

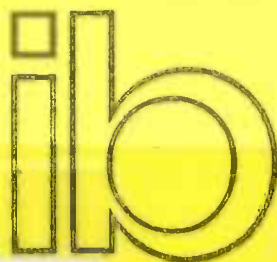
NOTA 167

ALLIPHIS IN WONDERLAND

Effekten van de populatieontwikkeling van de mesofauna op de
stikstofmineralisatie van de grond

door

R.G. MEIJER



1987

D 371

Alliphis in wonderland.

Effekten van de populatieontwikkeling van de mesofauna op de stikstofmineralisatie in de grond.

(verslag van een zesmaands doktoraalonderwerp Dieroecologie bij het Instituut voor Bodemvruchtbaarheid te Haren)

door:
R.G.Meijer
student Biologie R.U.Groningen

begeleiding:
Dr L.Brussaard
I.B.Haren, Hoofdafdeling Bodembioogie

Dr Ir L.A.Bouwman
I.B.Haren, Hoofdafdeling Bodembioogie

intern beleider:
Prof Dr R.H.Drent
R.U.Groningen, vakgroep Gedragsbiologie

Haren, februari 1987

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliothek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Ook een een doktoraalonderzoek is geen eenmansaktie. Het is dan ook onvermijdelijk enige ruimte te maken voor het bedanken van iedereen die aan het tot stand komen van dit werk een bijdrage heeft geleverd. Allereerst gaat dan natuurlijk dank uit naar de direkte begeleiders Lijbert en Lucas. Ook professor Drent heeft, zij het op de achtergrond, een bijdrage geleverd. Verder is dankbaar gebruik gemaakt van de kennis en ervaring van Dr Kor Zwart en Drs Gerrit Lebbink. Aan het praktische werk hebben Edy Biewenga, Cor Vinke, Marjolein ten Cate, Janine Kools, Karel Beljaars en Gerard Jagers op Akkerhuis een onmisbare bijdrage geleverd. Ook naar hun gaat mijn dank uit. Alle overige en verder ongenoemde leden van de Hoofdafdeling Bodembioogie hebben met praktische hulp, hun belangstelling en gezelligheid evenzeer aan het eindprodukt bijgedragen.

Reinier Meijer.

Inhoudsopgave.

hoofdstuk:	paragraaf:	bladzij:
Inleiding		5
	deelvragen	6
Materiaal en methoden	Grond	9
	Dieren	9
	Proefopzet	11
	Analyses mijten	13
	nematoden	14
	stikstof	16
	Populatiebenaderingen	16
Resultaten	Roofmijten op agar	19
	Aantalsontwikkeling in grond	21
	Bodemchemie	24
	Populatiebenaderingen en -grootheden	26
Diskussie	Roofmijten op agar	31
	Aantalsontwikkeling van mijten in grond	32
	Aantalsontwikkeling van alen in grond	33
	Invloed op de stikstof- mineralisatie	34
	Berekeningen aan de populaties	36
	Ten slotte	37
Samenvatting		39
Literatuuropgave		43
Bijlagen	Petrischalenproef	47
	Kontainerproef	53

Inleiding.

Op het Instituut voor Bodemvruchtbaarheid in Haren is een hoeveelheid onderzoek en ondersteunende diensten samengebracht met als centrale doelstelling meer aan het licht te brengen over de parameters en relaties die van belang zijn voor het bodemgebruik in de landbouw. Het onderzoek is gebundeld in drie afdelingen: 'Bodemchemie en -fysika', 'Bodembioïologie' en 'Bemesting en plantevoeding'. De hier beschreven experimenten zijn gedaan bij de afdeling Bodembioïologie. Binnen deze groep wordt onderzoek gedaan aan organismen uit de regna Prokaryota, Animalia en Fungi. Het onderhavige werk behelst organismen uit de groepen bakteriën, mikro- en mesofauna.

Het onderzoek naar de mesofauna bewandelt twee wegen: inventariserend, daaronder valt het veldwerk zoals op de "Dr H.J.Lovinkhoeve" en meer experimenteel werk waaronder kweekproeven en voedselstrategiebepalingen. Bij dit alles wordt telkens gekeken naar de invloed op de kringlopen van koolstof en stikstof in de bodem. Die invloed kan de vorm hebben van 'pool', van 'doorgeefluik' of van 'katalisator'. Aangezien mijten en springstaarten ten hoogste 5% van de biomassa uitmaken is voor de effecten op bodemvruchtbaarheid onderzoek als 'pool' of 'doorgeefluik' niet zo zinvol. De aandacht is dan ook gericht op de proces beïnvloedende werking en de mogelijkheden van biologische bestrijding van ziekten en plagen. Vandaar ook dat veel van de onderzoeksvragen zijn gegroepeerd rond voedselketens en plaats vinden op het nivo van individuen en populaties (Brussaard 1985).

Het mesofaunaonderzoek is een onderdeel van het projekt: "Vergelijkende analyse van het funktioneren van bodemecosystemen bij een vorm van gangbare en geïntegreerde akkerbouw.". Dit is een samenwerkingsverband van: IB, ITAL, Stiboka, LU-Bodemkunde en Geologie LU-Fytopathologie en LU-Wijster. Naast het vergaren van inzicht in regulerende mechanismen van opslag en transport van nutriënten en inzicht in de wisselwerking tussen poriënstructuur van de grond en de ruimtelijke verdeling van bodemorganismen en wortels in de grond, is het onderzoek erop gericht jaarbudget- en simulatiemodellen op te zetten. Berekeningen zullen worden opgehangen aan de effecten van enkele talrijk voorkomende vertegenwoordigers van de funktionele groepen van bodemorganismen (Brussaard 1984).

Uit dit projekt zijn een aantal deelvragen afgeleid die in de vorm van doktoraalonderwerpen zijn geformuleerd. Van het onderzoek wat uit een van deze vragen is voortgevloeid is dit de verslaglegging. Het gaat daarbij om een synthese van in feite drie onderwerpen:

- Biologie van een talrijk voorkomende milt: voeding, exkretie, groei, ontwikkelingsduur, konkurrentie in relatie tot voedsel, temperatuur en vocht en effecten op stikstofomzettingen.
- Populatieontwikkeling van bakterivore aaltjes en nematofage roofmijten en het effect op de stikstofmineralisatie onder

gekonditioneerde omstandigheden.

Direkte aanleiding tot het onderzoek was de claim in de literatuur dat bodemfauna, in concreto mikrobivoren invloed zouden hebben op de stikstofmineralisatie in grond (Coleman et al 1984, Elliott et al 1984, Elliott et al 1980). Er worden echter zowel versnelde mineralisaties (Anderson et al 1981, Woods et al 1982) als vertragingen geregistreerd (Elkins en Whitford ?, Bååth et al 1981). Daarnaast worden minstens zo veel experimenten zonder meetbare, of met een stabiliserende invloed op de stikstofomzettingen beschreven (Ingham en Coleman 1983, Verhoef en de Goede 1985, Santos en Whitford 1981). Verder zijn proeven in het veld gedaan, waardoor de omstandigheden uiteindelijk te weinig controleerbaar blijken te zijn, of de proef is gnotobiotisch opgezet waarbij er twijfels rijzen bij de waarde van de uiteindelijke resultaten voor veldomstandigheden (Hunt et al in press, Elliott et al 1984, Santos en Whitford 1981, Steinberger et al 1984). Het is wel belangrijk hierbij op te merken dat al deze experimenten zijn uitgevoerd bij stikstofnivo's die voor de Nederlandse akkerbouw laag zijn.

Bij het opstarten van een nieuw experiment leek het wenselijk om een voedselketen met meerdere stappen te bestuderen omdat in het veld de relaties ook niet beperkt blijven tot substraat, bacterie en bakteriofoor. Om de koppeling naar het landbouwkundig onderzoek te leggen is ook gekeken naar de effecten van die voedselketen op de stikstofmineralisatie. Daarnaast is bewust gekozen om niet alleen op het abstraktienivo soorten te kijken maar ook studie te maken van de populatieontwikkeling daarbinnen. Zodat behalve over een te meten effect ook iets te zeggen zou zijn over de oecologische parameters die voor de waarnemingen verantwoordelijk zouden kunnen zijn. Omdat er geen ervaring was met op deze wijze beïnvloede mineralisatie, is uit gegaan van stikstofrijke kondities (Steinberger et al 1984).

Scherp geformuleerd luidt het centrale onderzoeksthema als volgt: Een mikrokosmosonderzoek naar de populatieontwikkeling van een nematofage roofmijt (*Alliphis halleri* G. en R. Canestrini 1881, *A. siculus* Oudemans 1905) en twee bakterivore nematoden (*Rhabditis species* en *Acrobeloides bütschli*) en de effecten van hun interacties op de stikstofmineralisatie.

Uit dit thema zijn een aantal deelvragen af te leiden:

- Wat is de populatieontwikkeling van twee, in overlevingsstrategie verschillende, bakteriofore nematoden bij de aan- of afwezigheid van een predator?
- Hoe verloopt de populatieontwikkeling van de nematofage roofmijt bij verschillende stadia van de ontwikkeling van de mengpopulaties van twee prooisorten?
- Wat is het effect van de ontwikkeling van de verschillende populaties van de soorten in de bestudeerde voedselketen op de stikstofomzettingen in grond en wat is het totaal effect op de stikstofmineralisatie?

- Wat zijn de waarden van de biologische parameters zoekgedrag, eilegvermogen, predatiesnelheid en generatietijd van de toppredator?

Materiaal en methoden.

Grond.

Aangezien het projekt 'Vergelijkende analyse van het functioneren van bodemecosystemen bij een vorm van gangbare en geïntegreerde akkerbouw.' gebruik maakt van de proefboerderij de "Dr H. J. Lovinkhoeve" bij Marknesse in de Noordoostpolder zijn ook de grond en de proefdierpopulaties voor deze experimenten daar vandaan gehaald. Het experimenteerterrein staat bekend als proefveld IB 0029. De teelddgewassen zijn aardappelen, wintertarwe, suikerbieten en zomergerst, een zeer gebruikelijk kwartet in de Nederlandse landbouw. De grondsoort in de bouwvoor is een lichte, kalkrijke klei.

Om het veld niet onnodig te verstoren is de benodigde grond verzameld uit een berg die vrij is gekomen bij het aardappelen sorteren. Dat betrof de oogst van 1985 waarvan het gewas heeft gestaan op het akker 14A. Behalve klei en schelpfragmenten, zoals overal in de polder, zat in deze grond een behoorlijk deel aardappelresten in de vorm van worteldelen en rottende stukken knol hetgeen als een gunstig milieu voor *Alliphis halleri* geldt (Buhlmann 1979).

Dieren.

Al in de vraagstelling lag besloten dat er een bakteriofore nematode en een nematofage roofmijt geselecteerd moesten worden. De veldinventarisaties van 1985 waren in maart van het jaar daarop al zover gevorderd dat duidelijk was dat er voor de alen gewerkt zou moeten worden met een Rhabditide. Wat onder de in het voorjaar voorkomende alen de talrijkste bacterie-eters zijn in akkerbouwgrond, met name bij hoge organische stof gehalten.

Een snelle groeier door een hoog nakomelingschap aan vegetatieve larvestadia uit maar enkele ouderparen of mogelijk zelfs uit parthenogenetische voortplanting. Bezwaren van deze familie zijn echter: Een "dauer"-larvestadium dat wordt ingenomen zodra het aanbod van bacteriën onder het optimale voedselaanbod duikt. De nijging tot vergiftiging van het milieu met schadelijke darminhoud, als reactie op een nog onbekende prikkel en de gevoeligheid voor uitdrogen van de grond doordat deze soorten met water gevulde poriën nodig hebben om zich te kunnen verplaatsen en bacteriën uit te kunnen filtreren.

Om aan deze bezwaren tegemoet te komen is gekozen voor het uitbreiden van de proef met een tweede soort. Daarvoor is een Cephalobide gekozen. Een geslacht met veel tragere groeikarakteristieken maar wel met parthenogenetisch vermogen en met een hogere tolerantie voor uitdroging van de grond. Die dieren benutten slechts een dunne waterfilm rond de bodempartikels om te kruipen en te fourageren. Een ruststadium in een niet afgeworpen oude huid en suicidale neigingen met darmexkreties kent deze familie niet.

Als reinkulturen en in voorraad waren op het IB aanwezig: *Rhabditis species* en *Acrobeloides bütschli*. Van beiden zijn kweken opgezet in gesteriliseerde en weer met mikroflora opgeënte grond die verrijkt was met lucernemeel.

De keuze van de acaride heeft iets langer op zich laten wachten. Als randvoorwaarden werden de eisen: van nature veel voorkomend, een korte generatietijd, zo mogelijk ervaringen met in vitro kweekbaarheid en beslist geen kannibalistisch gedrag geformuleerd. Een in het voorjaar op de Lovinkhoeve veel voorkomende mijt bleek bekend te zijn onder de naam *Alliphis siculus*. Volgens opgaven een obligate nematofaag die zowel in grond als op agar goed te kweken zou zijn (Karg 1962, Sardar 1980).

De soort *Alliphis halleri* is voor het eerst beschreven door G. en R. canestrini in 1881 die de soort in het genus *Gamasus* plaatsten. De later door Oudemans in 1905 beschreven soort *Alliphis siculus* wordt algemeen als identiek hiermee beschouwd. In 1923 werd de soort definitief als *Alliphis* benoemd horende tot de familie *Eviphididae*.

De soort is een snelle kolonisator van alle gronden die ten minste een deel van het jaar begroeid zijn en is dan ook bekend van heel Europa. Behalve de mogelijkheid snel een populatie op te bouwen, wat desnoods uit een enkel bevrucht vrouwtje mogelijk is, dankt *Alliphis* dat vermogen ook aan het benutten van foresie. Met name op coprofage *Scarabaeoidea* en op *Isoptera* is deze soort aangetroffen.

Het is een oranjebruin gepigmenteerde mijt met een enigszins eivormig idiosoma van ten hoogste 0,5 mm lang bij de vrouwtjes of 400 µm bij de mannetjes. De lengte-breedte verhouding is ongeveer 3 op 2. Eieren zijn na het leggen, waarbij ze water opnemen en zwellen, ongeveer 200 µm groot. De verschillende levensfasen zitten daar kwa formaat tussen in.

Deze soort kent vier ontwikkelingsstadia na het ei: larve, protonymf, deutonymf en adult. Bij elkaar nemen deze stadia 9 tot 11 dagen in beslag bij voorjaarstemperaturen, wat zou resulteren in een generatietijd van minimaal negen dagen. *A. halleri* kan meer dan een jaar oud worden en de vrouwtjes kunnen in die tijdsspanne een eiproduktie van zeker 130 stuks halen (Sardar 1980). Voor parthenogenese is geen enkele aanwijzing en de prakties altijd gevonden geslachtsverhouding van 1:1 suggereert eerder het tegendeel. De sexen zijn pas als adult te onderscheiden. Zelf schijnen de geslachten geen moeite te hebben met het onderscheid, gezien de meldingen van pogingen tot paren tussen mannetjes en deutonymfen. Onduidelijk is of hierbij inseminatie optrad. Terwijl bij een volwassen vrouwtje in dat geval binnen 24 uur een ei als bewijs wordt geproduceerd (Sardar 1980).

Het zoekgedrag bestaat uit toetsen van het substraat met de pedipalpen die daarvoor 5 tot 7 keer per seconde beurtelings op en neer bewegen. Wordt daarbij een nematode geraakt dan grijpen de cheliceren de prooi en deze wordt afhankelijk van het formaat

lekgeprikt en na het afscheiden van verteringssappen druppelsgewijs (Karg 1962, Usher en Bowring ?) of in zijn geheel naar binnen gewerkt (eigen waarneming). Zo'n fourageersessie neemt tussen een paar sekonden en enkele minuten in beslag (Karg 1962, Sardar 1980, eigen waarneming). Van een kleine prooi als Rhabditiden kunnen zo in vijf minuten wel 30 exemplaren worden verwerkt (eigen waarneming). Per dag behoort een predatie van een paar honderd alen tot de verwachting (Sardar 1980, Imbriani en Monkau 1983).

Proefopzet.

Om enig licht te kunnen werpen op de deelvragen zijn naast literatuurstudie een tweetal proefopzetten bedacht. Beiden gaan uit van mikrokosmosen. Enerzijds werd een experiment in grond opgezet, om zo dicht mogelijk bij de natuurlijke omstandigheden van de proefdieren aan te sluiten, anderzijds is gebruik gemaakt van petrischalen met agar vanwege de betere zichtbaarheid en het sneller weer beschikbaar zijn van de individuen.

