

JAARBOEK 1983

uitgegeven door

DE NEDERLANDSE ENTOMOLOGISCHE VERENIGING



Amsterdam januari 1984

De 104^e vergadering van de Sectie Toegepaste Entomologie werd gehouden te Wijster op 11 juni 1983. Op een stralende dag werden 25 leden en introducés onderhouden door vijf inleiders.

Een inleiding over populatie dynamisch werk in het algemeen en het Wijsterse werk in het bijzonder vormde de opening:

P.J.den Boer. Het voortbestaan van populaties en soorten.

Daarna volgden vier specifieke voordrachten:

P.J.M.Mols. Predatie en looppatronen van de loopkever *Pterostichus coerulescens*

Th.S.van dijk. Variatie in reproductie en overleving van loopkevers

R.H.van der Eijk. De invloed van de vliegdispersie bij schrijvertjes op het aantalsverloop

L.Brussaard. De betekenis van mestkevers voor de bodemvorming, de beworteling en de verwerking van organische stof in de bodem

De dag werd besloten met een uitstapje naar veldopstellingen van voorbij en lopende proeven. Hierna volgen de samenvattingen, die ook zijn uitgekomen als Meded. 255 van het Biologisch Station, Kampsweg 27, 9418 PD Wijster.

Secr.Sectie Toegepaste Entomologie
J.Woets

ENTOMOLOGISCH ONDERZOEK AAN HET BIOLOGISCH STATION TE WIJSTER

Mededelingen nr. 255 van het Biologisch Station

Kampsweg 27, 9418 PD Wijster

1. HET VOORTBESTAAN VAN POPULATIES EN SOORTEN

P.J. den Boer

Het entomologisch onderzoek dat op het Biologisch Station te Wijster sinds 1958 plaats vindt, is populatie-dynamisch van aard. Het kwam voort uit de controverse over de processen die het voortbestaan van populaties en soorten zouden bepalen, zoals die vooral uitkwam in het boek van Andrewartha & Birch (1954). Naast goede kritiek op "regulatie" liepen zij m.i. te gemakkelijk heen over een essentiële argument van de "regulationisten": onder natuurlijke omstandigheden zouden populaties blijven voortbestaan zolang het milieu niet fundamenteel verandert, doordat in elk habitat de dichtheid rondom een "karakteristiek niveau" zou blijven (worden gereguleerd). Vooral wat dit karakteristieke niveau betreft, ging ik in de literatuur op zoek naar relevante feiten. Ik vond een duidelijk niveauverschil tussen loof- en naaldbos bij de koolmees (Kluyver), maar niets van dien aard bij fytofage bosinsecten (Schwerdtfeger, Baltensweiler). Berustte dit op een verschil tussen vogels en insecten, of op een verschil tussen polyfage predatoren

en fytofagen? Daar vrijwel geen andere lange reeksen populatie-tellingen beschikbaar waren, besloot ik te onderzoeken of polyfage predatoren onder de insecten - loopkevers - karakteristieke verschillen in aantalsniveau in verschillende habitats laten zien.

Dit leidde tot de eerste fase van het onderzoek: wat zijn de belangrijkste factoren die de binding (vooral ook kwantitatief) van bepaalde (loopkever)soorten aan bepaalde habitats bepalen? Het eerste bezoek van de NEV (na 10 jaar: in 1968) vond in een kritische fase plaats: die "belangrijkste factoren" bleken overwegend van abiotische aard (Den Boer, 1968b), hetgeen later vooral door Thiele (1977) werd bevestigd, zodat ze niet zouden kunnen "reguleren". Anderzijds waren er tussen habitats dikwijls wél verschillen in gemiddelde dichtheid, maar slechts zelden iets wat leek op "karakteristieke niveau"-verschillen. Intussen was ik echter meer geïnteresseerd geraakt in de opvallende heterogeniteit van zowel populatie als milieu en in de mogelijkheden die hierin lagen tot nivellering (stabilisatie) van aantalsfluctuaties via risico-spreiding. Zie hiervoor: Den Boer (1968c, 1970a, 1971) en Reddingius & Den Boer (1970). Hier zij slechts opgemerkt dat stabilisatie van aantallen door risicospreiding kan leiden tot kleine aantalsfluctuaties tussen betrekkelijk nauwe grenzen, iets wat tot dusverre geclaimd werd alléén mogelijk te zijn via dichtheidsafhankelijke regulatie. Dit werd gedemonstreerd door Den Boer (1981a) via simulaties gebaseerd op 20 jaar populatietellingen in een aantal subpopulaties van de loopkevers *Calathus melanocephalus* en *Pterostichus versicolor* op de Kralose heide. In de loop van dit onderzoek bleek steeds duidelijker dat een oecoloog zéér zorgvuldig moet omspringen met het begrip "populatie". "Populaties" dienen onderling vergelijkbare eenheden te zijn (interactiegroepen), zie hiervoor: Den Boer (1977, 1979). Van voornoemde soorten kunnen op de Kralose heide vele van dergelijke eenheden (in dit geval subpopulaties) worden onderscheiden, zodat de "populaties" in dit gebied als geheel een complexe (multipartiale) structuur hebben, hetgeen essentieel bleek te zijn voor de kans op voortbestaan (Den Boer, 1981a).

