

De ontwikkeling van de entomologische veldoecologie en populatie-dynamica  
in Nederland sinds de Tweede Wereldoorlog.

P.J. den Boer  
(Kampsweg 52 9418 PG Wijster)

Mededeling No. 544 van het Biologisch Station te Wijster

Na enkele eeuwen van beschrijven, indelen en rangschikken van geleedpotigen gingen steeds meer entomologen zich interesseren voor de levenswijze en plaats in het natuurgebeuren van hun geliefde studieobjecten. In het begin van onze eeuw ontwikkelde zich in Midden Europa de wetenschap van het **samenleven van diersoorten**. Deze spiegelde zich vooral aan de Plantensociologie. In dezelfde periode kwam de **biometeorologie** tot bloei. Hierin bestudeerde men de invloed van **abiotische** (niet biologische)-vooral meteorologische- factoren, zoals temperatuur, op de ontwikkeling, aantallen en verspreiding van dieren -vooral insecten. Zo vatte Uvarov (1931) de resultaten van meer dan duizend onderzoeken naar de invloed van abiotische factoren op insecten samen. In Nederland sloot vooral A. Schierbeek zich bij deze ontwikkelingen aan door in de twintiger en dertiger jaren het zgn. "Meijendel-onderzoek" te bevorderen. Hij verwachtte dat door een beperkt natuurgebied nauwkeurig te inventariseren voor zo veel mogelijk plant- en diergroepen, en tegelijk de fysisch-chemische processen te bestuderen, inzicht te krijgen in "the web of life". Zowel academici als amateurs werkten hieraan mee en publiceerden hun bevindingen (waaronder inventarisaties van een tiental insektengroepen) in De Levende Natuur (DLN). In dezelfde tijd begon W. Beijerinck in Wijster een groot aantal veldbiologische aspecten van Drenthe te bestuderen. Hij werd hierin gestimuleerd door het geobiologisch milieukundig onderzoek van de Leidse hoogleraar Baas Becking (1934). Deze activiteiten leidden tot Mededelingen van het Biologisch Station, Wijster (voor een deel in DLN); zie Venema (red., 1968).

Een tweede stimulans kwam voort uit de noodzaak om in monokulturen schadelijke insecten en mijten te bestrijden (zie Howard). Vooral in de Verenigde Staten ontwikkelden entomologen methoden voor het bestrijden van

plaaginsekten met behulp van roofvijanden. Het welslagen van deze biologische bestrijdingsmethoden werd in hoge mate bepaald door een gedetailleerde kennis van de oecologische relaties van de betreffende soorten. Deze kennis groeide dan ook snel en vulde vele delen van oude en nieuwe entomologische tijdschriften. Het is echter jammer, dat hierdoor de aandacht zich zo sterk richtte op de invloed van **biotische** factoren, dat er te weinig rekening meer werd gehouden met de enorme invloed van abiotische factoren, waarover reeds zo veel bekend was (Uvarov). Andrewartha & Birch (1954) brachten onze inzichten pas weer een beetje in balans. Nederland bleef niet achter. In de jaren dertig publiceerden de Plantenziektenkundige Dienst en de Tuinbouwvoorlichtingsdienst een hele reeks Mededelingen over levenswijze en bestrijding van plaaginsekten (o.a. Geijskes, 1938; Bosma, 1940). In 1942 leidde dit weer tot de oprichting van de afdeling Toegepaste Entomologie van de Ned. Entomologische Vereniging.

Door jaren lang de aantallen van schadelijke bosinsekten te volgen, ontwikkelde zich de populatie-dynamica van insekten. Schwerdtfeger (1941) bijvoorbeeld liet tussen 1880 en 1940 jaarlijks de dichtheid (aantal per oppervlakte-eenheid) van vier schadelijke bosinsekten in Oost Pruisen (thans Polen) schatten. Dit onderzoek leverde de nog steeds langste reeksen dichtheidsschattingen van insektenpopulaties op. Ook in dit opzicht bleef Nederland niet achter. In 1940 werd het Instituut voor Toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur (ITBON) opgericht, waar onder leiding van de Heer A.D. Voûte een hele reeks mededelingen tot stand kwam over optreden, levenswijze, schade en mogelijke bestrijding van schadelijke bosinsekten (Besemer, Van der Linde). Daarnaast hield het ITBON zich bezig met onderzoek naar wildbeheer en naar strooiselvertering (J. van der Drift).