Als voorstudie zijn wat experimenten met petrischalen uitgevoerd. Doel daarachter was om behalve technieken te oefenen, als het extraheren van alen en mijten uit grond, de belangrijkste biologische parameters van de gebruikte soorten te achterhalen. Gegevens over predatiesnelheid, minimaal voedselaanbod, kweekbaarheid in het laboratorium, hanteerbaarheid en optimale omstandigheden waren niet volledig bekend of behoeften verifikatie voor de op het IB te kreëren omstandigheden. Verder moest een voorraadpopulatie worden opgezet van met name de roofmijt. Van de geselecteerde alen was genoegzaam bekend dat deze in verrijkte grond wel wilde groeien. De extraktiekapaciteit voor mijten was beperkt en bovendien wil 'talrijk voorkomen' onder veldomstandigheden in het voorjaar zeggen: ± 30 in 10 kg grond, terwijl voor de gedachte opzet zo'n 500 exemplaren nodig waren.

Voor het op voorraad houden van *A. halleri* voldoen kleine petrischalen met een harde agar van 20 g per liter goed. Als medium voor bacteriegroei kan 0,5 g glycine per liter substraat worden toegevoegd. Door het openten van nematoden komen voldoende bacteriën mee. Daarbij zorgen de alen zelf voldoende voor het verspreiden van hun maaltijd over de agarbodem. Om migratie van mijten in te dammen en om uitdroging tegen te gaan kan vullen van de rand van de deksel van de petrischaal met een zacht blijvende afdichtingskit behulpzaam zijn. (Een produkt als Prestik van de firma Bostik B.V. Nieuwegein.) Met behulp van een stereoloop kunnen zo waarnemingen worden gedaan en de mijten en nematoden zonodig individueel gevolgd. De eigen waarnemingen uit de soortbeschrijvingen zijn op deze manier gedaan.

Deze opzet is ook gebruikt om zeer systematies bepalingen te doen aan de mijten. Daartoe is een kleine wijziging aangebracht in de samenstelling van het substraat; de glycine is er uit weggelaten om zo min mogelijk reproductie bij de nematoden uit te lokken. Gewerkt is met tien herhalingen. In elk van deze petrischalen zijn vijf deutonymfen ingezet, na bij benadering 1500 alen te hebben opgebracht van beide soorten en een schatting voor beide aantallen

gemaakt te hebben door tellen op een achtste segment van de schaal. Verder is van hetzelfde monster alen een steekproef op een mikroskoopglaasje gebracht om een volumetrische bepaling te kunnen uitvoeren in de vorm van het opmeten van de lengte en breedte van zo veel mogelijk individuen.

Wanneer bij oppervlakkige beschouwing het aantal alen op de petriskaal duidelijk gereduceerd bleek te zijn werden opnieuw tien petriscalen als bovenstaand geprepareerd en de vijf mijten overgezet. Daarna werd het aantal overgebleven alen geteld, zodat uit het verschil met de telling bij het inzetten de predatie berekend kon worden. Tevens werden de schalen op eieren en mijtelarven geïnspekteerd. Nakomelingen van alen zijn hoegenaamd niet aangetroffen. Uiteraard zijn hierbij telkens het tijdstip en de datum van inzetten en uithalen genoteerd. Zodat alle kwantiteiten per tijdseenheid bekend zijn. Zo'n kwintet A. halleri is gedurende 28 dagen gevolgd.

Wanneer lengte en breedte van een aal bekend zijn valt met behulp van een formule de biomassa redelijk nauwkeurig te schatten. Daarvoor is gebruik gemaakt van de formule:

$$\text{biomassa in } \mu\text{g} = \frac{B^2 \times L}{1.600.000} \quad \text{waarin B: breedte en} \\ \text{L: lengte in } \mu\text{m.}$$

Volgens de gebruikers geeft deze manier van bepalen een nauwkeurigheid die niet meer dan 3% afwijkt van andere meer bewerkelijke methoden (Romeyn et al 1983, Sardar 1980, Chatteraj en Bisht 1985).

Voor het tweede en belangrijkste experiment zijn 96 wit plastic bakjes met schroefdeksel en een inhoud van een halve liter, gevuld met 488 g partiëel gesteriliseerde grond van de Lovinkhoeve. De partiële sterilisatie bestond uit een warmtebehandeling van 48 uur bij 53 °C, afkoelen gedurende 24 uur, opnieuw 12 uur warmtebehandelen bij 53 °C en weer afkoelen. Om de mikroflora te herstellen, zo die door de behandeling mocht zijn aangetast, is 1 ml gefilterd grondperkolatiewater toegevoegd. Verder is de grond verrijkt met 1 g lucernemeel (= 60 p.p.m N) om de aanwezigheid van van makkelijk afbreekbaar substraat te garanderen.

Aan 60 van deze containers is vervolgens, 5 g grond met daarin ongeveer 9500 alen *Rhabditis* sp. en 5 g grond met daarin bij benadering 640 alen *Acrobeloides butschli*, toegevoegd. Van deze voorraad zijn weer at random 15 potten gekozen waaraan precies 10 individuen *Alliphis halleri*, verdeeld over de diverse stadia met het zwaartepunt op adulten, zijn toegevoegd. Een zelfde selectie en toevoeging is na 3 weken en na 6 weken herhaald. De bedoeling achter deze verschuiving in de tijd was, de prooipopulaties zich eerst te laten ontwikkelen voor de predatie een aanvang neemt.

Om deze vijf series aan te kunnen duiden zijn ze voorzien van een kode. Voor die kode is gebruikt gemaakt van de eerste letter van de wetenschappelijke naam, van de groep waartoe de organismen behoren. Indien er in de serie bacteriën en protozoën zitten is de kode BP. Evenzo worden nematoden met N en acariden met A aangeduid. Aangezien de mijten er na 0, 3 of 6 weken aan zijn toegevoegd is het bijbehorende getal een onderdeel van de kode.

Elk van deze vijf situaties is, op het moment van inzetten en indien er wijzigingen in de samenstelling verwacht mochten worden, na 1, 2, 3, 6, 8, 10, 12 en 15 weken bekeken. Daarvoor zijn telkens drie potten uit de serie opgeofferd. De helft van de grond is gebruikt voor de extractie van mijten (een steekproef van 50%), 50 g grond is gebruikt voor het opspoelen van nematoden (een steekproef van 10%) en de rest van de grond is gebruikt voor bepaling van droge stof en stikstof gehalten en biomassa. Waarvoor telkens 80 g nodig was per bepaling. De biomassabepaling is gedaan met behulp van de N-flushes volgens de methode van Jenkinson en Powlson (1976). Daar deze bepalingen om een aantal niet geheel opgehelderde redenen geen bruikbare resultaten opleverden komen ze verder niet ter sprake.

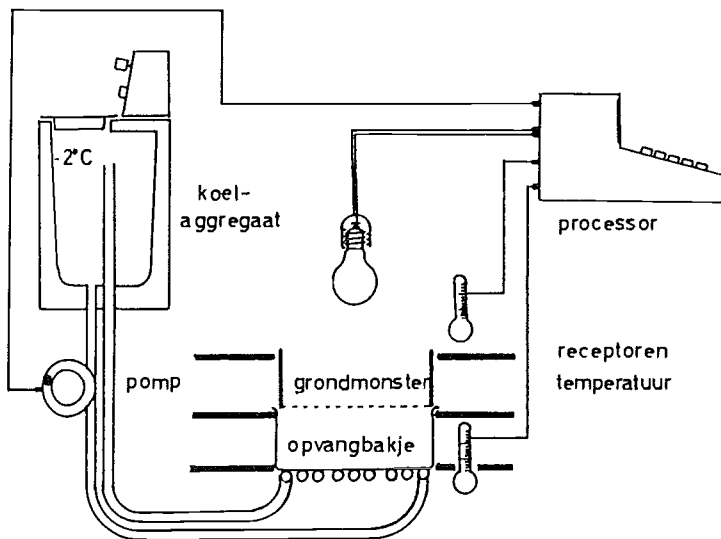
Om een zo stabiel mogelijk milieu te kunnen garanderen is zowel voor de kweken, als voor de peterischalen- en de pottenproef gebruik gemaakt van een klimaatkast. Deze is ingesteld op de gemiddelde april temperaturen in de polder van de afgelopen vijf jaar: Een dag van 14 uur bij een temperatuur van 14 °C en een donkerperiode van 10 uur met een temperatuur van 9 °C. De luchtvochtigheid varieerde daarbij van 90 tot 95%. Om geen anaërobe omstandigheden in de potten te creëren is de schroefdeksel een halve slag los gedraaid. Een hoge luchtvochtigheid was wenselijk om uitdrogen zo veel mogelijk te beperken. Beide grootheden zijn tijdens de experimenten gecontroleerd met een termohygrograaf.

Analyses.

Mijten.

Op elk analysemoment is 250 g grond verdeeld over drie 'zeefjes'. Dat zijn ringen van 5 cm diameter en 2,5 cm hoog waarvan een zijde met gaas is bekleed. Deze worden geplaatst boven een leeg, naadloos aansluitend en ongeveer evengroot 'opvangbakje'. Deze attributen horen bij de 'Tullgrenextractor'. De werkgroep mesofauna bezit hiervan twee, met een gezamenlijke capaciteit voor 100 bakjes. Het principe berust op de afschrikkende werking voor bodemfauna van licht en warmte en de daarmee samenhangende droogte. Boven de zeefjes hangen lampen en onder de opvangbakjes zorgt een koelinstallatie voor begeerlijkere omstandigheden. Een mikroprocessor zorgt er nu voor dat de lampen de temperatuur in vijf of tien dagen van een beginwaarde, meestal kamertemperatuur, naar 45°C brengen. Dit heeft tot gevolg dat het grondmonster via een gradiënt langzaam uitdroogt en de dieren naar beneden worden gejaagd. Dezelfde automatische besturing zorgt daar voor een stabiele lage temperatuur van 5°C zodat de fauna in het meegekomen bodemvocht kan overleven in het opvangbakje (figuur 1).

Voor extracties van veldmonsters worden de opvangbakjes gedeeltelijk gevuld met een pikrinezuuroplossing om de mesofauna te fixeren. Meestal wordt dan gebruik gemaakt van de tiendaagse extractie. Voorexperimenten hebben uitgewezen dat *Alliphis halleri* over voldoende snelle lokomotie beschikt om bij vijfdaagse extractie het droogtefront in een grondmonster voor te blijven. Ook is zijn overleving in alleen bodemvocht gedurende enkele dagen uitstekend. Er is geen reden om aan te nemen dat de gevolgde procedure geen efficiëntie van nagenoeg honderd procent of enige invloed op de ontwikkeling of het verdere voortbestaan van *Alliphis halleri* zal hebben.



figuur 1. Schematische weergave van de gebruikte Tullgrenextractor.

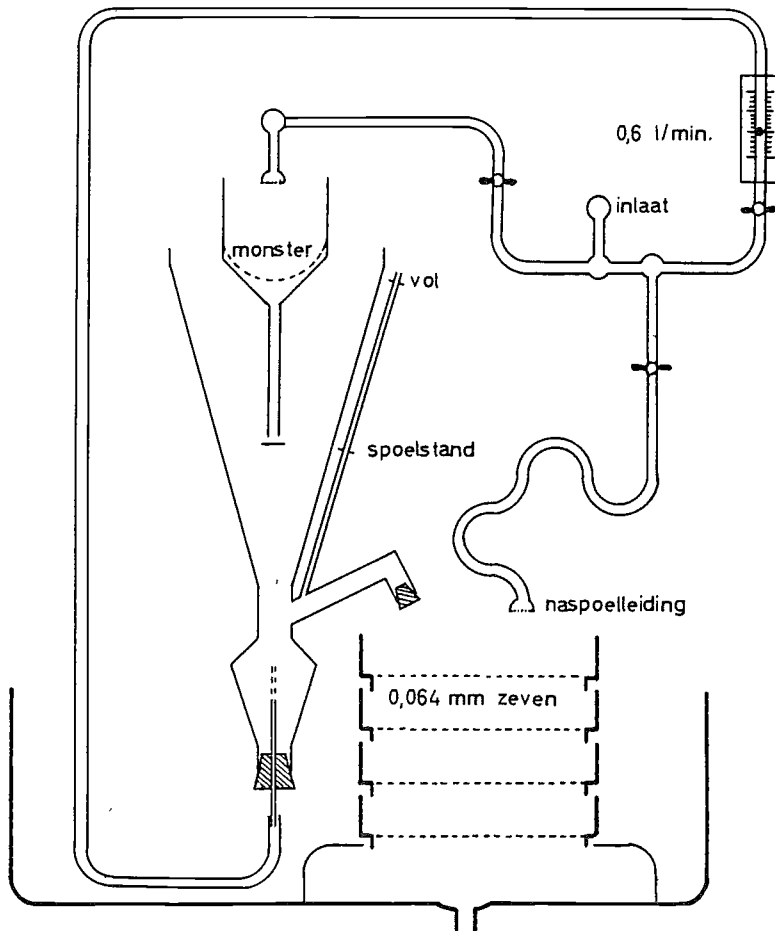
De drie bij elkaar horende opvangbakjes die samen de vijftig procenten steekproef bevatten zijn bekeken met behulp van een stereoloop en de mijten geteld. Uitgaande van de veronderstelling dat de helft van de populatie uit een grondcontainer terug gevangen werd is zo een redelijk beeld van de omvang van de mesofauna gekregen. Door de mijten tijdens het tellen over te zetten op agarplaten bleef het mogelijk ze opnieuw te gebruiken voor het toevoegen na drie of zes weken.

Nematoden.

Om nematoden uit de grond terug te winnen is gebruik gemaakt van de Oostenbrinkextractor (figuur 2). Hierbij wordt een grondmonster van 50 g op een trechter van geperforeerd metaal gebracht. Daar wordt een waterspuitmond met bruiskop op gericht die alle kleine bodembestanddelen, waaronder de mikro- en mesofauna, er door heen spoelt. Dit materiaal komt via een stortpijpje met daaronder een verdeelplaat terecht in een volume water waar behalve de grond-water stroom ook nog een stroming van onder af in is aangelegd. De zwaardere deeltjes zoals zandkorrels zakken hierin uit. De lichtere fraktie met daarin de nematoden blijft zweven. Wanneer in de trechter alleen nog grove delen over zijn en de

wateropvang zijn maximum heeft bereikt, wordt de waterstroom via de bruiskop stil gezet.

Het water met de daarin zwevende fauna wordt afgetapt en kan via een viertal zeven met maaswijdte 0,064 mm wegvloeiën. De hele installatie wordt daarbij nagespoeld om aan de wanden klevende organismen ook in de verdere bepaling mee te nemen. De zeven worden ook weer met een waterstroom schoongespoeld in een speciale opvangcontainer. Deze suspensie wordt vervolgens via een kleiner zeefje dat bekleed is met een nematodenfilter weggespoeld. Het zeefje met filter wordt dan 24 uur in het donker en tegen indrogen beschermt, bij 18 °C geïnkubeerd. De bedoeling hiervan is alle nematoden de gelegenheid te geven actief door het filter heen te kruipen tot in de waterfilm van het opvangbakje er onder.



figuur 2. Oosterbrinkextraktor met flowmeter en zeven.

Na het etmaal wordt deze waterfilm uit het opvangbakje overgespoeld in een glazen 150 ml potje. De nematodensuspensie wordt nu aangevuld tot een bekend volume. De uiteindelijke kwantificering gebeurt dan door een drietal steekproeven van 2 ml uit deze suspensie te nemen en die in een telkamer onder de stereoloepe te determineren en te tellen. Daarbij is gebruik gemaakt van een Wild stereoloepe met een vergroting van 6,4 of 16 maal

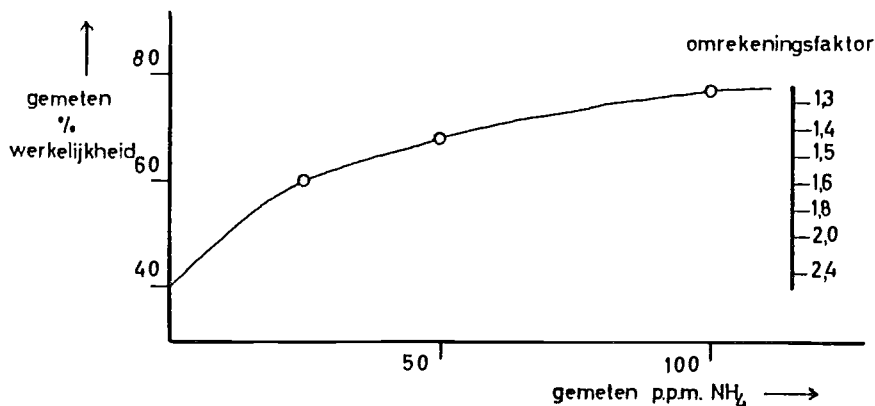
objektief en een 20 maal okulair en twee handtellers. Voor de alen is de steekproef dan vier promille van de populatie.

Stikstof.

Aangezien de interesse niet alleen op de biologie gefokuseerd was maar er bovendien belangstelling voor de invloed van de fauna op de stikstofmineralisatie was ligt het voor de hand dat er ook op elk analysetijdstip bepalingen zijn gedaan aan de verschillende schijnvormen van stikstof. Daartoe is zo spoedig mogelijk na het verdelen van de grond voor de verschillende analyses, 80 g vochtige grond gemengt met 12 g NaCl en 200 ml gedemineraliseerd water. Na schudden en filteren zijn daarin, weer door het 'centraal lab' op de autoanalyser, de bepalingen op ammonium- en nitraatstikstof gedaan. De som van die twee getallen is de waarde N-totaal mineraal.