De tweede fase van het onderzoek begon met de komst van Van Dijk (in 1969) en later die van Baars (in 1972): welke processen zijn verantwoordelijk voor verschillen in aantalsfluctuaties tussen subpopulaties (interactiegroepen) binnen dezelfde complexe populatie? Van Dijk concentreert zich allereerst op de factoren die de grootte van de reproductie en de mortaliteit in verschillende stadia bepalen. Hiervoor moest o.a. het probleem worden opgelost: hoe meet ik de eiproductie van kevers die over een lange periode hun eieren ontwikkelen en sterk verspreid in het veld afzetten? Zie verder zijn bijdrage. Baars wierp zich op de vraag: hoeveel uitwisseling van individuen vindt er tussen subpopulaties plaats? Hiertoe localiseerde hij dagelijks radio-actief gemerkte kevers en wist zo het looppatroon van loopkevers te beschrijven als een afwisseling van "scharrelen" ("random walk" met geringe verplaatsingen) en "gericht lopen" (grotere verplaatsingen in een bepaalde richting). Zie verder: Baars (1979a, 1979b). Dit looppatroon werd in meer details bestudeerd door Mols (vanaf 1977) vooral op basis van de "motiva-

tie" van de kever en in relatie tot de mate van clustering van potentiële prooidieren. Zie verder zijn bijdrage. Wij hopen deze analyses zó ver voort te zetten, dat we via simulaties inzicht krijgen in de veroorzaking van het optreden (*P. versicolor*) of juist ontbreken (*C. melanocephalus*) van verschillen in aantalsfluctuaties tussen subpopulaties en hiermede in het hoe en waarom van het al (*P. versicolor*) of niet (*C. melanocephalus*) werkzaam zijn van risico-spreiding tussen subpopulaties.

Vanaf het begin van het onderzoek waren wij - in het voetspoor van Lindroth (1949) - bijzonder geïnteresseerd in de oecologische betekenis van gevleugelde naast ongevleugelde loopkevers (vooral binnen vleugeldimorfe en -polymorfe soorten); zie bijv. Den Boer (1970b) en Miscell.Papers 8 (1971) van de L.H. (verslag van een symposium te Wijster in 1969: Dispersal and dispersal power of carbid beetles). Dit leidde in 1980 tot een voordracht voor de NEV over de evolutie van het vliegvermogen bij carabiden (Den Boer, 1981b); zie ook Den Boer et al (1980). Thans bestudeert Aukema hier de genetische achtergrond van het vleugeldimorfisme bij enkele *Calathus*-soorten, vooral i.v.m. mogelijke oecologisch belangrijke verschillen tussen macroptere en brachyptere exx. Het is al gebleken dat gevleugelde exx. meer eieren leggen dan ongevleugelde, hetgeen de eersten bijzonder "geschikt" maakt voor het vestigen van populaties. Dit sluit goed aan bij alles wat wij tot dusverre ontdekten over het verschijnsel "dispersie" (vooral d.m.v. vliegen) bij carabiden: het vliegen van loopkevers is een reactie op "mooi weer" (Van Huizen, 1979) en heeft zowel betekenis voor de uitwisseling tussen populaties (interspersie) als voor de vestiging van nieuwe (sub)populaties (dispersie). Van der Eijk, die vanaf 1976 binnen onze groep de betekenis van de heterogene opbouw (locale clusters met uitwisseling d.m.v. zwemmen) van populaties van het schrijvertje *Gyrinus marinus* bestudeert, kwam voor zijn object tot dezelfde conclusie; zie verder zijn bijdrage. Dit geldt trouwens meer in het algemeen voor dispersie d.m.v. vliegen. Hierover verscheen onlangs een drietal artikelen in het Vakblad voor Biologen (63 (16, 17, 18) 1983). Van der Eijk zal uiteenzetten dat zelfs een geringe uitwisseling van individuen de overlevingsduur van de betreffende (sub)populaties gunstig kan beïnvloeden.

Ook dit bezoek van de NEV (15 jaar na het vorige) vond plaats in een kritische fase van het onderzoek: uit onze lange bemonsteringsseries wordt steeds duidelijker dat eenheden van populatie (interactie-groepen) niet zo lang voortbestaan als men omstreeks 1954 zou hebben verondersteld; verdwijnen en vestigen vindt soms zelfs vrij frequent plaats. Dit geldt niet alleen voor soorten uit instabiele habitats (bijv. Van Huizen, 1977), maar ook voor soorten uit meer stabiele terreinen. Dit werd al indirect aangetoond door Den Boer (1977, 1979), maar kan thans meer direct worden bevestigd. Hiermede vinden we niet alleen aansluiting bij de "turnover" van soorten op eilanden (zie literatuur over de eiland-theorie), waarover binnenkort een (voorlopige) publikatie verschijnt in de WLO-Medelingen (meer "doorwrochte" publikaties zijn in voorbereiding),

maar we zijn ook terug bij ons uitgangspunt: de denkbeelden van Andrewartha & Birch (1954). Het is daarom geen toeval dat juist nu een nieuw boek van hun hand ter perse ligt (1984), waarin risico-spreiding zowel binnen als tussen populaties een centrale plaats inneemt in hun "general Theory of population ecology".

