

Vergelijking tussen de
ekologische strategieën
van mijten en springstaarten



(doktoraal skriptie)

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

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

intern begeleider:
Prof Dr W. van Delden
R.U. Groningen, Vakgroep Genetica

Groningen, mei 1987

Inhoudsopgave:

hoofdstuk	paragraaf	bladzijde
Beschrijving groepen.	Systematiek.	3
	Anatomie en ontogenie.	3
	Funktioneel.	4
Populatie biologie.	Populatie ecologie.	6
	Populatiodynamika.	7
	Levensstrategieën.	8
	Cytogenetika.	12
	Populatie genetica.	13
Koëxistentie.	Experimenten.	15
	Theoriën.	16
	Integratie.	17
Verder onderzoek.	Selektie criteria.	18
	Mineralisatie.	18
	Biologische bestrijding.	19
Samenvatting.		22
Literatuur.		23
Bijlagen.		28

Beschrijving groepen.

Systematiek.

De mijten of Acari vormen een orde die samen met de spinnen en de schorpioenen horen tot de klasse van de Arachnida uit de afdeling Arthropoda. Tot de gemeenschappelijke kenmerken behoren: vier poten paren en de monddelen, cheliceren en pedipalpen. Er zijn al zo'n 20.000 soorten mijten beschreven en de verwachting is dat er nog wel een half miljoen te klassificeren zijn. (Villemé e.a. 1978)

De taxonomie van de mijten zelf is nog niet volledig uitgekristalliseerd. De meest gebruikte systemen verschillen in de status van de groepen. Voor de bodembioïologie en de akkerbouw zijn groepen als Metastigmata (Ixodida) waartoe de teken behoren niet interessant. Dit manuscript beperkt zich dan ook zo veel mogelijk tot de groepen: Mesostigmata (Gamasida), Astigmata (Acaridida), Cryptostigmata (Oribatida) en Prostigmata (Actinedida inclusief Tarsonemini). (Jagers op Akkerhuis 1986; bijlage 1)

Springstaarten of Collembola horen ook bij de Arthropoda. Ze horen met Protura, Diplura en Thysanura tot de Apterygota, de subklasse van niet vliegende insekten. (Joosse 1983, Villemé e.a. 1978) In de bodem van grasland en bossen zijn de families: Onychiuridae, Poduridae, Isotomidae, Entomobryidae en Sminthuridae te vinden met ± 50.000 Collembola/m². Te bespreken soorten zullen tot deze groepen beperkt blijven. De taxonomie stoelt op kenmerken als aanwezigheid van haren op de kop en de thorax, de vorm van de monddelen en het aantal stekels op de springvork. (van Straalen e.a. 1985, Beljaars & Jagers op Akkerhuis 1987; bijlage 2)

Anatomie en ontwikkeling.

Mijten zijn herkenbaar aan een ongedeelde idiosoma met vier poten paren. Het voorste paar wordt meestal als tast organen gebruikt en daar voor zijn speciale reuk en tast zintuigen aanwezig zijn. (Villemé e.a. 1978, Brussaard, m.m.)

Tussen ei en ei doorlopen mijten een aantal ontwikkelingsstadia. Dat begint met een larve, dan achtereensvolgens protonimf, deutonimf en tritonimf waarna het adulte stadium volgt. Het tritonimfstadium kan ontbreken. (Sadar 1980) Een van de nimfestadia kan vervangen zijn door of overgaan in een hypopusstadium. Daarbij kan een diapauze optreden en ontstaan aanpassingen voor het overleven van ongunstige omstandigheden. Een ander systeem is gericht op het mogelijk maken van passieve dispersie. Voor deze foresie wordt bij voorbeeld gebruik gemaakt van Scarabaeoidea en Isoptera. Tijdens de stadia overgangen treedt vervelling op en is groei mogelijk. Adulten groeien niet meer. (Sabelis 1981) Veel bodemmijten vallen in een formaat van 0,2 tot 2 mm.

De voortplanting begint zodra het adulte stadium is bereikt, met een paring waarbij spermatheca van de vesicula seminalis bij het mannetje in de receptacula seminis bij het vrouwtje worden gebracht. (Overmeer & Harrison 1969, Helle & Overmeer 1973) Bij veel soorten blijft het vrouwtje daarna de rest van haar leven vruchtbaar en zijn hernieuwde paringen niet nodig. (Amano & Chant 1978)

De naam suggereert dat springstaarten aan de furca te herkennen zouden zijn, deze is echter lang niet altijd duidelijk aanwezig. Wel bestaat elk individu uit een kop, thorax en abdomen. Er kunnen ocelli en een paar antennen op de kop zitten. De monddelen bestaan uit: een paar mandibels, twee paar maxillae (waarvan het tweede paar vergroeid is tot labium) en een labrum. Aan de mondorganen is meestal geen duidelijke specialisatie te herkennen. Lokomotie kan door middel van de zes poten plaats vinden. Oppervlakte bewonende soorten kunnen met behulp van de springvork sprongen maken, bij voorbeeld om aan predatie te ontkomen. De antennen worden als tast orgaan gebruikt, als bij andere insecten. (Villemé e.a. 1978, Ernsting 1978)

De ontwikkeling start ook bij springstaarten met een ei. De ontwikkelingsstadia zijn alleen in formaat van elkaar verschillend. Na elke vervelling is weer een stukje groei mogelijk en die groei wordt de hele levenscyclus voort gezet. Daarmee kan grosso modo een lengte van enkele millimeters bereikt worden. De vervelling zelf gaat vaak met een etmaal diapauze gepaard en vindt op een speciaal geselecteerde plek plaats. De individuen zijn daarbij erg gevoelig voor uitdroging en een eenvoudig te verschalken prooi voor predatoren. Na het achtste tot veertiende stadium is voortplanting mogelijk. (Testerink 1981) Generatieve en eetstadia wisselen elkaar dan af. De voortplanting komt tot stand door het afzetten van een spermatofoor door het mannetje en het opnemen daarvan door het vrouwtje. Afhankelijk van de soort gebeurt dit in aan- of afwezigheid van een partner en na lijfelijk contact. In elke generatieve fase moet er opnieuw 'gepaard' worden. (van Straalen 1983, Verhoef 1978, Vegter 1985)

Funktioneel.

Voor de ecologie is het vaak bruikbaar een functionele indeling te maken. Wanneer dat voor de Arthropoda gebeurt blijkt al dat verschillende mijten en springstaarten in een zelfde groep terecht komen, terwijl die groepen dwars door het taxonomische systeem heen lopen. In de bodemecologie wordt wel gebruik gemaakt van een driedeling; in bovengronds, half ondergronds en in de grond. Voor springstaarten valt dan het volgende onderscheid te maken: Het epigeon; waar de dieren eigenschappen zo als kleurpatronen, een grote springvork en lange antennen hebben. Het hemiedafon; met gepigmenteerde dieren met lange poten, en het euedafon; waar de dieren geen pigment en ogen hebben en een gereduceerde springvork bezitten. (van Straalen e.a. 1985) Deze lijn valt zonder meer door te trekken naar de mijten. Dieper in de grond worden minder gepigmenteerde soorten aangetroffen, waarbij de visuele waarneming en de lokomotie organen gereduceerd zijn. (Dyer & Swift 1979, Anderson 1978, Hurlbutt 1968)

Aan deze indeling valt eenvoudig een ecologische rol te koppelen in verband met omzettings processen in de bodem. De organismen uit het epigeon vervullen een rol bij de eerste aantasting van plantaardig materiaal. Die uit het hemiedafon verhogen de schimmel produktie door begrazing en het verspreiden van propagules, en de euedafon bewoners dragen bij aan de mineralisatie door de primaire reductanten aan te tasten, waar door de kringlopen versneld worden. (van Straalen e.a. 1985) Het is de vraag of functies zo strikt tot de groepen beperkt zijn.

Een heel andere funktionele indeling valt er te maken uitgaande van de voedselketens. Zowel mijten als springstaarten zijn te vinden als: fytofaag, coprofaag, bakterivoor, protozoëngrazer, fungivoor, of als nematofaag. Acariden treden daarbij ook nog op als predator van andere Acariden en Collembolen. (Hunt e.a. 1986) Onder de Collembolen zijn een groot aantal omnivoren die eten wat er beschikbaar is. (Testerink 1981) Uiteraard bestaan er nog grote verschillen tussen de prederende soorten over, welk levensstadium van de prooi als voedsel dient. De soorten die samen een trofisch nivo uitmaken worden wel beschouwd als behorende tot een gilde. (Vegter 1985) Onder mijten is een grote veelvormigheid in de bouw van de monddelen. Het is algemeen geaccepteerd een koppeling te zien tussen de vorm van de mond werktuigen en een zekere voedsel specialisatie. (Karg 1962)

Populatie biologie.

Populatie ekologie.

