

## DE MOGELIJKHEID VOOR BIOLOGISCHE EN OEKOLOGISCHE BESTRIJDING VAN DE INSECTENPLAGEN ONZER BOSSCHEN.

(Voordracht voor de Nederl. Boschbouwvereniging, ter  
gelegenheid van de Najaarsvergadering op 4 October 1941  
te Wageningen)

door

Dr. A. D. VOÛTE.

Onder biologische bestrijding verstaat men de bestrijding van een plaag door middel van zijn natuurlijke vijanden. In den regel zal men gebruik maken van een vijand, die uit een andere landstreek — en wel voornamelijk uit het vaderland van het schadelijk insect in kwestie — wordt ingevoerd.

Groot zijn de resultaten, die, vooral in de tropen met deze bestrijdingsmethode zijn geboekt. Wij mogen verwijzen naar den geslaagden invoer van twee lieveheersbeestjes, *Cryptolaemus montrouzieri* en *Novius cardinalis* in Amerika tegen de witte luizen en van een sluipvlieg uit Malakka tegen een klapperrups op de Fidsji-eilanden (22). Ook mag worden vermeld de bestrijding van de witte luis op Java door de sluipwesp, *Encarsia flavoscutellum* (10).

In de boschbouwliteratuur zijn vele gevallen van invoer van parasieten en roofvijanden van schadelijke insecten bekend, resultaten zijn echter nimmer groot geweest.

Een enkele maal is het gelukt door bepaalde cultuurmaatregelen inheemsche parasieten te bevorderen. Dit is het geval geweest bij de bestrijding van de Citrus-mineerrups, *Phyllocnistis citrella* Staint, met behulp van de sluipwesp *Agonospis* sp. (31) en van de klapperrups, *Brachartona catoxantha* door de sluipwesp *Degeeria albiceps*. (14)

Eigenlijk is het niet juist van een biologische „bestrijding” te spreken. Immers door het invoeren van den natuurlijke vijand dan wel door het bevorderen van de mogelijkheid van zijn optreden worden voor de schadelijke insecten de bestaansmogelijkheden zoodanig verzwaaard, dat de kans op een gradatie zoo niet wordt uitgesloten, dan toch minder groot gemaakt. De plaag wordt dus in de toekomst voorkomen en behoeft daarom niet meer te worden bestreden.

Wij laten hierbij buiten beschouwing de in Amerika toegepaste massale kweek van bepaalde sluipwespen in hoofzaak de eiparasiet *Trichogramma evanescens* Westw., die

dan elk jaar opnieuw in de aanplanten worden gebracht, waardoor de plagen, veroorzaakt door de suikerrietboorrupt, *Diatraea saccharalis* Fabr., bedwongen kunnen worden. (22) Dit geschiedt met sluipwespen, die niet in staat zijn gedurende het geheele jaar massaal te handhaven. Daar in dit geval het inbrengen van de wespen elk jaar opnieuw moet geschieden, wil men de plaag kunnen bedwingen, hebben we hier dus inderdaad met een bestrijding te doen.

Behalve parasieten en roofvijanden bestaan er nog vele andere factoren, die, evenals deze vijanden, er toe bijdragen, dat de versterking van de populatie van de schadelijke insecten wordt tegengegaan.

De bestrijdingsmethode, die zich niet slechts bepaalt tot de vijanden, maar tot alle factoren, die invloed hebben op de populatiedichtheid, zou ik de „oekologische bestrijding” willen noemen. De biologische bestrijdingsmethode is hiervan dus slechts een onderdeel.

Evenals de biologische is dus ook de oekologische bestrijding er op gericht door een doelmatige aanleg van het bosch een dusdanig milieu te scheppen, dat insectenplagen daarin worden voorkomen. In ons land is op de wenschelijkheid hiervan in 1932 door Oudemans gewezen. (17)

Teneinde zich een denkbeeld te kunnen vormen van de mogelijkheid tot oekologische bestrijding van de insectenplagen is het noodzakelijk een inzicht te hebben in de factoren die de populatiedichtheid beïnvloeden en in de wijze, waarop deze factoren door middel van cultuurmaatregelen kunnen worden gewijzigd. Wij zullen deze factoren dus allereerst dienen te behandelen.

#### ANALYSE DER FACTOREN, DIE INVLOED UITOEFENEN OP DE POPULATIEDICHTHEID DER INSECTEN.

Bij het onderzoek van deze factoren wordt in den regel uitgegaan van twee momenten, waarbij het tweede moment of één generatie, of 1 jaar na het eerste gelegen is. De populatiedichtheid van het te onderzoeken insect wordt op deze beide momenten vergeleken. Bovendien berekent men de dichtheid, die de populatie op het tweede moment zou hebben gehad, wanneer de voortplanting maximaal en de voortijdige sterfte nihil ware geweest en uit het verschil tusschen deze en de werkelijke dichtheid van de populatie wordt de weerstand van de omgeving afgeleid.

Deze weerstand kan worden geplitst in een groot aantal factoren; de maximale voortplantingscapaciteit is voor elke soort constant.

Langs dezen weg komt Zwölfer (36) tot zijn bekend formule:

$$P_x = \frac{P_{1ef}}{m+f} \left(1 - \frac{W_1}{100}\right) \left(1 - \frac{W_2}{100}\right) \left(1 - \frac{W_3}{100}\right) \dots \left(1 - \frac{W_n}{100}\right)$$

waarin  $P_x$  de populatiedichtheid in het tweede moment,  $P_1$  die in het in het eerste moment is;  $e$  vormt de „absolute Zeugungskraft“, die dus specifiek voor de soort is. Neemt men dus, voor den tijdsduur, welke tusschen de beide momenten gelegen is, den tijd, noodig voor de ontwikkeling van één generatie, dan is  $e$  het maximale aantal physiologisch krachtige eieren, dat een wijfje van de betreffende soort theoretisch leggen kan,  $f$  en  $m$  geven de verhouding aan tusschen de aantallen mannetjes en wijfjes,  $w_1, w_1, \dots$  enz. zijn de weerstandsfactoren.

De hierboven genoemde weerstandsfactoren bewerken niet slechts een voortijdige sterfte onder de verschillende ontwikkelingsstadia, waarop zij inwerken, zij kunnen ook tot uiting komen in een verhoogde sterfte onder de latere ontwikkelingsstadia of er toe medewerken, dat de imagines physiologisch verzwakt zijn. Een dergelijke nawerking kon door *Janisch* worden aangetoond bij *Prodenia* in Egypte. (11) Ook de physiologische verzwakking der eieren als gevolg van de slechte conditie van de imagines, zooals deze door *Janisch* bij de bedwantsen en door *Vouïte* (30) bij *Calandra oryzae* is gevonden, wordt door deze  $w$ -factoren veroorzaakt.

*Martini* (15) werkt de formule van *Zwölfer* iets om, hetgeen echter in het principe geen verandering aanbrengt. Overigens ziet hij er het nut niet van, in, de veranderingen in de dichtheid van de populatie op bovengenoemde wijze te beredeneren, maar gaat hij liever uit van de werkelijk waargenomen veranderingen. Daar wij bij het onderstaande betoog de opvatting van *Zwölfer* als uitgangspunt willen nemen, zullen wij op de denkbeelden van *Martini* niet verder ingaan.

#### OVERZICHT DER $W$ -FACTOREN, DIE PASSEN IN DE DOOR *ZWÖLFER* GEGEVEN FORMULE.

Alvorens de waarde der verschillende weerstandsfactoren te bespreken, is het noodig een kort overzicht te geven over de vormen, waaronder zij zich kunnen voordoen.

##### *Het klimaat.*

Onder de  $w$ -factoren neemt het klimaat ongetwijfeld een uiterst belangrijke plaats in. *Bodenheimer* (2) toonde aan, dat in vele gevallen meer dan 90 % van de dieren tijdens hun ontwikkeling te gronde ging als gevolg van ongunstige weersomstandigheden. Hierdoor was *Bodenheimer* geneigd het klimaat vrijwel geheel verantwoordelijk te stellen

voor de dichtheid van een populatie in de natuur. Hij meende, dat de gemiddelde populatiedichtheid tot stand kwam door afwisseling van gunstige en ongunstige jaren; gunstige zouden de populatie dichter, ongunstige minder dicht maken.

Wanneer *Bodenheimers* opvatting juist was, zou een bespreking van de andere *w*-factoren eigenlijk niet meer noodig zijn.

Echter dient men hierbij het volgende in het oog te houden: Wanneer inderdaad de bevolkingsdichtheid alleen door het klimaat zou worden geregeld, zou dit beteekenen dat in den loop der jaren van de nakomelingschap van één wijfje zooveel zouden worden gedood door de weersinvloeden, dat gemiddeld hiervan slechts één vrouwelijk exemplaar per generatie in leven zou zijn. Dit geldt natuurlijk alleen voor dat geval, waarin de populatiedichtheid gelijk gebleven is. Is de populatiedichtheid groter geworden, dan is het aantal vrouwelijke nakomelingen groter, anders kleiner dan 1.