Literatuur

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch, 1954. The distribution and abundance of animals. - Chicago Univ. Press, Chicago, 782 pp.
- 1984. The ecological web. - Chicago Univ. Press, Chicago. 576 pp. (ter perse)
- Baars, M.A., 1979a. Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. - *Oecologia*, Berl. 41: 25-46
- 1979b. Patterns of movement of radioactive carabid beetles. - *Oecologia*, Berl. 44: 125-140
- Den Boer, P.J., 1968a. Zoölogisch onderzoek aan het Biologisch Station te Wijster (Dr.). - *Ent. Ber.*, Amst. 28: 87-89
- 1968b. Zoölogisch onderzoek op het Biologisch Station te Wijster. - *Miscell. Papers L.H.* 2: 161-181
- 1968c. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. - *Acta Biotheor.* 18: 165-194
- 1970a. Risico-spreiding en stabilisatie van aantallen. - *Vakbl. Biol.* 50: 250-258
- 1970b. On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles. - *Oecologia*, Berl. 4: 1-28
- 1971. Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment. - In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (ed). *Dynamics of populations.* - Pudoc, Wageningen: 77-97
- 1977. Dispersal power and survival. - *Miscell. Papers L.H.* 14, 190 pp.
- 1979. The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. - *Fortschr. Zool.* 25 (2/3): 79-94
- 1981a. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. - *Oecologia*, Berl. 50: 39-53
- 1981b. Evolutie van het vliegvermogen bij carabiden en de gevolgen voor het overleven van soorten. - *Vakbl. Biol.* 61: 122-129
- Den Boer, P.J., T.H.P. van Huizen, W. den Boer-Daanje, B. Aukema & C. G.M. den Bieman, 1980. Wing-polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera; Carabidae). - *Ent. Gen.* 6 (2/4): 107-134
- Lindroth, C.H., 1949. Die Fennoskandischen Carabidae. III. - *Göteborgs kgl. Vetensk. Handl.* B4 (3): 1-911
- Reddingius, J. & P.J. den Boer, 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. - *Oecologia*, Berl. 5: 240-284
- Thiele, H.U., 1977. Carabid beetles in their environments. - Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 369 pp.
- Van Huizen, T.H.P., 1977. The significance of flight activity in

- the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). - *Oecologia*, Berl. 29: 27-41
- 1979. Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. - *Miscell. Papers L.H.* 18: 199-211

2. VARIATIE IN REPRODUKTIE EN OVERLEVING VAN LOOPKEVERS

Th.S. van Dijk

Onder de factoren die verantwoordelijk zijn voor het patroon van aantalsfluctuaties binnen één subpopulatie en voor de verschillen hierin tussen subpopulaties, nemen reproductie en overleving een belangrijke plaats in.

Het is hierbij van belang te weten hoe groot de variatie in reproductie en overleving is en welke factoren daarin bijdragen.

Gedurende een groot aantal jaren (1963 t/m 1980) werden hiertoe een aantal subpopulaties van twee loopkeversoorten op de Kraloërheide wekelijks bemonsterd. Dit leverde gegevens op over de grootte van de eiproductie, duur van de eilegperiode, leeftijdsopbouw, aanwezigheid van voedsel in de maag enz. Dit gaf ons een beeld van de variatie in eiproductie zowel tussen subpopulaties (ruimtelijke variatie) als binnen één subpopulatie in de tijd. Daarnaast werd m.b.v. veld- en laboratoriumexperimenten uitgezocht welke factoren verantwoordelijk zijn voor deze variatie. Als maat voor de grootte van de eiproductie wordt het aantal rijpe eieren in de ovaria gebruikt. Voor sommige soorten blijkt dit echter problemen op te leveren (Van Dijk, 1979a en Van Dijk, in voorbereiding).

1. Leeftijdsopbouw

Loopkevers van de meeste soorten worden enige jaren oud - 3-5 jaar is normaal - (van Dijk, 1973, 1979b en den Boer 1979) en nemen in een aantal opeenvolgende jaren aan de reproductie deel (van Dijk, 1972, 1979a). Er is echter een grote variatie in leeftijdsopbouw, niet alleen tussen de soorten, maar ook binnen de soorten, hetgeen van grote betekenis is voor zowel de overleving als de grootte van de reproductie van de subpopulaties. Aantalsfluctuaties worden aanzienlijk gereduceerd wanneer de veranderingen in aantallen niet alleen samenhangen met schommelingen in reproductiegrootte maar mede bepaald worden door een wisselende overleving van adulten van het ene seizoen naar het ander (van Dijk, 1982 en den Boer, 1979).

De in de literatuur gesuggereerde relatie tussen de grootte van de eiproductie en de overleving van de adulten van het ene reproductieseizoen naar het andere bleek geheel afwezig (van Dijk, 1979a), en kan derhalve niet als een "regulerend mechanisme" (Murdoch, 1966) worden aangemerkt.

2. Weersfactoren

De lange monsterseries leverden een groot aantal "survival rates" en "recruitment rates" op. Deze zijn vergeleken met relevant geachte weersfactoren in verschillende perioden van het jaar, waardoor een aantal significante correlaties werden gevonden met diverse weersfactoren (Baars en van Dijk, in druk). Een belangrijk deel

van de variatie in bovengenoemde rates kan worden "verklaard" (multipel regressie) uit variatie in het weer (Baars en van Dijk, in druk). Laboratoriumproeven leerden ons hoe groot de invloed van temperatuur en substraatvochtigheid op de eileg en de survival van alle ontwikkelingsstadia (ei, larven, pop) is. Onder bepaalde veldomstandigheden (overmaat voer en geen invloed van individuen op elkaar) kon met behulp van de gevonden relaties de eileg goed worden voorspeld (van Dijk, in druk).

In het veld is de beschikbaarheid van het voedsel per individu echter aan variatie onderhevig (zie punt 3), zodat ons onderzoek zich thans meer op dit aspect richt.

3. Voedsel

Er is een duidelijke relatie tussen de hoeveelheid beschikbaar voedsel per individu en de grootte van de eiproductie (van Dijk, in druk), waardoor het bij sommige soorten mogelijk is via de grootte van de eiproductie een beeld te geven van de "overall" beschikbaarheid van voedsel voor de adulten in het veld. Daarnaast is ook de grootte van de kever een indicatie voor de voedselsituatie (in dit geval voor de larven).

De reproductiegrootte loopt snel terug bij voedselonthouding (van Dijk, 1979b en in druk). In 7-10 dagen is de reproductiegrootte tot nul gereduceerd. Een absoluut voedseltekort (d.w.z. geen eiproductie) is echter nooit in het veld vastgesteld. Wel bleek dat in sommige jaren veel minder voedsel per individu kon worden verkregen dan in andere jaren (van Dijk, in druk en in voorb.). Het ziet er naar uit dat hierop ook de dichtheid van de loopkevers van invloed is (van Dijk, in voorb.). De beschikbaarheid van voedsel in het veld wordt echter niet door één maar door vele factoren bepaald.