Mijten produceren in een generatie 130 (*Alliphis halleri*) of 500 (*Amblyseius andersoni*) tot 1000 (*Phytoseiulus persimilis*) eieren. Van de laatste soort is het zeker dat die aan een paring genoeg heeft. *Amblyseius* soorten moeten vaker paren. (Sadar 1980, Amano & Chant 1978) Bevruchte, preovipositie vrouwtjes zijn zeer dispersief. (Sabelis 1981)

De mannetjes hebben een etmaal nodig om een vijftal spermatofoeren per spermatheca te produceren. Bij een jong Tetranychidae mannetje zitten er meer dan 3600 spermatozoa in vesicula seminalis, waarvan er per paring zo'n 200 worden overgedragen. (Helle & Overmeer 1973) Naar mate de leeftijd toeneemt daalt de sperma vorming en neemt de lokomotie af. De kans op het onderscheppen en bevruchten van een vrouwtje neemt daardoor af met de leeftijd. (Amano & Chant 1978)

De hoogste eilegsnelheid treedt op in het temperatuur bereik van 17-28°C. Hogere temperaturen drukken de duur van de periode dat een vrouwtje vruchtbaar is. Luchtvochtigheid beneden 65% heeft een zelfde effect. Voor elk vrouwtje blijkt het aantal gelegde eieren per tijdseenheid verder afhankelijk van de al gelegde hoeveelheid. (Sabelis 1981)

De ontwikkelingstijd is sterk gekoppeld aan de hoeveelheid bemachtigd voer. Binnen een soort eten vrouwtjes vaak veel meer vanwege de energie en bouwstoffen vragende oögenese hoewel ze toch gelijk met de mannetjes aan het volgende stadium toe zijn. (Usher e.a. 1979) De tweede belangrijke faktor is de temperatuur. Over het traject van 15° tot 35°C wordt de ontwikkelingstijd van ei tot ei tot een kwart gereduceerd, bij soorten als: *Phytoseiulus persimilis*, *Amblyseius bibens*, *A. potentillae* en *Metaseiulus occidentalis*. Bij de laatste soort en 15°C duurt het eistadium 10 dagen, het larvestadium 4 en elk volgende nimfestadium een dag langer. (Sabelis 1981) De totale tijd van ei tot adult bij *Alliphis halleri* is 9 tot 11 dagen in het zelfde temperatuur bereik. (Sadar 1980, Meijer 1987)

Bij de springstaarten worden per generatieve periode 5 tot 35 eieren gelegd. Het aantal vertoont een stijgende tendens vanaf het derde vruchtbare stadium met een maximum in het achtste. Een geïsoleerd vrouwtje kan dat maximum zelfs naar een vijftigtal verleggen. Na het achtste 'instar' neemt de produktie weer af. (Hale 1965) Soort specifieke metingen zoals aan *Orchesella cincta*, geven acht legfels, in de achter een volgende generatieve perioden, van 1 tot 130 eieren, 24 uur na de opname van een spermatofoor. (Janssen 1986)

Bij het mannelijke geslacht ligt de bijdrage aan de reproductie op 30 tot 300 spermatofoeren per generatieve periode die van 2 tot 6 dagen kan variëren. (*Orchesella cincta*) Wanneer een mannetje een spermatofoor vindt wat ouder is dan zo'n tien uur dan wordt deze op gegeten en vervangen door een verse. (Mertens & Blancquaert 1980)

In het veld zijn de voorjaarspopulaties meestal het grootst. Ze ontstaan uit overwinterende eieren of uit ouders die de winter overleven, dan wel uit combinaties van die mogelijkheden. (Niijima 1975, Vegter 1985) Het systeem wat een soort ontwikkelt

is natuurlijk sterk van het klimaat afhankelijk. Onder de Nederlandse omstandigheden wordt slechts 1 tot 3% van de overwinteraars adult. (van Straalen 1983) In een Japans dennebos duurt de winter twee maanden waarbij de temperatuur tussen de 5° en 10°C blijft. Ook tijdens die winter ligt voortplanting en rekrutering stil.

De ontwikkelingstijd is sterk van het seizoen afhankelijk. Voor *Tomocerus varius*, *Isotoma carpenteri*, *I. sensibilis* en *Sinella dubiosa* duurt de periode van ei tot adult in het voorjaar 3, in de zomer 4 en in de herfst 6 maanden. (Takeda 1979) Euedafische soorten, zoals die voor komen in een Europees beukebos kunnen vaak wel het hele jaar door generatieve perioden door maken. De ontwikkelingstijd wordt dan eerder beïnvloed door het formaat van de uitkomende larve en dus door het formaat van de moeder en de hoeveelheid beschikbaar voedsel. (Petersen 1980) Bij *Orchesella cincta* is aangetoond dat hongerende vrouwtjes kleinere eieren produceren met dit effect, waarbij klein uit het ei gekropen larven een langere ontwikkelingstijd tot volwassenheid hebben. (Testerink 1981, Janssen 1985)

De levensverwachting voor springstaarten is niet hoog. De turnover bedraagt op jaar basis ruwweg het tienvoud van de gemiddelde dichtheid. Voor *Orchesella cincta* bedraagt die bij voorbeeld 13,8 en voor *Tomocerus minor* 8,7. (van Straalen 1983) Een jaar overleven tot de volgende generatie in het overeenkomstige seizoen is waarschijnlijk het maximum. Twee en een halve maand is voor *Orchesella cincta* gewoon. (Janssen 1985)

Populatie dynamika.

Door theoretici zijn een aantal modellen ontwikkeld op het gebied van de populatie dynamiek. Bij mijten en springstaarten is het volgende relatief eenvoudige model redelijk toepasbaar. Volgens dit model is de populatiegroei afhankelijk van zowel de ontwikkelingstijd als de vruchtbaarheid. Waarbij een stijging van de tijdsduur van ei tot ei en een daling van de fekunditeit recht evenredig zijn maar omgekeerd evenredig met de overleving: $k_{t+1} \approx (f/P)^{t+1}$ & $f = e^{-\lambda}$ waarin k_t belang veranderingen in ontwikkelingstijd of vruchtbaarheid, en P_t waarde van P_t (overlevingskans in bepaald stadium). Verder is natuurlijk: $D+P=1$ & $C \approx r+D$ waarbij C_t vruchtbaarheidswaarde en D_t leeftijds specifieke mortaliteit. Een en ander geeft bij r-strategisten, met de theorie van r- en K-selektie vergelijkbare uitkomsten. De uitkomsten bij K-strategievolgers geven ook een relatief hoge reproductie. Dat is bij mikroarthropoden uit een heterogeen milieu in elk geval niet zo vreemd, daar dergelijke organismen toch niet een absolute K-strategie volgen. (Caswell & Hastings 1980)

Op basis van Lotka's vergelijking is een model op gesteld dat effecten van de mate van veranderingen in vruchtbaarheid en ontwikkelingstijd schat. Zo is het effect van verandering in vruchtbaarheid het sterkst als de fekunditeit al extreem is. Veranderingen in de ontwikkelingstijd hebben de meeste invloed als de vruchtbaarheid al groot is. De effecten weer gegeven in populatiegroei (r):

$$\frac{(w-a)r^2}{2R_t} = \frac{1}{t-a} \cdot [e^{r(t-a)} - e^{r \cdot 0}] + \frac{1}{w-t} \cdot [e^{r(w-t)} - e^{r \cdot 0}]$$

Waarin a ; leeftijd van eerste produktie, t ; leeftijd van de piekproduktie, w ; leeftijd laatste produktie, R_0 ; netto vruchtbaarheid, r ; intrinsieke groei snelheid van de populatie. Wanneer in dit model $R_0 > 15$ dan gaat het grootste effect uit van de ontwikkelingstijd op de populatiegroei. Als daarentegen $R_0 < 15$ dan hebben veranderingen in de vruchtbaarheid het grootste effect op de populatiegroei. (MacArthur & Levins 1967)

Nog een andere theorie op het gebied van aantals dynamiek bij populaties gaat uit van de: Unieke Bron Verdeling. Emigratie is daarbij de belangrijkste aantalsstabiliserende faktor. Door de temporele en spatiele heterogeniteit van het milieu is er voor elk individu een plek te vinden waar hij net wel en de rest niet kan overleven of waar hij wel en de rest niet kan komen. Wanneer in het stamgebied voedsel en ruimte konstant maar soms beperkt zijn kan zo de populatie groot worden zonder de populatiedichtheid hinderlijk te laten oplopen. In andere woorden emigratie voorkomt verhongeren. Bij fenomenen als overlappende generaties of fluktuerende aantallen kan dit ook bij relatief lage dichtheden optreden. (Lomnicki 1978, May 1979) Daar ligt dan ook een belangrijke aanwijzing voor de geldigheid van dit mechanisme onder bodemarthropoden, waar beide fenomenen zich geregeld voordoen.

Levensstrategieën.

Sleutelfactoren voor het leven in de bodem zijn: water, temperatuur, het vinden van voedsel en partner en het ontsnappen aan predatoren. (van Straalen e.a. 1985) In de praktijk blijken er koppelingen te bestaan tussen mechanismen ter regulatie van water en temperatuur, tussen water en partner vinden en tussen voedsel en predatie.

Over ontsnapingsmechanismen bij mesofauna is weinig meer bekend dan het gebruik van de springvork door Collembola en het in tijd en plaats gespreide fourageergedrag van Alliphis halleri. (Meijer 1987) Wel is het zo dat volgens sommige auteurs predatoren een belangrijke invloed kunnen hebben op de populatiestabiliteit. In het algemeen wordt verondersteld dat een predator in staat is een soort op zeer lokaal nivo uit te roeien. Samenleven van prooi en predator is dan slechts mogelijk wanneer de prooi zich kan verschuilen, (deels) onsmakelijk is of door spatiele heterogeniteit van het milieu enige bescherming geniet. Het verminderen van interacties stelt de prooipopulatie in staat zich te handhaven. (MacArthur & Pianka 1966, Birch 1970, Murdoch & Oaten 1975)

Wanneer de predator keuze heeft uit een aantal niet even rijk gevulde plekken zal hij voorkeur ontwikkelen voor de rijke bronnen en daar met afnemende snelheid fourageren. Stabilisatie van de prooi aantallen wordt dan bereikt door toename van de transittijd, van plek naar plek en een toename van de behandelstijd per prooieenheid. De relevantie hiervan voor bodemarthropoden is vooralsnog onduidelijk. Algemeen geldend is wel dat diversiteit in morfologie en gedrag bij de prooi samen gaat met een hogere vangsttijd voor de predator. Ook het verschijnsel dat prooikeuze eerder een individuele dan een soortspecifieke is, blijkt voor mesofauna op te gaan. (Murdoch & Oaten 1975, Krebs 1978, Brunsting 1983, de Ruiter 1987)

Hier tegenover staat de visie dat predatie en zelfs overpredatie geen enkele invloed heeft op de populatie omvang.