Deze waarden zijn telkens opgegeven in 'parts per million' droge stof. Om dat eventueel terug te kunnen rekenen is telkens ook bepaald hoeveel droge stof er in een monster zat. Die bepaling bestaat uit wegen, drogen en wegen. Het idee daarachter was om zo mogelijk een stikstof balans op te kunnen stellen voor elk meetpunt in de tijd.

Nu is uit eerdere controle experimenten gebleken dat NaCl bij lage NH_4 concentraties, door een adsorptieproces, een onderschatting van het werkelijk aanwezige ammoniumgehalte veroorzaakt. De waarden die met de keukenzoutbepaling worden gevonden, behoeven correctie volgens bijgaande grafiek. Deze is gebaseerd op experimentele waarden en op het oog gefit (m.m. Drs G.Lebbink 1986).



figuur 3. Percentage van de werkelijk aanwezige hoeveelheid ammonium dat bij analyse met NaCl gemeten wordt en de bijbehorende omrekeningsfactoren.

Populatie benaderingen.

Om de met deze experimenten gevonden diskrete waarden te verwerken tot ideale populatiebenaderingen, zijn uit de literatuur een paar rekenmodellen gehaald en toegepast. Behalve een mooie curve kan daarmee ook worden vastgesteld waar de stabiele grootte voor een populatie in een bepaald systeem ligt en of en op welke

wijze de populatie naar dat optimum toegroeit. Voorwaarden om deze modellen te mogen gebruiken zijn: diskrete generaties en voldoende voedsel.

De informatie die moet worden ingebracht is voor de 'mathematische theorie' generatietijd, populatiegrootte na elke generatie en het verschil daarin tussen twee opeenvolgende generaties. Grafisch wordt de populatiegrootte tegen de netto reproductiviteit uitgezet. Onder netto reproductiviteit moet verstaan worden het aantal individuen wat er in een generatie bijkomt, gedeeld door het aantal dat er al was:

$$R = \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} \quad \text{waarin } R : \text{ netto reproductiviteit,}$$

$$N_t : \text{ generatiegrootte en } t : \text{ generatietijd}$$

De stabiele populatiegrootte kan dan afgelezen worden waar de 'best passende lijn' door de punten, de lijn van 'reproductiviteit = 1' snijdt. Het produkt van de absolute hellingshoek (fBf) en de evenwichtspopulatiegrootte (Neq) is een maat voor het gedrag van de populatie om die omvang te bereiken. In formule: $L = fBf \times Neq$ ($= A - 1$, waarin $A = R(t)$ als $t = 0$). De grootte van L heeft de volgende konsekwenties:

$0 < L < 1$: De populatie groeit zonder meer naar zijn evenwicht.

$1 < L < 2$: De populatie oscilleert met steeds kleiner wordende amplitude rond het evenwicht.

$2 < L < 2,57$: De populatie vertoont stabiele zich herhalende oscillaties.

$L > 2,57$: De populatie fluktueert op een volstrekt chaotische manier, met het risico van uitsterven (Maynard Smith 1968).

Voor de 'logistische vergelijking' worden de maximum populatie, de populatiegrootte na elke generatie en de generatietijd als ingangvariabelen gebruikt. Een populatie kan grafisch beschreven worden met een formule die bestaat uit een teller gevormd door de maximale- of evenwichtsgrootte, en een noemer bestaande uit 1 plus een e-macht. Die macht van e is gelijk aan de natuurlijke logaritme van het verschil tussen de evenwichts- en de aktuele populatie gedeeld door de aktuele populatie. In formule:

waarin N : populatiegrootte, t : generatie en eq : evenwichtsgeneratie

$$N = \frac{eq}{1 + e^{a + b \cdot t}} \quad a + b \cdot t = \ln \frac{N - eq}{N}$$

Door die 'ln' uit te zetten tegen de generatietijd en alle meetpunten zo te verwerken, kan weer met behulp van lineaire regressie een lijn worden berekend. De parameters van die lijn vormen de gezochte e-macht. Met de aldus gevormde vergelijking kan een populatiekurve fraai geplot worden (Pearl 1927).

Alle grafisch verwerkte waarden waar een rechte lijn door heen past zijn met lineaire regressie van de best passende lijn voorzien. Er bleef echter een relatie over die op biologische gronden om een naar twee asymptoten naderende hyperbool vroeg. De hiervoor best passende kurve is met behulp van een fortranprogrammaatje gevonden:

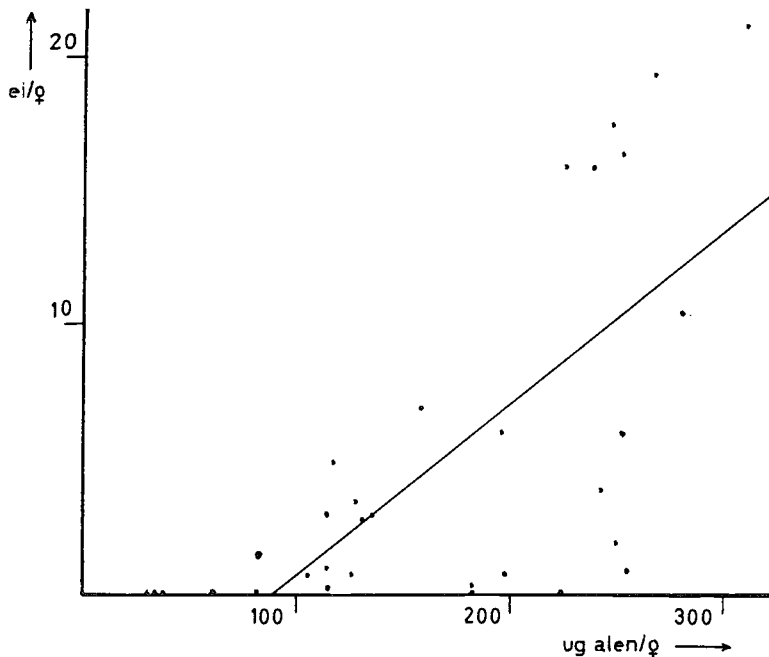
```
1 'REFERENCE' HYPERBOOL
2 'UNITS' $ 13
3 'READ/P' POPGR,VOER
4 'CALCULATE' VOERTR=1/VOER
5 'TERMS' POPGR,VOERTR
6 'Y' POPGR
7 'FIT' VOERTR; FVAL=F; RES=R
8 'PRINT/P' POPGR,F $ 8,1
9 'HEADING' FORM='LP'
10 'GRAPH' F,POPGR; VOER $ FORM
11 'RUN'
```

Resultaten.

Roofmijten op agar.

De methode om mijten op petrischalen te kweken heeft een schat aan gegevens opgeleverd, veel meer dan hier besproken kunnen worden. De gegevens die passen in het oecologische kader van dit onderzoek worden hier gepresenteerd. Kijkend naar de waarden van de tien series vallen al direkt de grote verschillen op. De kwintetten *Alliphis halleri* met de nummers 1 en 10 hebben in de proefperiode van 28 dagen kans gezien om meer dan 20 eieren te produceren. Aan de andere kant van het spektrum zitten de series 6 en 7 die helemaal geen nakomelingen hebben. Dit moet worden toegeschreven aan het feit dat deze vijftallen uitsluitend uit mannelijke dieren bestonden. Bij het inzetten waren er 48 deutonymfen, waarvan ten minste 20 nullipare vrouwtjes en 19 mannetjes, beschikbaar. Aan het eind van het experiment waren er nog 22 mannetjes en 16 vrouwtjes. Er zijn 12 mijten weggelopen of gestorven na vastgekleefd te zijn in de afdichtingskit en 3 mannelijke exemplaren uit de tweede generatie bijgekomen.

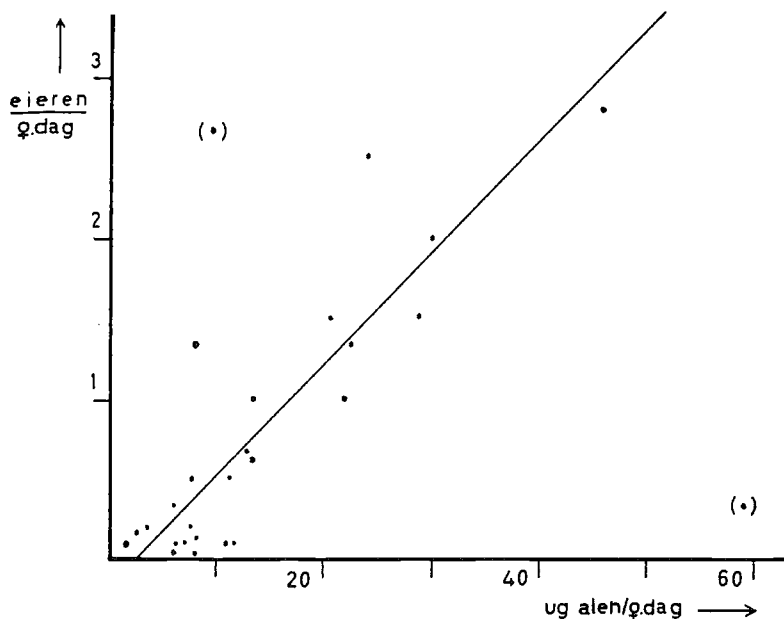
Als tweede opvallend punt springt in het oog het geheel ontbreken van nakomelingen tot op het tweede analysemoment, na veertien dagen. De oorzaak hiervoor moet gezocht worden in een preovipositie periode. Daar de oudste mijt deutonymf was bij het inzetten en er na twee weken al een larve rond liep, moet die periode 14 dagen minus een dag voor het bereiken van het adulte stadium, minus een dag voor bevruchting en eiontwikkeling en minus een dag voor het ontwikkelen



figuur 4. Aantal gelegde eieren als afhankelijke van de hoeveelheid gegeten μg verse nematoden per vrouwelijke mijt, kumulatieve meetwaarden uit 10 herhalingen.

van het larvestadium, is 11 dagen lang zijn. Het deutonymfenstadium en het larvestadium duren elk zo'n twee dagen, een preovpositie periode van 9 dagen is dus theoretisch ook mogelijk.

Ervan uitgaande dat elke mijt uit een serie een evenredig deel van het prooiaanbod voor zijn of haar rekening neemt, kan een berekening worden gemaakt wat een vrouwelijk exemplaar gegeten moet hebben. Dit gekombineerd met een zelfde aanname voor het aandeel in de nakomelingen in een serie, voor elk vrouwtje, levert figuur 4. Daarin valt op dat geen ei wordt gelegd voordat een vrouwtje 88,3 μg verse nematoden heeft verorberd. Dit is de waarde op het snijpunt van de best passende lijn met de voer-as. In formule: totaal aantal gelegde eieren = $0,064 \cdot$ versgewicht alen in $\mu\text{g} - 5,64$. De korrelatie van deze lijn met de punten bedraagt: $r = 0,712$. Deze eiloze dagen hangen samen met de al genoemde preovpositie periode. Daar deze tijdsduur op ruwweg elf dagen is gesteld kan als optimale waarde voor het metabolisme van jong adulte *Alliphis halleri* uitgegaan worden van 8 μg alen per mijt per dag. Wanneer dit nivo de volle 28 dagen gehandhaafd blijft resulteert de gegeten 250 μg verse alen in een nakomelingsschap van 17 tot 21 individuen. Er zijn echter ook series waar een zelfde voedselaanbod tot een produktie van slechts enkele eieren leidt. Voor de berekeningen zijn eieren, larven en nymfen samen genomen.



figuur 5. Het door een vrouwelijke mijt per dag gelegde aantal eieren als produkt van de gegeten hoeveelheid nematoden gemeten in mikrogrammen.

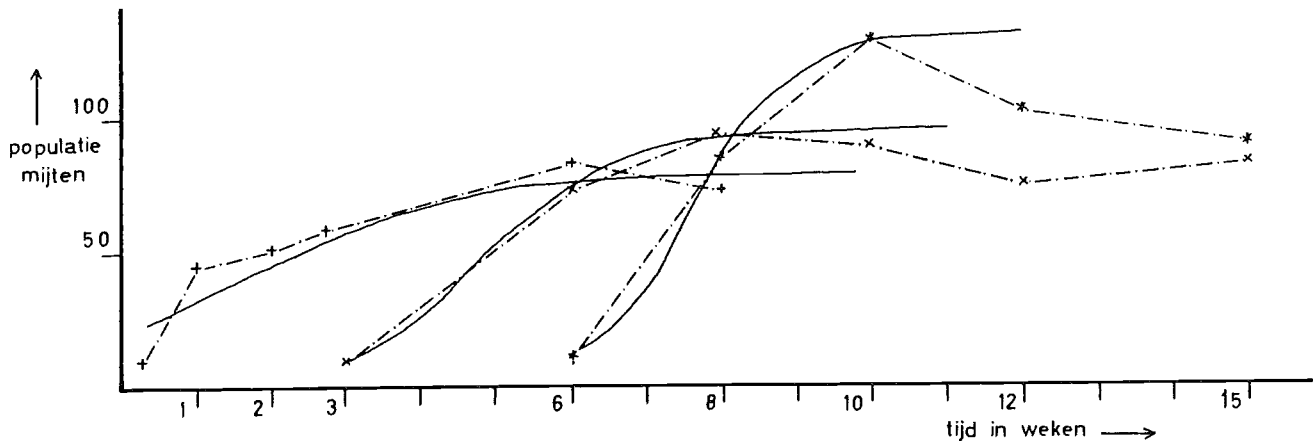
Grote verschillen treden aan het licht als dezelfde gegevens uitgerekend per dag worden weergegeven. Figuur 5 laat zien dat er tussen de 2 en de 60 μg alen per dag kan worden gegeten met als gemiddelde 16,6 μg . Dat resulteert maximaal in 2,8 eieren per dag. Het gemiddelde nakomelingsschap ligt bij 1,3. De lijn die het best

past bij het verband tussen aantal gelegde eieren en de gegeten hoeveelheid verse alen in μg wordt beschreven met de formule: $\text{ei} = 0,069 \text{ ug alen} - 0,145$. De bijbehorende korrelatiekoefficient bedraagt 0,880. De tussen () geplaatste punten zijn niet gebruikt bij deze berekening.

Voor het kwantificeren van het voedsel aanbod zijn in totaal 225 individuen van de soort *Rhabditis species* en 72 individuen van de soort *Acrobeloides bütschli* opgemeten. Zo zijn respektievelijk de gemiddelde gewichten voor de bijde soorten bepaald op 0,084 en 0,091 μg .

Aantalsontwikkeling in grond.

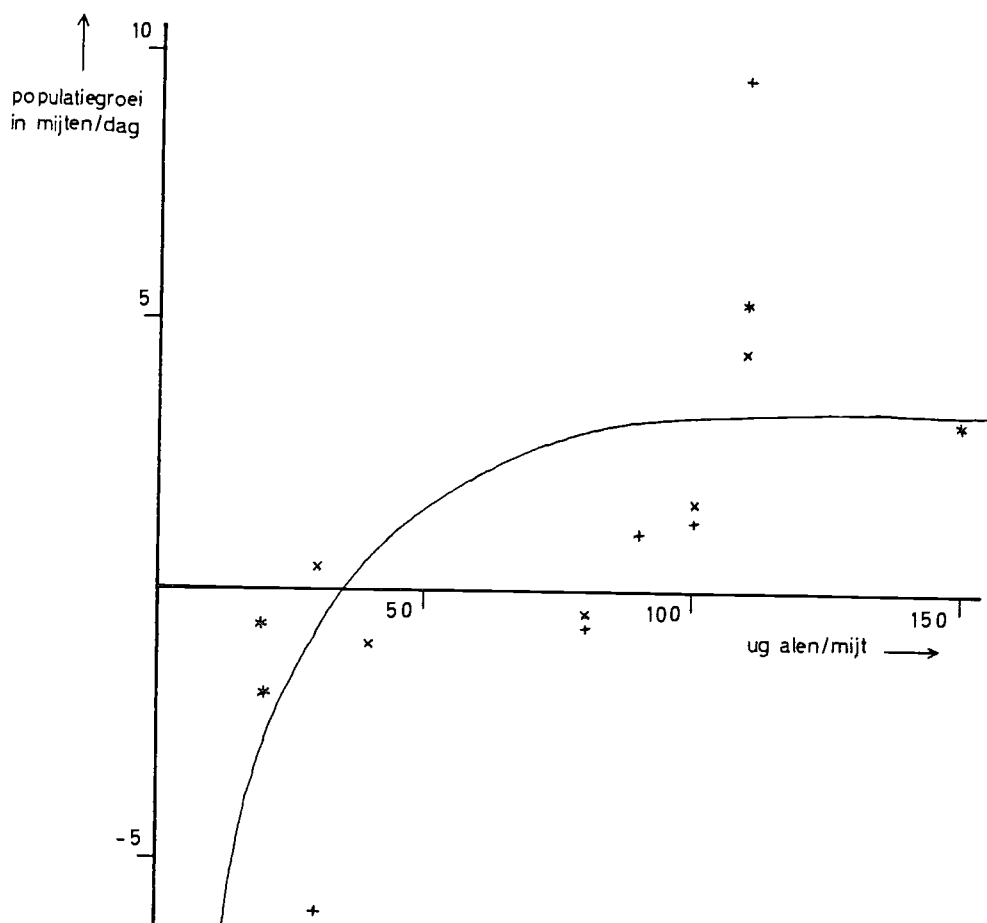
De populatieontwikkeling van *Alliphis halleri* vertoont een verloop wat volledig volgens de verwachting is, zoals figuur 6 laat zien. De aanlooffase ontbreekt goeddeels wanneer er met tien individuen wordt gestart maar de groei en afvlakkingsfase zijn duidelijk te herkennen. Op enig moment in de proef had de serie BPNAO maximaal 7,5 mg verse alen ter beschikking en bereikte een maximale omvang van 83 mijten. Voor de serie BPNA3 zijn die waarden 11,3 mg en 95 mijten en voor de serie BPNA6 13,2 mg voer en 130 predatoren. In alle gevallen stabiliseerde de populatie zich in werkelijkheid op een nivo van ruwweg 90 acariden bij een aanbod van slechts een paar milligrammen verse alen. De verschillen in aantal mijten zijn te klein voor significantie bij een statistische toets.



figuur 6. Ontwikkeling van drie populaties *Alliphis halleri* in de tijd bij verschillende prooidichtheden (..) en benaderingen van het ideale verloop met behulp van logistische vergelijking (getrokken lijn)(Maynard Smith 1968). De serie BPNAO is weergegeven met +, BPNA3 met x en BPNA6 met *.

