage van deze deelpopulatie op het totale aantal waarnemingen van het jaar.

Table 1

*Phyto melanocephala* on the graveyard Daalseweg in 1999 and 2000. For each of three generations a map of the area is given, divided in six sections (the north is directed right; see fig. 5). For each section the number of recorded specimens is given as well as the percentage related to the total number of records of that year.

lezen: de eerste drie soorten kunnen nog onder licht zure omstandigheden leven, *A. vulgare* en *P. spinicornis* nadrukkelijk niet. De kolommen zijn zo geordend dat van links naar rechts overgangen zijn van vochtig en koel naar droog en warm, en van licht zuur/neutral naar kalkrijk. De soortencombinatie in kolom 1 bijvoorbeeld is typisch voor vochtige bossen op de kleigronden van de Ooijpolder, die in kolom 3 voor bossen op de zandige stuwwal, die in kolom 5 is kenmerkend voor de steenfabrieken op de rivierduinen en voor tuinen en begraafplaatsen in de stad. De kolommen geven kortom bovendien van links naar rechts een toenemende menselijke invloed te zien.

## DISCUSSIE

Op zicht zijn in en rond Nijmegen zes van de zeven Nederlandse soorten *Rhinophoridae* gevonden, wat aantoont aan dat het vrij algemeen voorkomende vliegen moeten zijn. Ze worden door

hun onopvallende uiterlijk echter vaak niet opgemerkt en herkend.

Pissebedvliegen prefereren in het algemeen vrij droge en warme biotopen. *Rhinophora lepida* is zeer opportunistisch. Hij komt ook nog voor op relatief vochtige, koude plaatsen zoals komkleigronden. De verschillen in de biotoopkeuze van de overige soorten zijn opmerkelijk gering. Tabel 2 illustreert dit op een indirecte manier. Deze vijf soorten zijn in het algemeen geassocieerd met antropogene biotopen, die gekenmerkt worden door typisch cultuurvolgende pissebedden zoals *P. spinicornis* en *A. vulgare*. *Phyto melanocephala* en *M. roralis* lijken kalkminnend, maar omdat in ons land kalkrijke plaatsen meestal ook gemiddeld warmer zijn, kan het kalkgehalte een indirecte factor zijn. Op kalkrijke plaatsen komen bovendien doorgaans meer soorten pissebedden voor en in hogere dichtheden dan onder neutrale en lichtzure condities. Beide soorten met één generatie, *T. rubricosa* en *R. lepida*, prefereren plekken met hogere vegetatie. Waarschijnlijk

	L. hypnorum <b>O. asellus</b> P. scaber	L. hypnorum <b>O. asellus</b> <b>P. scaber</b> A. vulgare	<b>O. asellus</b> <b>P. scaber</b>	O. asellus <b>P. scaber</b> A. vulgare	O. asellus P. scaber <b>A. vulgare</b> <b>P. spinicornis</b>
R. lepida	15	17	9	4	7
S. umbratica	-	-	-	-	9
T. rubricosa	-	-	-	1	8
P. maculata	-	-	1	-	5
P. melanocephala	-	5	-	3	14
M. roralis	-	-	-	-	10

Tabel 2

Overzicht van het aantal UTM-hectometerhokken waarin Rhinophoridae gevonden zijn met de begeleidende landpissebedden. De dominante pissebedsoorten zijn vetgedrukt weergegeven.

Table 2

The number of UTM 100x100m squares in which Rhinophoridae have been found with the accompanying species of woodlice. The dominating woodlouse species are printed in bold.

leven de imago's langer dan de soorten met drie generaties en hebben zij om te overleven voedsel nodig. De imago's van soorten met drie generaties kunnen misschien zonder voedsel hun cyclus voltooiën.

Er zijn verschillende mogelijke redenen voor de sterke binding van pissebedvliegen aan antropogene habitats. Het zou kunnen dat de onvolwassen, overwinterende stadia van thermofielen als *M. roralis* en *P. maculata* zich beneden een bepaalde temperatuur niet verder ontwikkelen, waardoor alleen die individuen hun cyclus voltooiën die leven in gastheren die onder relatief hoge temperaturen overwinteren. Dat kunnen populaties (meestal van *P. scaber*) zijn in kelders, kassen en dergelijke, of buitenpopulaties van *P. scaber*, *A. vulgare* en *P. spinicornis* die 's winters (zoals op begraafplaats Daalseweg) diep weg kunnen kruipen.