4. Individuele variatie

Zelfs onder constante omstandigheden is de individuele variatie in eiproductie zeer aanzienlijk (60% van deze variatie in eileg komt op rekening van verschillen tussen individuen, van Dijk, 1979b). Thans wordt veel aandacht besteed aan de verschillen in reproductievermogen tussen individuen met een goed resp. een slecht verbredingsvermogen (macropteer resp. brachypteer) binnen één loopkeversoort (promotieonderzoek van B.Aukema).

5. Invloed van individuen op elkaar

Het aantal copulaties blijkt van invloed op de grootte van de reproductie en voor het aantal gelegde fertiele eieren. Bij één soort is een duidelijke negatieve correlatie vastgesteld tussen de dichtheid en de reproductiegrootte. Deze gegevens naast die van de genoemde experimenten onder punt 3 suggereren een invloed van de dichtheid via de beschikbaarheid van voedsel per individu op de reproductiegrootte (Baars en van Dijk, in druk). In hoeverre deze relatie echter tevens een beperkende factor voor de loopkever aantallen is, naast bijvoorbeeld de overleving van adulten en larven, moet nog nader worden onderzocht.

Uit het bovenstaande blijkt dat de grootte van de reproductie van loopkeverpopulaties sterk variabel is. Voor de verdere voortgang van het onderzoek is het daarom van belang methoden te ontwikkelen, waarmee zowel het voedselaanbod als de voedselverdeling

in het veld kunnen worden geschat.

Literatuur

- Baars, M.A. & Th.S.van Dijk. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland I. Subpopulation fluctuation in relation to weather and dispersal. - J.Anim.Ecol.(in druk)
- Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland II. Eggproduction and survival in relation to density. - J.Anim.Ecol. (in druk)
- Boer, P.J.den, 1979. The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. In: On the evolution of behaviour in carabid beetles. - (Eds. P.J.den Boer, H.U. Thiele and F.Weber), Misc.Papers Agr.Univ.Wageningen 18: 151-166
- Brunsting, A.M.H., 1981. Distribution patterns, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. and *Philonthus decorus* Grav. - Neth.J.Zool. 31: 418-452
- Dijk, Th.S.van, 1973. The age-composition of populations of *Calathus melanocephalus* L. analysed by studying marked individuals kept within fenced sites. - Oecologia, Berl. 12: 213-240
- 1979a. On the relationship between reproduction, age and survival in two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* L. - Oecologia, Berl. 40: 63-80
- 1979b. Reproduction of young and old females in two carabid beetles and the relationship between the number of eggs in the ovaries and the number of eggs laid. In: On the evolution of behaviour in Carabid beetles. - Misc.Papers Agric.Univ. Wageningen 18: 167-183
- 1981. The influence of food and temperature on the amount of reproduction in carabid beetles. How to translate the results of laboratory experiments into the reality of the field? - Symposium, Universität Münster te Rothenberge, Pudoc, Wageningen (in druk)
- 1982. Individual variability and its significance for the survival of animal populations. In: Environmental adaptation and evolution. - Gustav Fischer, Stuttgart, 233-251
- 1982. On the relationship between availability of food and fecundity in carabid beetles. How far is the number of eggs in the ovaries a measure of the quantities of food in the field? - Symposium Agric.Univ., Warschau (in voorbereiding)
- Murdoch, W.W., 1966. Aspects of the population dynamics of some marsh Carabidae. - J.Anim.Ecol. 35: 127-156

3. PREDATIE EN LOOPPATRONEN VAN DE LOOPKEVER *Pterostichus coeruleus* L. (Carabidae; Coleoptera)

P.J.M. Mols

Van vele dierlijke populaties is bekend dat de individuen niet random verspreid, maar groepsgewijze in hun habitat voorkomen (Southwood, 1966). Predatoren die te maken hebben met groepsgewijze verspreide prooi-soorten zullen dan ook op een of andere manier

daarop moeten reageren om in leven te blijven en voldoende te reproducteren voor de instandhouding van de soort. De loopkever, *Pterostichus coeruleus* L. (= *P. versicolor* Sturm), een polyfage predator die algemeen voorkomt in heideterreinen en schrale graslanden, zal daarom een gedrag moeten hebben ontwikkeld dat aangepast is aan deze situatie. Omdat de kever niet kan vliegen, zal lopen de enige wijze zijn om in contact met een prooi te komen. Een speciaal looppatroon kan leiden tot een grotere ontmoetingskans met de prooi, met als gevolg een verhoogde prooiconsumptie en een verhoogde reproductie. Dit houdt in dat het looppatroon een belangrijke parameter is in de populatie dynamica van de kever. Doel van het onderzoek

Het onderzoek heeft zich toegepitst op de volgende vraagstellingen: 1. Wat is de "motivatie" van de kever om tot een bepaald gedrag te komen.

2. Wat zijn de belangrijkste gedragscomponenten in het predatie en zoekgedrag.

3. Hoe is de relatie tussen de "motivatie" en de belangrijkste gedragscomponenten.

Het uiteindelijke doel is: De diverse relaties zo goed mogelijk te kwantificeren en op te nemen in een verklarend simulatiemodel dat voor ieder moment het effect van prooidichtheid en prooiverdeling op de predatie en eiproductie van de kever kan berekenen.