Al deze entomologische activiteiten werden zo goed en zo kwaad als dat ging voortgezet gedurende de Duitse bezetting. B.J. Lempke bijvoorbeeld begon zijn beroemd geworden trekvlinderregistraties al in 1940 en zette die 50 jaar lang ononderbroken voort; een unicum in de entomologie! Reeds voor de tweede wereldoorlog leefde onder biologen het besef, dat de veldbiologie niet alleen gestimuleerd moest worden, maar ook een academische status diende te krijgen. Dit had o.a. tot gevolg dat Prof. C.J. van der Klaauw al in 1939 N. Tinbergen als lector aan de Rijksuniversiteit Leiden benoemde. In 1946 riep de Utrechtse Prof. Th. Weevers de Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek in het leven, daar Nederland het grootste oppervlak van dit

unieke natuurgebied binnen zijn grenzen heeft. De Stichting beheerde het Biologisch Station "Schellingerland" op Terschelling en richtte in 1952 "Weeversduin" in de Voornse duinen op. B.M. Lensink werd de eerste beheerder van Weeversduin en deed daar o.a. onderzoek naar de habitatbinding van sprinkhanen (1963). Schellingerland werd vooral benut door de Utrechtse groep o.l.v. Baron P.F. van Heerdt voor diersociologisch onderzoek. In Leiden breidde Prof. C.J. van der Klaauw de veldbiologie verder uit. Daarvoor benoemde hij in 1950 D.J. Kuenen tot hoogleraar Oecologie, nadat Tinbergen naar Oxford was vertrokken. Aan mij viel de eer te beurt de eerste assistent van de eerste Nederlandse hoogleraar Oecologie te worden.

Kuenen had zijn sporen reeds verdiend aan Zeeland's Proeftuin voor de Fruitteelt te Wilhelminadorp. Daar bestu<sup>de</sup>rde hij een aantal schadelijke geleedpotigen in de fruitteelt, o.a. de jaarlijkse aantallen van fruitspint en zijn predatoren. Een deel van dit werk werd na 1950 in de buurt van Leiden voortgezet. Daarnaast werd het "Meijendel-onderzoek" van Schierbeek nieuw leven ingeblazen, maar nu meer gericht op biologische processen dan op inventarisatie. Van der Drift van het ITBON gebruikte de Canadese koekblikken uit de tweede wereldoorlog om bodemarthropoden te bemonsteren. In navolging daarvan lieten wij 100 van zulke vangblikken maken en in 1953 in allerlei habitats in Meijendel ingraven om bodemarthropoden te bemonsteren. Ik interesseerde mij vooral voor de loopkevers, terwijl een aantal specialisten van het Natuurhistorisch Museum (o.a. L. van der Hammen en J.T. Wiebes) zich bereid verklaarden andere groepen te bewerken. Dit onderzoek leverde een aantal entomologische proefschriften op: over habitatbinding van miljoenpoten (C.A. Barlow), over nachtactiviteiten van pissebedden (P.J. den Boer), over habitatkeuze van spinnen (P.J.M. van der Aart), en andere publikaties over landarthropoden. Het "Meijendelboek onder redactie van N. Croin Michielsen (1974) geeft hiervan een overzicht.

Tijdens discussie-avonden bij Kuenen thuis bespraken wij de literatuur over aantalsfluctuaties in populaties, met name de denkbeelden van A.J. Nicholson over het binnen veilige grenzen blijven (regulatie) van aantallen. Ik had daar veel kritiek op en kreeg het hierover al spoedig aan de stok met H. Klomp. Klomp was in 1950 een zeer gedetailleerd bevolkingsonderzoek begonnen van een dennespannerpopulatie op de Hoge Veluwe. Volgens hem moest er een "mechanisme" zijn dat de aantallen binnen veilige grenzen houdt, en hij wilde uitvinden hoe dat in zijn werk ging (Klomp, 1966). Dit

probleem van al of niet "regulatie" van aantallen zou mijn verdere loopbaan beheersen, en ik zal niet gauw de felle discussies hierover in de zestiger en zeventiger jaren vergeten in de door H. Klomp en H.N. Kluyver opgerichte "Discussiekring voor Populatie-dynamica".