Een andere mogelijke verklaring voor de binding aan antropogene habitats ligt in de waarnemingen dat de vrouwtjes hun eieren overdag afzetten en dan steeds op plekken die sterk door de zon worden opgewarmd (fig. 2). Vooral grote steenmassa's houden die warmte 's nachts lang vast. Bij een dergelijk microklimaat zullen zowel de

pissebedden als de pas uitgekomen Rhinophoridae-larven gedurende de nacht meer activiteit vertonen. Omdat deze larven zich goed blijken te kunnen verplaatsen, slaagt op warmere plekken misschien een groter percentage in het vinden van een gastheer.

Voor de volwassen vliegen blijkt de architectuur van het landschap een belangrijke rol te spelen. Grote populaties ontstaan in de buurt van zonnige en windluwe plekken, waar groepen mannetjes zich uitputten in opvallende vliegmanoeuvres en waar de vrouwtjes voor de paring een partner opzoeken (fig. 3, 5). De eieren worden in de directe omgeving afgezet. Het is waarschijnlijk dat de meeste Rhinophoridae zich als imago niet ver verwijderen van de pissebedden waaruit ze tevoorschijn zijn gekomen én dat het merendeel zich daar ook weer voortplant. Zo ontstaan op den duur, stel ik me voor, populaties Rhinophoridae die tientallen jaren kunnen standhouden in dergelijke goed gestructureerde biotopen, die meestal bovendien hoge dichtheden van verschillende pissebedsoorten herbergen. Dit in tegenstelling tot landschappen met minder structuurvariatie. Rhinophoridae komen daar meer verspreid voor en in lagere dichtheden.

Een deel van de pissebedvliegen zal als imago vanuit dergelijke bronpopulaties in de directe of bredere omgeving terecht komen en zich vestigen. De vliegen worden bovendien als larve door hun gastheer zelf van de ene naar de andere plek vervoerd. Omdat pissebedden bij uitstek nomaden zijn, kunnen op die wijze heel goed schone deelpopulaties geïnfecteerd raken.

Van *P. melanocephala* is een groot aantal gastheersoorten bekend (Herting 1961), waaronder alle soorten in de laatste kolom van tabel 2.

Ook *S. atramentaria* en *P. maculata* zijn in meerdere gastheersoorten gevonden (Sutton 1972). Omgekeerd wordt *P. scaber* door vrijwel alle soorten pissebedvliegen geparasiteerd. Kennelijk zijn Rhinophoridae niet gastheerspecifiek en, zoals hierboven is opgemerkt, ook niet per soort van een ander biotooptype afhankelijk. Dit brengt ons op de vraag welke relaties deze vliegen met pissebedden ontwikkeld hebben en in welke opzichten de soorten hierin van elkaar verschillen. Een van de aanknopingspunten kan gezocht worden in de vliegtijden. De volwassen vliegen komen op een bepaald moment uit hun poppen tevoorschijn, ze paren en binnen enkele dagen worden de eieren afgezet. De larven treffen dan een populatie pissebedden aan met een bepaalde soortensamenstelling en leeftijdsopbouw. Uit dat 'aanbod' moeten zij, als het ware, een geschikte keuze maken. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat fenologie, gedrag en generatiewisseling van Rhinophoridae op een bepaalde manier afgestemd zijn op die van hun gastheren.

Van drie soorten met jaarlijks twee tot drie generaties verschijnt rond 1 mei als eerste *S. umbratica*, ongeveer een week later gevolgd door *P. melanocephala* (fig. 6). Weer een week later, rond 15 mei, verschijnen de eerste imago's van *M. roralis*.