Hierbij is *Falsomia candida*, een springstaart, als test organisme gebruikt. Slechts de hoeveelheid voer heeft hier invloed op de aantalsontwikkeling en de biomassa. Predatie schept daarbij voor de overblijvers minder concurrentie om ruimte en voedsel, en daarmee voordeel. (Usher e.a. 1971, Usher e.a. 1986)

Dit sluit aan bij het theoretische model volgens welk bronnen alleen lokaal gelimiteerd zijn. De strategie om te overleven tot de reproductieve fase heeft daarbij ongeveer even veel invloed als de vruchtbaarheid. Ouders programmeren een deel van het gedrag van de nakomelingen voor, door de keuze van de eilegplaats. Alleen zo geïnduceerde voedselkeuze verschillen kunnen leiden tot succesvolle migratie. Centraal in een plek met voedsel voorkomende individuen zullen bijdragen aan paringen, terwijl aan de rand levende exemplaren eerder een andere voedselbron tegen komen en migreren. (Taylor & Taylor 1979) In dit verband is het opmerkelijk dat een soort als *Hypoaspis aculeifer* alleen na een uitgebreide hongerperiode van prooi soort ruilt ook al is de huidige prooi in samenstelling of aantal deficiënt. Prooi keuze ligt dus redelijk vast. (Usher e.a. 1979)

Migratie of dispersie kan worden bewerkstelligd door individuen die van hun lokomotie gebruik maken. Daar naast is al genoemd dat mijten foretische levensstadia kunnen ontwikkelen, om mee te liften met grotere dieren. Uiteraard kunnen toeval en antropogene activiteiten ook een bijdrage leveren. Denk daarbij aan grondbewerkingsmachines. (Karg 1964, Sadar 1980) Bij een aantal springstaarten heeft de serosal cuticula rond het ei, de eigenschap harig te worden bij blootstelling aan lucht. Behaarde eieren kunnen makkelijk door de wind getransporteerd worden. Dit wordt wel gezien als aanpassing aan de verspreiding van oppervlakte bewonende soorten. (Hale 1965)

De eerder gegeven functionele indeling is gebaseerd op een aantal gemeenschappelijke strategieën. Zo is pigmentering en visuele waarneming alleen zinvol voor soorten die daglicht kunnen tegenkomen, en zijn grote extremiteiten in de bodem uiterst belemmerend. Voor oppervlakte bewonende soorten kunnen extremiteiten juist wel zinvol zijn. Ook is weerstand tegen temperatuurs- en vochtigheidswisselingen daar een noodzaak. (van Straalen e.a. 1985) Evenzo zijn echte bovengronds levende soorten gebaat bij een sterke pigmentering. Een voorbeeld daarvan is *Anurida maritima*, een donker blauwe coprofaag van de vloedlijn. (Joosse 1983) Een soort die altijd in het licht leeft en sterk gekleurd is. In het verlengde hiervan ligt de reactie op de kwaliteit van het voedsel. Soorten uit het epigeon zoeken naar goede kwaliteit voedsel, terwijl die uit het euedafon minder actief zijn als de voedselkwaliteit te kort schiet. (Petersen 1980)

Op het gebied van de waterregulatie zijn de springstaarten: *Tomocerus minor*, een euedafische soort, en *Orchesella cincta*, een hemiedafische soort, uitvoerig vergeleken. Daarbij bleek de tweede soort een actief proces te bezitten waardoor deze instaat is om de verdamping tot een tiende terug te brengen. Verder bleek dat de grondbewoner bij droogte een significant hogere predatiekans liep dan *O. cincta*. Dit mogelijk mede doordat *O. cincta* droogte perioden overleeft op een lege darm, in relatieve rust. Na een regenbui neemt deze soort dan weer toe in activiteit en aantal. (Testerink 1981, Joosse 1981) Voor een soort als *Tomocerus minor* reguleren droogte perioden de

aantallen. (Verhoef 1978) Tijdens droogte perioden en in de winter stijgt het aandeel van cryoptotektiva in het versgewicht van 6 tot 38 µg/g. (Joosse 1983)

Vocht is met name belangrijk tijdens de vervelling. De tendens van een aantal springstaart soorten om te aggregeren heeft dan ook duidelijk overlevingswaarde. (Usher e.a. 1979) Behalve de periode van vervellen is ook het uit het ei komen een kritisch moment voor de aantals ontwikkeling. (Vegter 1985, Reusink 1975) Mijten uit het epigeon zijn vaak univoltien en leggen alleen in het voorjaar. Dat geldt ook voor de fermentatie- en humuslaag soorten; *Ceratozetes kananaskis*, *C. gracilis* en *Schelerobatus* ssp.. In tegenspraak daarmee zijn litterlaag soorten als; *Eremaeus foveolatus*, *E. sp.* en *Eupterotegaeus rostratus*, die het hele jaar door eieren produceren. (Mitchell 1976, Petersen 1980)

Bij springstaarten vindt na elke tweede vervelling weer een periode van spermatoforen uitwisseling plaats, als inleiding tot de generatieve periode. Ook daar voor heeft samen komen nut. Deze factoren koppeling is terug te vinden in gedrags verschillen tussen oppervlakte en net in de grond voorkomende soorten die aggregeren tijdens de vervellingen. Waarbij nadien beide geslachten nodig zijn om, eventueel met specifieke gedragingen (balts) spermatoforen uit te wisselen. Veel soorten hebben voor die klustering ook nog eens de beschikking over feromonen. Bij de Tetranychidae spelen feromonen ook een rol bij de herkenning van de eigen soort even als contact en het toelaten daarvan door het vrouwtje. Dit gaat zo ver dat zelfs bij keuze er voorkeur blijft voor sib-paring. Een mechanisme wat de soort instaat stelt een volledig aangepast fenotype snel te vermenigvuldigen. (Helle en Overmeer 1973)

Orthokinetische aggregatie maakt grote populaties mogelijk op plaatsen waar gunstige milieu omstandigheden, vochtplekken, schaars zijn. (Verhoef 1978) De regelmaat hiervan is afhankelijk van de meteorologische omstandigheden. Daar tegen over staan soorten dieper uit de grond, die minder aan vochtige plekken gebonden zijn en lukraak spermatoforen afzetten of opnemen. Obligate parthenogenese komt alleen in het euedafon voor. Dit is op te vatten als een mogelijkheid om nageslacht zeker te stellen bij een lage ontmoetingskans. (Petersen 1980, van Straalen 1985)

Een andere belangrijke grootheid in de levensstrategie, is de geslachtsverhouding. Het optimum ligt daar waar elk vrouwtje genoeg mannetjes produceert om haar dochters te bevruchten. De actuele sexratio kan worden opgevat als de som van de soortspecifieke ratio, de milieudeviatie en de mortaliteit- en dispersiedeviatie: $S_{\text{act}} = S + S_{\text{m}} + S_{\text{d}}$. (Dit reduceert de 'soort specifieke ratio' tot een theoretische grootheid) Bij arrhenotokiene mijten zoals *Phytoseiulus persimilis* en *Amblyseius andersoni* is het vrouwtje in staat de sexratio te beïnvloeden. (Amano & Chant 1978) In veldpopulaties kan het aandeel van de vrouwtjes varieëren van 52 tot 97%. Er is slechts een keer een jaarlijkse trend in sexratio gevonden en wel bij *Phytoseius macropilis*. Het aandeel van de vrouwelijke dieren in de populatie bedraagt in de zomer 70 tot 80% terwijl in de herfst dit aandeel terug zakt naar 50%. Gebleken is dat bij deze soort, onder natte en warme omstandigheden het aantal mannetjes toeneemt. Bij de meeste soorten is de geslachtsverhouding aan een van deze twee abiotische omstandigheden gekoppeld. Ook windsnelheid bleek zo'n faktor te kunnen zijn, waarschijnlijk door de combinatie met

regen tijdens 'slecht weer' perioden. Toch ligt voor de meeste soorten de sexratio's vast voor een groot geografisch gebied, en geven meteorologische veranderingen daarop hooguit wat korte termijn effecten. (Dyer & Swift 1979)

Ook niet te verwaarlozen is de invloed van het aantal generaties wat per jaar mogelijk is op het reactie spektrum wat een soort heeft om op zijn milieu te reageren. Via de temperatuur afhankelijkheid van de ontwikkelingstijd is het aantal generaties gekoppeld aan het klimaat. Richting poolcirkel hebben populaties van de zelfde soorten minder generaties per jaar, tot volledig univoltiene levenscykli. Tevens duurt de ontwikkeling tot adult langer in gematigde streken naar mate de ovipositie later in het jaar valt. (Hutson 1981) Acariden als; *Ceratozetes kananaskis*, *C. gracilis*, *Schelerobatus* ssp., *Eremaeus foveolatus*, *E. sp.* en *Eupterotegaeus rostratus*, leven langer dan twee jaar voor de generatieve periode aanbreekt. Een strategie die waarschijnlijk beperkt is tot een relatief stabiele habitat als een diepere bosbodem. (Mitchell 1976, Petersen 1980)

Orchesella cincta en *Tomocerus minor* zijn voorbeelden van springstaarten die relatief kort leven en meerdere levenscykli in het jaar hebben. Met name voor *O. cincta* is een hoge vruchtbaarheid met multivoltiniteit een strategie om zich in een heterogeen milieu te handhaven. Aangetoond is dat: de positie in het bodemprofiel, vochtfluctuaties, temperatuurstijgingen en predatie de selekterende factoren in deze heterogeniteit zijn. (van Straalen 1983) Bij *Tullbergia krausbaueri* en *Isotoma notabilis* is aangetoond dat een korte postembryonale ontwikkeling de kans op het bereiken van de volwassenheid duidelijk vergroot. (Hutson 1981) Een zelfde systeem geldt voor mijten als *Alliphis halleri* die zich op landbouwgrond een niche gevonden hebben. Daarbij moet een populatie snel opgebouwd kunnen worden om van een opbloei van nematoden te kunnen profiteren (Sardar 1980, Meijer 1987)

Een bijzondere verdeling van generaties over het jaar aangepast aan de seizoenen heeft *O. cincta* bereikt door een negatief maternaal effect ten aanzien van het eigewicht. De daar mee samenhangende duur van de ontwikkeling tot adult is kort, voor in het voorjaar uit grote eieren gekomen grote larven, die snel en dus kleine eieren leggen. Daaruit komen kleine larven die een veel langere ontwikkelingstijd voor de boeg hebben en daar dan ook de hele winter aan besteden. (Janssen 1985) Dat een dergelijk systeem zich theoretisch snel in een populatie kan vestigen blijkt uit de selektierespons die afgeleid kan worden uit de erfelijkheid. Een heritabiliteit van 12 tot 26% gaat samen met een negatief maternaal effect: $m=0,133$. (Falconer 1963)

Bij springstaarten is een mechanisme aangetroffen dat in het huidige vervuilde milieu van groot belang voor de overleving van een soort kan zijn. Dat bestaat uit een loodtolerantie die gebaseerd is op uitscheiding via de faeces en opslag in spheriten, onderhuidse cellen die bij de eerst volgende vervelling verwijderd worden. Daar door is een springstaart na vier weken op schoon voer weer loodvrij. Mogelijk geldt een dergelijk mechanisme voor meer metalen. Een zekere mate van verwerfbaarheid voor een populatie van die resistentie is aannemelijk. (Joosse & Verhoef 1983)

Cytogenetika.