De naoorlogse belangstelling voor oecologie bleef overigens niet tot de Leidse Universiteit beperkt. In 1953 werd de Oecologische Kring van de Nederlandse Dierkundige Vereniging opgericht door J. Verwey, L. Tinbergen en D.M. de Vries. In 1954, wederom op initiatief van C.J. van der Klaauw, volgde de oprichting van het Instituut voor Oecologisch Onderzoek op het terrein van het ITBON (later RIN en thans IBN) te Arnhem. Kluyver was de eerste directeur. Ook het Internationale Entomologisch Congres in Amsterdam in 1951 bleek via de internationale contacten een stimulans te vormen voor oecologisch onderzoek. In 1957 namen J. de Wilde, D.J. Kuenen en P.A. van der Laan het initiatief tot het oprichten van een nieuw entomologisch tijdschrift, *Entomologia experimentalis et applicata*, dat als aanvulling op het 100 jaar oude *Tijdschrift voor Entomologie* ruimte moest bieden voor de resultaten van experimenteel en toegepast entomologisch onderzoek.

Intussen breidde ook het oecologische onderzoek ten behoeve van de bestrijding van schadelijke geleedpotigen zich uit, vooral aan de Landbouwhogeschool te Wageningen en aan het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek (zie hiervoor Hfdst. 3.11). Zelf verhuisde ik in 1958 naar het Biologisch Station te Wijster. Ik nam mij voor daar een vergelijkend onderzoek te doen naar de processen, die de jaarlijkse aantallen van loopkevers binnen een populatie bepalen. Ik hoopte met dit onderzoek te kunnen aantonen, dat Andrewartha en Birch (1954), gelijk hadden met hun kritiek op de denkbeelden en modellen van Nicholson over "regulatie van aantallen".

In de zestiger jaren kwam het oecologisch onderzoek in een stroomversnelling. Aan vrijwel alle Universiteiten kwam een oecologische afdeling tot stand, waarvan sommige zich met geleedpotigen bezighielden. Deze groepen werkten vanaf 1963 samen in de contactgroep "Bodemzoölogie". Aan de Vrije Universiteit te Amsterdam begon L. Vlijm oecologisch en gedragsonderzoek aan wolfspinnen (A. Kessler, J. den Hollander, C.J.J. Richter, W.K.R.E. van Wingerden), terwijl E.N.G. Joosse-van Damme populatie-onderzoek aan springstaarten ontwikkelde (C. van der Kraan, W.K.R.E. van Wingerden, N. van Straalen, G. Ernsting). Aan de R.U. te Utrecht schakelde men geleidelijk over van diersociologie naar populatie-onderzoek aan kevers

(A.M.H. Brunsting, H.J.L. Heessen). Aan de Universiteit van Amsterdam bleef men trouw aan de Toegepaste Entomologie (P.A. van der Laan). Aan de Landbouwhogeschool begon J. de Wilde onderzoek naar insektenhormonen en zette H. Klomp zijn populatie-dynamisch onderzoek aan de dennespanner voort (P. Gruys). Helaas moest hij dit onderzoek -onder druk van het Bestuur van de Hogeschool- in 1964 afbreken. Er kwam een Vakgroep Natuurbeheer tot stand (M.F. Mörzer Bruyns) en C.T. de Wit (Theoretische Teeltkunde) introduceerde het gebruik van simulatiemodellen voor het stap voor stap opbouwen van aantalsveranderingen in populaties uit door onderzoek aan individuele dieren verkregen resultaten. H.G. Fransz (1974) gebruikte deze methoden met succes voor de populatie-dynamica van mijten, later gevolgd door R. Rabbinge en M.W. Sabelis. P.J.M. Mols (1993) tenslotte paste de methode aan voor onderzoek naar voedselzoekgedrag, spijsvertering en eiproductie van loopkevers. Aan de Universiteit van Groningen deed H. Wolda erfelijkheids- en oecologisch onderzoek aan de tuinslak, maar later werd ook samengewerkt met loopkeveronderzoek aan het Biologisch Station te Wijster. Hier was de staf intussen uitgebreid met Th.S. van Dijk, die de voortplanting en sterfte van loopkevers ter hand nam. Aan de Universiteit van Leiden deed E. van der Meijden onderzoek naar de relaties tussen Jacobskruiskruid en de rupsen van de St.-Jacobsvlinder, wat zou uitgroeien tot de afdeling "Populatie-oecologie van planten en fytofage insekten". Intussen was onderzoek gestart naar immigratie in de IJsselmeerpolders, waarvoor het Oecologisch Instituut in 1955 een afdeling in Kampen had opgericht (J.H. Mook en J. Haeck). In de contactgroep Bodemzoölogie bereidden wij onderzoek voor naar immigratie van loopkevers zodra Zuid-levoland in 1968 zou droogvallen. Dit leidde in 1969 tot een klein symposium te Wijster (P.J. den Boer, red., 1971), waar wij C.H. Lindroth, E. Palmen en H.U. Thiele, de beste onderzoekers van de verbreiding van loopkevers, in ons midden hadden. Na dit symposium werd verbreiding (dispersie) van loopkevers een belangrijk onderdeel van het onderzoek te Wijster (T.H.P. van Huizen).