Een heel andere manier om naar de zelfde gegevens te kijken bied het samenbrengen van de waarden van de prederende populaties als populatiegroei en prooiaanbod per mijt en per dag. Doordat de daggemiddelden berekend worden uit 1, 2 of 3 wekelijkse perioden ontstaan nogal extreme waarden. Om dit tot iets werkbaars te structureren is weer een best passende kurve berekend. Omdat bij

een te laag voedeselaanbod de negatieve populatiegroei tot uitsterven zal leiden, zal een mogelijke kurve daar een asymptoot naderen: minimale prooi = 12 ug alen per mijtendag. Op al even biologische gronden is een oneindige populatiegroei niet denkbaar. Al is het maar omdat de waarden afkomstig zijn uit een proef die is uitgevoerd in de beperkte ruimte van 500 gram grond. Bij een zekere populatiegroei ligt voor de beschrijvende kurve dus een maximum van: populatiegroei = 3,3 mijten per dag. Een derde interessante waarde ligt op het snijpunt van de kurve met de horizontale as. Het daar af te lezen voedselaanbod, 34 ug alen per mijtendag, representeert het minimaal noodzakelijke prooiaanbod voor het aanhouden van *Alliphis halleri* in grond.

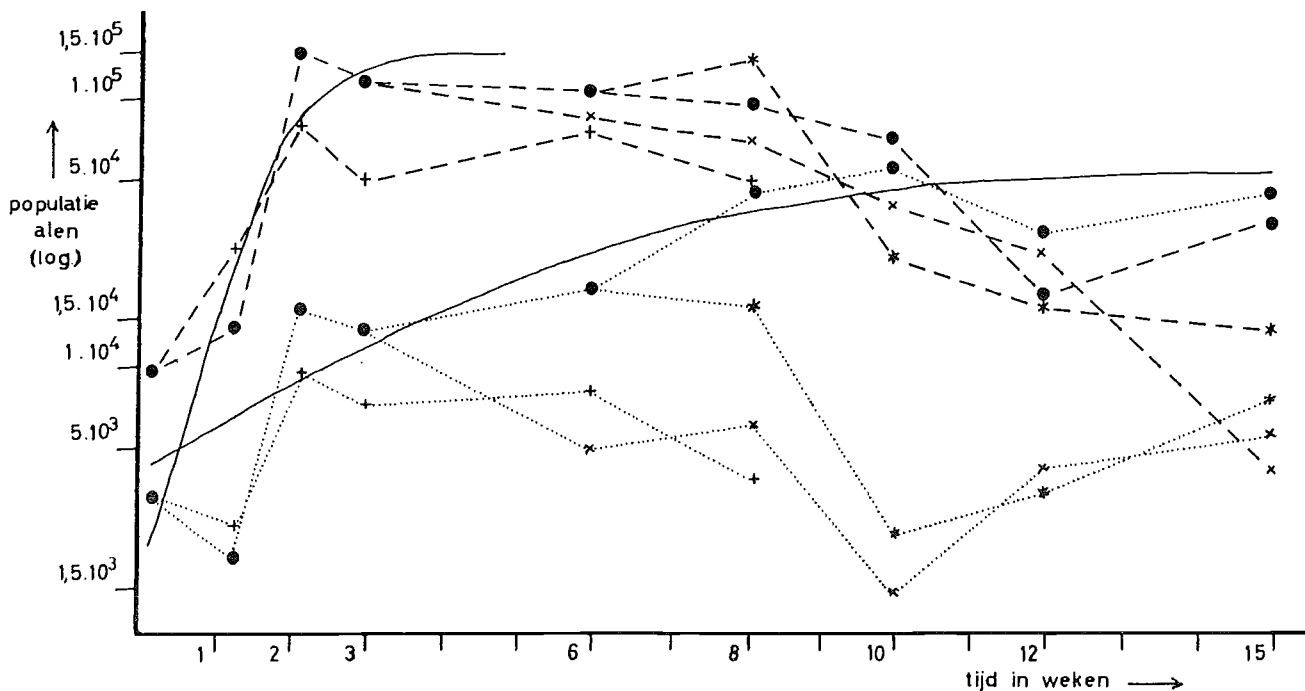


figuur 7. verband tussen populatiegroei en prooiaanbod verbeeld door een hyperbool. De symbolen +, x en * representeren punten uit respectievelijk BPNA0, BPNA3 en BPNA6.

Wanneer de alen niet als prooi maar als zelfstandige populaties worden beschouwd blijkt dat *Rhabditis* species een zeer snelle groei doormaakt van 10.000 naar 150.000 individuen in twee weken tijd. Predatie lijkt die groei te versnellen maar de waarde van het maximum halveert (figuur 7). Verder nemen de populaties, op twee uitzonderingen na, alleen maar af. De eerste uitzondering is dat, als de predatie na zes weken start, de *Rhabditiden* in twee weken nog

even van dik honderd- naar krap honderdvijftigduizend exemplaren springen. De tweede uitzondering vindt in de laatste drie weken van de proef plaats als de onbegraasde serie BPN opnieuw een positieve netto reproductie weet te bereiken.

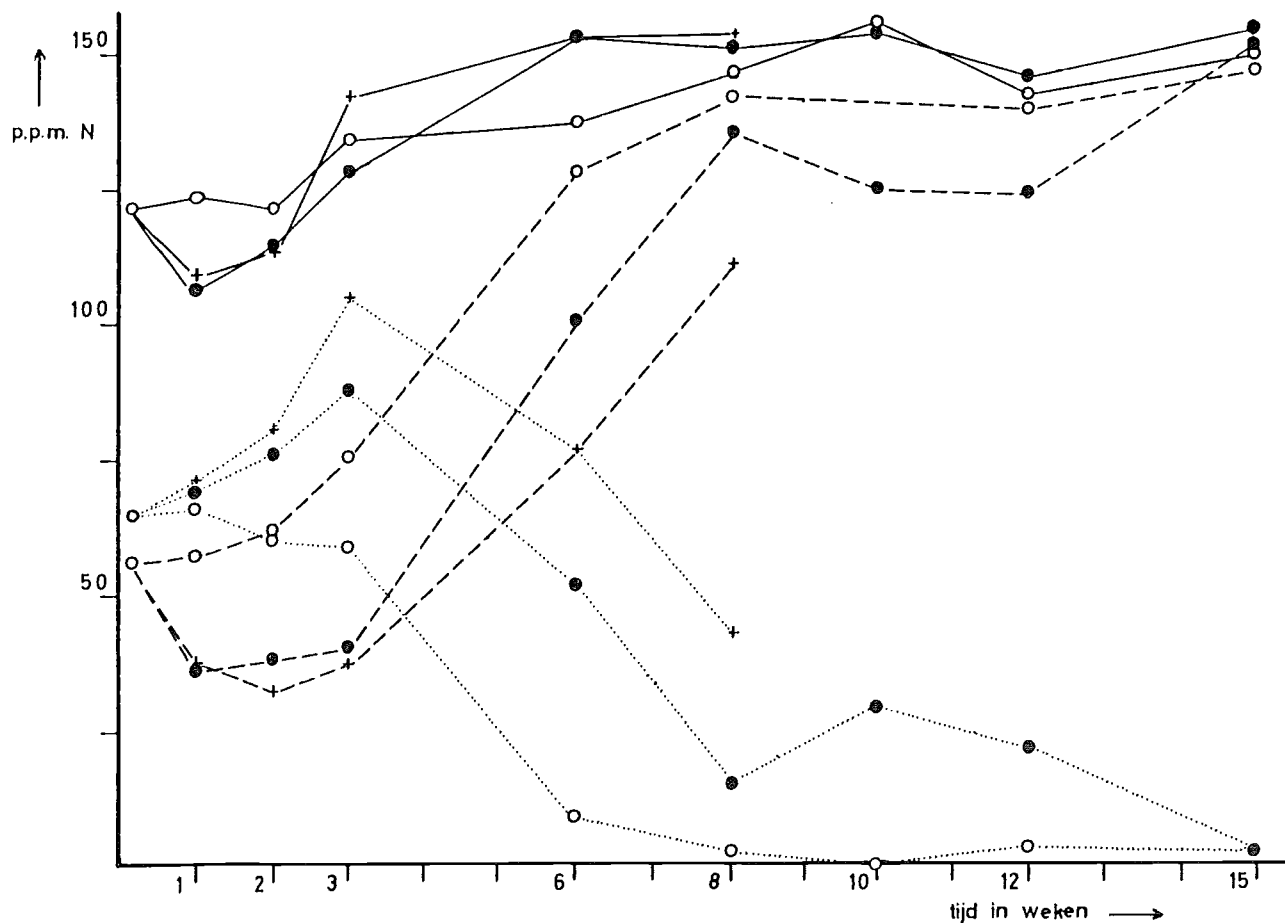
Het verloop van de populaties *Acrobeloides büttschli* is wat gematigder. De kontroleserie BPN groeit gestaag door over de volle proefperiode met alleen een kleine terugval tussen de tiende en de twaalfde week. De maximale populatiegrootte lijkt na tien weken met 50.000 individuen bereikt te zijn. Predatie veroorzaakt ook bij deze soort in de eerste twee weken een lichte reproductieversnelling maar verder heeft predatie altijd een afnemende populatieomvang tot gevolg. De series BPNA3 en BPNA6 laten na de tiende week zien dat wanneer de predatiedruk zo'n 10 tot 30% afneemt de prooipopulaties kans zien tot een licht herstel in de vorm van een verdrievoudiging. Getoetst met de Kolmogorov-Smirnovtoets blijken alle lijnen in de overeenkomstige perioden significant van elkaar te verschillen ($p < 0,01$).



figuur 8. Populatieontwikkeling van *Rhabditis* species ----- en *Acrobeloides büttschli* in de tijd en de logistische benadering daarvan (getrokken lijn) (Maynard Smith 1968). De niet gepredeerde series, BPN, zijn aangeduid met dikke stippen, de wel onder predatiedruk staande series BPNA0, BPNA3 en BPNA6 respectievelijk met +, x en *. De populatie-as is logaritmisch.

Bodemchemie.

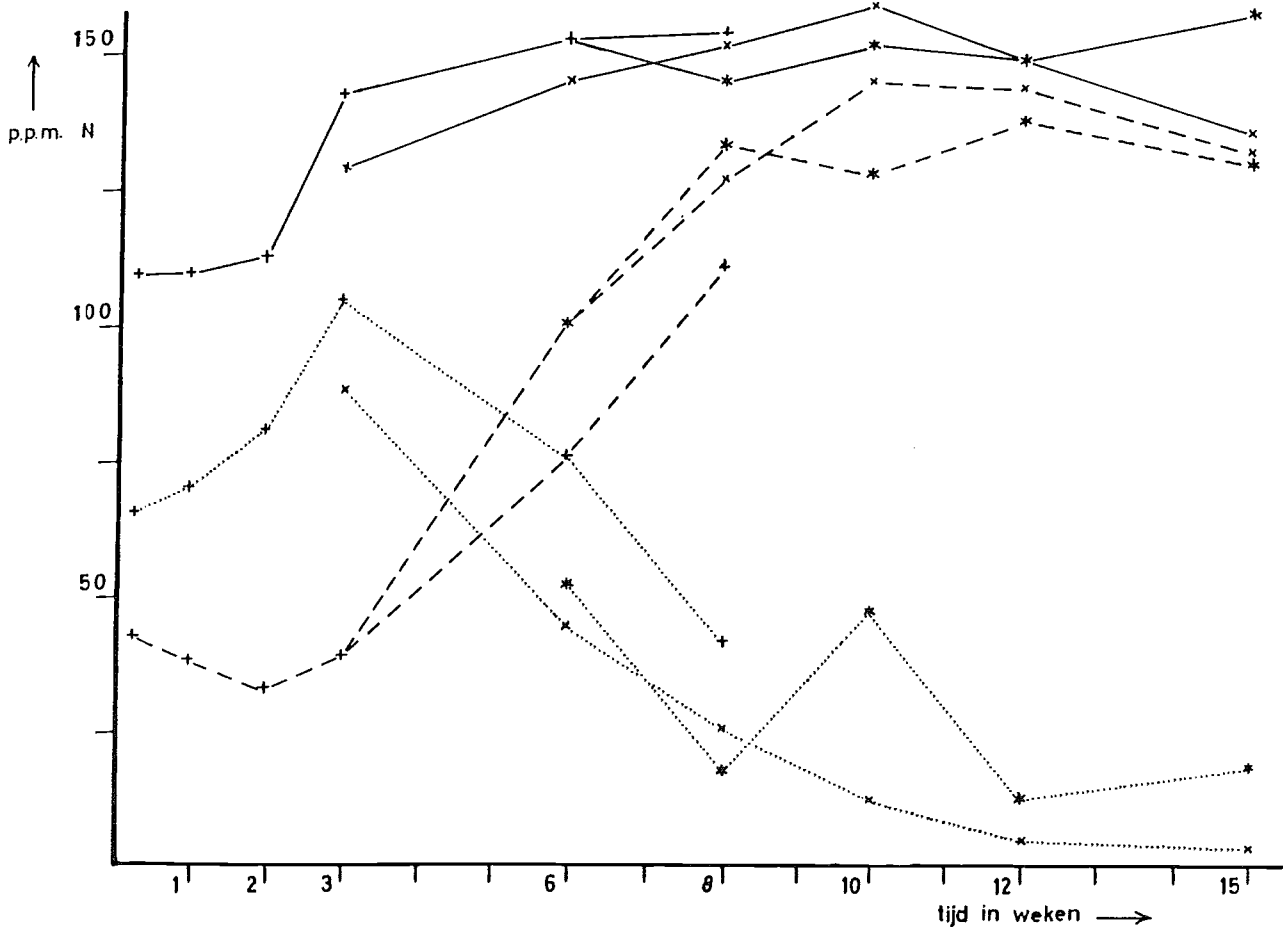
Wat de ontwikkelingen van de verschillende populaties voor effect gehad hebben op de diverse vormen van stikstof is weergegeven in figuur 9. Daaruit blijkt dat er in totaal in 104 dagen ongeveer 35 ppm stikstof gemineraliseerd kan worden onder de hier gebruikte omstandigheden. Bij aanvang van de experimenten was er 122 ppm minerale stikstof aanwezig waarvan 65 ppm in de vorm van ammonium. Na de proefperiode is dit prakties volledig verdwenen. Uiteindelijk zit alle stikstof als nitraat in de grond. Hoewel die stof oorspronkelijk maar 57 van elke miljoen delen uitmaakte (50 p.p.m. komt hier overeen met 20 mg stikstof per proefcontainer met 500 g grond).



figuur 9. Gemineraliseerde hoeveelheden stikstof in delen per miljoen in de tijd. Uitgesplitst voor ammonium, nitraat ----- en het totaal (getrokken lijn). De serie BP is weergegeven met o, BPN met dikke stippen en BPNAO met +.