Daar nu de meeste insecten een verspreidingsgebied hebben, dat meerdere klimaatstypen omvat — men denke b.v. aan de dennenlotrups, *Evetria buoliana* Schff, die van Noord Zweden tot Italië voorkomt (3) — zou dit beteekenen, dat deze verschillende klimaatstypen steeds eenzelfde uitwerking op het insect zouden hebben, hetgeen onaannemelijk is. Men moet derhalve concludeeren dat ook andere factoren mede bepalen, in hoeverre een insect in staat is zich in een bepaald gebied te handhaven. Men zie hiervoor ook *Thompson*, (25) die kon aantoonen, dat in verschillende gebieden telkens andere factoren de populatiedichtheid van *Pyrausta nubilalis* Hübn en andere insecten bepalen.

Door *Friederichs* e.a. werd eveneens aangetoond, dat naast het klimaat andere factoren een rol van beteekenis kunnen spelen, in vele gevallen zelfs één, die aanzienlijk belangrijker is, dan die van het klimaat.

Naast het voedsel bepaalt het klimaat of het voor een soort mogelijk is, zich blijvend in een gebied te handhaven. Een tropisch dier kan op den duur niet in een land met een gematigd klimaat leven, daar het in den regel niet tegen den kouden winter bestand is en een dier uit de gematigde zône kan zich maar zelden in de tropen staande houden. Soms is het voor een soort mogelijk zich tijdelijk staande te houden in een klimaatgebied, waarin het niet thuis hoort, de extremen van dit klimaat roeien hem dan weer uit. Dit is b.v. in ons land het geval bij de atalanta, die elk jaar hier binnendringt, zich voortplant en gedurende den winter weer uitsterft.

Ook bestaat de mogelijkheid, dat een soort zich onder uiteindelijk ongunstige omstandigheden aanvankelijk goed voortplant, physiologisch echter verzwakt en ten slotte, vaak na vele generaties uitsterft. Dit verschijnsel werd door *Kühn* en *Henke* (13) waargenomen bij de meelmot (*Ephestia*

kuehniella Staint), door Janisch bij de bedwants en door Voute bij Calandra oryzae L. (30).

In genoemde gevallen konden de dieren zich in een milieu, waarin de temperatuur boven het optimum gelegen was, aanvankelijk snel voortplanten, de nakomelingen werden echter in iedere volgende generatie physiologisch zwakker, totdat de populaties uitstierven.

Niet alleen op de mogelijkheid om zich tijdelijk of blijvend in een bepaald gebied te handhaven, ook op het optreden van een gradatie heeft het klimaat een beslissenden invloed.

Eidmann (6) kon aantoonen, dat het klimaat in hoge mate verantwoordelijk moet worden gesteld voor het optreden van insectenplagen in onze bosschen. Het was opvallend, dat in bepaalde jaren de bosschen in Duitschland door geen enkel insect werden beschadigd, terwijl in andere jaren juist vele insectenplagen tegelijkertijd optraden. Droge jaren waren dan de insectenjaren. In de omgeving van Cheribon (Java) treedt de manggakever (Chryptorrhynchus gravis) alleen in vochtige jaren als plaag op; in droge jaren kan men hem slechts sporadisch aantreffen. (34)

Mag uit het bovenstaande worden geconcludeerd, dat het klimaat inderdaad een zeer belangrijke rol speelt en wellicht meestal een grootere mortaliteit onder de verschillende ontwikkelingsstadia veroorzaakt, dan de meeste andere factoren, verder mag men bij het maken van gevolgtrekkingen niet gaan.

#### *Chemische oorzaken.*

Het is waargenomen, dat de lichaamsvloeistof van bepaalde insecten minder geschikt is voor het in leven houden van enkele soorten van parasieten (Parker en Thompson). In dit geval kan het de chemische hoedanigheid van het milieu zijn, die den dood van de dieren veroorzaakt.

#### *Mechanische oorzaken.*

Wanneer de jonge larve van den manggakever (Chryptorrhynchus gravis F.) het ei verlaat en door de schil van de vrucht naar binnen dringt, en hij heeft hierbij het ongeluk een gomkanaal aan te boren, dan sterft hij, doordat zijn boorgang volloopt met gom. Het % op deze wijze om het leven gekomen larven is afhankelijk van de hoedanigheid, d.w.z. van het aantal gomkanalen per oppervlakte-eenheid van de vrucht. De doodsoorzaak is dus zuiver mechanisch (34).

Dat bij het binnengaan van een nieuw milieu of bij het verplaatsen binnen het milieu dergelijke doodsoorzaken aanwezig zijn, ziet men vaak. Zoo b.v. kunnen bastkevers worden gedood bij het binnendringen in den boom, waarin zij hun eieren willen leggen (Myelophilus piniperda, Dendroctonus micans).

*Op den loer liggende vijanden.*

Deze factoren gelijken in hun uitwerking veel op die der vorige groep. Het verschil bestaat slechts daarin, dat in dit geval de dood wordt veroorzaakt door den vijand en niet door den gom. enz.

Spinnen maken hun webben op verschillende plaatsen in het woongebied van hun prooidieren. Wat in het web komt, wordt gedood en opgegeten.

Hetzelfde geldt voor de mierenleeuwen, die in hun vangkuilen wachten, totdat een prooidier er bij toeval in valt en gedood kan worden.

*Weestandsfactoren, die in de populatie gelegen zijn en afhankelijk zijn van de dichtheid van deze populaties.*

A. Door de onderzoekingen van Pearl (19) is komen vast te staan, dat de populatiedichtheid een weerstandsfactor in zich kan bergen, die toeneemt met toenemende populatiedichtheid. Pearl werkte met *Drosophila*, die hij kweekte in een afgesloten ruimte.

Hij constateerde, dat de populatiedichtheid aanvankelijk snel, daarna langzamer toenam, totdat een bepaalde dichtheid was bereikt, waarbij een verdere groei was uitgesloten. Voedselgebrek kwam als oorzaak van deze groeiremming niet in aanmerking. De populatie groeide volgens een bepaalde kromme, die hier niet verder besproken kan worden: de logistische kromme. Pearl kon ook bij andere dieren en zelfs bij den mensch een dergelijke logistische kromme aantoonen. Zijn waarnemingen werden door vele andere onderzoekers bij verschillende diersoorten bevestigd. Hierbij mag worden opgemerkt, dat het zeer de vraag is, of de gevonden kromme inderdaad een logistische kromme is en niet een andere S-vormige kromme. (Zie Feller 8.)

Ook bij den rijstklander was een dergelijke groeikromme aan te toonen. Het afnemen van den groei werd niet veroorzaakt door voedselgebrek: bij het toenemen van de populatiedichtheid nam de eiproductie af en de mortaliteit der verschillende stadia toe. (29)

B. Sommige diersoorten zijn cannibaal. Dit is b.v. het geval bij den meelkever, *Tribolium*. De groeikromme van dezen kever lijkt veel op die van *Drosophila*. Het verminderen van den groei wordt hier echter door cannibalisme veroorzaakt. (18, 29)

De actieve stadia, larven en imagines, vergrijpen zich aan de poppen, waardoor bij groote dichtheid van de populatie de kans voor een pop om zich tot kever te ontwikkelen, gering is.

*Voedsel.*

Zooals reeds boven is opgemerkt, bepalen klimaat en voedsel

of een soort in een gebied al dan niet kan voorkomen. Ook in ander opzicht echter kan het voedsel van groote beteekenis zijn, zoowel door quantiteit als door qualiteit.

#### A. Quantiteit.

Zoolang er voedsel in overmaat is, zal men van de hoeveelheid weinig jong zijn, dan sterven de dieren massaal en is de plaag ten einde. Dit is waargenomen bij den nonvlinder en bij vele andere insectenplagen.

Is bij een rupsenplaag het voedsel reeds verbruikt, terwijl de rupsen nog jong zijn, dan sterven de dieren massaal en is de plaag ten einde. Dit is waargenomen bij den nonvlinder en bij vele andere insectenplagen.

Ook kan het voorkomen, dat de rupsen reeds ouder zijn, bij het optreden van voedselgebrek. In dat geval is het mogelijk, dat de dieren tot een noodverpoping overgaan. Bovendien kan in een dergelijk geval een zeer aanzienlijke verzwakking van de rupsen optreden, waardoor zij alsmede de poppen vatbaarder worden voor infectieziekten.

#### B. Qualiteit.

Vele insecten zijn polyphaag. De verschillende voedsterplanten zijn voor de betreffende soort niet steeds gelijkwaardig. Op sommige soorten van voedsterplanten kan de ontwikkeling beter verlopen, dan op anderen. De literatuur geeft vele voorbeelden hiervan. (B e s e m e r) (37).

Ook de conditie van een plant kan van invloed zijn op de daarop levende insecten. Zoo kon de Jong (12) aantoonen, dat de theewants, *Helopheltis*, zich slechts op goed-groeiende eiwitrijke theestruiken snel voortplantte, hetgeen op eiwitarme planten niet het geval was.

Andere insecten kunnen zich slechts goed ontwikkelen op verzwakte planten (*Myelophilus* en *Pissodes* op groveden enz.) (28).

#### *Roofvijanden en parasieten.*

##### A. R o o f v i j a n d e n .

Vrijwel elk insect bezit een groot aantal roofvijanden, waardoor een grooter of kleiner aantal van de verschillende ontwikkelingsstadia wordt vernietigd. Deze vijanden behooren tot de vogels, de zoogdieren, tot de insecten of andere geleedpootigen en in mindere mate ook tot andere diergroepen.