Daar het steeds moeilijker werd om subsidies voor biologisch onderzoek te krijgen -Natuur-en Scheikunde sleepten het leeuwendeel in de wacht- nam de contactgroep "Bodemzoölogie" in 1968 het initiatief tot oprichting van de werkgemeenschap "Dynamica en genetica van populaties" (later "Populatiebiologie"), weldra gevolgd door andere biologische werkgemeenschappen. In 1970 volgde de oprichting van het overkoepelende orgaan, het BION. Uit

de veelzijdige ontwikkeling van de populatie-oecologie in de jaren zestig groeide de behoefte om ervaringen en problemen te bespreken met buitenlandse collega's. Dit leidde tot het eerste populatie-dynamica congres (met NATO-gelden) in de Bilderberg te Oosterbeek in september 1970, waaraan alle belangrijke populatie-oecologen (ruim 100) uit binnen- en buitenland deelnamen (Den Boer & Gradwell, 1971). De tegenstellingen omtrent het binnen grenzen blijven van de aantallen in een populatie werden grondig besproken, en -gesteund door J. Reddingius en door Andrewartha en Birch- probeerde ik "risico-spreiding" (verschillende processen, die de aantallen zowel kunnen doen toe- als afnemen, en elkaars invloed ten dele kunnen opheffen) als een bruikbaar alternatief voor te stellen. De entomologie was goed vertegenwoordigd met 12 voordrachten.

In de jaren zeventig en tachtig zetten voornoemde ontwikkelingen zich grotendeels voort, hoewel Vlijm stopte met onderzoek aan wolfspinnen, Klomp zijn Bupalus-onderzoek had afgebroken, en er geleidelijk een eind kwam aan het immigratie- en vestigingsonderzoek in de IJsselmeerpolders. Alleen J. Meijer (Grijpskerk) probeert zo lang mogelijk de loopkever- en spinnenpopulaties te vervolgen, die zich vestigden in de in 1969 drooggevalen Lauwerszeepolder. Daar staat tegenover dat de Collembolengroep van Joosse van Damme (V.U. A'dam) zich gezond ontwikkelde. Er splitste zich zelfs een nieuwe groep af, die zich ging bezighouden met de gevolgen van de opname van zware metalen door springstaarten en pissebedden (N. van Straalen, J.Verhoef). Aan de afdeling Experimentele Entomologie van de Universiteit van Amsterdam was intussen Van der Laan opgevolgd door F.J. Oppenoorth, en werd in 1988 Sabelis benoemd tot hoogleraar Populatiebiologie (A. de Roos, M. van Balen). Thans wordt daar veel onderzoek gedaan naar signaalstoffen, evenals aan het Entomologisch lab. van de Landbouwuniversiteit te Wageningen (J.C. van Lenteren, L.E.M. Vet).

Het toegenomen milieubewustzijn leidde verder tot de oprichting van het "Centrum voor Milieukunde" aan de Leidse Universiteit, tot een vernieuwde vakgroep "Natuurbeheer" (C.W. Stortenbeker) en tot een vakgroep "Toxicologie" (J.H. Koeman, J.H. Evers) aan de Landbouwuniversiteit Wageningen. Vanaf 1988 is de NEV via de Commissie voor Inventarisatie en Natuurbescherming (CIN) actief, vooral om bij de overheid aandacht te vragen voor de belangen van insecten en voor met name voor insecten belangrijke biotopen (zie verder Hfdst 3.4 en Koomen & Van Tol, 1993).