De motivatie

De motivatie toestand van vele predatoren wordt vaak bepaald door de vullingsstoestand van de darm (Holling, 1966; Fransz, 1974; Rabbinge, 1976; Sabelis, 1981) en *P. coeruleus* is daarbij geen uitzondering. Om grootte verschillen van de kever uit te schakelen is de relatieve darminhoud gebruikt. Deze is gedefinieerd als de actuele darminhoud gedeeld door de darmcapaciteit. Uit experimenten (Mols, in prep.) blijkt dat de darmcapaciteit niet constant is maar in het voorjaar in het reproductieve seizoen afhankelijk is van de vulling van ovarioelen en ovidukt met rijpende eieren en in het najaar van de hoeveelheid reservestoffen die in het lichaam zijn opgeslagen. In het voorjaar zijn er weinig reservestoffen aanwezig. Bijna al het opgenomen voedsel wordt dan gebruikt voor de aanmaak van eieren. De snelheid waarmee het voedsel uit de darm verdwijnt wordt bepaald door de vertering en de faecesproductie. Vertering hangt af van de voedselsamenstelling. Bij maden als voedsel wordt $\pm 30\%$ van het vers gewicht in het lichaam opgenomen. De verteringssnelheid hangt sterk af van de temperatuur en van het seizoen. Tevens vertoont de kever een dagelijkse ritmiek in dit proces, waarbij gedurende de middag de verteringssnelheid het hoogst en gedurende de nacht het laagst is. Het opgenomen voedsel wordt gebruikt voor onderhoud en voor de aanmaak van eieren. De energie benodigd voor onderhoud, aangeduid, met respiratie is sterk afhankelijk van de temperatuur (Q_{10} van ± 2.3) en van de reproductiecyclus van de kever.

Als de verteringssnelheid en de respiratiesnelheid bekend zijn, kan in het model de eileggsnelheid berekend worden. Deze blijkt erg goed overeen te komen met de experimenteel gevonden waarden zodat

dit het vertrouwen geeft dat dit model bruikbaar is om de "motivatiestoestand" van de kever continu te berekenen.

Gedragscomponenten

Bij verschillende motivatie toestanden zijn metingen gedaan aan de loopsnelheid en de richtingsverandering per tijdperiode van 2 seconden. De waarnemingen zijn uitgevoerd in arena's van 1 bij 1.5 meter zowel in het laboratorium als in het veld, waarbij de looppatronen werden vastgelegd m.b.v. video apparatuur. Deze looppatronen werden geanalyseerd m.b.v. computer verwerkingsprogramma's. Daarbij kwamen een aantal zaken aan het licht. Het blijkt dat bij de kever drie typen looppatronen te onderscheiden zijn.

1. Een min of meer rechthoekig loopgedrag met vrij hoge snelheid van gem. 5 cm/sec bij 20° wanneer de darm leeg is.
2. Een zeer kronkelig loopgedrag net na de consumptie van een prooi waarvan de duur afhankelijk is van de darminhoud. Als de darm leeg is duurt dit gedrag ± 7 min. maar als de darm voor meer dan 80% gevuld is wordt het niet vertoond. De loopsnelheid is ± 1 cm/sec.
3. Een loopgedrag waarvan het patroon en de snelheid tussen dat van 1. en 2. in ligt met een loopsnelheid van ± 2 cm/sec.

Metingen over de loopactiviteit werden eveneens uitgevoerd, d.w.z. de

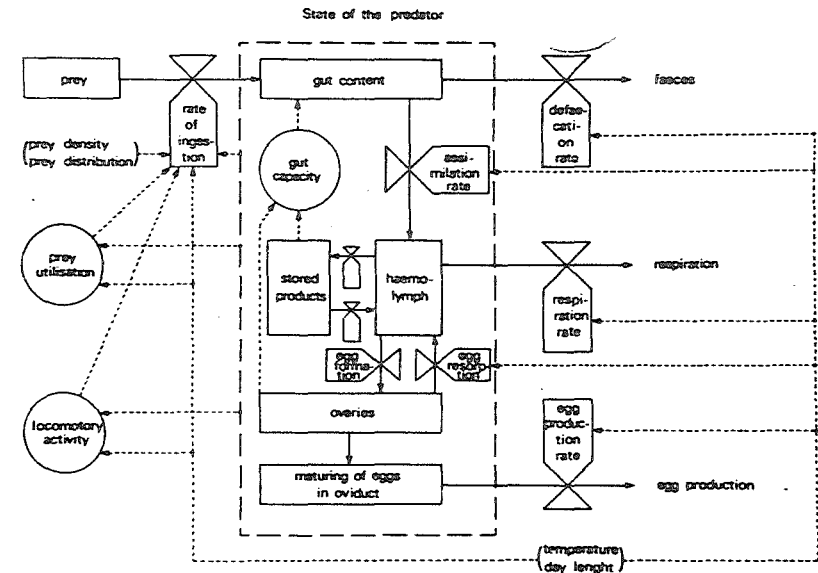


Fig. 1. Relatie diagram van de "motivatiestoestand" van de predator, volgens de conventies van Forrester (1961)

□ toestand variabele ⚡ snelheden ○ hulpvariabelen
 → stroom van materiaal → stroom van informatie

hoeveelheid tijd die aan lopen wordt besteed. De kever heeft een duidelijke dag-nacht ritmiek hetgeen al eerder was aangetoond door Greenslade (1963) en Thiele (1977), maar daarnaast blijkt het niveau van de activiteit duidelijk samen te hangen met de relatieve darmvulling. Een kever is na 4 dagen honger en wel 8x zo actief als een kever op de eerste dag na verzadiging.

Hongerige kevers reageren ook veel feller op een aangeboden prooi, en er is dan ook een duidelijke relatie tussen de hongertoeestand en de succesratio, d.w.z. de verhouding tussen het aantal succesvolle ontmoetingen met een prooi en het totaal aantal ontmoetingen.