De invloed van deze roofvijanden is vaak zeer aanzienlijk. Zoo vond B e s e m e r, (34) dat bijna 100 % der poppen van *Diprion pini* door roofvijanden kan worden gedood. *Pissodes piniphilus* wordt vaak gedecimeerd door spechten (4. 27). Het is waargenomen, dat een spreuwenzwerm een

ende maakte aan een rupsenplaag. Dit was b.v. het geval in 1940 bij Otterlo, waar een groep eiken van kaalvraat door *Tortrix viridana* werd gered doordat plotseling een troep spreuwen op deze boomen neerviel en er eenige dagen bleef.

Men heeft ook roofvijanden gebruikt — en met succes — om plagen blijvend in toom te houden. De reeds genoemde beide lieveheersbeestjes, *Cryptolaemus montrouzieri* en *Novius cardinalis*, die zich met schildluizen voeden, leveren hiervan klassieke voorbeelden.

Hierbij mag nog worden opgemerkt, dat de meeste roofvijanden verorberen, wat zij dooden. De roode boschmier echter doodt, wat hij bereiken kan, ook wanneer het niet mogelijk is, dat de prooi in kwestie als voedsel wordt gebruikt.

#### B. Parasieten.

Wanneer men over biologische bestrijding spreekt, heeft men meestal het oog op parasieten. Inzake de parasieten als weerstandsfactor mag dan ook worden verwezen naar de desbetreffende literatuur (22). Bovendien komen wij op hun werking nader terug.

#### FACTOREN, WAAROP DE FORMULE VAN ZWÖLFER NIET VAN TOEPASSING IS.

Alvorens over te gaan tot het indeelen van de factoren, die de populatie regelen moeten wij trachten ons een oordeel te vormen over de vraag, of de populatiedichtheid inderdaad slechts door voortplantingscapaciteit van de soort en weerstand van de omgeving wordt bepaald. Dit nu is o.i. zeer zeker niet het geval.

In vele gevallen toch zijn de insecten in staat zich te verweren tegen den invloed van de W-factoren. Dit kan geschieden:

#### A. actief

a. door emigratie uit een gebied, waar bepaalde W-factoren de ontwikkeling remmen.

Boven is reeds vermeld, dat de groei van een populatie in een afgesloten ruimte volgens een bepaalde kromme kan geschieden. Bij *Calandra oryzae* wordt de vermindering van den groei veroorzaakt door een grootere mortaliteit onder de verschillende stadia en door een geringere eiproductie van de wijfjes.

Wanneer men de ruimte waarin de kevers zich ontwikkelen, niet afsluit, dan trachten de dieren zich door emigratie aan de nadeelige invloeden van de overbevolking te onttrekken. Hoe grooter de overbevolking, des te intensiever de emigratie van de kevers. Bij populatiedichtheden, waarbij geen mortaliteit en geringe eiproductie als gevolg van overbevolking kan worden waargenomen,



treedt ook geen emigratie op, zoodat de emigratiedrang een reactie is op dezelfde omstandigheden, die ook de beperking van de eiproductie en de verhooging van de mortaliteit veroorzaken. (29)

Ook hebben wij emigratie kunnen waarnemen bij temperaturen, die zoo hoog waren, dat *Calandra* zich niet blijvend kon handhaven.

b. door het opzoeken van gunstige plaatsen.

Dat insecten er voorkeurtemperaturen op na houden, is een algemeen erkend feit, eveneens, dat deze voorkeurtemperaturen niet steeds gelijk zijn voor eenzelfde soort. Het ontwikkelingsstadium, waarin het insect zich bevindt, zijn physiologische toestand, het feit, of hij verzadigd, dan wel onverzadigd is, de luchtvochtigheid, enz. oefenen invloed op het zoeken naar een bepaalde temperatuur.

Mieren brengen hun poppen en larven steeds op die plaats in het nest, waar de temperatuur het gunstigst is voor de ontwikkeling. Er zijn rupsensoorten, die zich overdag, wanneer de temperatuur hoog wordt, uit den boom begeven naar koelere schuilplaatsen, waar zij niet van de te hooge temperatuur te lijden hebben.

Ook de vochtigheid kan een dergelijken invloed op het doen en laten van de dieren uitoefenen. Bodemdieren vluchten bij groote droogte weg in de lagen van den bodem, die vochthoudender zijn, dan de bovenlagen.

Vele dieren zoeken plaatsen met beter voedsel op. Dit werd o.m. waargenomen bij *Calandra oryzae*. De kevers hadden een sterken voorkeur voor „roode rijst”, wanneer zij tusschen roode en witte te kiezen hadden.

Soms ook leggen de wijfjes hun eieren op plaatsen, die voor de ontwikkeling van de larven het gunstigst zijn. Dit kon o.m. duidelijk worden aangetoond bij den manggakever, waar de wijfjes speciaal die manggasoorten, waarin de larven zich goed kunnen ontwikkelen, met eieren beleggen (34).

c. door zijn actief te verdedigen tegen roofvijanden en parasieten.

Dat vele insecten in staat zijn zich actief tegen roofvijanden en parasieten te verdedigen is een algemeen bekend feit. Rupsen trachten vaak den aanval van een parasiet af te weren en kunnen zich heftig en soms met goed succes tegen mieren verdedigen. Ook door het aannemen van een afweerhouding worden vele vijanden afgeschrikt.

#### B. passief

a. Sommige soorten worden doordat zij in symbiose leven met andere dieren tegen hun vijanden verdedigd. Dit is b.v. het geval bij de bladluizen, die met mieren in symbiose leven. Het was op Java een bekend feit, dat een bestrijding van witte luizen met behulp van de uit het buiten-

land ingevoerde *Cryptolaemus montrousieri* niet mogelijk was, wanneer de betreffende soort in symbiose met mieren leefde, daar de kevers in dat geval de luizen niet konden bereiken.

b. een plantenbeschadiger wordt passief door zijn hyperparasieten verdedigd tegen zijn directe vijanden. Hetzelfde geschiedt door de roofvijanden, die zich speciaal ten koste van zijn vijanden voeden.

C. W-factoren, die andere W-factoren tegenwerken.

a. Het komt vaak voor, dat een rups door eenzelfde parasiet vele malen wordt aangestoken, zoodat hij ten slotte zooveel eieren bevat, dat zich meer larven in de rups bevinden, dan zich er van kunnen voeden. In dit geval bestaan er twee mogelijkheden: de parasietenlarven concurreren elkaar, zoo, dat ten slotte slechts één of enkele larven hun gastheer verlaten. Dit is waargenomen door E. R i e t r a, (21) die zelfs kon aantonen, dat de parasietenlarven in hun gastheer elkaar bevochten, zoodat slechts één enkel exemplaar overbleef. Ook C a u d r i (5) nam een dergelijk geval waar, zonder echter gegevens over de directe concurrentie te kunnen verkrijgen. Een tweede mogelijkheid is, dat alle parasieten zich gelijktijdig ontwikkelen, maar óf voortijdig sterven, of wel een noodverpopping aangaan en daardoor verzwakte imagines leveren. Dit laatste is o.m. waargenomen bij *Phyllocnistis citrella* Staint (31) terwijl voor het overige mag worden verwezen naar de betreffende Amerikaansche literatuur (22).

b. In vele gevallen concurreren de parasieten behorende tot verschillende soorten. Wanneer een door een bepaalde parasiet geïnfecteerde rups wordt aangestoken door een andere parasiet, dan beteekent dit vaak den dood voor beiden, soms echter voor één van beiden.

Dit laatste is b.v. het geval, wanneer de rups van *Phyllocnistis citrella* wordt geparasiteerd door *Ageniaspis* en een ectoparasiet (31).

D. W-factoren, die de uitwerking van andere W-factoren te niet doen.

Waarschijnlijk als gevolg van uitwendige omstandigheden zijn de manggakever-populaties in de omgeving van Buitenzorg meestal min of meer verzwakt. Dit is te concluderen o.m. uit het feit, dat er steeds vele kevers zijn, die slechts in staat zijn een betrekkelijk gering aantal eieren te leggen.

De manggakever legt zijn eieren op de half rijpe manggavruchten. De jonge larven ontwikkelen zich in het vruchtvlies, waarin zij zich ook verpoppen. Kort na het naden, nadat zij de verpoppingsruimte hebben verlaten copuleren de kevers. Wanneer dan voldoende half rijpe vruchten

aanwezig zijn, legt de kever in korten tijd een groot aantal eieren en sterft spoedig hierna. Zijn geen geschikte vruchten te vinden, dan blijft het dier lang leven. De sterke kevers, die een groot aantal eieren zouden hebben gelegd, kunnen in zoo'n geval tot twee jaar in leven blijven.

Naarmate de periode, gedurende welke geen vruchten aanwezig zijn, grooter wordt, neemt het aantal eieren, dat elk wijfje legt, af. Hieruit volgt, dat na een lange periode, gedurende welke geen vruchten aanwezig zijn de zwakke dieren sterven, zonder eieren te hebben gelegd en bij de sterke dieren het aantal eieren per wijfje sterk wordt verminderd.

Deze dieren zijn echter door deze periode physiologisch niet verzwakt. Het gevolg hiervan is, dat na een dergelijke periode de populatie in getalsterkte zeer is afgenomen, maar bestaat uit physiologisch hoogwaardige dieren, die zich in den loop van de volgende generaties sneller zullen voortplanten, dan die van de oorspronkelijke populatie (34).