Aan alle universiteiten werd het oecologisch onderzoek sterk of zelfs geheel gericht op milieu- en natuurbeheer, mede onder invloed van de wens van **"maatschappelijke relevantie"** van onderzoek door de Regering. De onderzoekers gingen zich meer en meer "ecologen" noemen i.p.v. oecologen. Zij herdoopten het vanaf 1965 verschenen "Contactblad voor Oecologisch Onderzoek" tot "Econieuws" en de "Oecologische Kring" tot Ned. Ecologen Vereniging (NEV), die onlangs gelukkig is omgedoopt tot 'Nederlands-Vlaamse Ecologenvereniging (NEVECOL). Voor het onderzoek in Leiden, zie Hfdst. 3.6. Populatie-genetisch onderzoek werd steeds belangrijker, niet alleen aan de Utrechtse Universiteit (M. Scharloo) en de Universiteit van Groningen (W. van Delden), maar ook aan het Oecologisch Instituut (J.M.M. van Damme). Van Lenteren startte met de Vakgroep Entomologie in Wageningen onderzoek naar de biologische bestrijding van schadelijke insekten en bereikte al snel spectaculaire resultaten; zie verder Hfdst. 3.11.

Het populatie-oecologische onderzoek aan het Biologisch Station te Wijsster -thans helaas het laatste biologische veldstation in ons land- richtte zich meer en meer op het schatten van de overlevingsduur van lokale populaties uit de wijze waarop de aantallen in de loop der jaren veranderen. Uit het onderzoek kwam een aantal dissertaties voort (Th.S. van Dijk, M.A. Baars, R. Hengeveld, L. Brussaard, R.H. van der Eijk, M.N.E. Nelemans, P.J.M. Mols). B. Aukema bestudeerde de erfelijkheid van het al of niet voorkomen van vleugels bij loopkevers in dezelfde populatie; R.J.W. Vermeulen ging het mogelijke gebruik na dat loopkevers van wegbermen zouden kunnen maken als verbindingsbanen tussen habitats; H.H. de Vries probeert het effect van habitatisolatie en -oppervlak op de uitsterfkans van loopkeverpopulaties direct te bepalen. De internationale discussies over het binnen veilige grenzen blijven van de aantallen in dierlijke populaties gingen onverminderd verder en zullen in een boek kritisch worden behandeld (P.J. den Boer & J. Reddingius). Na mijn pensioen (1991) werd het Biologisch Station een centrum voor Bodemoecologisch Onderzoek.

Het onderzoek ten behoeve van natuurbehoud stimuleerde de ontwikkeling van wat wordt genoemd **"Landschapsoecologie"**, vooral aan het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (P. Opdam), thans Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. Helaas is Populatie-dynamica in deze haastige tijd "uit de mode" geraakt, ondanks dat het m.i. de basis is voor het verkrijgen van inzicht in de overlevingskansen van lokale populaties (Den Boer & Van Dijk, 1994).

Evenals chemisch onderzoek wordt ook oecologisch onderzoek geacht binnen 3 jaar op verantwoorde wijze te kunnen worden afgerond en vastgelegd in publikaties in internationale tijdschriften. Als onderzoeker en als redacteur van *Oecologia* heb ik daarover ernstige twijfels.

#### ENKELE RESULTATEN VAN OECO-ENTOMOLOGISCH ONDERZOEK IN NEDERLAND

De verspreiding van miljoenpoten in de duinen van Meijndel wordt vrijwel geheel bepaald door de behoefte aan vocht en het gevaar van uitdrogen (Barlow). De verspreiding van veldsprinkhanen in de duinen van Voorne hangt op een ingewikkelde wijze af van de structuur van de vegetatie: de eieren worden op open, zonnige plaatsen gelegd, maar de larven zoeken meer beschutte plaatsen op (Lensink). Landpissebedden zijn in feite nog steeds waterdieren: ze ademen door kieuwen, die ze nat moeten houden, en ze hebben een voor water doorlatende huid. Daarom moeten ze zich op vochtige plaatsen ophouden, waar ze echter door hun huid water opnemen en opzwellen. Dat water moeten ze weer verdampen door 's nachts hun schuilplaatsen te verlaten en rond te lopen. Als het erg vochtig is (na regen) kan dat alleen door in bomen of tegen muren te klimmen (Den Boer). Bijna volgroeide rupsen van de dennespanner spugen maagsap op elkaar als ze 's nachts in de boom rondkruipen en elkaar tegenkomen. Door dit sap wordt de groei geremd en leveren ze kleine poppen en kleine vlinders op die weinig eieren leggen (Gruys). Dit gedrag, dat vooral bij hoge rupsendichtheden optreedt, leidt tot een meer gelijkmatige verdeling van de rupsen over de boom, waardoor ze moeilijker zijn te vinden voor rupsenzoekende vogels zoals mezen (Klomp). Dit hele proces leidt echter niet tot een beter binnen grenzen blijven van de aantallen, zoals Klomp verwachtte (Den Boer). In de duinen vreten rupsen van de St.Jacobsvlinder geregeld groepen Jacobskruiskruid kaal en moeten de rupsen op zoek naar nieuwe planten. Niet altijd overleven de rupsen de kaalvraat of de erop volgende migratie. Niet alle groepjes Jacobskruiskruid worden door de rupsen gevonden en er is altijd zaad, waaruit nieuwe planten groeien. Hierdoor kunnen beide soorten in de duinen blijven voortbestaan (Van der Meijden). Enkele altijd gevleugelde loopkevers ontwikkelen alleen vliegspieren als de larven het erg goed hebben: veel voedsel en een gunstige temperatuur (Nelemans). Bij een aantal loopkeversorten is de aanwezigheid van vleugeld op een eenvoudige wijze genetisch (Mendel) bepaald. De gevleugelde kevers leggen meer eieren dan de ongevleugelde