Onder de Acaridae worden chromosoomnummers van 2 tot 36 gevonden. De Phytoseiidae zijn altijd haplo-diploid met $2n=6$ zoals bij *Typhlodromus occidentalis* of anders $2n=8$, zoals bij 15 soorten uit de geslachten: *Amblyseius*, *Seiulus*, *Iphiseius*, *Typhlodromus*, *Phytoseiulus*, *Phytoseius* en *Paragigagnatus*. Als uitzonderingen komt thelytokie voor bij *Amblyseius deleoni*, *A. elongatus* en *Clavidromus jackmickleyi*. De Paracytidae hebben een chromosoomnummer van 12 in de diploide vrouwtjes, met *Eugamasus magnus* als uitzondering waar $2n=10$. Bij de Astigmata $2n=14$ en *Criptostigmata* $2n=18$. Bij de Prostigmata varieert het haploide nummer tussen 2, 3, 4 of allerlei polyploiden. (Wysoki & Swirski 1967, Wysoki 1973, Oliver 1977)

De geslachts determinatie is veelal arrhenotokien, XX-X0, maar kan ook vormen aannemen als: XX-XY, $X_1X_1X_2X_2-X_1X_2Y$. Arrhenotokie is cytologisch aangetoond bij: *Phytoseiulus persimilis*, *Amblyseius fallacis* en *Typhlodromus caudiglans*. (Hansell e.a. 1964) Door dat stralings gestoort sperma alleen zonen op leverde waarbij de stralingsschade nog bleek uit de nakomelingen daarvan. Daar naast een resistentie niet paternaal op zonen overerfbaar was, terwijl onbevuchte vrouwtjes nooit leggen, kan er van echte arrhenotokie geen sprake zijn. Het systeem moet een sperma geïnduceerde gynogenetische vorm van reproductie zijn met biparentale zonen. (Helle e.a. 1978)

Verder kunnen thelytokie, met zowel compleet als cyclische parthenogenese, deuterotokie en gynogenese optreden. Geslachtschromosomen worden vooral onder de teken gevonden. (Oliver 1977) Het systeem met haploide mannetjes heeft een duidelijk voordeel, daar genoomwijzigingen onmiddellijk aan de praktijk getoetst worden met een sterke tendens op extinktie van deleties. In formule: $q=3u/s$ bij haploïden tegen $q=43/s$ bij diploïden waarbij q; evenwichtsnivo, u; mutatiefrekwentie en s; selectie. Het effect van dispersie is navenant minder. (Helle & Overmeer 1973)

De afzonderlijke chromosomen zijn vaak niet voorzien van een kinetofoor, hoewel vroegere waarnemingen wel op acrocentrische chromosomen duiden. (Hansell e.a. 1964, Wysoki & Swirski 1967) Ook (Blommers-Schlösser & Blommers 1975) beschrijven variatie in centromeerpositie met meta-, submeta- en acrocentrische chromosomen in acht haplo-diploïde mijten soorten. Het in werkelijkheid holokinetische karakter wordt bewezen door dat ook chromosoomfragmenten over erven. Dit heeft belangrijke konsekwenties voor experimenten zoals met "het inkruisen van steriele hybriden met bestraalde mannetjes" zeker waar de met 2250 rad behandelde individuen een resistentie bezitten tegen een acaricide. (van Zon & Overmeer 1972)

Dit systeem is uit geprobeerd ter bestrijding van de plantparasiet *Tetranychus urticae*. Compleet reproductieve steriliteit bleek niet haalbaar. Drievoudig gemuteerde heterozygoten hadden een sterieliteit van 98%. Twee reciproke translokaties per genoom gaven een mortaliteit van 61,6 tot 99,8 %. Het overgebleven percentage bleek te hoog om de resistentie van de plaagpopulatie geïsoleerd te kunnen houden. Daarbij spelen zowel een hoog rekombinatie percentage als de holokenetische chromosomen een rol. Ook werd de oorzaak voor het falen wel gezocht in de mogelijkheid dat, in de hexavalent als meest complexe meiose structuur, nog wel een aantal gebalanceerde

gameten te verwachten zijn. (van Zon Overmeer 1972, Overmeer & van Zon 1973)

Bij de zelfde mijten soort is men er ook in geslaagd in inteelt lijnen te selekteren op sexratio's. Veel dochters blijkt daar een semidominante eigenschap te zijn. De moeder heeft een zekere controle over de arrhenotokie en er was een zwak fenotypisch matернаal effect aantoonbaar bij genetisch identieke vrouwtjes. Dat zou dan erfelijk moeten zijn via een cytoplasmatisch systeem. Natuurlijke sexratio's vertonen een zekere variabiliteit door genetisch polymorfisme. De hoeveelheid ingebrachte sperma heeft wel een voorspellende waarde en kan door het vrouwtje beïnvloed worden via het formaat van het receptaculum seminis en de diameter van de ducti. (Overmeer & Harrison 1969, Mitchell 1972)

Over de cytogenetika van Collembola konden geen gegevens in de voor handen zijnde literatuur worden aangetroffen.

Populatie genetika.

Zeker voor populaties van bodemarthropoden die zich in een landbouw systeem handhaven is dispersie een belangrijke faktor. Gunstige plekken bestaan daar per definitie maar kort door de grote antropogene heterogeniteit. Dispersie, gedefinieerd als de afstand tussen geboorte en eileg, is van belang voor de geneflow. De relatie tussen dispersie (d) en geneflow (l) is: $l \approx 0,6d$ mits de vruchtbaarheids dag niet veel later valt dan de helft van de levensverwachting. (Endler 1979) Daar mijten hun eileg spreiden en bij voorkeur pas na dispersie beginnen en springstaarten meerdere generatieve perioden kennen, zal geneflow bij deze groepen mogelijk zelfs nog iets hoger liggen.

In veel te onderscheiden populaties treden al snel reproductieve isolatie op. (Helle & Overmeer 1973) Veel mijten populaties zullen ontstaan uit bevruchte preovipositie vrouwtjes. (Sabelis 1981) Daar door krijgen startende populaties het karakter van familiegroepen. In een gunstige habitat zijn met name opportunistische soorten daaraan aangepast door een sterke voorkeur voor sib-paring. (Helle & Overmeer 1973) Dit veroorzaakt in genetisch opzicht kleine neighbourhoods, gedefinieerd als de plek waar beide ouders met de zelfde kans vandaan komen, in optimale milieu's. Terwijl de 'shifting balance theory' juist kleine neighbourhoods in suboptimale habitats voorspelt. (Endler 1979) Voor bodemarthropoden heeft deze theorie kennelijk geen hoge validiteit.

Genoemde sib-paring staat enigszins haaks op de grote variabiliteit die in populaties moet worden gehandhaafd, om in een in ruimte en tijd heterogeen milieu zowel te overleven, voort te planten, als opnieuw aan dispersie toe te komen (Birch 1977) Inteelt geeft al in de F_2 generatie viabiliteitsverlies. Dit kan oplopen tot 40% genetische dood voor populaties in 20 tot 100 generaties. (Helle & Overmeer 1973) Door dit samenspel van twee mechanismen ontstaat een zekere golfbeweging in de hoeveelheid genetische heterogeniteit die in populaties van een soort aanwezig is.

Bij diocie en sexuele voortplanting is genetische variantie en polymorfisme verzekerd. Dominantie in genen werking kan via pleiotropie polymorfisme bevorderen. Genetische variantie is voor de individuele fitness additief. Het algemeen gevonden

ontbreken van additieve genetische variantie moet worden geweten aan het gebruik van inteelt lijnen van laboratoriumpopulaties. In de natuur is variantie voldoende aanwezig. (Rose 1982, Hegmann & Dingle 1982)

Bij al deze mechanismen is het haast verbazing wekkend dat er nog seksuele voortplanting optreedt. Met name bij arrhenotokiene mijten uit een semistabiel bodemmilieu met incidenteel optreden van veel mannetjes zijn alle omstandigheden aanwezig voor gynogenetische voortplanting door hybridogenetische triploïden. Daarbij paren onervaren of laag rangorde mannetjes met triploïde vrouwtjes, waarna sperma geïnduceerde parthenogenese op gang komt. De fitness van de triploïden is vaak hoog waardoor ze tot 84% van de vrouwelijke waard populatie kunnen inemen. Met name het 'gefixeerd niche model', dat zorgt voor het snel vast leggen van de eigenschappen van beide ouders die in een nieuwe niche passen, zou bij bodemmijten van toepassing kunnen zijn. (Vrijenhoek 1979)

Voor bodemarthropoden is het in het algemeen van belang dat de genetische plasticiteit van de populaties groot is. Zeker wanneer de generatietijd korter is dan de tijd waarin milieuveranderingen zich voordoen, heeft de mogelijkheid om een nieuw genotype in te kunnen brengen overlevingswaarde voor de soort. Bij alle mesofauna spelen mutaties en rekombinaties in dit opzicht een rol. Soorten met seksuele voortplanting kunnen met dominantie, kanaliserende selectie, gekoppelde genen, crossing-over en heterosis ook een groot aantal veranderingen aan. Bij opportunistische soorten zal een afwisseling tussen seksuele- en parthenogenetische voortplanting een evenwicht tussen flexibiliteit en stabiliteit bewaren. (Birch 1960) Konkreet kunnen deze processen een rol spelen bij cryoprotectiva in zomer- en wintergeneraties. (Joosse 1983) Ook de aangetroffen loodtolerantie bij springstaarten zal via een dergelijk systeem verworven zijn. (Joosse & Verhoef 1983)