In de natuur is dit verschijnsel inderdaad ook door de veldwaarnemingen bevestigd: toen in West Java na de lange vruchtloze periode van 1929 de populaties sterk waren verzwakt, herstelden zij zich in den loop van de volgende jaren buitengewoon snel, zoo, dat in 1932 de populatiedichtheid grooter was dan normaal.

In dit geval heeft dus de w-factor, die bewerkte, dat de populatiedichtheid van de kevers sterk afnam — de lange vruchtloze periode — er tegelijk toe bijgedragen, dat de physiologische verzwakking van de populatie, door andere, niet nader onderzochte invloeden veroorzaakt, werd teniet gedaan.

Een dergelijk factorencomplex komt ongetwijfeld niet slechts bij den manggakever voor, maar bij alle insecten, die voor het afzetten van hun eieren van een korte vegetatieperiode van hun voedsterplant afhankelijk zijn.

#### E. Het vermogen tot herstel van de inwerking van W-factoren.

In het algemeen moeten wij aan de levende wezens een regeneratievermogen toeschrijven, waardoor de na-deelige invloed van schadelijke factoren kan worden teniet gedaan. Volgens de bekende theorie van J a n i s c h (11) kan een dergelijk regeneratievermogen niet aanwezig zijn. Immers, wanneer er voor temperatuur en luchtvochtigheid één optimum bestaat en elke afwijking van dit optimum een physiologische beschadiging van het organisme teweeg brengt, die weer een vertraging veroorzaakt van de als eenparig vertraagde beweging voorgestelde levenskracht, dan is er geen mogelijkheid tot herstel, daar in dat geval

de bedoelde eenparig-vertraagde beweging, onder bepaalde omstandigheden versneld zou kunnen worden.

Dat bovenbedoelde theorie, juist zou zijn en dat er inderdaad één enkel optimum zou bestaan, lijkt zooals wij vroeger reeds betoogd hebben (30) onwaarschijnlijk. Beter zal het zijn te spreken van een optimale zône voor temperatuur en luchtvochtigheid. Dit is dan een zône, waarbinnen de individuen physiologisch niet beschadigd worden. Waarschijnlijk zal deze zône bovendien nog kunnen veranderen onder invloed van verschillende omstandigheden. Het zou te ver voeren om hierop nader in te gaan.

Zooals reeds is opgemerkt, beschikken de dieren echter wel over het vermogen om zich van beschadigingen te herstellen. Zoo kon b.v. worden waargenomen, dat de meelmot in staat was zich te ontwikkelen bij twee met elkaar afwisselende temperaturen, die elk voor zich een ontwikkeling uitsloten. (33) De invloed van de veel te hooge temperatuur werd dus tijdens een daarop volgend verblijf in de kou weer ten deele teniet gedaan, waardoor de dieren in leven konden blijven.

Het is den kweekers van rupsen bekend, dat, wanneer men deze dieren gekweekt heeft onder verkeerde omstandigheden en een groote sterfte begint op te treden, men de nog in leven zijnde rupsen vaak kan redden, door de omstandigheden gunstiger te maken. De reeds verzwakte rupsen herstellen zich dan vaak in hooge mate van de gevolgen van de ongunstige omstandigheden, waaronder zij geleefd hebben.

Ook tegen de inwerking van vergif kunnen insecten een herstellingsvermogen vertoonen. Zoo gebeurt het vaak, dat rupsen, die na een bestuiving van een bosch uit de boomen zijn gevallen en bewegingloos op den bodem liggen, zich herstellen en weer in de boomen klimmen, waar zij zich normaal verder ontwikkelen, waarbij mag worden opgemerkt, dat de nawerking van maaggiften veelal in latere stadia merkbaar is, zoodat in een dergelijk geval niet van een volkomen herstel gesproken mag worden.

De formule van Zwölfer houdt geen rekening met bovengenoemde factoren, die of de W-factoren tegenwerken, of wel deze te niet doen. Elke W-factor, door Zwölfer genoemd, is dus eigenlijk een complex, ontstaan door de W- en de bovenbedoelde tegenwerkende factoren.

#### DE ONTWIKKELING VAN FACTOREN IN HUN AFHANKELIJKHEID VAN DE POPULATIEDICHTHEID.

De formule van Zwölfer geeft ook geen beeld van

de verhouding der  $W$ -factoren tot de populatiedichtheid.

Een voorbeeld moge dit toelichten:

De  $W$ -factor „overbevolking” veroorzaakt in de populatie van *Calandra oryzae* een afnemen van de eiproductie en een verhooging van de mortaliteit. In de periode tusschen  $P_1$  en  $P_x$  heeft deze  $W$  een bepaalde waarde. Wanneer nu echter in deze periode de populatiedichtheid grooter is geworden, dan is de  $W$  reeds voor de volgende periode potentieel hoger, welke waarde de formule niet kan aangeven. Sprekender nog is het, wanneer, zooals bij *Calandra* steeds alle stadia naast elkaar leven en dus voortdurend eieren worden gelegd. In dat geval geeft de  $W$  de gemiddelde weerstand aan in de bedoelde periode. Deze weerstand is echter, wanneer de populatie in de betreffende periode is gegroeid, mee toegenomen, zoodat hij tegen het einde van de periode een veel grootere waarde heeft, dan in het begin.

Geeft dus de formule van Zwölfer een analyse van hetgeen geschied is, hij geeft geen inzicht in de samenhang van de  $P$ - en  $W$ -factoren. Hij geeft een inzicht in het „zijn”, niet echter in het „worden”. En juist dit „worden” is voor de oekologie der insecten van het grootste belang.

De afhankelijkheid van de  $W$ -factoren van de gelijk blijvende populatiedichtheid kan op twee manieren tot uiting komen:

- a. er kan een rechtstreeksche afhankelijkheid bestaan in dien zin, dat bij elke populatiedichtheid de  $W$ -factor een bepaalde intensiteit vertoont, zooals dat het geval was bij de bovengenoemde mortaliteit en eiproductie in verband met de populatiedichtheid bij *Drosophila* en andere diersoorten en
- b. de weerstandsfactor kan in intensiteit toe- of afnemen wanneer de populatiedichtheid grooter of kleiner is, zonder dat bij elke dichtheid een bepaalde weerstand behoort.

Dit laatste geval treft men regelmatig aan bij de parasiteering. Veelal heeft men kunnen waarnemen, dat het parasiteeringspercentage stijgt bij toenemende populatiedichtheid van den gastheer. Smirnov en Wladimirov namen het waar bij eiparasieten en Schneider (22a) kon het aantoonen bij de parasieten van *Oreta carnea*, een rups, die leeft ten koste van de gambir.

Schneider heeft dit geval uitgewerkt op een wijze, die dit voorbeeld al zeer geschikt maakt om als illustratie voor deze groep van  $W$ -factoren te dienen.

Hij kon aantoonen, dat de parasieten hun gastheer slechts waarnemen, wanneer deze zich binnen een bepaalde afstand van hen bevindt. Bij een zeer geringe populatiedichtheid van den gastheer moeten zij dus lang zoeken alvorens zij hun

eieren kunnen afzetten. Het gevolg hiervan is, dat zij niet aan hun maximale eiproductie toekomen.

Wanneer nu de populatiedichtheid van den gastheer beneden een bepaald niveau daalt, is de parasiet niet in staat zooveel eieren te leggen, dat uit de eieren van één wijfje gemiddeld één vrouwelijke nakomeling zich tot imago ontwikkelt. In dit geval gaat dus de parasietenpopulatie in dichtheid achteruit, terwijl hij boven dit niveau toeneemt. Is de populatiedichtheid van den gastheer zoo groot, dat de parasiet telkens na het beleggen van een gastheer weer een nieuwe gastheer binnen zijn waarnemingsradius heeft, dan zal hij zich maximaal kunnen vermenigvuldigen. Een nog grootere dichtheid van de gastheerpopulatie heeft geen verhooging van de eiproductie van den parasiet meer tot gevolg.

Wanneer de parasieten polyphaag zijn, dan bepaalt het gezamenlijke aantal van alle gastheeren, of een parasiet in staat zal zijn zich te vermeerderen. De critische dichtheid, d.i. de populatiedichtheid van den gastheer, waarbij de parasiet niet in aantal voor- of achteruit gaat, moet in dit geval dus op alle gastheeren tezamen worden betrokken.

Of boven de critische populatiedichtheid het parasiteeringspercentage grooter zal worden, hangt af van het verschil in voortplantingssnelheid tusschen parasiet en gastheer en van de mogelijkheid voor beide zich tot volwassen dieren te ontwikkelen.

Hierdoor toch wordt de richting van de ontwikkeling van den *W*-factor in hooge mate mede bepaald.

Is de voortplantingssnelheid van de parasiet groot genoeg om haar op den duur de overhand te geven, dan zal men het parasiteeringspercentage in den loop van den tijd zien toenemen, anders neemt het af.

Het door *Schneider* gegeven voorbeeld is ook in dit opzicht illustratief: in het begin van het jaar waren de weersomstandigheden van dien aard, dat de rups zich niet goed kon ontwikkelen. In deze periode nam het parasiteeringspercentage bij het grooter worden van de rupsenpopulatie sterk toe. Later echter veranderden de weersomstandigheden, zoodat de voortplantingssnelheid van den vlinder zeer groot was. In deze periode nam de populatiedichtheid van de rups sterk toe en werd het parasiteeringspercentage wederom kleiner: de parasiet was toen niet meer in staat zijn gastheer bij te houden.