Simulatie

Wanneer al deze relaties over motivatietoestand, loopgedrag en predatiegedrag in een computersimulatiemodel bij elkaar worden gevoegd, dan kunnen daarmee voorspellingen worden gedaan over de predatie bij verschillende prooidichtheden en prooiverdelingen en wat voor effect die predatie heeft op de eiproductie van de kever.

Bij prooidichtheden onder de 3 prooien/m², met prooien die een vers gewicht hebben van 2 mg, worden geclusterde verdeelde prooien altijd meer gepredeerd dan random verdeelde prooien. Dit is te wijten aan het verschil tussen het intermediaire loopgedrag en het gerichte loopgedrag. Bij een randomprooiverdeling is het intermediaire loopgedrag nadelig terwijl het er bij een geclusterde prooiverdeling voor zorgt dat de kever langer in de cluster blijft, zodat dan meer ontmoetingen met prooien tot stand komen.

We hebben ons afgevraagd wat het voordeel is van het zeer kronkelige looppatroon na de consumptie van een prooi. Uit de simulaties blijkt dat dit gedrag alleen voordelig is bij kleine prooi-clusters < Ø 20 cm die op zich zelf wel een relatief hoge prooidichtheid hebben > 10 prooien/m², terwijl de gemiddelde prooidichtheid op het terrein vrij laag is < 0.2 prooien/m². Aangezien dit type looppatroon zich door de evolutie heen heeft ontwikkeld en gehandhaafd zou dit een aanwijzing kunnen zijn dat dergelijke prooidichtheden en verdelingen reëel zijn in het veld. Baars (1979) vond m.b.v. radioactief gemerkte loopkevers dat deze op sommige dagen hele afstanden aflegden (gem. 16.8 m in heide) terwijl ze zich op andere dagen slechts enige meters (gem 2.5 m) verplaatst hadden.

Dergelijke dagafstanden kunnen m.b.v. het simulatiemodel bij dezelfde temperaturen slechts gevonden worden bij zeer lage dichtheden van prooien < 0.2 prooi/m² die geclusterd voorkomen. Als de geclusterde verdeling langzaam wordt vervangen door een random verdeling verdwijnt het richting lopen. Uiteraard wordt het nu zaak om naar de werkelijke prooiverdelingen en -dichtheden in het veld te gaan kijken om na te gaan hoe de situatie werkelijk is. Het gedrag van de loopkever kan daarbij gebruikt worden om de schaal aan te geven waarop gezocht en gemonsterd moet worden.

Literatuur

Baars, M.A., 1979. Patterns of movement of radioactive beetles. - *Oecologia*, Berl. 44: 125-140

- Forrester, J.W., 1961. *Industrial Dynamics* Mit-press, Boston
- Fransz, H.G., 1974. The functional response to prey density in an acarine system. - *Pudoc*, Wageningen 149 pp.
- Greenslade, P.J.M., 1963. Daily rhythms of locomotory activity in some carabidae (Coleoptera). - *Ent.Exp.Appl.* 6: 171-180
- Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. - *Mem.Ent.Soc.Canada* 48: 86 pp.
- Mols, P.J.M. The motivation and walking behaviour of *Pterostichus coeruleus* L. (Col., Carabidae) (in voorbereiding)
- Rabbinge, R. 1976. Biological control of the fruit-tree spider mite. - *Pudoc*, Wageningen, 228 pp.
- Sabelis, M.W., 1981. Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators. Part 1.- *Agr.Research Rep.* 910, *Pudoc*, Wageningen 242 pp.
- Southwood, T.R.E., 1966. *Ecological methods*. - *Methuen*, London 391 pp.

4. DE INVLOED VAN VLEGDISPERSIE BIJ SCHRIJVERTJES OP HET AANTALSVERLOOP, BEKEKEN AAN DE HAND VAN VELDGEGEVENS EN SIMULATIES

R.H. van der Eijk

Door de levenswijze op het wateroppervlak zijn schrijvertjes relatief eenvoudig op te sporen en lenen zich daarmee uitstekend voor onderzoek aan dispersie, die zowel vliegend als zwemmend kan plaatsvinden. Sedert 1976 heb ik in een plassengebied bij Haren (Gr.) veldgegevens verzameld m.b.t. dispersie, reproductie en overleving. De afgelopen 2 jaar is een gedetailleerd simulatiemodel ontwikkeld waarin de afzonderlijke processen van reproductie, overleving en dispersie op individueel niveau worden verwerkt. In de voordracht is de ontwikkeling van een eenvoudig, deterministisch model naar het gecompliceerde stochastische model gevolgd aan de hand van de verkregen veldgegevens en bij elk model aangegeven welke uitspraken op grond van elk model gedaan konden worden. Daarbij bleek dat elke aanpassing van het model aan de beschreven veldsituatie leidde tot veranderingen in de uitkomsten van de simulaties. De algemene conclusie van de voordracht was dat het gebruiken van eenvoudige rekenmodellen voor complexe processen moet worden vermeden. Met de vereenvoudigingen en generalisering in dergelijke modellen worden essentiële processen voor het aantalsverloop ten onrechte buiten beschouwing gelaten.

Uit het veldwerk was gebleken dat de dispersie door vliegen niet meer dan enkele procenten van de aanwezige dieren betreft. Alle simulaties geven aan dat de invloed van een dergelijke geringe dispersie en uitwisseling tussen (sub)populaties van grote invloed is op het aantalsverloop. Door in het complexe model bovendien het vliegvermogen als genetische selectieve eigenschap in te voeren (vergelijkbaar met de brachypterie/macropterie bij veel loopkeversoorten) werd gedemonstreerd dat niet a priori het optreden van dispersiegedrag onafhankelijk van de heersende omstandigheden in de populatie, kan worden verworpen. Met het ouder worden van de populaties daalt het percentage exemplaren met vliegvermogen, hoe-

wel het aantal daarvan kan zijn toegenomen ten opzichte van de startsituatie. De uitslag van deze simulatie komt overeen met de veldsituatie bij dimorfe loopkeversoorten, waarbij in oudere populaties het percentage macroptere inderdaad laag is in vergelijking met het percentage in jonge populaties.