Fluktuaties in heterozygotie kan een duidelijke samenhang vertonen met de seizoenen. Selectie en blootstelling zijn vaak abiotisch, zoals meteorologisch van aard. Zeker bij gekoppelde genen zoals gedrag en pigmentering kan dit tot verschillende selectiecoëfficiënten leiden in de loop van een jaar. (Berry 1979) Bij veel factoren bestaat kovariantie door pleiotropie of genetische koppeling. Daar door kunnen populatie groei versnellende en vertragende effecten optreden door gelijk gerichte of tegen gesteld gekoppelde eigenschappen. (Hegmann & Dingle 1982)

Er is een verband tussen een aan het milieu aan gepaste levenswijze en de erfelijkheid. In een stabiel milieu, zoals het euedafon, zal de mesofauna een hoge heritabiliteit op de daar gunstige eigenschappen bezitten. Vaak zal dit gepaard gaan met: een niet konstante selectie, een genetische kompositie van de populatie die afhangt van zeldzame mutaties, lokale krisissen en kolonisaties en een fenotype wat voldoende instaat is om daar een reactie op te geven die de homeostatie bewaard. (Berry 1979)

In populaties zijn naast aantallen ook de fenotypen en de genotypen van belang. Zo kunnen het voorkomen van oscillaties en extinktie verklaart worden uit genotypen die al dan niet in het voordeel zijn bij veel of weinig soort genoten. (Birch 1960) En wordt de mate van populatie groei beïnvloed door het genotype van de aanwezige individuen. (Hegmann & Dingle 1982)

Koëxistentie.

Experimenten.

Mikroarthropoden die bij monstertechnieken in het veld samen worden aangetroffen zijn daarom nog geen niche delers. In een experimentele opzet kan wel gegarandeerd worden dat gilde genoten ook daadwerkelijk concurreren om de beschikbare bronnen. Hypogastrura denticulata, Onychiurus armatus en Sinella caeca getest in 'de Wit' vervangingsreeksen geven voor springstaarten een dergelijke gildetoets. Daarbij bleek Onychiurus de snelste populatieontwikkeling te hebben bij afwezigheid van concurrentie, dat Hypogastrura het alleen goed deed wanneer de temperatuur konstant op 16°C werd gehouden, en dat Sinella of Hypogastrura bij die temperatuur de concurrentiestrijd won afhankelijk van de initiatie aantallen. De concurrerende eigenschappen berusten op: oöfagie, kannibalisme, hinder van interferentie met de ovipositie, initiaal populatie grootte en milieu omstandigheden zoals de temperatuur. (Longstaff 1975) Met andere woorden; in een natuurlijke niche zijn deze soorten ook niet echt vergelijkbaar. Slechts door scheiding in plaats of tijd zijn deze soorten in het zelfde bodemprofiel aan te treffen.

Een tweede studie aan Collembolen is uitgevoerd in een bodemprofiel met soorten uit de geslachten: Tullbergia, Onychiurus, Falsomia, Isotoma, Brachiostomella, Sminthurides en Friesea. De dominantere van deze soorten hadden een vaste aantalspiek in de loop van het seizoen, gescheiden van de pieken van de koëxistenten. Verder bleek er in de loop van het jaar veelvuldig horizontale en verticale migratie op te treden. Ook zodanig dat de verschillende levensstadia op een andere diepte voor kwamen. De jongere dieren zaten dieper. Daarnaast bestond er verschil in de verdeling over het profiel. Zo zat Onychiurus procampatus uitsluitend in aggregaties van zo'n 25 cm doorsnede. (Milne 1962) Ook hier zijn ogenschijnlijke niche delers spatiëel en temporeel gescheiden.

Het onderzoek aan samen voorkomende springstaarten in de Nederlandse bossen lijkt veel op het voor gaande. In alle onderzochte bossen kwamen 5 tot 7 soorten samen voor. Deze zorgen in het ecosysteem voor verhoging van de afbraak intensiteit en het versnellen van de kringlopen. De evolutie van dat systeem is gestuurd door kolonisatie, koëxistentie en extinktie, wat soorten rijkdom, niche differentiatie en competitieve exclusie oplevert. Zeer interessant is de stelling dat lager in de voedselketen, concurrentie eerder een rol speelt dan predatie. Overtuigend voorbeeld hiervan zijn drie droogte tolerante algeneters: Lepidocyrtus lignorum, Tomocerus flavescens en T. longicornis. Bij al deze soorten is het uit het ei komen het kritische moment en is het eerste kohort elk jaar het grootste. Waarschijnlijk door dat voedselconcurrentie maximale voortplanting verhindert. Alleen na een regenbui bestaat de gelegenheid om in de bomen te fourageren. De populatie omvang wordt bij alle drie, uitsluitend door de beschikbaarheid van algen bepaald. (Vegter 1985)

Een andere test op de mate van samenleven van gildegenoten is uitgevoerd bij twee mijten met een overlappende niche. Hermanniella granulata en Nothrus sylvestris hebben respektievelijk voorkeur voor de strooisel- en de fermentatielaag. Zij vermijden elkaar door mikrohabitat voedselbron selectie. Hier zijn de competitie factoren: eipredatie, verstoring van ovipositie en vervelling en giftige

exudaten. De niche scheiding wordt veroorzaakt door dat een derde van de Nothrus populatie geassocieerd is met faeces van duizendpoten en de grootte van bodemholten een diskriminerende faktor vormen. (Anderson 1978) Ook hier blijken weer oöfagie en verstoring van de eileg wederzijds beïnvloedende factoren. Verder is het duidelijk dat bij een enge definitie ieder zijn eigen niche heeft en een brede definitie geen biologische waarde vertegenwoordigt. Nothrus kan niet in een te kleine bodemruimte komen.

Uitgaande van de hypothese dat oppervlakkig gelijkende soorten vaker samen voorkomen dan opvallend verschillende soorten, zijn de geslachten van Acaridae: Veigaia en Asca vergeleken. Beiden komen voor, van de strooisel- tot de A₁-laag in een gemengd bos. Hier bleken anatomische verschillen al op gescheiden voedsel patronen te wijzen. Er was een duidelijk andere tanding aanwezig op de cheliceren. Wat aangevoerd wordt als een confirmatie van Gause's hypothese; dat twee soorten met de zelfde ekologie niet samen kunnen voorkomen. Of in woorden van Hardin: "Komplete konkurrenten komen niet samen voor." (Hurlbutt 1968) Dat kan ook geïnterpreteerd worden in de zin dat er altijd ofwel spatiële scheiding ofwel temporele scheiding ofwel voedseldifferentiatie in het spel zal zijn.

Theoriën.

Van de theorie dat soorten zo sterk ekologisch identiek kunnen zijn dat ze een zelfde niche bezetten, kan worden afgeleid dat er een limiet moet zijn in het aantal en de gelijkenis tussen dergelijke soorten. Het aantal is daarbij afhankelijk van de niche breedte en het milieu. Onevenredig verdeelde bronnen verlagen die limiet, evenals de produktiviteit van de al aanwezige soorten. Milieu onzekerheden verruimen de limiet. Er bestaat voor elk koëxisterend soortenpaar een waarde 'L' zodanig dat wanneer twee soorten, meer dan L op elkaar lijken een indringer een intermediäre niche moet zien te bereiken. Zijn de twee gevestigden praktisch identiek dan is de enige realistische taktiek om een van de twee zo sterk ekologisch te benaderen dat deze er uit gekonkurreerd wordt. Wanneer de twee soorten meer dan L verschillen maakt een indringer geen kans, omdat tussen die twee niches kennelijk geen levensvatbare omstandigheden voorkomen. (MacArthur & Levins 1967)

Een overzicht van veld bemonsteringen gedurende vele jaren en dwars door allerlei mogelijke systematische groepen en ecosystemen, leidt onafwendbaar tot de konklusie dat: kongenerische soorten vaker dan op grond van het toeval verwacht kan worden samen voorkomen. Daar uit volgt dat kompetitieve exclusie slechts een van de interactie mogelijkheden is en niet de natuurwet waarvoor het sinds Darwin's "Origin of species" gehouden is. De vraag of, genetisch verwant niet altijd samen gaat met ekologisch verwant, dringt zich op. De schaal waarop analyse plaats vindt is van belang. Kompetitieve exclusie komt alleen voor waar twee soorten gebruik maken van een zelfde bron. Binnen een soort, tussen individuen, kan wel konkurrentie optreden. Een methodologisch sluitend bewijs kan verkregen worden door de H₁ hypothese; niche scheiding tegen de H₀ hypothese; willekeurig samen gestelde lokale fauna's, te toetsen. Dat bewijs leidt dan tevens naar de konklusie dat kompetitie geen drijvende kracht achter de evolutie kan zijn. Het is minder: "Survival of the fittest" als wel: het niet overleven van de onaangepaste. Ook het begrip 'zeldzame soort' komt in een ander

licht te staan. Op de meeste plaatsen is elke soort zeldzaam. Een paar soorten maken een groot deel en veel soorten maken maar een paar procenten van die aantallen uit. (den Boer 1980, 1985)

Integratie.

Wordt nu in het licht van de theorievorming terug gekeken naar de experimenten dan blijken een aantal zaken op te vallen: Bij het vergelijken van soorten blijken fysiologische problemen een veel grotere handicap in de proeven te vormen dan op grond van gevestigde koaddaptatie verwacht mocht worden. Soorten die voor een test zijn uitgezocht omdat ze in de zelfde niche zouden voor komen blijken bij verschillende temperaturen te moeten worden gekweekt. (zie Longstaf 1975) Het patroon van de erfelijkheid van de bekeken eigenschappen suggereerd nog al verschillende selektiekrachten. Wat leidt tot de konklusie dat die eigenschappen nooit in een zelfde milieu geëvolueerd kunnen zijn. (Anderson 1978) Taktieken voor koëxistentie worden eerder op een hoger abstraktie nivo dan op soortsnivo gezocht. (Hurlbutt 1968) Hoewel het soorten zijn die concurreren, geslachten of families zijn abstrakties die per defenitie niet kunnen concurreren.