Men behoeft geen wiskundige te zijn om te kunnen aantonen, dat, wanneer de voortplantingssnelheid van den gastheer grooter is, dan die van de parasiet, de gastheerpopulatie niet vooruit kan gaan, wanneer er maar genoeg parasieten zijn. Daalt in dit geval het aantal parasieten echter beneden een bepaald niveau, dan kan de gastheer een voorsprong

nemen, die niet meer door de parasiet kan worden ingehaald. Een dergelijk geval is door *Leefmans* beschreven bij *Brachartona catoxantha*, een vijand van de klapper in Java. (14) In normale gevallen treedt deze rups niet zoodanig op, dat de boomen er last van ondervinden. Ontstaat echter in een bepaald gebied een kleine plaag en grijpt men niet onmiddellijk in, dan breidt het areaal van de plaag zich steeds verder uit, daar de parasieten in een dergelijk geval niet meer in staat zijn de rupsen in te halen. Bestrijdt men nu de plaag zoo, dat de rupsen worden gedood, zonder de parasieten te vernietigen, dan wordt de verkregen voor-sprong te niet gedaan, zoodat nog slechts een zoodanig aantal rupsen overblijft, dat de parasieten in staat zijn hun gastheeren wederom in toom te houden.

*Nelly Payne* (18a) toonde aan, dat bij *Ephestia kuehniella* de parasiet bij lage temperaturen in staat is zijn gastheer in te halen, daar in dat geval de voortplantings-snelheid van de parasiet grooter, die van den gastheer kleiner wordt.

Voorts dient er op te worden gewezen, dat bovenstaande redeneering eveneens opgaat ten aanzien van de parasieten en hun parasieten. Wanneer de populatie van de parasieten van een bepaalde gastheer dichter wordt, dan zullen de omstandigheden voor de hyperparasieten uit den aard der zaak gunstiger worden, zoodat de mogelijkheid bestaat, dat de parasiet als beperkende factor daardoor sterk in betekenis daalt. Dit is dan ook de reden, waarom men steeds zoo voorzichtig is bij het importeeren van parasieten van een plantenbeschadiger. De kweekmethoden moeten er steeds op gericht zijn, dat slechts de parasiet en niet de hyper-parasieten worden ingevoerd.

Het is in enkele gevallen waargenomen, dat roofvijanden eerst bij bepaalde populatiedichtheden hun prooidieren konden vinden, dan wel er door worden aangelokt.

Zoo kon worden aangetoond, dat de spechten eerst dan massaal de larven van *P. piniphilus* vernietigen, wanneer de populatiedichtheid zeer hoog was. Bij lage populatiedichtheden was de specht als weerstandsfactor te verwaarlozen. (26a)

We hebben hier te doen met een aanlokken van den roofvijand als gevolg van de dichte populaties. Hetzelfde vindt plaats, wanneer een zwerm spreeuwen een einde maakt aan een rupsenplaag.

#### SAMENWERKING DER FACTOREN TOT REGELING VAN DE POPULATIEDICHTHEID.

Wij willen thans eerst nagaan op welke wijze een populatie in de natuur op peil wordt gehouden.

Nemen wij hiervoor een hypothetische insectensoort, die door den weerstand van de omgeving volkomen in bedwang wordt gehouden, op de wijze als door Parker en Thompson (25a) wordt beschreven. Deze weerstand wordt dus gevormd door klimaat, mechanischen invloed, parasiet, roofvijand, enz. Zoolang de populatiedichtheid niet verandert, levert de nakomelingschap van elk wijfje in elke volgende generatie gemiddeld één vrouwelijke nakomeling op.

In een bepaald jaar is het klimaat voor deze soort buitengewoon gunstig, zoodat de mortaliteit, veroorzaakt door de klimaatsfactoren, vrijwel verdwijnt. Het gevolg hiervan is, dat de soort zich plotseling sterk gaat vermeerderen.

Deze zeer sterke toename van het aantal individuen heeft tot gevolg, dat de polyphage parasieten en roofvijanden en voorloopig ook de monophage, een veel grooter aantal gastheeren c.q. prooidieren aantreffen, zoodat hun relatieve invloed op de populatie geringer zal zijn, dan hij oorspronkelijk was. Immers, wanneer een vogel 100 rupsen vreten kan dan vrat hij van de 1000 rupsen, die er oorspronkelijk waren, 10% op. Vermeerdert dit aantal echter tot 10000, dan vreet hij eveneens 100 rupsen, hetgeen thans echter slechts 1% van het totale aantal is.

In dit stadium zal dus de weerstand van de omgeving t.a.v. de soort in kwestie dalen. De soort „ontsnapt” aan de factoren, die hem aanvankelijk in toom hielden. Slechts de mechanische factoren en de op den loer liggende vijanden zullen een even groot percentage van de populatie vernietigen, als vroeger, daar bij deze factoren de vernietigingscapaciteit veel grooter is, dan tot uiting komt. In normale gevallen toch wordt deze capaciteit maar in geringe mate aansproken. Als voorbeeld hiervan moge dienen de manggakever. (34)

Als gevolg van bovengenoemde omstandigheden stijgt de populatiedichtheid nog sneller. Weldra zal dan ook de critische dichtheid bereikt zijn voor de verschillende parasieten, waarvan de populatiedichtheid afhankelijk is van die van den gastheer.

Is dit het geval, dan beginnen deze parasieten zich te ontwikkelen. Zij nemen in aantal toe en de weerstand van de omgeving als gevolg van het optreden van deze parasieten neemt dus eveneens toe. Of nu ook zijn relatieve invloed toeneemt, dan wel nog verder vermindert, hangt af van het verschil in voortplantingscapaciteit tusschen parasiet en gastheer. Het reeds genoemde voorbeeld, dat Schneider gaf, is in dezen zeer instructief. (22a, 26)

Nemen wij aan, dat het weer gunstig voor de betreffende soort blijft en dat de parasieten niet in staat zijn hem in te halen, dan treedt op een gegeven moment overbevolking op, waardoor de factoren, die hiermee samenhangen beginnen



in te werken. Hierdoor wordt de ontwikkelingsmogelijkheid voor de populatie geringer en de kans voor de parasieten hun gastheer in te halen, grooter.

Wordt de populatie nog dichter, dan bestaat de kans, dat voedselgebrek zal optreden, waardoor de individuen physiologisch verzwakt en dus de mortaliteit grooter en de eiproductie kleiner zal worden. Ook bestaat de mogelijkheid, dat in een dergelijk geval de mortaliteit onder de vrouwelijke rupsen grooter is, dan die onder de mannelijke, zooals door Zwölfer bij den nonvlinder is waargenomen, waardoor de nakomelingschap dus voornamelijk uit mannelijke dieren bestaat en het aantal eieren zeer gering wordt.

In dit geval krijgt de populatie van nature dus reeds de neiging te verzwakken, waardoor de parasieten en roofvijanden een goede kans krijgen den achterstand in te loopen.

De weerstand van de omgeving wordt nu ten gevolge van het massaal optreden van vijanden bij een betrekkelijk zwakke populatie zoo groot, dat een crisis ontstaat, die de populatie tot ver beneden de critische waarde terugdringt. Na zoo'n crisis zal de populatiedichtheid ook ver beneden het gemiddelde liggen. Zij komt daarna eerst langzaam wederom op het oude niveau.

Het kan ook gebeuren, dat niet de dierlijke vijanden de overhand krijgen, maar dat de physiologisch verzwakte dieren een gemakkelijke prooi worden voor de ziekten, die op de sterke individuen weinig vat hebben.

Tenslotte bestaat de kans, dat een beginnende gradatie door ongunstige klimaatsfactoren weer wordt bedwongen.

Het hierboven beschreven beeld, waarbij aanvankelijk de populatie langzaam dichter wordt, vervolgens sneller, om tenslotte plotseling ineen te zakken, ziet men in onze bosschen als een zeer algemeen verschijnsel. Nonvlinder, plakker, spanrups en dennenbladwesp, allen vertoonen zij hetzelfde beeld.

Het verloop van de gradatie van den nonvlinder op de Rominter Heide vertoont het bovengenoemde beeld zelfs bijna theoretisch juist. (16) Het klimaat is verantwoordelijk voor het begin van een gradatie. Vooral de pas uit het ei gekomen en de oude rupsen zijn gevoelig voor ongunstige klimaatsinvloeden, zoodat een gunstig klimaat gedurende deze beide ontwikkelingsstadia een gradatie tot gevolg kan hebben.

Het gevolg van het groote aantal nonvlinderrupsen is een sterke groei van de populatie van de voornaamste parasiet, de sluipvlieg *Parasetigena segregata* Rond. Zooals reeds door Escherich is opgemerkt, is deze parasiet nimmer in staat zijn gastheer in te halen, daar hij minder goed aan het klimaat is aangepast, dan de nonvlinder.

Ten slotte treedt in het centrum van de plaag kaalvraat

op als gevolg van de overbevolking van de nonvlinders. In dit centrum verzwakken de rupsen dermate, dat zij in groot aantal ten prooi vallen aan de polyeder- en andere ziekten.