Opvallend is verder dat de aanwezigheid van bodemfauna vooral de eerste weken de hoeveelheid ammonium verhoogt van rond de 60 tot rond 100 ppm. In de series met fauna blijft ook voordurend een

hoeveelheid van 10 tot 20 ppm aanwezig in de vorm van ammonium. Ook is er een invloed op de snelheid waarmee nitraat gevormd wordt en op de tijd waarin de maximale hoeveelheid minerale stikstof wordt gevormd. Zo wordt in de serie BPNAO het maximum ongeveer 4 weken en in de serie BPN ongeveer 2 weken eerder bereikt. Bij BPNAO vindt die versnelling plaats in de derde week. De serie BPN heeft daar de weken 4, 5 en 6 voor nodig. Bij later gestarte predatie, BPNA3 en BPNA6, is de stikstofmineralisatie al zover gevorderd dat de topkarnivoren geen invloed meer kunnen hebben (figuur 10).



figuur 10. Geminaliseerde hoeveelheden stikstof in delen per miljoen in de tijd. Uitgesplitst voor ammonium, nitraat ---- en het totaal (getrokken lijn). De serie BPNAO is weergegeven met +, BPNA3 met x en BPNA6 met *.

De gehalten droge stof variëren tussen 80,5 en 82,5% met twee uitschieters; voor de serie BPNA6 na 10 weken en voor de BP serie na 12 weken. Ook de afwijkingen van deze pieken bedragen echter nog geen 2% en dan nog, alleen maar naar boven. De belangrijkste factor zal hier water verlies uit de grond zijn, wat in sommige containers door toevallige omstandigheden wat meer is opgetreden dan in andere. Deze waarden zijn van belang voor de ppm getallen.

Populatiebenaderingen en grootheden.

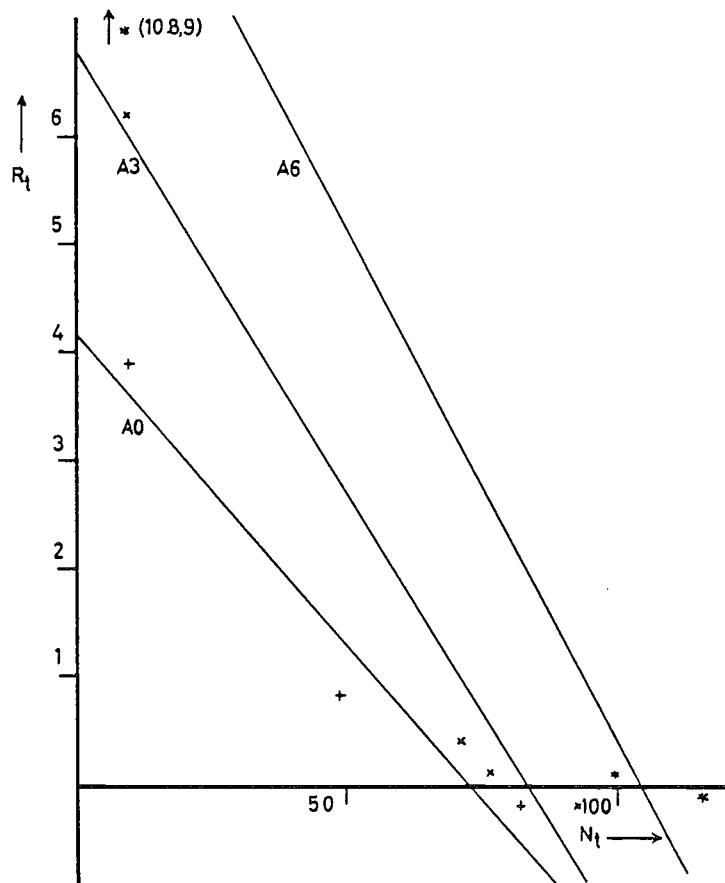
Wanneer de resultaten van de verschillende populatiebepalingen grafisch worden uitgezet kunnen uitgaande van gekozen generatietijden de ingangswaarden voor de formule uit de mathematische theorie (Maynard Smith 1968), de populatiegrootten, worden afgelezen. Op grond van de literatuur zou voor *Alliphis halleri* met een generatietijd van 9 dagen gewerkt moeten worden. Samen met de in het petrischalenexperiment gevonden preovipositie periode is gekozen voor een generatietijd van 20 dagen. In figuur 11 zijn deze waarden weergegeven in de vorm van netto reproductiviteit uitgezet tegen de populatiegrootte. Voor deze berekening zijn alleen de waarden uit het stijgende deel van de populatiegrafieken gebruikt. Het zou onjuist zijn om populatiewaarden uit de rest van de grafiek te gebruiken omdat daar de voorwaarde: voldoende voedsel, niet meer gegarandeerd kan worden. De volgende vergelijkingen beschrijven de kurven, waarbij 'R' staat voor de netto reproductiviteit per individu en 'N' de omvang van de populatie weergeeft. Beide zijn afhankelijk van de generatietijd 't'.

$$\text{BPNA0: } R_t = 7,1 - 0,1 \cdot N_t$$

$$\text{BPNA3: } R_t = 3,0 - 0,04 \cdot N_t$$

$$\text{BPNA6: } R_t = 5,0 - 0,05 \cdot N_t$$

figuur 11. Netto reproductiviteit per individu als functie van de populatiegrootte. De best passende lijnen zijn met behulp van lineaire regressieanalyse verkregen.



Een stabiele populatie ontstaat wanneer de netto reproductiviteit 1 is. Daarbij kan voor de mijten uit de serie BPNA0: 56, voor de mijten uit de serie BPNA3: 71 en voor de *Alliphis halleri* populatie uit de BPNA6-serie 94 individuen afgelezen worden. Alle waarden van 'L' die uit de

evenwichtspopulaties en de hellingshoeken van deze lijnen berekend kunnen worden zijn groter dan 2,57. Dat leidt tot de konklusie dat de grafisch uitgezette resultaten volstrekt toevallig het gevonden sigmoïdale verloop hebben aangenomen.

Voor de beide nematodensoorten zijn aan de niet gepredeerde populaties dezelfde berekeningen te doen. In overleg met de afdelingsnematoloog, Dr L.A.Bouwman, is hier voor *Rhabditis* species een generatieduur van 3,5 dag en voor *Acrobeloides bütschli* een tijd van 5 dagen gekozen. Voor de *Rhabditide* zijn de waarden die horen bij de tweede tot de vijftiende generatie afgelezen uit figuur 8. Voor de *Cephalobide* zijn de eerste, tweede, derde en achtste tot en met negentiende generatie als afleespunt voor de berekening in de mathematische theorie gebruikt. De uitvallende generaties voldoen niet aan de voorwaarden van de theorie zoals ongelimiteerd voedselaanbod. Deze restrikties in aanmerking genomen ontstaan de lijnen van figuur 12 waaruit valt af te lezen dat *Acrobeloides bütschli* bij 16.000 en *Rhabditis* species bij 59.000 individuen een stabiele populatie zou kunnen bereiken. De vergelijkingen zijn respectievelijk voor

Rhabditis:

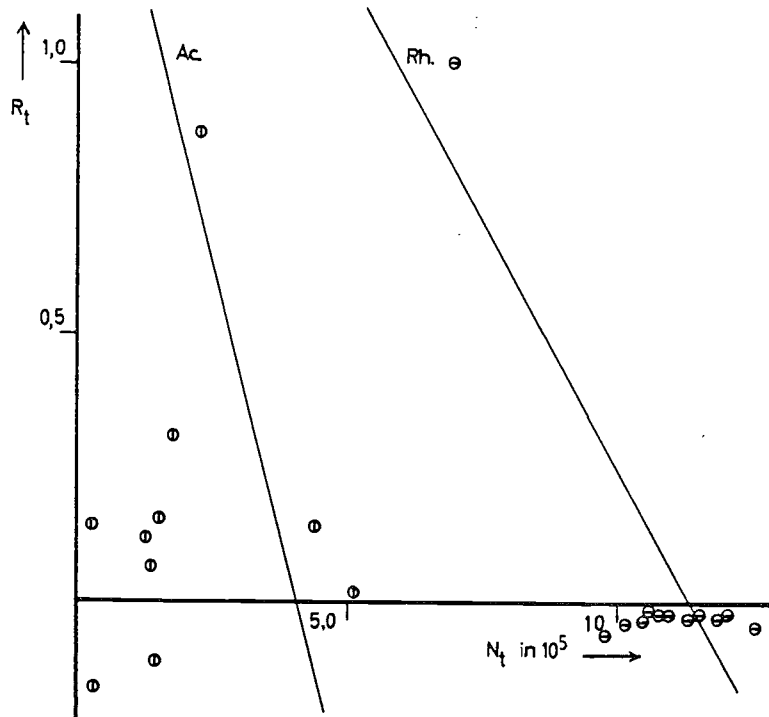
$$R_t = 2,1 - 1,8 \cdot 10^{-5} \cdot N_t$$

en *Acrobeloides*:

$$R_t = 1,7 - 4,1 \cdot 10^{-5} \cdot N_t$$

figuur 12. Netto reproductiviteit per individuele nematode als functie van de populatiegrootte.

Symbolen \circ en Ac. staan voor *Acrobeloides* en \ominus en Rh. voor *Rhabditis*, beiden uit de serie BPN. De best passende lijnen zijn met behulp van lineaire regressieanalyse verkregen.



De factor $L = B \cdot N_{eq}$ ligt voor de *Rhabditis* populatie tussen de 1 en de 2. Wat aangeeft dat de evenwichtspopulatie met uitstervende amplitude naar weerszijden wordt bereikt. De *Acrobeloides* populatie heeft een L die kleiner is dan 1 en vertoont dus een eenduidige groei in de richting van het evenwicht.

Voor de gevonden diskrete waarden van de al genoemde vijf populaties zijn met behulp van de logistische vergelijking best passende curves gezocht. Daarvoor zijn uit de meetwaarden de maximale populatiegrootte en weer door interpolatie uit de figuren 6 en 8, bereikte populatieomvang na elke generatie gedestilleerd. Op grond van de literatuur is voor *Alliphis halleri* een generatietijd van 9 dagen gekozen. Daarbij is dan geen rekening gehouden met de in het petrischalenexperiment gevonden preovipositie periode. Wordt dat wel verdiskonteerd dan moet gerekend worden met een generatietijd van 18 tot 20 dagen waardoor er teweinig punten overblijven in een periode van 104 dagen om reële berekeningen te kunnen maken. De generatietijden van de nematoden bleven wel bruikbaar.

De volgende vergelijkingen beschrijven de best passende kurve voor de verschillende populaties alen en mijten. Daarbij zijn de volgende symbolen gebruikt: De populatiegrootte is weergegeven met 'N' en de generatie met 't'. (Zie voor de kurven figuren 6 en 8.)

$$\text{Alliphis halleri BPNA0: } N = \frac{80}{1 + e^{0,9 - 0,9 \cdot t}}$$

$$\text{BPNA3: } N = \frac{95}{1 + e^{2,1 - 1,5 \cdot t}}$$

$$\text{BPNA6: } N = \frac{130}{1 + e^{2,4 - 2,0 \cdot t}}$$

$$\text{Rhabditis species BPN: } N = \frac{150.000}{1 + e^{2,4 - 1,1 \cdot t}}$$

$$\text{Acrobeloides büttschli BPN: } N = \frac{55.000}{1 + e^{2,5 - 0,3 \cdot t}}$$

Het leek interessant om eens te kijken in hoeverre de waarden voor de bestudeerde proefomstandigheden, overeen komen met de veldgegevens van het onderzoek op de H.J.Lovinkhoeve. Voor de alen, waarbij gekeken is naar Rhabditidae en Cephalobidae, bleek dat in een overeenkomstige periode in het voorjaar tot vroeg in de zomer, er aantallen gevonden worden die een tiende of minder van de in de proefcontainers aangetroffen waarden bedragen. *Alliphis halleri* was in 1986 weer de meest talrijk voorkomende roofmijt op de proefboerderij maar bereikte in een vergelijkbaar volume grond geen grotere populatiedichtheden dan een tiental exemplaren.

Aangezien zoveel aantallen precies bekend waren leek het aantrekkelijk om te proberen balansen voor stikstof en koolstof op te stellen. Uitgaande van biomassa, populatiegrootten, gemiddelden voor volume en drooggewicht en samenstelling in C/N verhoudingen, zou het mogelijk moeten zijn door te rekenen hoeveel van welke stof in welke stap van de voedselketen gaat zitten. Dit bleek al gauw een zinloze bezigheid omdat de nematoden minder dan 10% en de acariden minder dan 1% van de biomnassa uitmaken in het onderzochte oecosysteem. Daarmee vielen de verschillen tussen de series in de marges van de aannames en afrondingen. Ook al doordat de bepalingen van de N-flushes geen getallen opleverden waaruit de mikrobiële biomassa met enige betrouwbaarheid valt terug te rekenen.

Diskussie.

Roofmijten op agar.

Een systeem wat al lang gebruikt wordt om nematoden en kleinere organismen te kweken en populaties daarvan op voorraad te houden, blijkt ook uitstekend te voldoen om kleine groepen mijten aan te houden. Behalve dat het gedrag van de organismen in een petrischaal valt waar te nemen, is ook het aanbod van voedsel of prooi en het nageslacht op elk moment te bepalen. Aangezien *Alliphis halleri*, bij voldoende prooiaanbod, een produktie van 2,8 eieren per dag weet te halen is er geen reden om te veronderstellen dat dit mikrokosmosstelsel enige nadelige invloed op de soort heeft.

Opvallend is wel dat uit waarnemingen is gebleken dat ook als de agar bezaaid ligt met nematoden en de mijt enige dagen heeft gehongerd, in een paar minuten enkele tientallen alen volledig worden verorberd waarna het tot een uur kan duren voor de volgende eetsessie plaats vindt. Intussen loopt het dier snel en ogenschijnlijk zonder functie rond. Mogelijk ligt een verklaring voor dit gedrag in de omstandigheden in grond waar na een foerageermogelijkheid het eerstvolgende aanbod nog gevonden moet worden. Ook de capaciteit van de spijsvertering zou een beperkende faktor kunnen zijn. Het door Karg beschreven "doelloos rondlopen" kan heel goed met deze fasen samen hangen. Want ook al struikelt een mijt na een foerageerperiode over een nematode dan nog zal deze niet tot aangrijpen over gaan, of een poging wordt na het grijpen met de cheliceren afgebroken.

Het gedrag wekt sterk de indruk dat bij het opsporen van prooi zowel chemische als taktiele prikkels een rol spelen. Opvallend daarbij is de waarneming dat een larve 30 seconden na uit het ei gekropen te zijn, een langs komende aal bemerkte, bijdraaide en in zijn geheel naar binnen werkte. Het duurde daarna meer dan 10 minuten voor de volgende prooi gevonden werd. Dit suggereert dat taktiele perceptie al onmiddellijk na het uitkomen kan optreden. Mogelijk worden chemische prikkels bij een volle darm onderdrukt, de waarnemingen aan adulten ondersteunen dit idee.

Bij de gekozen proefopzet passen een paar kanttekeningen. De periode van 28 dagen is zonder meer kort. Kwa opzet had de proef nog maanden voortgezet kunnen worden en het loont zeker de moeite om dat nog eens uit te voeren. Belangrijk is wel daarbij een beperkende faktor uit te sluiten. Het uitgevoerde experiment leunde voor de levering van alen op de verderop besproken grondproef. Een voldoende frekwente en kwantitatieve bevoorrading kon daarmee niet gegarandeerd worden, wat eigenlijk wel noodzakelijk was in verband met regelmatige verversing van de agarschalen. Het telkens openen van de petrischalen om de mijten te kunnen overenten is een potentiële verliespost gebleken. Behalve dat een aantal mijten van de gelegenheid gebruik maakt om weg te lopen, stranden er ook een paar in de bij openen draden trekkende afdichtingskit. Reserve in voorraad houden zou hiervoor een remedie zijn. Tot slot verdient een uitgebreidere opzet aanbeveling om schalen met een onvoordelige geslachtsverhouding te kunnen laten uitvallen.

Dat is van te voren niet mogelijk. Doordat de opzet maagdelijke individuen verlangt en dat levensstadium alleen bij preadulten valt te garanderen. Omgekeerd valt bij juvenielen het geslacht niet eenvoudig en eenduidig vast te stellen.

Dat adulte vrouwelijke *Alliphis halleri* pas na 10 dagen of 88.3 ug alen eieren leggen, is een nog niet elders vermeld gegeven. In elk geval in een aantal series (zie bijlagen) valt voedselgebrek of onvruchtbaarheid door inkompatibiliteit en het ontbreken van sexen uit te sluiten. Daarmee is een obligate preovipositie periode zeer aannemelijk geworden. Wat interessante mogelijkheden schept voor onderzoek naar basaalmetabolisme van vrouwtjes (en mannetjes) tegen over dat van reproductieve vrouwtjes. Deze uitkomst geeft ook een confirmatie van het idee dat *Alliphis halleri* een obligaat amfimikte soort is.