Dit lijkt genoeg redenen om konkurrentie tussen koëxistenten tot een zeldzaam verschijnsel te verklaren. Als een alternatieve verklaring voor het samen voor komen van soorten met een zelfde ekologie kan aan optimalisatie modellen gedacht worden waarbij evolutie langs polygenetische paden gaat. Volgens het principe het genotype erft over maar het fenotype staat aan selektie bloot. (Stearns 1980)

Verder onderzoek.

Selektie criteria.

Uit het voorgaande literatuuroverzicht blijken in elk geval drie duidelijke omissies in het totaal beeld van de vergelijking van ekologische strategieën van de twee arthropodengroepen: Er is tot nog toe geen relevant werk gedaan aan de cytogenetika van springstaarten. Voedsel en prooi voorkeuren zijn in beide groepen maar zeer ten dele bekend. Welke soorten uit beide groepen een vergelijkbare niche bezetten is onvoldoende helder.

Dat leidt tot de konklusie dat er nog veel onderzoek naar allerlei ekologische parameters van algemeen voorkomende soorten gedaan zou moeten worden. Met name op het gebied van voedsel voorkeuren zijn daar voor veel belovende technieken voor handen. Er zijn aanwijzingen dat in elk geval onder de Acaridae, een aantal soorten met een obligate voedselkeuze zitten. De relatie monddelen-prooi is een hoop volle onderzoeksrichting, evenals allozym vergelijkingen tussen habitatgenoten en darminhoud van mogelijke predatoren. Ook kunnen veldbemonsteringen zoals uitgevoerd ter vergelijking van gangbare en geïntergreerde landbouw, veel ontbrekende kennis aanvullen. (jaarplannen Projektgroep Bodemecosystemen)

Om de relevantie van dit werk voor de kennis van de bodembioologie en de bodemvruchtbaarheid te versterken valt het aan te bevelen twee thema's centraal te stellen: Effekten van de mesofauna op de mineralisatie in landbouw systemen. en: Biologische bestrijding van bodem gebonden fytopathogenen. Uit het voorgaande overzicht vallen voor beide richtingen enige suggesties te destilleren.

Mineralisatie.

In een landbouw ecosysteem bestaat de input voor mineralisatie in de bodem uit gewasresten, groenbemesters en dierlijke mest. Van kunstmest mag worden aangenomen dat het in voor de plant bruikbare vorm wordt aangeboden en bodemfauna daar op geen invloed zal uit oefenen.

Voor de mineralisatie van gewasresten en groenbemesters is uiteraard een ruime mikroflora noodzakelijk. Van de mesofauna kan een bijdrage worden verwacht bij processen als toegankelijk maken voor de primaire aantasters en besmetten met propagules daar van. (Andersen 1978, Dyer & Swift 1979, van Straalen e.a. 1985) Daar voor zullen soorten uit het epigeon noodzakelijk zijn. Mogelijk is de mate waarin deze groep voor komt een te kwantificeren faktor in de verschillen tussen gangbare en geïntergreerde landbouw.

Bij het geschikt maken van mest voor de plant zullen soorten uit het hemiedafon en het euedafon een rol spelen. Ook hier zal het eigenlijke omzetten weer van de mikroflora moeten komen. Daarvan mag worden aan genomen dat er voldoende kiemen van aanwezig zijn tegen de tijd dat de mest op het land ligt. Er zijn intussen diverse aanwijzingen dat mesofauna een versnellende invloed op deze omzettingen kan uitoefenen door de, in de primaire konsumenten vast gelegde mineralen weer in de kringloop te brengen. Ook reageren mikroflora's vaak met populatiegroei bij een matige begrazingsdruk. (Vegter 1985, Meijer 1987, Kools in press) Hierbij zullen bakterivoren, fungifagen en nematofagen een

rol spelen. Nadere studie naar op welk moment zo'n versnelling gewenst is in verband met al dan niet aanwezig gewas lijkt wenselijk. De stuurbaarheid van deze complexe processen lijkt voorlopig niet erg groot.

Het is wellicht goed om er in dit verband nadrukkelijk op te wijzen dat het vooral de predatoren van de chemoautotrofe organismen zijn waarop dit onderzoek zich zou moeten richten. De rol van toppredatoren is in het licht van bodemvruchtbaarheid slechts een zeer marginale. Niet alleen is hun rol in numeriek opzicht duidelijk klein, maar ook suggereren de theoriën op het gebied van populatiestrategieën dat de aantallen van de mikrofloragrazers eerder door hoeveelheden voer dan door de predatoren beheerst worden. (Usher e.a. 1971, Usher e.a. 1979) Alleen het werk aan kevers als predatoren van springstaarten geeft een indicatie dat 'tweede orde' predatoren een zekere invloed kunnen hebben op de bodemvruchtbaarheid. (Ernsting 1978, de Ruiter 1987)

Wat een literatuur onderzoek naar ekologische strategieën ook duidelijk maakt is dat, bij het opstellen van modellen van energie-, koolstof- en stikstofkringlopen, er uit gegaan zou moeten worden van de 'gilden' of te wel van de trofische nivo's. Systematische groepen als Acaridae of Collembola zijn zo divers dat ze ten ene male als katechorie voor koputersimulatie onbruikbaar zijn. Ook al omdat de verschillende soorten uit een gilde elk op een ander moment in het seizoen hun aantalspiek hebben. Daarmee kan de invloed van een trofisch nivo uit een voedselketen in de loop van het jaar verrassend verschillen. (Milne 1962, Vegter 1985)

Biologische bestrijding.

De economisch meest belangrijke teelt in Nederland is die van de aardappel. Daar bij treden drie vormen van bodemgekoppelde produktie remming op. De mogelijkheden voor het toepassen van mesofauna bij een of andere vorm van biologische bestrijding van deze problemen lijken nader onderzoek waard. (Brussaard 1986) Geen enkel organisme zal ooit als strategie hebben om zijn prooi uit te roeien omdat daarmee zijn eigen bestaansmogelijkheden zouden zijn uitgeput. Biologische bestrijding zal dus altijd blijven steken in reductie van de plaag. (Murdoch & Oaten 1975, Krebs 1978)

Als eerste kan een nog onvoldoende onderzocht verschijnsel worden genoemd wat optreedt bij het in achtereen volgende jaren verbouwen van aardappels op het zelfde perceel. De dan gevonden opbrengst remming verdwijnt bij sterilisatie van de grond en zal dus van microbiële oorsprong zijn. Het aanbrengen van een *Pseudomonas* infectie schijnt ook soelaas te brengen. Het daar achter liggende mechanisme zou vooral berusten op concurrentie om driewaardige ijzerionen (Fe^{3+}). (Brussaard 1986) Door het manipuleren van bodemarthropoden populaties is het misschien mogelijk om *Pseudomonas* in de competitie te ondersteunen door het bevorderen van een selektieve mikrofaag. (volgens ideeën van Usher e.a. 1971) De gevonden prooivastheid van sommige springstaarten biedt hier perspectieven. (Usher e.a. 1979) Mogelijk kunnen bodemdieren in het algemeen een bijdrage leveren aan het enten van het pootgoed of al in de grond aanwezige plantendelen met *Pseudomonas*. (volgens ideeën van Vegter 1985) Bij keuze van de juiste organismen is dit waarschijnlijk een veel efficiënter en minder menskracht vragend systeem. Helaas is er

nog te weinig over het gedrag en de beïnvloedbaarheid daarvan bekend bij arthropoden om al kandidaatsoorten aan te wijzen. De mogelijkheden van genetische manipulatie zijn bij springstaarten onbekend en bij mijten niet hoopvol. (Overmeer & van Zon 1973)

Een tweede probleem bij de aardappelteelt is het optreden van *Rhizoctonia solani*. Een schimmelziekte die jaren in een perceel akkergrond aanwezig kan blijven. De ontdekking van de hyperparasiet *Verticillium biguttatum* biedt op termijn mogelijk een oplossing, maar is niet zonder meer in het veld toepasbaar. In het onderdrukken van sklerotia op de knollen doet deze schimmel niet onder voor fungiciden. De mycoparasiet is echter onvoldoende instaat om bij een hoge infectiegraad, *Rhizoctonia* in die mate te hinderen dat geen oogstverlies optreedt. Een tweede hindernis is dat de temperatuurtrajekten van gastheer en parasiet elkaar niet volledig dekken. De daar door ontwikkelde groeiachterstand bij de hyperparasiet werkt het onder controle houden van de aardappelinfektie tegen. (Brussaard 1986)

Mogelijk dat ook hier mijten en springstaarten de concurrentie verhoudingen wat kunnen verschuiven ten gunste van de aardappeloogst. De inzet van fungivoren zou hier een dubbele aanpak kunnen betekenen: en enten met propagules van *Verticillium solani* en het toegankelijker maken daar van, voor de gastheer en het nog eens extra aantasten van die *Rhizoctonia* plaag. (Andersen 1978, Dyer & Swift 1979, van Straalen e.a. 1985) Het verdient ook hierbij aanbeveling van meerdere schimmel-etende soorten uit te gaan wegens individuele voorkeuren en soortgebonden mogelijkheden. (Murdoch & Oaten 1975)

Een derde belager in de cyclische teelt van aardappelen is het aardappelcyste aaltje. *Globodera pallida* en *G. rostochiensis* zijn de systematische namen van de oorzaken achter de beruchte aardappelmoehheid. Juist het optreden van twee soorten maakt het induceren van resistentie, in welke vorm dan ook, zo ingewikkeld. De nu gevolgde techniek van chemische bodemontsmetting stuit op grote milieukundige bezwaren. Aangenomen mag worden dat jonge alen in de cyste, opgezwollen en afgestorven moederlichaam, niet anders dan met behulp van pathogenen zijn te benaderen. (Brussaard 1986)

Mikroarthropoden kunnen wellicht ook hier de rol van transporteur vervullen. Maar een forse bezetting van het trofische nivo van de nematofagen moet toch een aanvulling kunnen leveren in de plaagreduktie. Het kwetsbare moment voor de nematoden is de fase van uitzwermen. Slechts een brede predatorenkollektie van multivoltiene soorten, die tijdens de cystefase op andere aaljes terug vallen kan hier op inspelen. Het verdient aanbeveling eerder een gilde dan een soort hiervoor te selekteren. Immers springstaarten zijn veelal omnifaag waar door ze beter overleven bij het ontbreken van de plaagorganismen. Anderzijds verschillen mijten en springstaarten in gevoeligheid voor milieufactoren, waar door juist een mix van soorten wel eens succesvol zou kunnen zijn. (Milne 1962, Andersen 1978, Dyer & Swift 1979) Daarbij is het zeker niet uitgesloten dat de gewenste soorten al in potentie in akkerbouwgrond aanwezig zijn. Zodat alleen een aantal maatregelen gendeg zou kunnen zijn om profijt van deze aanpak te kunnen hebben.