Zieke rupsen worden door de sluipvlieg niet aangetast. Treedt de ziekte sterk op, dan trekken de vliegen weg naar plaatsen, waar minder zieke rupsen te vinden zijn. Zoo trekken dus de vliegen vanuit het centrum naar de peripherie, waar de rupsen niet van de overbevolking te lijden hebben gehad en daardoor nog kerngezond zijn.

In het centrum van de plaag wordt de crisis onder de rupsen veroorzaakt door de verschillende ziekten, in de peripherie door de vliegen, die vanuit het centrum daarheen trekken. Het gevolg hiervan is, dat over het geheele gebied aan het optreden van de plaag een einde wordt gemaakt.

Hiernaast bestaan ook de permanente plagen, waarbij de weerstandsfactoren niet tot ontwikkeling kunnen komen. Dergelijke plagen ontwikkelen zich in de eerste plaats na het invoeren van een plantenbeschadiger in een gebied, waarin zijn natuurlijke vijanden ontbreken. In dat geval tracht men door het invoeren van de vijanden de weerstandsfactoren aan te brengen, die de plaag kunnen bedwingen. Als voorbeeld hiervoor moge gelden de bestrijding van een klapper-rups op de Fidsji-eilanden met behulp van een uit Malakka ingevoerde Tachinide en de bestrijding van engerlingen van het suikerriet op Hawai met behulp van Scoliden uit Japan. (22)

In onze bosschen komen ook dergelijke plagen voor, echter van inheemsche insecten. Zoo kan een plaag van den eiken-bladroller (*Tortrix viridana*) zich jaren achtereen staande houden. Tenslotte schijnen, wanneer de omstandigheden voor den vlinder slechter worden de parasieten wel weer een einde aan de plaag te maken.

Hetzelfde is het geval bij den bastaardsatijnvlinder (*Nygmia phacorrhoea*) en de dennenlotrups (*Evetria buoliana*).

Werd in het bovenstaande een geval genomen, waarbij alle weerstandsfactoren aanwezig waren, uit de praktijk zijn gevallen bekend, waarbij bepaalde groepen van factoren ontbreken. Zoo ontbraken de parasieten in het geval van *Calandra oryzae*.

Neemt men een hoeveelheid rijst, waarin eenige klanders worden gedaan, dan stijgt de populatiedichtheid. Eerst wordt de populatie oververzadigd. Is de emigratie mogelijk, dan emigreeren de kevers net zoolang, totdat het verzadigings-niveau wordt gepasseerd, waarna de populatie opnieuw gaat groeien, totdat wederom de emigratie begint. Zeer waarschijnlijk vinden we in de natuur een dergelijke omstandigheid bij *Rhynchocoris serratus* op Citrus. (32).

Is emigratie niet mogelijk, dan treedt ten slotte een evenwichtstoestand op, zooals boven reeds is beschreven.

Wat geschiedt echter, wanneer we in dit zoo eenvoudige geval wel parasieten toelaten. Dan kan men een schommeling van de populatiedichtheid waarnemen, die sterk doet denken aan die, welke reeds voor de boschinsecten werd beschreven. Men ziet dan telkens een langzaam stijgen van de dichtheid en daarna een snel vallen.

Ook in de natuur bestaan vele insectensoorten, die maar zeer weinig van parasieten te lijden hebben en dus door andere factoren in bedwang worden gehouden. De manggakever is reeds als zoodanig genoemd.

Onder de boschinsecten treft men eveneens eenige soorten aan, voor wie de parasieten slechts een ondergeschikte rol spelen. Zoo zijn de parasieten van den nonvlinder niet in staat de plaag te bedwingen. Of een gradatie van deze soort optreedt, schijnt geheel en al van het klimaat afhankelijk. Het einde van de plaag is het gevolg of van ongunstige weersomstandigheden of wel van gebrek aan voedsel waarbij de parasieten een aanvullende rol spelen.

Naar aanleiding van het bovenstaande mag de vraag worden gesteld of er factoren zijn, die er voor zorgen, dat de populatie op een bepaald gemiddelde wordt gehandhaafd.

Zoodra de populatiedichtheid boven een bepaald niveau stijgt, neemt de weerstand toe, eerst ten gevolge van de ontwikkeling van de parasieten en boven het verzadigingsniveau ten gevolge van het optreden van de overbevolkingsfactoren. Deze beide groepen van factoren zorgen er dus, vaak in combinatie met voedselgebrek, voor, dat de populatiedichtheid telkens weer beneden het critische niveau wordt teruggedrongen.

Dit critische niveau zal echter niet het gemiddelde niveau zijn. Zijn er nu ook factoren, die de populatie op het gemiddelde niveau terugbrengen?

Wij meenen deze vraag ontkennend te moeten beantwoorden. Telkens wanneer de populatie beneden het critische niveau is teruggedrongen, verdwijnen de daarvoor verantwoordelijke factoren, zoodat zij wederom zal gaan groeien. Als gevolg van de klimaatschommelingen zal deze toename niet gelijkmatig zijn, het klimaat en de andere, steeds in het milieu aanwezige weerstandsfactoren zullen echter een groei van de populatie mogelijk moeten maken. Was dit niet het geval, dan zou zij op den duur steeds zwakker worden en tenslotte uitsterven.

In de natuur zal de populatiedichtheid dus steeds schommelen tusschen twee grenzen, die, al naar gelang de omstandigheden dichter bijeen en verder uit elkaar liggen. Is de rem groot, zoodat een vermeerdering, ook bij gunstige weersomstandigheden maar langzaam kan plaats vinden, dan zullen de parasieten in staat zijn na het passeeren van het critische niveau, hun gastheer spoedig in te halen. Zijn er

behalve de monophage parasieten ook polyphage, die steeds minder goed op hun gastheeren zijn ingesteld, dan de monophage, dan zullen zij den rol van de monophage parasieten versterken en als rem optreden, die eveneens toeneemt bij hoogere populatiedichtheid; hierbij zij aangeteekend, dat de critische populatiedichtheid voor de polyphage parasieten wordt betrokken op de gezamenlijke gastheeren en niet op één enkele.

Uit het bovenstaande moge volgen, dat niet slechts het klimaat, maar ook de aanwezige fauna beslissend is voor de grenzen, waartusschen de populatiedichtheid zich zal bewegen en waar de fauna in hooge mate afhankelijk is van de begroeiing, zal ook deze laatste er haar invloed op uitoefenen.

#### INDEELING DER FACTOREN.

Door vele auteurs zijn beschouwingen gegeven over den aard der factoren, die invloed hebben op de populatiedichtheid, zoodat, alvorens wordt overgegaan tot een groepeeringsdezer factoren, de bestaande indeelingen in het kort moeten worden besproken.

Een indeeling in biotische en abiotische factoren heeft oekologisch gesproken niet veel waarde, hetgeen reeds door Schneider (22a), Smith (23) en anderen is aangehouden, zoodat hierbij niet langer behoeft te worden stilgestaan.

Thompson, Smith en Schneider maken een indeeling in factoren, die afhankelijk en die onafhankelijk zijn van de populatiedichtheid. Thompson gaat daarbij uit van de wetenschap, dat een factor met een beperkte sterkte op een dichte populatie relatief minder invloed hebben zal, dan op een minder dichte; in zijn uitwerking is hij dus afhankelijk van de populatiedichtheid.

Schneider gaat uit van de factoren, die zich ontwikkelen onder invloed van de populatiedichtheid; in dit geval is dus niet de uitwerking, maar de ontwikkeling van den factor afhankelijk van de populatiedichtheid van den gastheer. Schneider gaat dus iets meer, zij het niet volledig uit van de werkelijke sterkte van den factor en minder van den vorm, waaronder hij verschijnt.

Smith vat deze groepen in factoren samen, zonder echter het wezenlijke onderscheid duidelijk aan te geven.

Evenals Thompson en Schneider gaat ook Smith uit van de verschijningsvorm van een factor, zonder rekening te houden met de werkelijke waarde.

Omdat éénzelfde factor zich zoo geheel verschillend kan gedragen bij populaties van verschillende dichtheid of bij populaties, die zich sneller of minder snel vermeerderen,

komt het mij voor, dat een indeeling, die de werkelijke sterkte van een factor als basis heeft, te verkiezen is boven één, die afgaat op zijn relatieve vernietigingskracht.

Wanneer we op grond hiervan een indeeling willen maken van deze factoren, dan dienen we er in de eerste plaats rekening mede te houden dat niet alle factoren de populatiedichtheid van de soort in kwestie nadeelig beïnvloeden. Er bestaan weerstandsfactoren en factoren, die eerstgenoemden tegenwerken. Weer anderen bevorderen de werking van de weerstandsfactoren, enz.

Wij zouden de weerstandsfactoren van de eerste orde willen noemen, de anderen die van de tweede orde, enz. Factoren van de eerste, derde en vijfde orde beïnvloeden de populatiedichtheid dus nadeelig, de andere groepen voordeelig, waarbij mag worden opgemerkt, dat een factor van een hoogere orde steeds behoort bij een van een lagere orde en dus niet zelfstandig kan werken.