De vergelijking tussen wat de predator eet aan alen in verschillende experimenten geeft de complicatie dat niet alle nematoden op dezelfde manier gegeten worden. Zo zijn de hier uitgevoerde experimenten in opzet vergelijkbaar met die van Sardar. Maar de door hem gebruikte alen horen in een heel andere grootteklasse en worden door *Alliphis halleri* dan ook niet volledig gegeten maar aangeprikt en leeggezogen zoals elders beschreven (Karg en Grosse ?, Imbriani en Monkau 1983). Daarbij worden dagelijkse opnames van 14,8 tot 30,0 ug gemeld (Sardar 1980). Die waarden zijn overeenkomstig van grootte tot het dubbele van die in het eigen onderzoek gevonden werden.

Van verminderde overleving door mogelijke ondervoeding (Sardar 1980) is echter niets gebleken. In het onderhavige experiment werd elke prooi volledig gegeten en ontstond de indruk dat de voedingswaarde per gram verorberd versgewicht zo hoger ligt dan bij aanprikken en leegzuigen. De vooral uit vliezen en spierweefsel bestaande omhulling van alen zou wel eens meer voedingswaarde kunnen hebben dan de lichaamsvloeistof. Ook werd de indruk gewekt dat de predator tot enkele weken zonder voedsel kan waarbij reproductie op basis van eerdere consumptie door gaat .

Aantalsontwikkeling van mijten in grond.

Het eerste wat opvalt als naar de populatieontwikkeling van mijten in grond wordt gekeken is het schijnbaar ontbreken van een preovipositie periode. Dit experiment is dan ook niet met maagdelijke dieren ingezet. In prakties elke mikrokosmos waren genoeg fertiele adulten aanwezig om onmiddellijk met de populatieopbouw te beginnen.

Heel voorzichtig zou de berekening gemaakt kunnen worden hoeveel de mijten daarvoor gegeten hebben. Zo zit na 2 weken in de onbegraasde serie (BPN) 14,1 mg alen en in de begraasde 7,6 mg. Dat zou per mijt per dag een verschil van 9,1 ug verse alen betekenen. Een zelfde berekening na 6 weken voor het verschil tussen BPN en BPNA3 levert 2,2 ug/mijt.dag. Vooropgesteld dat die berekening legitiem is als schatting ligt de waarde in in het zelfde traject als de consumptie op agarplaten van 8,0 tot 16,6 ug per mijt per

dag. Dat deze waarden toch wel de twee uitersten op het traject vormen moet worden toegeschreven aan het veel heterogenere substraat grond waar de predatie veel minder effectief is. Op agar worden de alen in een paar dagen volledig weggegeten terwijl in grond nog tenminste 7,6 mg overblijft.

Uit vergelijking van het verband tussen prooiaanbod en nakomelingsschap in grond en het zelfde op agar blijkt onmiddellijk een verschil in efficiëntie. In aanmerking genomen dat tussen eieren per vrouwtje en nakomelingen per mijt slechts een etmaal en een faktor twee zit, blijken de waarden de zelfde orde van grootte te hebben. Respektievelijk 2,8 en 1,6 voor het nakomelingsschap en 8,0 ug gegeten alen of 34 ug beschikbare prooi kunnen worden afgelezen. De reproductiviteit in grond is derhalve niet maximaal geweest en de predatieefficiëntie is op agar vier keer zo hoog als in grond. Daar de predatie op agar de 100 % benaderd mag die in grond op ten hoogste 23,5 % worden geschat. Belangrijker zijn de gegevens uit figuur 7 voor het maken van een schatting welk voedselaanbod nodig is om een soortgelijke proef in het vervolg meer gefundeerd te kunnen opzetten. Vooropgesteld dat een input van voldoende organisch afbreekbaar materiaal gekontinueerd zou kunnen worden lijkt in een kontainer met 500 g grond een stabiele populatie van ongeveer 90 *Alliphis halleri* bij een voedselaanbod van enkele (5 tot 7) grammen nematoden haalbaar.

Aantalsontwikkeling van alen in grond.

De populatieontwikkeling van de nematoden laat een paar afwijkingen zien die om een verklaring vragen. Zo groeit de populatie *Rhabditiden* snel maar kort, waarna gepredeerd of niet, een gestage afname optreedt. De populatie is hier opgebouwd uit voornamelijk juveniele alen. Daar zit uiteraard een enkel fertiel vrouwtje tussen die als een geweldige broedmachiene fungeert zolang er voedsel, bacteriën en protozoën, in overvloed is. Soortgelijke waarnemingen zijn door anderen gedaan (Anderson et al 1981, Imbriani en Monkau 1983). Daarbij horen opgaven voor het aandeel van juvenielen in de populatie van 76 tot 99%.

Raakt de konsumptie beperkt dan stopt de eiproductie en gaat het merendeel van de alen in het dauerlarve stadium. Zich daarmee waarschijnlijk aan predatie maar in elk geval aan levensprocessen en terugvangst voor analyse onttrekkend. Daarbij speelt het ruststadium zowel direkt een rol als dat de inaktieve periode in elk geval voor een deel in voor de predator onbereikbare plaatsen van het substraat zal worden doorgebracht. Daarnaast zal het stilleggen van voedselkonversie leiden tot het ontbreken van darmsekreties. Voor zover roofmijten op chemische prikkels afgaan zal dit de vindbaarheid van nematoden nadelig beïnvloeden (Elliott et al 1980).

Het lijkt erop dat alleen wanneer door predatie een deel van de intraspecifieke voedselkonkurrenten wordt uitgeschakeld, er genoeg prooi voor de fertiele vrouwtjes overblijft om de reproductiviteit op peil te houden. (week 8, BPNA6) Een dergelijke ervaring kan kennelijk ook optreden bij teruglopende intra- en stijgende interspecifieke concurrentie. Mogelijk door stimulatie van de

bakteriegroei door faecies of dode soortgenoten laat de kurve van BPN, na de twaalfde week, ook weer een lichte stijging zien. Bij vergelijkbare nivo's in de gepredeerde situatie komt een dergelijk herstel van de netto reproductiviteit niet voor.

Bij de Cephalobidae komen in de nietgepredeerde situatie twee kleine terugvallen voor in de populatieopbouw. Gezien het geringe nivo ervan kan dit waarschijnlijk maar het beste aan meetfouten of toevallige aberraties in de geselecteerde proefcontainers geweten worden. Duidelijk is wel dat predatie door een roofmijt bij deze soort een veel grotere invloed heeft op de populatie opbouw. Mogelijk ligt er een verklaring in een lager nakomelingsschap per fertiel vrouwtje maar een groter aantal vrouwtjes wat aan de parthenogenetische voortplanting bijdraagt. In die situatie is het risico dat bij predatie een faktor uit de populatieopbouw wordt uitgeschakeld groter dan bij de Rhabditidae.

De soort is wel in staat bij voldoende voedselaanbod snel weer aan een nieuwe opbouw van de populatie te beginnen zodra de predatiedruk maar even afneemt (week 10, BPNA3 en BPNA6). Een tweede belangrijke faktor daarbij is waarschijnlijk het verschil in het optimale milieu, dat voor Rhabditis species veel nattere omstandigheden vraagt dan voor Acrobeloides bütschli. Een onvermijdelijke lichte uitdroging van de proefcontainers werkt op die manier in het voordeel van de tweede soort.

Invloed op de stikstofmineralisatie.

De waarneming dat, zo er een invloed is van de mesofauna op de stikstofmineralisatie in grond, deze plaatsgrijpt in een paar weken nadat een organische bron met bacteriën en de mesofauna in contact komt, verklaart veel van de diversiteit van claims uit de literatuur. De tijdschaal waarop gemeten wordt impliceert de aard of de richting van de waarnemingen. Zo blijkt uit de hier verantwoorde experimenten dat het toevoegen van een nematofage roofmijt drie of zes weken na het samenbrengen van lucernemeel, mikroflora en nematoden geen enkele reële invloed op de netto stikstofmineralisatie meer heeft. Dit suggereert dat de hier gebruikte omstandigheden grotere omzettingssnelheden mogelijk maken dan elders is gevonden (Elkins en Whitford ?, Bááth et al 1981).

Alleen een zeer schoksgewijs verlopende ontwikkeling van bij voorbeeld de ammoniakvorming bij serie BPNA6 (figuur 10) wat geweten moet worden aan suksessie na het aanbrengen van een zo rigoreuze verandering als een toppredator is een meetbaar effect. Dit effect werkt echter niet of nauwelijks door in de totale netto mineralisatie.

Daarentegen verschillen de stikstofkurves van alleen mikroflora of mikroflora begraast door nematoden, aanmerkelijk wanneer die effecten vanaf de eerste week af een rol spelen. De netto versnelde mineralisatie gaat gepaard met een en aanmerkelijk hogere ammoniumspiegel. De oorzaak hiervoor moet gezocht worden in de richting van een versterkte doorwoeling van het substraat en daarmee een betere verdeling van bacteriepopulaties over het beschikbare

organische materiaal, en een algehele stimulatie van de mikroflora. Een stimulatie die ook een gevolg kan zijn van een voortdurend opentten van de faeces en het doorwoelde substraat met darmflora. Dit wordt beschouwd als een belangrijk stimulerend mechanisme van holofage bakteriovoeren (Coleman et al 1984, Ingham en Coleman 1983, Andren en Lagerlof 1983, Bååth et al 1981).

Voor een direkte relatie tussen veel ammonium en een hoge of snelle totale mineralisatie is geen theoretische grond te vinden. Wel is de korrellatie tussen het opbloeien van *Alliphis halleri* en een hoog ammoniumnivo vaker gevonden (Bååth et al 1981, Elliott et al 1984). De volgorde van produkten is, uitgaande van organisch gebonden stikstof: ammonium, nitriet en nitraat. Daarbij is de stap van NH_4 naar NO_2 zuurstofbehoefstig en zal mogelijk door gravers en kruipers gestimuleerd worden. De eerste twee stappen kunnen door een heel skala van organismen uit de mikroflora worden uitgevoerd. De flessehals in het systeem ligt bij de omzetting van nitriet in nitraat, waar maar een paar soorten toe in staat zijn met elk een eigen oecologisch optimum. Hooguit zou menging en daarmee het bij elkaar brengen van organisme en substraat stimulerend kunnen werken. Het is wel aannemelijk dat bij darmpassage van een holofage predator deze gevoelige bacteriën eerder het loodje zullen leggen dan de gemiddelde mikrobe. Gedeeltelijke uitschakeling van de prederende alen door roofmijten zou zo een positief effect kunnen hebben. De waarde daarvan in meetbare gevolgen voor de netto mineralisatie is echter te verwaarlozen (Bååth et al 1981).

De opbouw van extra biomassa in de eerste twee weken vraagt kennelijk meer stikstof, in bij voorkeur nitraatvorm, dan uit de voedselbronnen gewonnen kan worden. Daar ligt dan ook de mogelijke verklaring van het verschijnsel dat de nitraatnivo's dalen naarmate er meer stappen van de voedselketen aanwezig zijn. Dit is ook zeer aannemelijk als de gebruikte stikstofbron in ogenschouw wordt genomen. Lucernemeel heeft een beduidend hogere C/N-verhouding dan de mikrobiële biomassa. In getallen een verhouding van C/N=20 voor lucerne en C/N=8 voor mikrobiële biomassa. Bij volledige omzetting zal dus een stikstofimmobilisatie ontstaan.

Die immobilisatie blijkt ook uit de totaal minerale stikstofnivo's die in de begraasde en gepredeerde series lager zijn dan in de serie met alleen mikroflora. Experimenten die door anderen zijn gedaan met glucose, wat uiteraard nog stikstofbeperkt is, geven aan dat dan zelfs de bakteriepopulatie moet afemen om hoge stikstofmineralisatie te geven. Vrijwel alle stikstof ligt vast in de aanwezige mikrobiële biomassa. Pas wanneer die biomassa door predatie of na afsterven kan worden aangetast komt de stikstof vrij voor mineralisatie. Amoeben als toppredator blijken efficiënter voor de stikstofmineralisatie dan alleen nematoden of een combinatie van beiden (Woods et al 1982, Coleman et al 1984).

Als het begrip 'versnelde mineralisatie' wordt gekwantificeerd in de zin van: bereikt als eerste een totaal mineraal stikstofnivo van 140 of 150 p.p.m. dan is in de hier uitgevoerde proef de uitgebreidste voedselketen, bacteriën, protozoën, nematoden en acariden, de winnaar. De tweede plaats gaat dan naar de serie

zonder roofmijten en de derde plaats is voor een systeem met alleen mikroflora. Dit komt overeen met waarnemingen elders gedaan, onder stikstofbeperkte omstandigheden, waarbij de versnelde mineralisatie tussen de tiende en de vijftiende dag gevonden worden (Coleman et al 1984). Een versnelling tussen de tweede en de zesde week valt daar mooi binnen. Dat in die experimenten de roofmijten deels ontbreken verklaard het verschil van driewintig dagen (Anderson et al 1981, Elliott et al 1980). Een belangrijk verschil met tot dusver verricht onderzoek is dat de versnelling hier gevonden is onder matig stikstofrijke omstandigheden.

Samenvattend zou over de effecten van de fauna op de mikrobiële stikstofmineralisatie gekonkludeerd mogen worden:

- In aanwezigheid van een zo volledig mogelijke voedselketen (wat hier betekend: diverse bakterief"n en protozoef"n, twee soorten alen en een roofmijt) wordt een aanvankelijke stikstofimmobilisatie gevolgd door een versterkte mineralisatie.
- De versnellende werking van de mesofauna op de stikstofmineralisatie bedraagt twee weken voor nematoden en vier weken voor nematoden en acariden.

Berekeningen aan de populaties.

Het werkelijke nut van het toepassen van de logistische vergelijking en de mathematische theorie op de hier gepresenteerde getallen blijft beperkt tot een leuk plaatje, wat ontstaat door de gefitte kurves en enkele indikatieve waarden voor populatiegrootheden als stabiliteit en evenwichtsgrootte. De gebruikte mikrokosmosen zijn te klein en het gebruikte systeem is te beperkt, doordat er geen aanmaak is van nieuwe biomassa, zodat in elk geval de toppredator nooit een voldoende grote en daarmee levensvatbare populatie kan ontwikkelen. Zo gaat de theorie van Maynard Smith hier mank voor de alen omdat maar een klein deel van de populatie aan de reproductie bijdraagt en een groot deel zich door het dauerlarvestadium aan de processen onttrekt. Bovendien schenkt de theorie geen aandacht aan interspecifieke concurrentie.

Dezelfde methode bij de mijten heeft als bezwaar dat het voedsel aanbod niet konstant onbeperkt is zodat een extra mortaliteitsfaktor wordt geïntroduceerd. Verder houdt de theorie geen rekening met een preovipositie periode en de daarmee gekoppelde traagheid waarmee een hoeveelheid gegeten voer in nageslacht wordt omgezet. Ook de mogelijkheid van overlappende generaties past niet in de eenvoudige vorm van dit rekensysteem terwijl er wel vier generaties mijten naast elkaar reproductief kunnen zijn aan het eind van de proefperiode. Als grootste bezwaar geldt waarschijnlijk dat zowel voor de Rhabditiden als voor de Alliphis halleri populaties met de hoge werkelijke generatietijden, er te weinig punten overblijven om een harde berekening op te kunnen baseren.

De logistische vergelijkingen geven ogenschijnlijk bruikbare benaderingen van de populatieontwikkeling bij zowel de mijten als de alen. De realiteitsgehalten zijn ook hier om dezelfde als

bovenstaande redenen op zijn minst als twijfelachtig te omschrijven. Met name de noodzaak om een groot aantal waarnemingen uit te sluiten zodat de continuïteit wordt doorbroken en de ingreep om slechts een deel van de generatietijd in de berekening te betrekken, geeft aan dat het gebruik nogal van het eigenlijke doel is komen af te staan.

Ten slotte.

Terugkijkend naar de in de inleiding uit het onderzoeksthema afgeleide deelvragen kan hier gekonkludeerd worden dat die vrijwel allemaal beantwoord zijn en waar dat niet gelukt is, zoals bij de mikrobiële biomassa bepalingen, zijn daar adequate verklaringen voor te geven. Over de populatieontwikkeling van zowel de alen als de roofmijt zijn een hoop gegevens gegenereerd en ook effecten daarvan op de stikstofmineralisatie zijn aangegeven. Verder kan op grond van de hier gevonden parameters een voortzetting van mesofaunapopulaties-stikstofmineralisatie onderzoek gefundeerd worden.

Met name lijkt onderzoek volgens de hier gehanteerde opzet nuttig met als uitbreiding variaties in temperaturen, meer organische stof nivo's en andere voedselketens waaronder meer mikroflora's bestaande uit bekende soorten. Het samenbrengen van een gekozen voedselketen in de geïsoleerde situatie van een mikrokosmos biedt in dit opzicht nog veel mogelijkheden. Daarmee wordt allerlei komplicerende concurrentie uitgesloten en de mogelijkheid tot het analyseren van elke stap afzonderlijk verzekerd.