Al deze richtingen vragen om nader onderzoek. Het Instituut voor bodemvruchtbaarheid in Haren is een van de weinige plaatsen in Nederland waar de expertise op het gebied van zo veel

verschillende diergroepen aanwezig is. De unieke kansen die dit biedt zouden de onderhavige onderzoeksvragen dichter bij een oplossing kunnen brengen.

Samenvatting.

In landbouwekosystemen spelen mijten (Acaridae) en springstaarten (Collembola) ogenschijnlijk een zelfde rol. Deze kriptie probeert enige gegevens aan het licht te brengen hoe twee systematisch zo verschillende diergroepen zo vaak in vergelijkbare niches aangetroffen kunnen worden.

Daartoe worden de systematiek, de anatomie, de ontwikkeling en enkele functionele indelingen besproken. Verder worden de populatieontwikkelingen behandeld, waarbij theoriën als unieke bron verdeling en modelmatige benaderingen aan de orde komen. Ook wordt aandacht besteed aan de reactie mechanismen op abiotische factoren en problemen als voedselvergaring en predatie. Met name in de levensstrategiën blijken enkele relevante verschillen te zitten. Zo staan: afwisselend vruchtbare- en fourageerperioden bij springstaarten tegen over door lopende eileg na het bereiken van volwassenheid bij mijten. Daarbij is eileg gekoppeld aan herhaalde (springstaarten) of eenmalige bevruchtingen (mijten), gepaard gaande met het afzetten en opnemen van een spermatofoor zoals dat bij veel soorten springstaarten gaat of een ontmoeting van de beide seksen zoals dat bij mijten het geval is.

Fourageer optimalisatie modellen worden op hun toepasbaarheid bij mikroarthropoden bekeken en verschillen in migratie mechanismen besproken; anemochorie als ei (Collembola) of foresie door hypopuslarven (Acaridae). Ook de oorzaken en de effecten van de sexratio komen aan bod. Wat bekend is over chromosoomaantallen en sexdeterminatie en het voor komen van parthenogenese wordt besproken.

Over de effecten van bij arthropoden veel voor komende familiegroepen op de populatie genetica worden met name de mechanismen voor het bewaren van voldoende genetische variatie besproken. Een onmisbare eigenschap in een heterogeen milieu, terwijl temporele homogeniteit sib-paring bevoordeeld.

Experimenten over koëxistentie worden getoetst aan theoriën over konkurrentie. Wat leidt tot de konklusie dat kompetitieve eksklusie slechts een uit vele mechanismen voor het reguleren van het samen voor komen van soorten is.

De mogelijkheden voor verder onderzoek zijn uit te splitsen in drie richtingen. Het verzamelen van algemene biologische gegevens over mikroarthropoden is daar breedste van. Een instituut als het IB zou zich kunnen richten op de effecten van totale trofische nivo's op de bodemvruchtbaarheid en op de mogelijkheden voor het inzetten van hele gilden bij een vorm van milieuvriendelijkere plaag bestrijding. De ingangen hiervoor bij de teelt van aardappellen krijgen speciale aandacht. Voor een aantal van deze opties is dit werk al in een uitvoerende fase.

Literatuur.

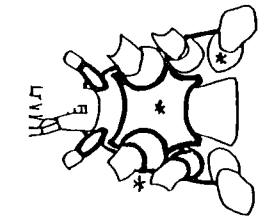
- Amano H. & D.A.Chant (1978)
Some factors affecting reproduction and sex ratios in two species of predatory mites, *Phytoseiulus persimilis* and *Amblyseius andersoni*. *Can. J. Zool.* 56;1593-1607
- Anderson J.M. (1978)
Competition between two unrelated species of soil cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. *J. Anim. Ecol.* 47;878-803
- Bakker K. (1980)
A place on the planet, some reflections on population ecology. *Neth. J. Zool.* 30(2);151-160
- Berry R.J. (1979)
Genetical factors in animal population dynamics. in; R.M.Anderson, B.D.Turner & L.R.Taylor, Population dynamics., 20th Symp. Br Ecol. Soc., Blackwell Scientific Publications, Oxford, p;53-80
- Birch L.C. (1960)
The genetical factor in population ecology. *Am. Nat.* 94;5-24
- Birch L.C. (1970)
The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. in; Boer P.J.den & G.R.Gradwell (ed), Dynamics of populations. Centre Agric. Publ. & Doc. Wageningen p;109-128
- Birley M. (1977)
The estimation of insect density and instar survivorship functions from census data. *J. Anim. Ecol.* 46;497-510
- Blommers-Schlösser R. & L.Blommers (1975)
Karyotypes of eight species of phytoseiid mites (Acari) from Madagascar. *Genetica* 45;145-148
- Boer P.J.den (1980)
Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Neth. J. Zool.* 302;278-306
- Boer P.J.den (1986)
The present status of the competitive exclusion principle. *Tree* 1(1);25-28
- Boer P.J.den (1985)
Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypotheses. *Z. f. zool. Syst. un Evol.* 23(4)259-274
- Brussaard L. (1986)
Current perspectives on integrated control of some soilborne diseases and pests of potato in the Netherlands. *Neth. J. Agric. Sc.* 34;263-271
- Brunsting A.M.H. (1983)
Population ecology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. dissertatie VU Amsterdam
- Bund C.F.van de & W.Helle (1960)
Investigations on the *Tetranychus urticae* complex in North West Europe (Acari; Tetranychidae). *Ent. Exp. & Appl.* 3;142-156
- Caswell H. & Hastings A. (1980)
Fecundity, developmental time, and population growth rate; an analytical solution. *Theor. Pop. Biol.* 17;71-79

- Dyer J.G. & F.C.Swift (1979)
Sex ratio in field populations of phytoseiid mites
(Acarina; Phytoseiidae).
Ann. Entomol. Soc. Am. 72;149-145
- Endler J.A. (1979)
Gene flow and life history patterns.
Genetics 93;263-284
- Ernsting G. (1978)
Predation on springtails.
dissertatie VU Amsterdam
- Falconer D.S. (1963)
Maternal effects and selection response. Genetics Today,
Proc. XI Int. Cong. Gen., Den Haag, 3;763-774
- Feldmann A.M. & M.W.Sabelis (1981)
Karyotype displacement in a laboratory population of two
spotted spider mite *Tetranychus urticae* (Koch);
Experiments and computer simulations.
Genetica 55;93-110
- Hale W.G. (1965)
Observations on the breeding biology of *Collembola* (II).
Pedobiologia 5;161-177
- Hansell R.I.C., M.M.Mollison & W.L.Putman (1964)
A cytological demonstration of arrhenotoky in three
mites of the family Phytoseiidae. *Chromosoma* 15;562-567
- Hegmann J.P. & H.Dingle (1982)
Phenotypic and genetic covariance structure in milkweed
bug life history traits.
in; Dingle & J.P.Hegmann, Evolution and genetics of
life histories., Springer Verlag, New York, p.;177-184
- Helle W. & W.P.J.Overmeer (1973)
Variability in Tetranychid mites.
Ann. Rev. Ent. 18;97-120
- Helle W. e.a. (1978)
Genetical evidence for biparental males in haplo-diploid
predator mites. *Genetica* 49;165-171
- Hunt H.W., D.C.Coleman, R.E.Ingham, E.T.Elliott, J.C.Moore,
C.P.P.Reid & C.R.Morley. (1986)
The detrital food web in a short grass prairie.
Biol. Fert. Soil. (in press)
- Hurlbutt H.W. (1968)
Coexistence and anatomical similarity in two genera of
mites. *Syst. Zool.* 17;261-271
- Hutson B.R. (1981)
Age distribution and the annual reproductive cycle of
some *Collembola* colonizing reclaimed land in
Northumberland, England.
Pedobiologia 21;410-416
- Janssen G.M. (1985)
On the genetical ecology of springtails.
dissertatie VU Amsterdam
- Janssen G.M. (1986)
Genetische oecologie van springstaarten.
Vakbl. Biol. 66(11);224-227
- Joesse E.N.G. (1981)
Ecological strategies and population regulation of
Collembola in heterogeneous environments.
Pedobiologia 21;346-356
- Joesse E.N.G. (1983)
New developments in the ecology of Apterygota.
Pedobiologia 25;217-234