Een voorbeeld moge dit toelichten: De populaties van *Evetria buoliana* worden door de parasieten, *Cremastus interruptor* en *Orgilus obscurator*, nadeelig beïnvloed. Deze parasieten vormen dus een factor van de eerste orde. In vele gevallen wordt echter tot 80 % van deze parasieten vernietigd door de hyperparasiet *Perilampus tristis*, die daardoor weer een gunstige invloed uitoefent op de populatie van *Evetria*. (4) Deze parasiet vormt dus een factor van de tweede orde.

De weerstandsfactoren of factoren van de eerste orde vallen weer uiteen in twee groote groepen.

Er zijn factoren, die alle individuen van een populatie beïnvloeden. Deze groep zou ik die der nawerkende factoren willen noemen. Daarnaast zien we een tweede groep, die der selectieve factoren, die een grooter of kleiner deel, der individuen aantasten en dan in den regel doden, maar waarvan de niet aangetaste individuen geenerlei hinder ondervinden.

Tot de nawerkende factoren behooren het klimaat, het voedsel, de chemische hoedanigheid van het milieu en de invloed van ruimtegebrek. Kenmerkend voor deze factoren is, dat zij nawerken, wanneer hun directe inwerking reeds heeft opgehouden. Zoo kon Janisch (11) aantoonen, dat een ongunstige temperatuur, die gedurende korten tijd inwerkte op de larven van *Prodenia*, niet gedurende deze periode, maar later den groei van de rupsen vertraagde en een abnormale mortaliteit bewerkte. Dat ook overbevolking nawerkt, kon door Voûte (29) worden aangetoond bij *Calandra oryzae*, waarbij de emigratie nog aanhield, nadat van overbevolking geen sprake meer was.

De nawerkende factoren kunnen weer in twee groepen worden onderverdeeld: I. factoren, die onafhankelijk zijn

van de populatiedichtheid van het insect in kwestie (klimaat, voedsel, chemische eigenschappen van het milieu) en II : die, welke het gevolg zijn van overbevolking (verhoogde mortaliteiten, geringe eiproductie, emigratie en tenslotte gebrek aan voedsel, nestgelegenheid, enz.).

Tot de selectieve factoren behooren de mechanische factoren, de parasieten en de roofvijanden. Deze factoren zullen steeds een grooter of kleiner aantal individuen doden, naverken doen zij echter niet, afgezien dan van mechanische beschadigingen der dieren die niet direct den dood met zich meebrengen. Een physiologische verzwakking van de dieren bewerken zij niet.

Evenals bij de andere groep van factoren is ook bij een gedeelte van de factoren, die tot deze groep behooren een afhankelijkheid van de populatiedichtheid van de soort in kwestie aanwezig. Het betreft hier de roofvijanden en parasieten, waarvan de vermeerdering eerst plaats heeft, wanneer de populatiedichtheid van gastheer of prooidier een bepaald niveau heeft bereikt.

Ook is het mogelijk, dat roofvijanden, meestal vogels, door een bepaalde sterkte van de populatie van een prooidier worden aangelokt, zoodat deze tijdelijke „immigratie" de versterking van de weerstandsfactor teweeg brengt, terwijl het eveneens voorkomt, dat reeds aanwezige roofvijanden hun prooi eerst bij een bepaalde populatiedichtheid kunnen bemerken, zooals dit het geval is bij de zwarte specht t.o.v. *Pissodes piniphilus*. (29)

Hiertegenover staat een groep van factoren, waarvan de wezenlijke sterkte niet verandert als gevolg van schommelingen in de populatiedichtheid van één bepaalde insectensoort.

Van enkele dezer factoren is de potentieele vernietigingskracht veel grooter, dan de effectieve. Weer mogen wij hiervoor het voorbeeld nemen van den manggakever : zoolang er nog niet aangeboorde gomkanalen zijn, bestaat de mogelijkheid, dat de larven hierdoor vernietigd worden. Op elk plekje van de schil is de dichtheid van deze kanalen even groot, zoodat, daar zich immer twee larven op dezelfde plaats inboren, elke larve een even groote kans loopt in contact te komen met een gomkanaal en daardoor te gronde te gaan. Het grootste deel van deze vernietigingsmogelijkheid wordt dus niet gebruikt.

Hetzelfde geldt voor het gevaar, dat een mier loopt in de kuil van een mierenleeuw te vallen of voor een vliegend insect in een spinnenweb te geraken.

Ook bij de roode boschmier is dit het geval, daar zij doodt, wat zij doden kan, ook wanneer zij de prooidieren niet als voedsel noodig heeft.

Anders is de toestand ten aanzien van bepaalde roof-

vijanden, die hun prooi opzoeken, als b.v. vogels en roofkevers; zoolang er voor deze dieren geen hongersnood bestaat, kunnen zij steeds voldoende prooidieren bemachtigen, zoodat hun potentieele vernietigingswaarde niet ver boven de effectieve ligt.

De waargenomen vernietigingswaarde zal voor deze laatstgenoemde factoren sterk afhangen van het aantal prooidieren, dat binnen hun bereik ligt. Is het aantal groot, dan zal het percentage, dat zij vernietigen, gering zijn. Bij het optreden van een rupsenplaag zal het percentage dus in den regel sterk dalen.

Wij zullen dus mogen concluderen, dat ook deze groep van factoren te verdeelen is in onafhankelijke en afhankelijke factoren, welke laatste weer kan worden onderverdeeld in factoren, waarvan de potentieele waarde ver en waarvan zij maar weinig boven de effectieve waarde gelegen is.

De factoren van de tweede orde zijn in hun werking volkomen afhankelijk van die der eerste orde, die zij tegenwerken, zoodat een nadere indeeling van deze groep niet gegeven kan worden.

Hetzelfde geldt van die der derde orde, enz.

Recapituleerend willen wij de factoren dus op de volgende wijze indeelen:

- I. Weerstandsfactoren of factoren van de eerste orde
  - A. Nawerkingsfactoren (beïnvloeden alle individuën)
    - a. onafhankelijke factoren (onafhankelijk van de pop. dichtheid)
    - b. afhankelijke factoren (afhankelijk van de pop. dichtheid)
  - B. Selectieve factoren (werken niet op alle individuën in)
    - a. onafhankelijke factoren
      1. potentieele kracht v/d factoren grooter dan effectieve
      2. potentieele kracht van den factor gelijk aan effectieve
    - b. afhankelijke factoren (factor wordt sterker, wanneer populatiedichtheid een bepaald niveau overschreden heeft en zwakker bij lagere populatiedichtheid).
- II. Factoren van de tweede orde (zij zijn afhankelijk van de eerste orde).
- III. Factoren van de derde orde (afhankelijk van die van de tweede orde) enz.

#### DE MOGELIJKHEID TOT HET BEÏNVLOEDEN DER FACTOREN EN DAARDOOR TOT OEKOLOGISCHE BESTRIJDING VAN INSECTENPLAGEN IN BOSSCHEN.

Over het algemeen zullen de nawerkingsfactoren slechts

weinig voor toepassing in de bosschen in aanmerking komen.

De afhankelijke factoren van deze groep vallen uit den aard der zaak geheel en al buiten bereik van welken maatregel ook.

De onafhankelijke echter kunnen wel worden gewijzigd

Het klimaat is voor een groot gebied gelijk en niet gemakkelijk te beïnvloeden. Wel is dit het geval bij het microklimaat. Het bosch heeft een eigen klimaat. Door er voor zorg te dragen, dat de wind geen toegang tot het bosch heeft, door onderplanting, uitdunning, menging enz. kan men het boschklimaat vochtiger en minder vochtig, de temperatuurschommelingen grooter of kleiner maken.

Dat vele insecten in hooge mate afhankelijk zijn van de luchtvochtigheid is bekend. Zoo meent men, dat de zoo beruchte beukenwolluis zich slechts kan staande houden in bosschen, waarin de wind vrijen toegang heeft. Ook op het optreden van den bastaardsatijnvlinder heeft de luchtvochtigheid van het betreffende mikroklimaat waarschijnlijk een grooten invloed.

Dat de mierenfauna in hooge mate door de vochtigheid van het bosch wordt beïnvloed, is te concluderen uit de waarnemingen van Quispel (20) en Westhoff (38)

Veel sterker komen de selectieve factoren in aanmerking om door cultuurmaatregelen te worden beïnvloed.

Onder de onafhankelijke factoren zijn er velen, die gewijzigd kunnen worden, vooral onder diegenen, die behooren tot groep 2.

Deze factoren zijn niet afhankelijk van de insectensoort in kwestie, maar van een groot aantal andere factoren. Zoo b.v. zal de vogelstand in een bosch weinig veranderen als gevolg van het optreden van een gradatie. De vogelstand zelf is echter te bevorderen door aanplanten van bepaalde boomsoorten, door het aanbrengen van drink- en nestgelegenheden, enz. (17) Deze sterkere vogelstand zal er toe medewerken, dat de insecten minder snel „ontsnappen” en wanneer dit toch geschiedt, dat de vermeerdering langzamer plaats vindt, hetgeen de inwerking van de afhankelijke factoren weer ten zeerste kan ondersteunen.