In mei beginnen veel vrouwtjes van bijvoorbeeld *P. scaber* en *P. spinicornis* met de vorming van een broedbuidel, waarvoor twee vervellingen nodig zijn. De mannetjes van pissebedden groeien minder snel, ze vervellen dus minder vaak en ze blijven kleiner dan de vrouwtjes. De vrouwtjes leggen reserves aan voor de voedselvoorziening

van het broedsel en zij lijken daarom de meest geschikte kandidaten voor deze drie soorten. Na de parasitering komen al de opgebouwde voedselreserves beschikbaar voor de zich ontwikkelende larve. Uit onderzoek van Bedding in Sutton (1972) blijkt dat *Stevenia atramentaria* (Meigen, 1824) bij voorkeur pissebedden parasiteert die binnen enkele dagen vervellen. De eigen waarnemingen wijzen erop dat de larven van *S. umbratica* vrouwtjes met een broedbuidel selecteren (Wijnhoven in prep.).

*Tricogenia rubricosa* en *R. lepida* beginnen pas rond de tweede week van juni te vliegen, wanneer de drie eerder genoemde soorten hun eerste generaties vrijwel hebben afgerond (fig. 6, 9 en 11). Bedding in Sutton (1972) vond dat *R. lepida* en *T. rubricosa* kleine pissebedden prefereren. Ook deze gegevens kunnen met elkaar in verband staan.

Want tijdens de hoofdvliegtijd van deze soorten zijn in het veld grote aantallen juveniele en subadulte pissebedden te vinden. Deze dieren overwinteren en zijn dan in het volgende voorjaar volwassen. Voor *R. lepida* en *T. rubricosa*, die per jaar slechts één generatie hebben, zijn zij het meest geschikt. De voorkeur van deze twee soorten pissebedvliegen voor biotopen met een goed ontwikkelde vegetatie kan hier iets mee te maken hebben. Juveniele pissebedden prefereren deze plekken omdat zij gevoeliger zijn voor uitdroging dan de volwassen dieren.

Het is, samenvattend, goed mogelijk dat de Rhinophoridae-soorten strategieën hebben ontwikkeld om een bepaalde fractie (bijvoorbeeld vrouwtjes met een broedbuidel) of leeftijds-categorie van de pissebeddenpopulaties te parasiteren. Welke soorten worden geparasiteerd hangt dan eenvoudigweg samen met het aanbod aan pissebedden in een bepaald biotoop. De actieve parasitaire fase (de larve in het eerste stadium) speelt hierin een cruciale rol. Naar mijn mening is het daarom niet zo dat Rhinophoridae gastheerspecifiek zijn en incidenteel andere soorten dan de normale gastheersoort parasiteren (Bedding in Sutton (1972)) maar zou het kunnen dat -omgekeerd- bepaalde landpissebedden soms in voor hen minder typische biotopen optreden en dan



het risico lopen geparasiteerd te worden. Een voorbeeld is het exemplaar van *P. maculata* gekweekt uit *Trachelipus rathkii*, afkomstig van een rivierduin. Deze pissebed is kenmerkend voor open terreinen. Hij kan, uitzonderlijk voor landpissebedden, weken lang onder water overleven en komt daardoor talrijk in de omliggende uiterwaarden voor. Hij dringt door tot op de hoger gelegen rivierduinen en steenfabrieksterreinen, waar *A. vulgare*, *O. asellus*, *P. scaber* en *P. spinicornis* waarschijnlijk tot de 'normale' gastheersoorten van *P. maculata* behoren.

*Melanophora roralis* en *P. maculata* zijn warmteminnend én zij lijken hun eieren hoger af te zetten, in muur- en schorsspleten (fig. 2). Het is waarschijnlijk dat als gevolg van dit gedrag de vrouwtjes vaker binnenshuis terecht komen dan mannetjes én vaker dan andere soorten, die minder thermofiel zijn en/of hun eieren op grondniveau afzetten. Dit kan verklaren dat van *P. maculata* veel meer vrouwtjes in huis gevangen worden dan mannetjes (Zeegers & Van Veen 1993). De eigen waarnemingen (binnenshuis zeven mannetjes en 11 vrouwtjes) wijzen voorzichtig in dezelfde richting. In ons overzicht (Wijnhoven & Zeegers 1999) suggereerden we dat met name *P. maculata* en *M. roralis* zich vaak binnenshuis ontwikkelen en dat deze soorten daardoor vroeger tevoorschijn komen. Dit onderzoek geeft hiervoor slechts een enkele aanwijzing. De vangst binnenshuis van *T. rubricosa* van half maart valt duidelijk ver buiten de normale vliegtijd, de overige vangsten binnenshuis vallen binnen de vliegtijden van de betreffende soorten. Mogelijk wordt het belang van dit fenomeen overschat. Pissebedden dringen, vooral in de herfst, vaak in behoorlijke aantallen woningen binnen, maar deze dieren sterven meestal snel door voedselgebrek en uitdroging. In schuren, kassen, stallen en bedrijfsgebouwen zouden op kleine schaal echte binnenpopulaties Rhinophoridae kunnen voorkomen. De hoogte waarop de eieren worden afgezet kan in zekere mate bepalen welke soorten pissebedden als gastheer zullen dienen. De vochtminnende *O. asellus* bijvoorbeeld zit 's zomers vrijwel uitslui-