- Joosse E.N.G. & S.C.Verhoef (1983)
Lead tolerance in Collembola.
Pedobiologia 25;11-18
- Karg K. (1962)
Räuberische Milben in Böden.
Die Neue Brehm Bücherei, Ziemsen Verlag, Wittenberg
Lutherstadt.
- Krebs J.R. (1978)
Optimal foraging; Decision rules for predators.
in; J.R.Krebs & N.B.Davies (ed), Behavioral ecology,
Blackwell Scientific Publications, Oxford, p;23-63
- Law R. (1979)
Ecological determinants in the evolution of histories.
in; R.M.Anderson, B.D.Turner & L.R.Taylor,
Population dynamics, 20th Symp. Br. Ecol. Soc.,
Blackwell Scientific Publications, Oxford, p;81-103
- Lomnicki A. (1978)
Individual differences between animals and the natural
regulation of their numbers. *J. An. Ecol.* 47;461-475
- Longstaff B.C. (1975)
The dynamics of Collembolan populations; competitive
relationships in an experimental system.
Can. J. Zool. 54;948-962
- MacArthur R.H. & E.R.Pianka (1966)
On optimal use of patchy environment.
Am. Nat. 100;603-609
- MacArthur R.H. & R.Levins (1967)
The limiting similarity, convergence and divergence of
coexisting species. *Am. Nat.* 101;377-385
- May R.M. (1979)
The structure and dynamics of ecological communities.
in; R.M.Anderson, B.D.Turner L.R.Taylor,
Population dynamics, 20th Symp. Br. Ecol. Soc.,
Blackwell Scientific Publications, Oxford, p;385-407
- Meijer R.G. (1987)
Alliphis in wonderland. Effekten van de
populatieontwikkeling van de mesofauna op de
stikstofmineralisatie van de grond.
IB nota 167
- Mertens J. & J.P.Blancquaert (1980)
Population dynamics of *Orchesella cincta* (Collembola) in
experimental conditions. *Pedobiologia* 20;301-308
- Milne S. (1962)
Phenology of a natural population of soil Collembola.
Pedobiologia 2;41-52
- Mitchell R. (1972)
The sex ratio of the spider mite *Tetranychus urticae*.
Ent. Exp. & Appl. 15;299-304
- Mitchell R. (1973)
Growth and population dynamics of a spider mite
(*Tetranychus urticae*, Acari) *Ecology* 54;1349-1355
- Mitchell M.J. (1976)
Population dynamics of oribatid mites (Acari,
Cryptostigmata) in an aspen woodland soil.
Pedobiologia 17;305-319
- Murdoch W.W. (1973)
The functional response of predators.
J. Appl. Ecol. 10;335-342
- Murdoch W.W. & A.Oaten (1975)
Predation and population stability.
Adv. Ecol. Res. 9;1-131

- Niijima K. (1975)
 Seasonal changes in Collembolan populations in a warm temperate forest of Japan II. Population dynamics of the dominant species. *Pedobiologia* 15;40-52
- Oliver J.H. (1977)
 Cytogenetics of mites and ticks.
Ann. Rev. Entomol. 22;407-429
- Overmeer W.P.J. & R.A.Harrison (1969)
 Notes on the control of the sex ratio in populations of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acarina; Tetranychidae). *N.Z. J. Sci.* 12;920-928
- Overmeer W.P.J. & A.Q.van Zon (1973)
 Studies on hybrid sterility of single, double and triple chromosome mutation heterozygotes of *Tetranychus urticae* with respect to genetic control of spider mites.
Ent. Exp. & Appl. 16;389-394
- Petersen H. (1980)
 Population dynamics and metabolic characterization of *Collembola* species in a beech forest ecosystem.
 in; D.L.Dindal (ed), *Proc. 7th Intern. Coll. of Soil Zoology, E.P.A. USA Washington*, p;806-832
- Reusink W.G. (1975)
 Estimating time-varying survival of arthropod life stages from population density. *Ecology* 56;244-247
- Rose M.R. (1982)
 Antagonistic pleiotropy, dominance and genetic variation. *Heridity* 48;63-78
- Ruiter P.C.de (1987)
 Predation by a carabid beetle.
 dissertatie RU Utrecht
- Sabelis M.W. (1981)
 Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators. Part I.
 dissertatie LU Wageningen, Centre Agric. Pub. & Doc.
- Sardar M.M.A. (1980)
 The abundance and trofic habits of Mesostigmata (Acari) of the soil of grazed grassland.
 Unpublished PhD Thesis, University of Nottingham.
- Schoener T.W. (1983)
 Field experiments on interspecific competition.
Am. Nat. 122;240-285
- Snell T.W. (1978)
 Fecundity, developmental time and population growth rate. *Oecologia* 32;119-125
- Stearns C.S. (1977)
 The evolution of life history traits; a critique of the theory and a review of the data.
Ann. Rev. Ecol. & Syst. 8;145-171
- Stearns C.S. (1980)
 A new view of life-history evolution.
Oikos 35;266-281
- Straalen N.M.van (1983)
 Vergelijkende demografie van springstaarten.
 dissertatie VU Amsterdam
- Straalen N.M.van, H.A.Verhoef & E.N.G.Joosse (1985)
 Funktionele classificatie van bodemdieren en de ecologische functie van de bodem.
Vaklbi. Biol. 65(7)131-135

- Takeda H. (1979)
 Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil III. The life cycles and population dynamics of some surface dwelling species.
 Pedobiologia 19;34-47
- Taylor R.A.J. & L.R.Taylor (1979)
 behavioural model for the evolution of spatial dynamics.
 in; R.M.Anderson, B.D.Turner & L.R.Taylor,
 Population dynamics, 20th Symp. Br. Ecol. Soc.,
 Blackwell Scientific Publications, Oxford, p;1-28
- Testerink G.J. (1981)
 An ecological study of the nutritional conditions and energy utilisation in soil arthropods.(Collembola)
 dissertatie VU Amsterdam
- Thomas J.O.M. (1979)
 An energy budget for a woodland population of oribatid mites.
 Pedobiologia 19;346-378
- Usher M.B., B.C.Longstaff & D.R.Southall (1971)
 Studies on populations of *Falsomia candida* (Insecta; Collembola). The productivity of populations in relation to food and exploitation. *Oecologia* 7;68-79
- Usher M.B., P.R.Davis, J.R.W.Harris & B.C.Longstaff (1979)
 A profusion of species? Approaches towards understanding the dynamics of the populations of the micro-arthropods in decomposer communities.
 in; R.M.Anderson, R.B.Turner and L.R.Taylor,
 Population dynamics, 20th Symp. Br. Ecol. Soc.,
 Blackwell Scientific Publications, Oxford, p;359-384
- Usher M.B., R.G.Booth & K.E.Sparkes (1986)
 A review of progress in understanding the organisation of communities of soil arthropods.
 Pedobiologia 23;126-144
- Vegter J.J. (1985)
 Coexistence of forest floor collembola.
 dissertatie VU Amsterdam
- Verhoef H.A. (1978)
 An ecological study on water relations in Collembola.
 dissertatie VU Amsterdam
- Villee C.A., W.F.Walker & R.D.Barnes (1978)
 General Zoology
 Saunders Company, Philadelphia
- Vrijenhoek R.C. (1984)
 Ecological differentiation among clones; the frozen niche variation model.
 in; K.Wöhrmann & V.Loeschke, Population biology and evolution, Springer Verlag, Berlin, p;217-234
- Wysoki M. (1973)
 Further studies on karyotypes and sex determination of phytoseiid mites. (Aarina; Mesostigmata)
 Genetica 44;139-145
- Wysoki M. & E.Swirski (1967)
 Karyotypes and sex determination of ten species of phytoseiid mites (Acarina; Mesostigmata)
 Genetica 39;220-228
- Zon A.O.van & W.P.J.Overmeer (1972)
 Induction of chromosome mutations by x-irradiation in *Tetranychus urticae* (Tetranychidae) with respect to a possible method of genetic control.
 Ent. Exp. & Appl. 15;195-202



Actino-trichida

Opilioacari-formes

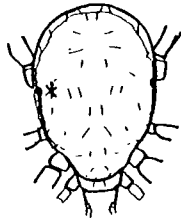


Parasiti-formes

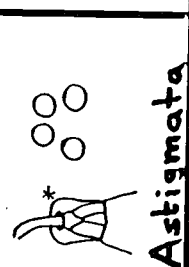
Notostigmata

Holothyrida

Meta-stigmata



Mesostigmata

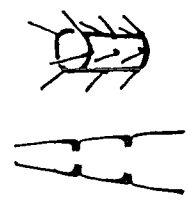


Astigmata



Cryptostigmata

Prostigmata



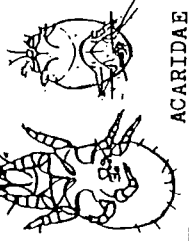
Thrombidi-formes

ZELDZAAM OF ONTBREKEND IN LANDBOUWGROND.

Uripodina



Samasina

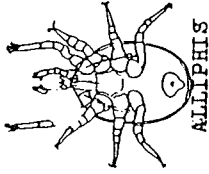
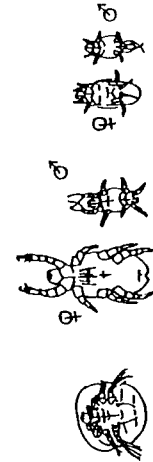


ANOETIDAE

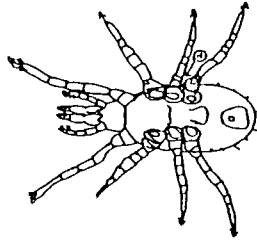
ACARIDAE

TECTOCEPHEUS

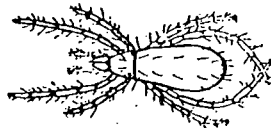
SCUTACARIDAE PYGMEPHORIDAE TARSONEMIDAE HETEROSTIGMATA



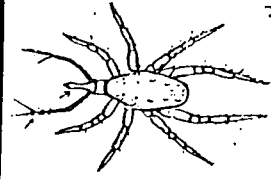
ALLIPHIS



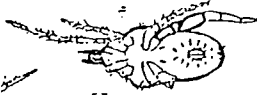
ARCTOSEIUS



RHAGIDIDAE



BDELLIDAE



EUPODIDAE




EUPODINA



NANORCHESTIDAE ENDEOSTIGMATA


Collembola

Langwerpig lichaam



Arthropleona

haren op 1^e segment



Poduromorpha

antenne



pseudocelli



Onychiuridae



Tufts, SL

Entomobryomorpha

1^e segment gereduceerd en zonder haren.



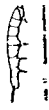
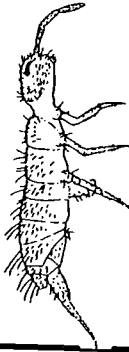
3 4

3 en 4 gelijk (Iso.)

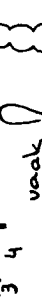


geen schubben

Isotomidae



groot abd. IV



vaak schubben

4-6

Entomobryidae

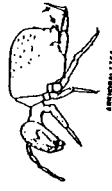


Symphleona

bol lichaam



Sminthuridae



RECULUS REILING

Wormachtig

Onbehaard
korte poten en antennes
bleek
geen ogen
geen springstaart

Insectachtig

behaard
lange poten en antennes
pigment
ogen
springstaart groot.

door: K. Beljaars en
G. Jagers of
Akherhuis.