Ook zou het aanbeveling verdienen meer systematies, ethologisch, naar het gedrag van *Alliphis halleri* en andere veel voorkomende mijten te kijken. De hier beschreven waarnemingen vragen om meer getalsmatige ondersteuning, maar geven al hoopvolle richtingen aan waarin het denken over het gedrag van deze voor de landbouw interessante mijten zich zou moeten ontwikkelen. Hoewel uiterst kunstmatig blijken petrischalen daarvoor een bruikbare waarnemingssituatie te kunnen scheppen, beter dan het kweekstelsel volgens Murphy en Doncaster 1952. Het daarbij als substraat gebruikte kool-gipsmengsel verhindert gemakkelijke waarneming. Voor zover het bacterievoren of nematofagen betreft is uitbreiding van dit soort studies ongetwijfeld mogelijk naar springstaarten.

Voor het modelmatig inpassen van organismen uit de voedselketens in bodems of indicaties voor het toepassen van predator-prooi-relaties in het beheersen van de gebruikte monokulturen in de landbouw is nog veel van het hier beschreven basale onderzoek noodzakelijk. De vrij unieke combinatie van deskundigheden en disciplines zoals die op het Instituut voor Bodemvruchtbaarheid zijn verzameld biedt daarvoor een uitgelezen positie. Het is zonder meer te hopen dat het de beheerders van fondsen zal behagen de nodige middelen te fournieren om de noodzakelijke menskracht voor dit werk zeker te stellen.

Samenvatting.

Dit doktoraalonderzoek heeft als centraal thema: De populatieontwikkeling van een nematofage roofmijt (*Alliphis halleri* G. en R. Canestrini 1881, *A. siculus* Oudemans 1905) en twee bakterivore nematoden (*Rhabditis* species en *Acrobeloides bütschli*) en de effecten van hun interacties op de stikstofmineralisatie.

De gebruikte grondsoort (Lovinkhoeve, Noordoostpolder) is een lichte, kalkrijke kleigrond. *Alliphis halleri* is een in het voorjaar veel voorkomende mijt. De soort is een snelle kolonisator van alle gronden die ten minste een deel van het jaar begroeid zijn en is dan ook bekend van heel Europa. Er zijn vier ontwikkelingsstadia na het ei: larve, protonymf, deutonymf en adult. Bij elkaar neemt dat 9 tot 11 dagen in beslag. Voor parthenogenese is geen enkele aanwijzing en de prakties altijd gevonden geslachtsverhouding van 1:1 suggereert dat dit niet voor komt.

Er zijn een tweetal proefopzetten bedacht. Beide gaan uit van mikrokosmosen. Een experiment werd in grond uitgevoerd om zo dicht mogelijk bij de natuurlijke omstandigheden van de proefdieren aan te sluiten. In het andere experiment is gebruik gemaakt van petrischalen met agar vanwege de betere zichtbaarheid en het sneller weer beschikbaar zijn van de individuen.

Aan 60 van de 96 containers met 490 g gesteriliseerde en met mikroflora opgeënte grond is vervolgens 5 g grond met daarin ongeveer 9500 alen *Rhabditis* sp. en 5 g grond met daarin bij benadering 640 alen *Acrobeloides bütschli* toegevoegd. Van deze voorraad zijn weer at random 15 potten gekozen waaraan precies 10 individuen, verdeeld over de diverse stadia met het zwaartepunt op adulten, *Alliphis halleri* zijn toegevoegd. Zo'n selectie en toevoeging van mijten is na 3 weken en na 6 weken herhaald. De bedoeling achter deze verschuiving in de tijd was, de prooipopulaties zich te laten ontwikkelen voor de predatie een aanvang neemt. Zo zijn dus 5 situaties gekreëerd: BP (alleen bacteriën en protozoën), BPN (met nematoden er bij), BPNA0 (mijten toegevoegd op tijdstip 0), BPNA3 (mijten toegevoegd na 3 weken) en BPNA6 (mijten toegevoegd na 6 weken).

Elk van deze vijf situaties is, op het moment van inzetten en indien er wijzigingen in de samenstelling verwacht mochten worden, na 1, 2, 3, 6, 8, 10, 12 en 15 weken bekeken. Daarvoor zijn telkens drie potten uit de serie opgeofferd. De helft van de grond is gebruikt voor de extractie van mijten, (een steekproef van 50%, Tullgrenextraktor) 50 g grond is gebruikt voor het opspoelen van nematoden (een steekproef van 10%, Oosterbrinkextraktor) en de rest van de grond is gebruikt voor bepaling van droge stof en stikstof gehalten en N-flushes, waarvoor telkens 80 g nodig was per bepaling. Er is gebruik gemaakt van een klimaatkast met een dag van 14 uur bij een temperatuur van 14 °C en een donkerperiode van 10 uur met een temperatuur van 9 °C. De luchtvochtigheid varieerde daarbij van 90 tot 95%.

In de petrischalen traden grote verschillen op. In de proefperiode van 28 dagen werden 0 tot 21 eieren per mijt gelegd. Opvallend is het geheel ontbreken van nakomelingen tot na veertien dagen. De oorzaak hiervoor moet gezocht worden in een preovipositie periode. Hoewel er maximaal 60 ug alen per dag werd gegeten lag het gemiddelde op 16,6 ug. Dat resulteerde maximaal in 2,8 eieren per dag, gemiddeld in 1,3.

Voor het kwantificeren van het voedselaanbod zijn in totaal 225 individuen van de soort *Rhabditis species* en 72 individuen van de soort *Acrobeloides bütschli* opgemeten. Met behulp van volumetrie zijn respektievelijk de gemiddelde gewichten voor de beide soorten bepaald op 0,084 en 0,091 ug.

De populatieontwikkeling van *Alliphis halleri* vertoont een sigmoïdaal verloop. De serie BPNA0 had maximaal 7,5 mg verse alen ter beschikking en bereikt een maximale omvang van 83 mijten. Voor de serie BPNA3 waren die waarden 11,3 mg en 95 mijten en voor de serie BPNA6 13,2 mg voer en 130 predatoren. De maximale populatiegroei ligt op: 3,3 mijten per dag. Het voedselaanbod van 34 ug alen per mijtendag, representeert het minimaal noodzakelijke, voor het aanhouden van *Alliphis halleri* in grond onder deze omstandigheden.

Wanneer de alen niet als prooi maar als zelfstandige populaties worden beschouwd blijkt dat de *Rhabditis species* een zeer snelle groei doormaakt van 10.000 naar 150.000 individuen in twee weken tijd. Predatie versnelde die groei maar de waarde van het maximum halveerd. Het verloop van de populaties *Acrobeloides bütschli* was iets gematigder. De maximale populatiegrootte leek na tien weken met 50.000 individuen bereikt te zijn. Predatie veroorzaakte ook bij deze soort in de eerste twee weken een lichte reproductieversnelling maar verder had predatie altijd een afnemende populatieomvang tot gevolg.

Er bleek in totaal in 104 dagen ongeveer 35 ppm stikstof gemineraliseerd te zijn. Predatie bleek duidelijk een invloed op de snelheid waarmee nitraat gevormd wordt te hebben evenals op de tijd waarin de maximale hoeveelheid minerale stikstof wordt gevormd. Zo wordt in de serie BPNA0 het maximum ongeveer 4 weken en in de serie BPN ongeveer 2 weken eerder bereikt dan in de serie BP. Bij later gestarte predatie bleken de topkarnivoren geen invloed meer te hebben.

Aangezien *Alliphis halleri*, bij voldoende prooiaanbod, een produktie van 2,8 eieren per dag weet te halen is er geen reden om te veronderstellen dat dit mikrokosmosysteem, petrischaal met agar, enig nadelige invloed op de soort had. Waarnemingen aan larven suggereren dat taktiele perceptie onmiddellijk na het uit het ei komen funktioneert.

Dat adulte vrouwelijke *Alliphis halleri* gemiddeld pas na 10 dagen of 88.3 ug alen eieren leggen, is een nog niet elders vermeld gegeven. In elk geval in een aantal series (zie bijlagen) was voedselgebrek of onvruchtbaarheid door inkompatibiliteit of het

ontbreken van sexen uit gesloten. Daarmee is een obligate preovipositie periode zeer aannemelijk geworden. Deze uitkomst geeft ook een confirmatie van het idee dat *Alliphis halleri* een obligaat amfimikte soort is.

De hier uitgevoerde experimenten zijn in opzet vergelijkbaar met die van Sardar. Maar de door hem gebruikte alen horen in een heel andere grootteklasse en worden door *Alliphis halleri* dan ook niet volledig gegeten maar aangeprikt en leeggezogen. Daarbij worden dagelijkse opnames van 14,8 tot 30,0 ug gemeld. De indruk werd gevestigd dat de voedingswaarde per gram verorberd versgewicht bij volledig naar binnen werken hoger ligt.

De lagere schattingen voor konsumptie in grond ten opzichte van die op agar, hangen ook direkt samen met een afnemende reproductie van de betrokken mijten. Het lijkt aannemelijk dat alleen de populatie uit de serie BPNA0 echt voortdurend een onbeperkt prooiaanbod heeft gehad. Vooropgesteld dat een hoge input van organisch afbreekbaar materiaal gekontinueerd zou kunnen worden lijkt in een kontainer met 500 g grond een stabiele populatie van ongeveer 90 *Alliphis halleri* bij een voedselaanbod van enkele (5 tot 7) grammen nematoden haalbaar.

De populatie *Rhabditiden* was hier opgebouwd uit voornamelijk juvenielen. Daar zat uiteraard een enkel fertiel vrouwtje tussen dat als een geweldige broedmachine fungeerde zolang er voedsel in overvloed was. Soortgelijke waarnemingen zijn door anderen gedaan. Daarbij horen opgaven voor het aandeel van juvenielen in de populatie van 76 tot 99%.

Duidelijk werd dat predatie door een roofmijt bij *Cephalobiden* een veel grotere invloed heeft op de populatie opbouw. De gebruikte soort is wel in staat bij voldoende voedselaanbod snel weer aan een nieuwe opbouw van de populatie te beginnen zodra de predatiedruk maar even afnam (week 10, BPNA3 en BPNA6). Een tweede belangrijke faktor daarbij was waarschijnlijk het verschil in optimaal milieu. (Voor *Rhabditis* species nattere omstandigheden dan voor *Acrobeloides bütschli*.) Een onvermijdelijke lichte uitdroging van de proefcontainers werkte op die manier in het voordeel van de tweede soort.

De waarneming dat zo er een invloed is van mesofauna op de stikstofmineralisatie in grond deze plaatsgrijpt in een paar weken nadat een organische mineralen bron met bacteriën en de mesofauna in contact komt, verklaart veel van de diversiteit van claims uit de literatuur. De tijdschaal waarop gemeten wordt impliceert de aard of de richting van de waarnemingen.

De opbouw van extra biomassa vraagt kennelijk meer stikstof, in bij voorkeur nitraatvorm, dan uit de voedselbronnen gewonnen kan worden. Daar ligt dan ook de mogelijke verklaring van het verschijnsel dat de nitraatnivo's dalen naarmate er meer stappen van de voedselketen aanwezig zijn.

Als het begrip 'versnelde mineralisatie' wordt gekwantificeerd in de zin van: bereikt als eerste een totaal mineraal stikstofnivo van 140 of 150 p.p.m. dan is de uitgebreide voedselketen, bacteriën, protozoën, nematoden en acariden, de winnaar gebleken. De tweede plaats ging naar de serie zonder roofmijten en de derde plaats was voor een systeem met alleen mikroflora. Dit komt overeen met waarnemingen elders gedaan waarbij de versnelde mineralisatie tussen de tiende en de vijfenzestigste dag gevonden werd.

Terugkijkend naar de in de inleiding uit het onderzoeksthema afgeleide deelvragen kan gekonkludeerd worden dat die vrijwel allemaal beantwoord zijn en waar dat niet gelukt is, zoals bij de mikrobiële biomassa bepalingen, zijn daar adequate verklaringen voor gegeven. Voortzetting van onderzoek volgens de hier gehanteerde opzet lijkt met name nuttig met als uitbreiding variaties in temperaturen, meer organische stof nivo's en andere voedselketens. Ook zou het aanbeveling verdienen meer sytematies, ethologisch, naar het gedrag van *Alliphis halleri* en andere veel voorkomende mijten te kijken.

Literatuuropgave.

- Anderson, R.V., D.C.Coleman, C.V.Cole en E.T.Elliott.
Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp. and *Mesodiplogaster theritieri* on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralisation in soil.
Ecology 62(3):549-555, 1981
- Andren, O. en J.Lagerlof.
Soilfauna (Micr., Enchy., Nem.) in Swedish Agricultural Cropping systems. *Acta Agricultura Scandinavica* 33:33-52, 1983
- Brussaard, L..
Afgrenzing van werkterrein en globaal werkplan onderzoek mijten en springstaarten.
Intern discussiestuk IB Haren, 1985
- Brussaard, L..
Vergelijkende analyse van het functioneren van bodemecosystemen bij een vorm van gangbare en geïntegreerde landbouw.
Projectbeschrijving 384, IB Haren, 1984
- Buhlmann, A..
Influence of agricultural practices on the population of *Alliphis halleri* (G. and R. Canestrini 1881).
Acarology IV(2):901-909, 1979
- Bååth, E., U.Lohm, B.Lundgren, T.Rosswal, B.Söderström en B.Sohlenius.
Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment.
Oikos 37:257-264, 1981
- Chattoraj, A.N. en B.S.Bisht.
A report on statistical new method and its application to measure the soil fauna in relation to collembola on volume basis.
Comparative Physiol. Ecology 10(4):269-270, 1985
- Coleman, D.C., R.E.Ingham, J.F.McClellan en J.A.Trofymow.
Soil nutrient transformations in the rhizosphere via animal-microbial interactions.
Anderson, J.M. et al (eds)
Invertebrate-microbial interactions.
Cambridge University Press, 1984
- Elkins, N.Z. en W.G.Whitford.
The role of Microarthropods and Nematodes in Decomposition in a Semi- arid Ecosystem.
?

- Elliott, E.T., D.C.Coleman, R.E.Ingham en J.A.Trofymow.
Carbon and energy flow through microflora and microfauna in the soil
subsystem of terrestrial ecosystems.
Klug, M.J. en C.A.Reddy (eds)
Microbial ecology.
American Society for Microbiology, Washington D.C., 1984
- Elliott, E.T., R.V.Anderson, D.C.Coleman en C.V.Cole.
Habitable pore space and microbial trophic interactions.
Oikos 35:327-335, 1980
- Hunt, H.W., D.C.Coleman en E.R.Ingham.
The detrital food web in a shortgrass prairie.
Biology and Fertility of Soils (in press).
- Imbriani, J.L. en R.Mankau.
Studies on *Lasioseius scapulatus*, a mesostigmatid mite predacious on
nematodes.
Journal of Nematology 15(4):523-528, 1983
- Ingham, R.E. en D.C.Coleman.
Effect of an ectoparasitic nematode on bacterial growth in
gnotobiotic soil
Oikos 41:227-232, 1983
- Karg, K..
Räuberische Milben in Böden.
Die Neue Brehm Bücherei, A.Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt,
1962
- Karg, W. en E.Grosse.
Raubmilben als Anthagonisten von Nematoden.
Nachrichtenblatt für den Pflanzenschutz in der DDR 37:208-212.
- Maynard Smith, J..
Mathematical Ideas in Biology.
Cambridge University Press, New York, 1968
- Murphy, P.W. en C.C.Doncaster.
A culture method for soil meiofauna and its application to the study
of nematode predators.
Nematologica 11:202-214, 1957
- Pearl, R..
The growth of populations.
Quart. Review Biology 2:532-548, 1927
- Romeyn, K., L.A.Bouwman en W.Admiraal.
Ecology and cultivation of the herbivorous brackish-water nematode
Ediologaster paramatus.
Marine ecology 12:145-153, 1983

Sardar, M.M.A..

The abundance and trophic habits of Mesostigmata (Acari) of the soil of grazed grassland.

Unpublished PhD Thesis, University of Nottingham, Vol.1, 391pp., 1980

Santos, P.F. en W.G.Whitford.

The effects of microarthropods on litter decomposition in chihuahuan desert ecosystem.

Ecology 62(3):654-663, 1981

Steinberger, Y., D.W.Freckman, L.W.Parker en W.G.Whitford.

Effect of simulated rainfall and litter quantities on desert soil biota: nematodes and microarthropods.

Pedobiologia 26:267-274, 1984

Usher, M.B. en M.F.B.Bowring.

Laboratory studies of predation by the Antarctic mite *Gamasellus racovitzai* (Acarina, Mesostigmata).

?

Verhoef, H.A. en R.G.M.de Goede.

Effect of collembolan grazing on nitrogen dynamics in a coniferous forest.

Fitter, A.H. (ed).

Ecological interactions in soil.

p.367-377, Blackwell, 1985

Woods, L.E., C.V.Cole, E.T.Elliott, R.V.Anderson en D.C.Coleman.

Nitrogen transformations in soils as affected by bacterial-microfaunal interactions.

Soil Biology and Biochemistry 14:93-98, 1982

Bijlagen.