tend rond bodemniveau, terwijl *P. scaber*, *P. spinicornis* en *A. vulgare*'s nachts op hun foerageertochten tot meters hoog tegen bomen en muren opklimmen. Larven van Rhinophoridae die hoger in muur- of schorsspleten zitten zullen daardoor vrijwel nooit *O. asellus* tegenkomen. Ook indien er geen sprake is van gastheerspecifieke relaties hoeven derhalve de aantalsverhoudingen van de pissebedsoorten in een biotoop niet weerspiegeld te worden in die van de geparasiteerde soorten. Om meer over de ecologie van deze vliegen te weten te komen blijft het waardevol om van een vindplaats ook de pissebeddenfauna te inventariseren. De vijf soorten in tabel 2 lijken mij het meest geschikt, omdat ze het biotoop karakteriseren. Bovendien worden zo de potentiële gastheren in kaart gebracht. Uiteraard zijn kweekproeven steeds van groot belang omdat zij directe bewijzen leveren omtrent de relaties tussen gastheren en deze parasitaire vliegen.

De vermoedelijke verwantschapsrelaties binnen de familie Rhinophoridae zijn uitsluitend gebaseerd op de morfologie van de imago's, terwijl zich op het niveau van de larven de sterkste differentiatie voltrokken heeft. Vergelijkende morfologische studies van de larven zullen zeer waarschijnlijk tot betere inzichten leiden in de fylogenetische posities van soorten en hogere taxa binnen de Rhinophoridae. Onderzoek naar de aard van hun parasitaire relaties zal zich bovendien in belangrijke mate op dit levensstadium moeten richten.

#### DANKWOORD

Theo Zeegers bedank ik van harte voor zijn hulp. Jan van Schijndel bezorgde me een aantal vliegen afkomstig van zijn keukenraam. Guido Heimans (Alterra, Wageningen) leverde informatie over een kweekproef. Liekele Sijstermans bedank ik hartelijk voor het doornemen van het manuscript. De Stichting In Paradisum gaf toestemming om de begraafplaats Daalseweg te bezoeken en leverde aanvullende informatie. Cees van Achterberg determineerde een sluipwesp. Roy en Juul Kleukers deden enkele interessante waarnemingen.

## LITERATUUR

- Bedding, R.A. 1973. The immature stages of Rhinophorinae (Diptera: Calliphoridae) that parasitise British woodlice. – Transactions of the Royal Entomological Society of London 125: 27-44.
- Crosskey, R.W. 1977. A review of the Rhinophoridae (Diptera) and a revision of the Afrotropical species. – Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology series 36: 1-66.
- Draber-Monko, A. 1997. The morphology of the egg of *Rhinomorinia sarcophagina* (Schiner, 1862) (Diptera, Rhinophoridae). – Annales Zoologici 46: 225-232.
- Ferrar, P. 1987. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. – Entomograph 8: 306-308.
- Herting, B. 1961. Rhinophoridae. – Die Fliegen der Paläarktischen Region 64: 1-36.
- Sutton, S. 1972. Woodlice. – Ginn & Company Limited, London.
- Thompson, W.R. 1934. The tachinid parasites of woodlice. – Parasitology 26: 378-448.
- Veen, M. van 1999. Faunist 2.3g. – Computer program for MS Windows, Zeist.
- Wijnhoven, H. 2001. Landpissebedden van de Ooijpolder: deel 2. Ecologie (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 14: 23-78.
- Wijnhoven, H. (in prep.). The morphology of the egg, the first and second instar larva of *Stevenia umbratica* (Fallén, 1820) (Diptera: Rhinophoridae).
- Wijnhoven, H. & Th. Zeegers 1999. Faunistisch overzicht van de Nederlandse pissebedvliegen (Diptera, Rhinophoridae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 9: 113-126.
- Zeegers, Th. & M. van Veen 1993. Pissebedvliegen (Rhinophoridae) in Nederland: een voorlopig overzicht. – De Vliegenmepper 2 (2): 1-10.