(Aukema). Loopkevers die veel eieren leggen leven langer dan kevers die weinig eieren leggen (Van Dijk). Alleen gevleugelde loopkevers konden in de drooggevalle IJsselmeerpolders populaties vestigen (Haeck, Den Boer). In bomem levende spint- en roofmijten verbreiden zich door zich op een blad hoog op te richten en zich door de wind te laten wegblazen (Sabelis). Wolfspinnen vertonen bij een bepaalde temperatuur en luchtvochtigheid en een zacht windje een speciaal gedrag om aan een lange draad (herfstdraad) in de lucht te komen en zich door de wind te laten verplaatsen (Richter).

### Geciteerde literatuur

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1954). The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Baas Becking, L.G.M. (1934). Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. Van Stockum & Zoon N.V., Den Haag.
- Bosma, B. (1940). De bestrijding van spint en bladluis. Med. Tuinbouwvoorlichtingsdienst 23: 5-47.
- Croin Michielsen, Nora, en medewerkers (1974). Meijendel, duin-water-leven. W. van Hoeve B.V., Den Haag, Baarn.
- Den Boer, P.J. (red.)(1971). Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Miscell. Papers LH Wageningen 8. Veenman & Zn., Wageningen.
- Den Boer, P.J. & G.R. Gradwell (red.)(1971). Dynamics of populations. Proc. of Advanced Study Inst. on 'Dynamics of numbers in populations', Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 September 1970.
- Den Boer, P.J. & Th.S. van Dijk (1994). Carabid beetles in a changing environment. Wageningen Agricultural Univ. Papers (in press).
- Franz, H.G. (1974). The functional response to prey density in an acarine system. Simulation Monographs, PUDOC, Wageningen.
- Geijskes, D.C. (1938). Waarnemingen over het fruitspint in verband met zijn bestrijding. Tijdschr. Plantenziekten 44: 49-80.
- Howard, L.O. (zonder jaartal). Mens en insect. Hun onderlinge strijd (vertaald door G. Barendrecht). Scheltema & Holkema, A'dam.
- Klomp, H. (1966). The dynamics of a field population of the pine looper Bupalus piniarius L. (Lep., Geom.). Adv. Ecol. Res. 3: 297-305.
- Koomen, P & J. van Tol (1993). Het verborgene ontsloten. De haalbaarheid van een centraal informatiesysteem van geografisch gerangschikte ge-

- vens van cryptobiota. Uitgave van CIN, 150 pp., NEV, Amsterdam.
- Lensink, B.M. (1963). Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. Tijdschr. Entom. 106: 357-443.
- Mols, P.J.M. (1993). Walking to survive. Searching, feeding and egg production of the carabid beetle Pterostichus coerulescens L. (= Poecilus versicolor Sturm). Wageningen Agricultural Univ. Papers 88: 1-99 (1988) and 93: 3.
- Uvarov, B.P. (1931). Insects and climate. Trans. Ent. Soc. London, 79: 1-247.
- Venema, H.J. (red.) (1968). Bijdragen over veldbiologie, Natuurbeheer en landschap in het Drentse district. Miscell. Papers LH Wageningen 2. Veenman & Zn., Wageningen.