Literatuur

Eijk, R.H.van der, 1983. Population dynamics of gyrid beetles. I. Flight activity of *Gyrinus marinus* Gyll. - Oecologia, Berl. 57: 55-64

5. DE BETEKENIS VAN MESTKEVERS VOOR DE BODEMVORMING, DE BEWORTELING EN DE VERWERKING VAN ORGANISCHE STOF IN DE BODEM

L. Brussaard

Het mestkeveronderzoek in Wijster vloeide voort uit de waarneming van ca. 1.5 cm brede en tot 20 cm lange "vingervormige" sporen, die worden aangetroffen tot 2 m diepte in tal van zandgronden. Om verschillende redenen worden deze sporen beschouwd als teruggevulde gangen van door de bodem kruipende mestkevers ter grootte van bijvoorbeeld *Geotrupes*. Deze "sporen" worden uitvoerig beschreven door Brussaard & Runia (1984), evenals de argumenten dat deze van mestkevers afkomstig zijn. Verondersteld werd dat de omwerking van de bodem door mestkevers belangrijke gevolgen kan hebben voor de beworteling door planten. Mede omdat mestkevers plaatselijk algemeen zijn, werd besloten een onderzoek te starten naar hoe een en ander in het werk gaat en wat de gevolgen zijn voor de beworteling van de bodem. Het onderzoek is dus ingegeven door een bodemkundige vraagstelling.

Hoe de beïnvloeding van de bodem zich voltrekt, is schematisch te zien in figuur 1. Als model voor onderzoek heb ik gekozen de driehoornmestkever *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus 1758). Mannetje en vrouwtje vertonen paarbinding. Samen graven ze een gang die meestal 40 - 80 cm diep is. Van deze gang takken min of meer horizontale zijgangen af die worden gevuld met mest, afkomstig van de oppervlakte. De driehoorn is het meest algemeen op de heide en onder Nederlandse omstandigheden leven ze meestal van konijnemest. De larve voedt zich met de mestvoorraad die door de ouderkevers is aangelegd. Het ei waaruit de larve komt, was in een apart kamertje gelegd voordat de mestvoorraad werd aangelegd. Bij *Geotrupes*-soorten wordt het ei in de voedselvoorraad gelegd. Elke mest-"prop" wordt verzegeld met zand. Dit zand wordt met zoveel kracht aangedruwd dat het een karakteristieke schotelvormige gelaagdheid vertoont, die we ook in de eerder vermelde "sporen" aantreffen. Na het doorlopen van het popstadium kruipt de jong volwassene kever uit de mestprop naar de oppervlakte en vult daarbij de gang die wordt gemaakt eveneens terug met zand.

Het voortplantingsgedrag en de levenscyclus van de driehoorn heb ik elders uitvoerig beschreven (Brussaard, 1983a).

In figuur 1 is te zien dat wanneer de kevers die het "nest" hebben aangelegd, zijn vertrokken, een deel van de gang open ach-

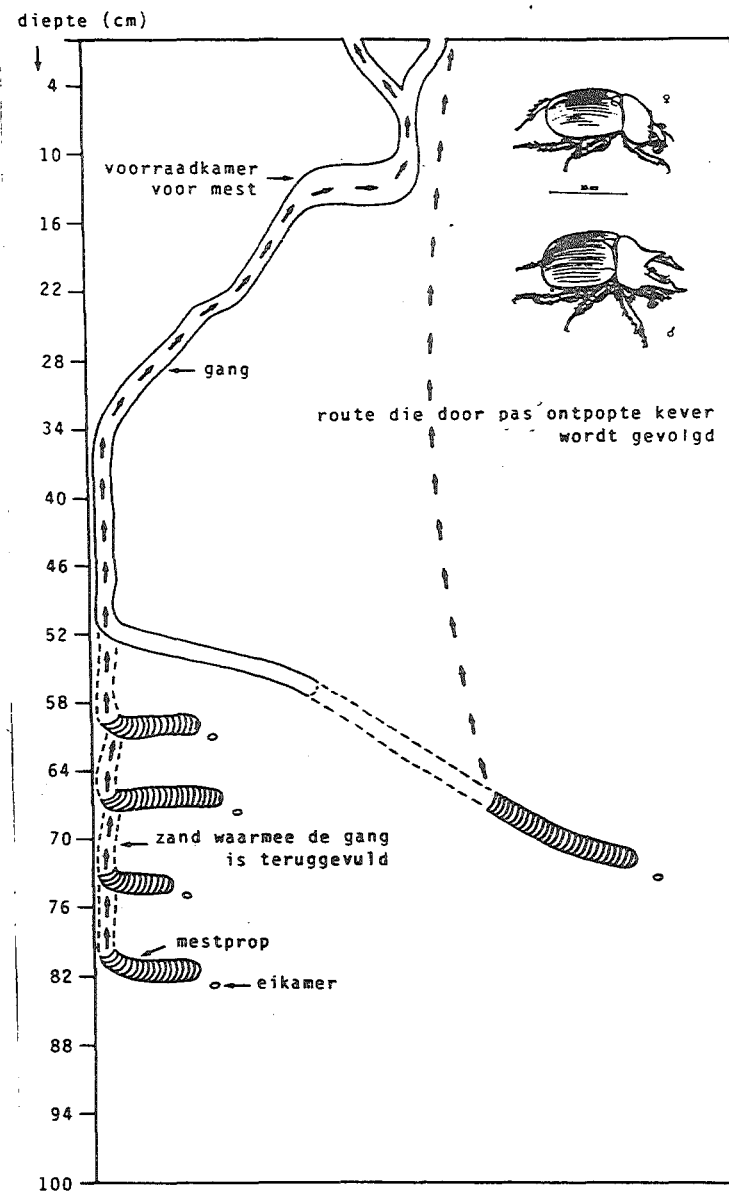
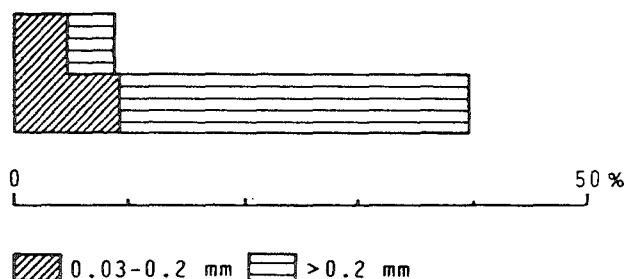
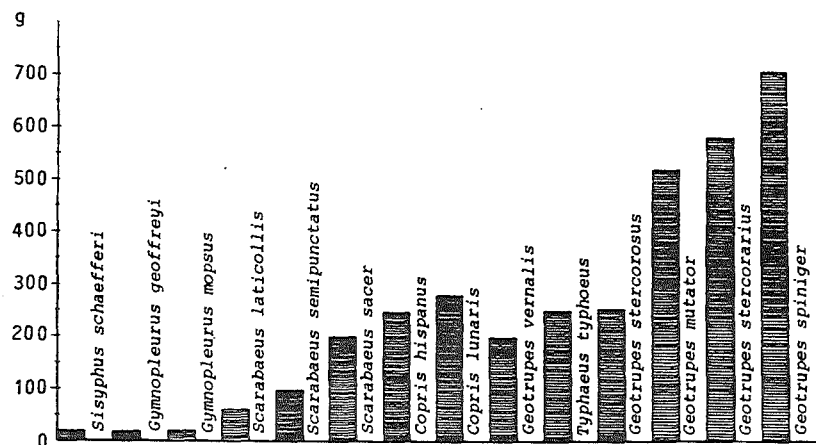