## SUMMARY

### Biology and ecology of the Dutch woodlouse-flies (Diptera: Rhinophoridae)

In a previous paper the faunistics of seven Dutch species of Rhinophoridae were summarised (Wijnhoven & Zeegers 1999). In the current publication the distribution, the biology and ecology of six species of woodlouse-flies in the vicinity of Nijmegen, province of Gelderland, the Netherlands, are discussed. The only 'missing' species (*Stevenia atramentaria* (Meigen, 1824)) may be considered extinct in the Netherlands.

In total 3490 specimens were recorded from 1996 up to August 2001, 325 of these were collected by hand, 3165 were recorded as sightings. Most observations were made at an old graveyard 'Daalseweg' in the city of Nijmegen (fig. 2, 3, 5, table 1).

For all species egg deposition was observed in detail. In total 80 females were seen laying their eggs separately underneath stones, tree bark, pieces of cement and in crevices of walls (fig. 2), most times without any woodlice nearby. *Melanophora roralis* and *P. maculata* seemed to prefer the higher altitudes of walls and occasionally trees (between one and three meters), but *P. melanocephala* and *T. rubricosa* placed their eggs mainly at soil surface level. On several occasions many first instar larvae of *P. melanocephala* could be found by carefully investigating these sites.

Especially in *M. roralis* and *P. melanocephala* the males gathered in considerable numbers on sun exposed walls, tree trunks and gravestones (fig. 3). Because of the very typical flight pattern of *M. roralis* the males could be identified easily from a distance (fig. 4).

*Rhinophora lepida* and *T. rubricosa* were regularly observed visiting flowers. The first species was found mainly on flowers of *Heracleum sphondylium*. An interesting observation was that of a dead woodlouse *Porcellio scaber*, most fanatically scavenged by seven females of *T. rubricosa*. Both species of woodlouse-flies seem to prefer habitats with shrubs, trees or walls overgrown with ivy.

Several species of jumping spiders (Arachnida: Salticidae) were observed preying on Rhinophoridae. The female flies were most vulnerable when depositing their eggs. In 1976 *S. umbratica* was recorded for the first time in the Netherlands. Obviously the species is much more common now. In figure 1 the previously unknown morphology of the egg and first instar larva of *S. umbratica* is given (Wijnhoven in prep.).

The flight periods of five species are presented in the figures 6-12. Of *R. lepida* the males significantly appeared earlier than the females, the difference being about ten days. Because of the large number of records the flight period of *P. melanocephala* could be analysed in detail (fig. 7, 8). Presumably the other species having three generations per year will show a similar pattern. In the first generation as well as in the second, two peaks were observed: 1a, 1b and 2a, 2b. It is suggested the population consists of two, partly interacting classes. The first one would have the generations 1a, 2a and 3 in the first year, 1b and 2b the following year, the second class the complementary generations 1b, 2b and 1a, 2a, 3 respectively.

In table 2 the records of Rhinophoridae are linked with the woodlouse species occurring in the sites where the adult flies were found. From this it becomes clear that all Rhinophoridae species, except *R. lepida*, preferred the synantropic habitats, which were characterised by the 'Mediterranean' woodlice *A. vulgare* and *P. spinicornis*.

It is suggested here that Rhinophoridae species are not host-specific. Also, from the observations (figure 5 and table 2) it appeared all species can be found together in similar microhabitats. So to some extent they may compete for the same hosts. But maybe some species parasitize the smaller woodlice (Bedding in Sutton (1972)) and one other species (*S. umbratica*) seemed specialised in selecting female specimens with oostegites (Wijnhoven in prep.).

In this respect many questions remain unanswered.

H. Wijnhoven  
Groesbeeksedwarsweg 300  
6521 DW Nijmegen