Petrischalenproef.

Gebruikte symbolen en afkortingen zijn: v: vrouwelijke mijt, m: mannelijke mijt, ?: mijt van onbekend geslacht, j: juveniele mijt, A.hal.: Alliphis halleri, R.spec.: Rhabditis species, A.but.: Acrobeloides bütschli, uur: tijd dat deel van het experiment liep, eieren: door de vrouwelijke mijten gelegde eieren, ug: versgewicht totaal aantal gegeten alen in mikrogrammen. De proef is gedaan in de maand augustus (aug.), elke telling aan het eind van een periode. De reproductie bestaat daardoor uit eieren, larven en nymfen.

tabel 1, serie 1

=====		
1-5 aug.	5-7 aug.	7-14 aug.

v m ? j	v m ? j	v m ? j

2 1 2 0 A.hal.	2 1 2 0 A.hal.	2 1 0 0 A.hal.
2075 R.spec.	470 R.spec.	1840 R.spec.
56 A.but.	30 A.but.	340 A.but.
95 uur	42 uur	147 uur
0 eieren	0 eieren	2 eieren
10,3 ug	5,8 ug	8,0 ug
=====		
14-26 aug.	26-27 aug.	27-29 aug.

v m ? j	v m ? j	v m ? j

2 1 0 7 A.hal.	2 1 0 2 A.hal.	2 2 0 1 A.hal.
5680 R.spec.	496 R.spec.	2180 R.spec.
140 A.but.	72 A.but.	300 A.but.
248 uur	29 uur	46 uur
23 eieren	1 ei	6 eieren
10,8 ug	7,4 ug	20,4 ug
=====		

tabel 1, serie 2

1-5 aug.				5-7 aug.				7-14 aug.			
v	m	?	j	v	m	?	j	v	m	?	j
2	2	1	0	2	2	1	0	2	2	0	3
A.hal.				A.hal.				A.hal.			
1224 R.spec.				290 R.spec.				2590 R.spec.			
80 A.But.				16 A.But.				1120 A.But.			
95 uur				44 uur				174 uur			
0 eieren				0 eieren				0 eieren			
5,9 ug				2,8 ug				7,3 ug			
14-26 aug.				26-27 aug.				27-29 aug.			
v	m	?	j	v	m	?	j	v	m	?	j
2	2	0	3	2	2	0	0	2	2	0	0
A.hal.				A.hal.				A.hal.			
1240 R.spec.				648 R.spec.				5050 R.spec.			
40 A.But.				24 A.But.				690 A.But.			
284 uur				29 uur				46 uur			
0 eieren				1 ei				1 ei			
2,7 ug				11,1 ug				59,0 ug			

tabel 1, serie 3

1-5 aug.				5-7 aug.				7-14 aug.			
v	m	?	j	v	m	?	j	v	m	?	j
2	1	1	0	2	1	0	0	2	1	0	1
A.hal.				A.hal.				A.hal.			
712 R.spec.				390 R.spec.				2510 R.spec.			
8 A.But.				10 A.But.				850 A.But.			
95 uur				44 uur				173 uur			
0 eieren				0 eieren				4 eieren			
3,8 ug				5,8 ug				12,9 ug			
14-26 aug.				26-27 aug. **							
v	m	?	j	v	m	?	j				
2	1	0	2	2	0	0	0				
A.hal.				A.hal.							
1360 R.spec.				296 R.spec.							
10 A.But.				24 A.But.							
285 uur				29 uur							
0 eieren				0 eieren							
3,4 ug				10,5 ug							

** De twee overgebleven mannetjes uit serie 3 zijn op 27 augustus aan serie 6 toegevoegd.

tabel 1, serie 4

1-5 aug.			5-7 aug.			7-14 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
3	1	1 0	3	1	1 0	3	1	0 2
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		1116 R.spec.			460 R.spec.			3220 R.spec.
		50 A.But.			30 A.But.			853 A.But.
		95 uur			43 uur			172 uur
		0 eieren			0 eieren			1 ei
		5,4 ug			4,5 ug			11,6 ug
14-26 aug.			26-27 aug.			27-29 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
3	1	0 9	3	1	0 0	3	1	0 0
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		6840 R.spec.			620 R.spec.			4200 R.spec.
		230 A.But.			105 A.But.			310 A.But.
		285 uur			29 uur			46 uur
		12 eieren			7 eieren			17 eieren
		13,0 ug			9,4 ug			46,8 ug

tabel 1, serie 5

1-5 aug.			5-7 aug.			7-14 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
3	2	0 0	3	2	0 0	3	2	0 0
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		892 R.spec.			450 R.spec.			3960 R.spec.
		32 A.But.			5 A.But.			850 A.But.
		94 uur			44 uur			172 uur
		0 eieren			0 eieren			2 eieren
		5,0 ug			3,9 ug			10,2 ug
14-26 aug.			26-27 aug.			27-29 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
3	2	0 2	3	2	0 0	3	2	0 0
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		1320 R.spec.			456 R.spec.			3070 R.spec.
		100 A.But.			0 A.But.			460 A.But.
		286 uur			29 uur			46 uur
		4 eieren			1 ei			9 eieren
		2,1 ug			6,1 ug			28,9 ug

tabel 1, serie 6

=====		
1-5 aug.	5-7 aug.	7-14 aug.

v m ? j	v m ? j	v m ? j

1 3 0 0 A.hal.	1 3 0 0 A.hal.	1 3 0 0 A.hal.
1568 R.spec.	780 R.spec.	4580 R.spec.
272 A.But.	60 A.But.	1120 A.But.
94 uur	44 uur	172 uur
0 eieren	0 eieren	0 eieren
9,7 ug	9,3 ug	16,7 ug
=====		
14-26 aug.	26-27 aug. **	27-29 aug.

v m ? j	v m ? j	v m ? j

0 3 0 0 A.hal.	0 3 0 0 A.hal.	0 5 0 0 A.hal.
2400 R.spec.	744 R.spec.	2100 R.spec.
100 A.But.	64 A.But.	220 A.But.
286 uur	28 uur	46 uur
1 ei	0 eieren	0 eieren
6,1 ug	18,3 ug	19,2 ug
=====		

** De twee overgebleven mannetjes uit serie 3 zijn op 27 augustus aan serie 6 toegevoegd.

tabel 1, serie 7

=====		
1-5 aug.	5-7 aug.	7-14 aug.

v m ? j	v m ? j	v m ? j

1 3 0 0 A.hal.	1 3 0 0 A.hal.	1 3 0 1 A.hal.
2080 R.spec.	630 R.spec.	4263 R.spec.
200 A.But.	30 A.But.	987 A.But.
93 uur	45 uur	172 uur
0 eieren	0 eieren	0 eieren
12,1 ug	6,4 ug	14,8 ug
=====		
14-26 aug.	26-27 aug.	27-29 aug.

v m ? j	v m ? j	v m ? j

1 3 0 0 A.hal.	1 3 0 0 A.hal.	0 3 0 0 A.hal.
2350 R.spec.	1064 R.spec.	800 R.spec.
90 A.But.	460 A.But.	0 A.But.
287 uur	27 uur	46 uur
0 eieren	0 eieren	0 eieren
4,5 ug	25,7 ug	11,2 ug
=====		

tabel 1, serie 8

1-5 aug.			5-7 aug.			7-14 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
3	1	0 0	3	1	0 0	3	1	0 1
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		1520 R.spec.			590 R.spec.			2827 R.spec.
		140 A.But.			60 A.But.			718 A.But.
		93 uur			44 uur			171 uur
		0 eieren			0 eieren			0 eieren
		9,0 ug			7,6 ug			8,1 ug
14-26 aug. *			26-27 aug.			27-29 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
4	1	0 0	2	3	0 0	2	3	0 0
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		3820 R.spec.			980 R.spec.			2720 R.spec.
		90 A.But.			660 A.But.			160 A.But.
		288 uur			27 uur			46 uur
		0 eieren			2 eieren			10 eieren
		5,7 ug			21,7 ug			24,0 ug

* Op 26 augustus zijn wederzijds twee mijten van de series 8 en 9 omgewisseld om zo mogelijk uit te sluiten dat het ontbreken van een van de twee sexsen de ontwikkeling van nageslacht verhindert.

tabel 1, serie 9

1-5 aug.			5-7 aug.			7-14 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
0	4	1 0	0	4	1 0	0	4	0 0
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		1240 R.spec.			550 R.spec.			4219 R.spec.
		70 A.But.			32 A.But.			1077 A.But.
		92 uur			44 uur			170 uur
		0 eieren			0 eieren			0 eieren
		5,3 ug			5,5 ug			15,2 ug
14-26 aug. *			26-27 aug.			27-29 aug.		
v	m	? j	v	m	? j	v	m	? j
0	4	0 0	1	3	0 0	1	3	0 0
		A.hal.			A.hal.			A.hal.
		2900 R.spec.			904 R.spec.			1260 R.spec.
		25 A.But.			72 A.But.			0 A.But.
		290 uur			27 uur			46 uur
		0 eieren			0 eieren			2 eieren
		5,3 ug			17,2 ug			13,2 ug

tabel 1, serie 10

1-5 aug.				5-7 aug.				7-14 aug.			
v	m	?	j	v	m	?	j	v	m	?	j
3	1	1	0	3	1	0	0	3	1	0	1
A.hal.				A.hal.				A.hal.			
2690 R.spec.				565 R.spec.				1526 R.spec.			
160 A.But.				30 A.But.				718 A.But.			
93 uur				45 uur				170 uur			
0 eieren				0 eieren				1 ei			
13,7 ug				6,9 ug				6,7 ug			
14-26 aug.				26-27 aug.				27-29 aug.			
v	m	?	j	v	m	?	j	v	m	?	j
3	1	29		3	1	0	0	3	1	0	0
A.hal.				A.hal.				A.hal.			
5540 R.spec.				1108 R.spec.				2720 R.spec.			
120 A.But.				170 A.But.				140 A.But.			
290 uur				27 uur				46 uur			
18 eieren				4 eieren				12 eieren			
8,2 ug				22,3 ug				29,8 ug			

Kontainerproef.

tabel 2, serie BP

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH4 p.p.m.	totaal p.p.m.
datum 13 juni, tijdstip week					0	
1					43	98
2					42	101
3					43	103
gem.					65	122
datum 20 juni, tijdstip week 1						
13					45	100
14					42	104
15					44	100
gem.					66	124
datum 26 juni, tijdstip week 2						
22''					40	101
23''					41	101
24''					40	105
gem.					60	122
datum 2 juli, tijdstip week 3						
28					42	116
29					37	115
30					38	114
gem.					59	135
datum 23 juli, tijdstip week 6						
40					7	127
41					2	131
42					2	141
gem.					9	138
datum 6 augustus, tijdstip week 8						
55					0	146
56					1	146
57					0	141
gem.					3	147
datum 20 augustus, tijdstip week 10						
67					0	149
68					0	162
69					0	153
gem.					0	156

tabel 2, serie BP (vervolg)

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH4 p.p.m.	totaal p.p.m.
datum 3 september, tijdstip week 12						
79					1	138
80					1	143
gem.					3	143
datum 24 september, tijdstip week 15						
91					1	151
92					1	147
gem.					3	151

tabel 2, serie BPN

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH4 p.p.m.	totaal p.p.m.
datum 13 juni, tijdstip week					0	
4					(140)	(193)
5					(71)	(110)
6					47	85
gem.		14.000	1.900	1.089	65	122
datum 20 juni, tijdstip week 1						
10		21.000	2.000		49	86
11		6.000	1.800		49	84
12		15.000	2.000		49	88
gem.		14.000	1.900	1.349	69	107
datum 26 juni, tijdstip week 2						
19		130.000	20.000		53	93
20		110.000	7.000		52	92
21		220.000	19.000		58	94
gem.		150.000	16.000	14.056	76	115

tabel 2, serie BPN (vervolg)

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH ₄ p.p.m.	totaal p.p.m

datum 2 juli, tijdstip week 3						
25		27.000	1.300		66	106
26		80.000	7.500		71	109
27		250.000	30.000		57	101
gem.		120.000	13.000	11.263	88	129

datum 23 juli, tijdstip week 6						
37		130.000	21.000		29	130
38		85.000	17.000		29	133
39		100.000	19.000		34	131
gem.		110.000	19.000	10.969	48	154

datum 6 augustus, tijdstip week 8						
52		85.000	55.000		13	139
53		95.000	37.000		3	153
54		100.000	39.000		4	140
gem.		95.000	44.000	11.984	15	152

datum 20 augustus, tijdstip week 10						
64		24.000	90.000		33	126
65		55.000	20.000		16	125
66		130.000	65.000		1	152
gem.		70.000	55.000	10.885	29	155

datum 3 september, tijdstip week 12						
76		15.000	31.000		25	133
77		14.000	25.000		8	138
78		25.000	37.000		3	140
gem.		18.000	31.000	4.333	22	147

datum 24 september, tijdstip week 15						
88		30.000	41.000		1	156
89		70.000	36.000		1	154
90		10.000	55.000		1	153
gem.		37.000	43.000	7.021	3	156

tabel 2, serie BPNAO

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH4 p.p.m.	totaal p.p.m.
	datum 13 juni, tijdstip week 0					
4	-				140	193
5	-				71	110
6	-				47	85
gem.	10	9500	320	1089	65	122
	datum 20 juni, tijdstip week 1					
7	14	9.500	2.500		49	98
8	50	65.000	5.000		50	85
9	70	8.000	1.300		54	88
gem.	45	28.000	2.900	2.616	71	110
	datum 26 juni, tijdstip week 2					
16	106	75.000	5.500		54	88
17	24	120.000	18.000		60	96
68	22	38.000	4.800		60	90
gem.	51	80.000	9.500	7.585	81	114
	datum 2 juli, tijdstip week 3					
22'	70	42.000	7.000		76	107
23'	100	41.000	4.800		75	112
24'	6	70.000	10.000		74	120
gem.	59	55.000	7.500	5.303	105	143
	datum 23 juli, tijdstip week 6					
31	98	44.000	9.000		44	130
32	68	120.000	11.000		54	121
33	84	60.000	4.300		66	114
gem.	83	75.000	8.000	7.028	77	154
	datum 6 augustus, tijdstip week 8					
43	72	14.000	750		48	126
44	80	60.000	6.500		18	148
45	66	75.000	4.800		14	143
gem.	73	50.000	4.000	4.564	43	155

tabel 2, serie BPNA3

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH4 p.p.m.	totaal p.p.m

datum 2 juli, tijdstip week 3						
25		27.000	1.300		66	106
26		80.000	7.500		71	109
27		250.000	30.000		57	101
gem.	10	120.000	13.000	11.263	88	129

datum 23 juli, tijdstip week 6						
34	98	95.000	4.500		21	119
35	64	11.000	6.000		34	138
36	58	55.000	4.300		19	121
gem.	73	85.000	4.900	7.586	45	146

datum 6 augustus, tijdstip week 8						
46	120	85.000	6.500		4	152
47	100	55.000	6.500		16	133
48	64	70.000	5.000		22	140
gem.	95	70.000	6.000	6.426	25	153

datum 20 augustus, tijdstip week 10						
58	48	70.000	2.300		5	140
59	132	36.000	1.800		0	161
60	90	80.000	1.800		11	155
gem.	90	39.000	1.900	3.449	13	160

datum 3 september, tijdstip week 12						
70	50	28.000	4.000		4	136
71	72	19.000	6.500		1	141
72	102	31.000	1.800		0	156
gem.	75	26.000	4.200	2.566	5	150

datum 24 september, tijdstip week 15						
82	56	13.000	10.000		1	131
83	10	750	3.000		1	130
84	184	11.000	4.300		1	145
gem.	83	40.000	5.500	837	3	137

tabel 2, serie BPNA6

kon- tainer nummer	acariden		nematoden		N-mineraal	
	A.hal. aantal	R.spec. aantal	A.but. aantal	massa ug	NH4 p.p.m.	totaal p.p.m.

datum 23 juli, tijdstip week 6						
37		130.000	21.000		29	130
38		85.000	17.000		29	133
39		110.000	19.000		34	131
gem.	10	110.000	19.000	10.969	53	154

datum 6 augustus , tijdstip week 8						
49	52	160.000	23.000		1	148
50	76	130.000	13.000		2	138
51	128	130.000	14.000		20	138
gem.	85	140.000	16.000	13.216	17	151

datum 20 augustus, tijdstip week 10						
61	10	37.000	7.500		61	103
62	158	20.000	4.000		29	125
63	222	21.000	230		1	179
gem.	130	26.000	2.800	2.439	48	153

datum 3 september, tijdstip week 12						
73	84	24.000	5.500		1	147
74	120	17.000	2.500		17	138
75	104	9.500	2.500		1	147
gem.	103	17.000	3.400	1.737	12	150

datum 24 september, tijdstip week 15						
85	114	23.000	12.000		1	165
86	82	7.000	5.500		1	117
87	78	11.000	6.000		26	141
gem.	91	14.000	7.500	1.859	18	149