Fig. 1. Driehoornmestkevers met gangenstelsel (schematisch en tweedimensionaal)



Figuur 2. Poriënvolume en poriëngroottesverdeling in ongestoorde zandgrond (boven) en in een met zand teruggevulde mestkevergang (onder). N.B. De gebruikte poriën-analysemethode is ongevoelig voor poriën met een diameter kleiner dan 0.03 mm. De totale poriënvolumes zijn dus niet absoluut, maar moeten in vergelijking met elkaar worden beschouwd.



Figuur 3. Gemiddelde hoeveelheden mest die door paren van verschillende soorten mestkevers gedurende het seizoen de bodem ingewerkt worden (volgens Teichert, 1959)

terblijft. Plantenwortels volgen deze open delen bij voorkeur. Als gevolg daarvan kan men soms dikke bundels wortels van bijvoorbeeld struikheide uit deze gangen trekken, zoals reeds door Beijerinck (1938) werd vastgesteld. Maar ook de gedeelten van de gangen die door de kevers met zand zijn teruggevuld worden door plantenwortels gevolgd. Ongestoorde zandgronden zijn namelijk vaak zo dicht gepakt

dat wortels niet veel dieper kunnen doordringen dan 30 cm.

De meeste plantenwortels kunnen niet door poriën met een diameter kleiner dan 0.2 mm en in veel ongestoorde zandgronden zijn poriën groter dan 0.2 mm schaars. In door kevers teruggevulde gangen is het totale poriënvolume groter en het aandeel van poriën groter dan 0.2 mm eveneens (figuur 2).

Vandaar dat niet alleen de open gangen maar ook de teruggevulde gangen bij voorkeur door de wortels worden gevolgd.

De wortels hebben een goede kans via de teruggevulde gangen uit te komen bij restanten van de mestpropfen die door de kevers zijn vervaardigd. Het laat zich denken dat de wortels hieraan nog plantenvoedende stoffen kunnen onttrekken.

De hoeveelheid mest die mestkevers de bodem in kunnen werken, vormde geen onderdeel van mijn onderzoek, maar de opgave van Teichert (1959) geeft hiervan een indruk voor een aantal soorten uit de gematigde streken (figuur 3).

Uit onderzoek in de Verenigde Staten is komen vast te staan dat zowel de droge stofopbrengst als het ruw eiwit-percentages van grasland aanzienlijk worden verhoogd door de aanwezigheid van mestkevers, vergeleken met een situatie waarin de kevers ontbreken (Fincher et al., 1981). De nuttige functie van mestkevers bij de verwerking van organische stof in de bodem heb ik elders uitvoeriger beschreven (Brussaard, 1983b).

Literatuur

- Beijerinck, W., 1938. Over driehoorns en hun werk. - *Levende Natuur* 40: 358-363
- Brussaard, L., 1983a. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). - *Tijdschr.Ent.* 126 (10): 203-231
- 1983b. Mestkevers maken de kringloop rond. - *Landb.Tijdschr.* (in druk)
- Brussaard, L. & L.T.Runia, 1984. Recent and ancient traces of scarab beetle bioturbation in sandy soils (with a description of *Scarabichmus usseloensis*, ichnogen. and - spec.nov.). - Aangeboden voor publicatie in *Geoderma*
- Fincher, G.T., W.G.Monson & G.W.Burton, 1981. Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of Coastal Bermudagrass. - *Agronomy J.* 73: 775-779
- Teichert, M., 1959. Die bodenbiologische Bedeutung der coprophagen Lamellicornier. - *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin Luther Universität Halle-Wittenberg* 8: 879-882