Ook de mieren — en met name de roode boschmier — moeten tot deze groep gerekend worden. Ook zij kunnen sterk bevorderd worden en er toe medewerken, dat het optreden van plagen wordt bemoeilijkt. Vaak is het waargenomen, dat de door mieren beheerschte gedeelten van een bosch groen bleven, terwijl de rest was kaalgevreten! (10a)

Onder de polyphage parasieten en roofvijanden zijn er velen, die in hun ontwikkeling afhankelijk zijn van de som hunner prooidieren c.q. gastheeren. Is het getal dezer laatsten permanent groot, d.w.z. zijn er vele soorten hiervan aanwezig, dan zal de stand der roofvijanden en parasieten eveneens



groot zijn, waardoor het optreden van een plaag moeilijker, in vele gevallen wellicht onmogelijk wordt gemaakt. In de boschbouwliteratuur is hiervoor het door Schneider gegeven voorbeeld al zeer instructief.

Bijzonder in het oogvallend is het voordeel van een rijke fauna voor parasieten, die meerdere generaties per jaar hebben t.a.v. een gastheer, met één enkele generatie. De sterkte van deze parasiet zal worden bepaald door het moment, waarop het aantal gastheeren het geringst is. Hoe rijker de fauna, des te grooter de kans, dat voortdurend soorten aanwezig zijn, die als gastheer kunnen optreden.

Mag door het voorgaande het voordeel van een rijke fauna duidelijk worden gemaakt, de vraag is, hoe deze fauna te verrijken is.

De rijkdom van de fauna is afhankelijk van de plantetende dieren. Hoe grooter het getal der soorten dezer dieren, des te grooter zal ook het aantal soorten van vleescheters zijn, dat ten koste van deze dieren leeft. Daar nu door de flora wordt bepaald, welke planteneters in een bepaald bosch kunnen leven, volgt hieruit, dat de begroeiing van het terrein zal aangeven, of er een rijke dan wel een arme fauna in het betreffende gebied zal leven.

Het onderzoek van Quispel (20) heeft reeds aange-toond, in welk een vergaande afhankelijkheid de mieren-fauna van de begroeiing verkeert. Westhoff (38) kwam tot een soortgelijk resultaat. Ook Besemer (37) kon een samenhang van begroeiing en de graad van voorkomen van een bepaald insect i.c. de dennenbladwesp, aantonen.

Uit de buitenlandsche literatuur is in vele gevallen tot een afhankelijkheid van het optreden van een plaag van de begroeiing te concludeeren. Zoo vond Schimitschek, dat slechts de monosparrenbosschen in Turkije door *Ips sex-dentatus* verwoest werden en dat de plaag steeds doodliep op de gemengde bosschen.

Uit ervaring weten onze boschbouwers, dat in gemende bosschen minder plagen voorkomen, dan in monobosschen.

Uit het bovenstaande meenen wij voorloopig te mogen concludeeren, dat „de samenstelling van de fauna en de mogelijkheid tot het optreden van een gradatie bepaald wordt door klimaat, bodem (schuilplaats) en de begroeiing”.

De aard der begroeiing nu heeft de boschbouwer in hooge mate in handen. Onderzocht zal moeten worden, welke menging van houtsoorten en welke bodembedekking een gunstige uitwerking heeft op de samenstelling van de fauna in die geest, dat excessen er door verminderd worden.

Het onderzoek zal zich hiervoor niet slechts moeten uit-strekken tot de boschfauna in het algemeen, maar ook tot de fauna van den bodem en van andere specifieke gemeen-schappen van onze bosschen. Men denke niet, dat de veel-

vormigheid van het leven het onderzoek behoeft te bemoeilijken, daar dit zich slechts behoeft uit te strekken tot die elementen, die inderdaad van wezenlijk belang zijn voor de levensgemeenschap. Zeldzaamheden kunnen faunistisch interessant zijn, voor den onderzoeker van de levensgemeenschap zijn zij meestal zonder belang.

Hierbij moeten wij in het oog houden, dat de boschinsecten zich over het algemeen gemakkelijk verspreiden, zoodat, wanneer een bosch de levensvoorwaarden biedt voor een bepaald insect, het er in den regel ook gevonden zal worden.

In zijn Geobiologie bevestigt Baas Becking de opvatting van Beyerinck, „Alles is overal en het milieu selecteert"! Voor de boschinsecten is deze uitspraak zeker in hooge mate geldig.

Scheppen wij in het bosch een „gunstig" milieu, dan zal hierin een „gunstige" fauna tot ontwikkeling komen. In zake dit „gunstig" valt echter nog veel, ja, haast alles te onderzoeken.

Het is in deze geest, dat wij meenen, dat het boschbouw-entomologische onderzoek in de naaste toekomst zal moeten worden verricht.

#### LITERATUUR.

1. Baas Becking, L. G. M.: Geobiologie. Den Haag, 1934.
2. Bodenheimer, F. S.: Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl in der Natur? Biol. Zentralbl. 48, 1928.
3. ———: Ein Befall von *Evetria buoliana* var. *thurificana* Led. in Pinienbestände des Karmel (Palästina) Z. angew. Ent. XII, 1927.
4. Brooks, C. C. en J. M. B. Brown: Studies on the Pind-Shoot-Moth (*Evetria buoliana* Schiff.). Bull. For. Comm. 1936.
5. Caudri, L. W. D.: Dissertatie, Leiden, 1941.
6. Eidmann, H.: Zur Kenntnis der Periodizität der Insektenepidemien. Z. angew. Ent. XVIII, 1931.
7. Escherich, K.: Forstinsekten Mitteleuropas.
8. Feller, W.: On the logistic law of growth and its empirical verification in biology. Acta biotheoretica. V, 1939.
9. Friedrichs, K.: Welche Faktoren regeln die Individuenzahl in der Natur? Anz. Schädlingsk. 1929.
10. Hazelhoff, E. H.: Biologische bestrijding van insectenplagen met behulp van inheemsche parasieten. Hand. 5 Ned. Ind. Natuurw. Congres '28.

- 10a. Gösswald, K.: Beobachtungen über den Schutz eines Kiefernbestandes vor der Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion pini* L. durch die rote Waldameise. Z. f. Jagd. u. Forstwesen, 72, 1940.
11. Janisch, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten I. Z. Morph. Oekol. der Tiere XVII, 1930.
12. de Jong, J. K.: De voedselopname van *Helopeltis*. Bergcultures 1935.
13. Kühn, A. en K. Henke: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte, *Ephestia kühniella* Zell. Abh. Ges. Wiss. XV, 1929.
14. Leefmans, S.: Voorloopige mededeelingen in zake *Brachartona catoxantha* Hamps., benevens aanwijzingen tot bestrijding dezer plaag. Landbouw III, 1927/28.
15. Martini, E.: Zur Terminologie in der Lehre vom Massenwechsel der Organismen. Z. angew. Ent. 18, 1931.
16. Niklas, O. F.: Zum Massenwechsel der Tachine *Parasetigena segregata* Rond. in der Rominter Heide. Z. angew. Ent. XXVI, 1940.
17. Oudemans, Th. C.: Kunnen insectenplagen door de methode van boschaanleg voorkomen worden? Tijdschr. Entom. LXXV suppl., 1932.
18. Park, Th.: Studies in population physiology II. JI. exp. JI. exp. Zool. 65, 1933.
- 18a. Payne, N. M.: The differential effect of environmental factors upon *Microbracon hebetor* Say and its host *Ephestia kühniella* Zeller Biol. Bull. LXV, 1933.
19. The Biology of Population Growth. London, 1926.
20. Quispel, A.: De verspreiding van de mierenfauna in het Nationale Park „De Hoge Veluwe“. Med. Com. Best. Bestr. Insectenpl. in bosschen. No. 2, 1941.
21. Rietra, E.: Iets over de bouw en levenswijze van *Nemeritis canescens* als interne parasiet van *Ephestia kühniella* Zell. Dissertatie. Leiden, 1932.
- 22a. Schneider, F.: Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in Bezug auf ihre Gefährdung durch phytophage Insekten, auf Grund einiger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra. Schweiz. Z. f. Forstwiss. 1939.
22. Sweetman, H. L.: The Biological Control of Insects. Ithaca 1936.
23. Smith, H. S.: The rôle of biotic factors in the deter-

- mination of population densities. Jl. econ. Ent. 28. 1935.
24. Schimitschek, E.: Die Massenvermehrung der *Ips sexdentatus* Börner im Gebiete der Orientalischen Fichte. Z. angew. Ent. XXVI, 1940.
  25. Thompson, W. R.: A contribution to the study of biological control and parasite introduction in continental areas. Parasitology, XX, 1928.
  - 25a. Thompson, W. R. en H. L. Parker: The problem of host relation with special reference to entomophagous parasites. Parasitology XIX, 1927.
  - 26a. Voûte, A. D.: Verslag van de Wintervergadering der Ned. Entomologische Vereeniging 1940.
  26. ———: De kans op het optreden van insectenplagen in oerwoud en monocultuur. Ned. Boschb. Tijdschr. 1940.
  27. ———: *Pissodes piniphilus* Hbst. in het Nationale Park De Hoge Veluwe. Ned. Boschb. Tijdschr. 1940.
  28. ———: *Pissodes pini* in het Nationale Park De Hoge Veluwe. Ned. Boschb. Tijdschr. 1940.
  29. ———: Bevolkingsproblemen I, II en III. Natuurk. Tijdschr. van Ned. Indië, XCVII (1937 en XCVIII (1938)).
  30. ———: Der Einfluss der Temperatur auf die Vermehrung der Insekten. Hand. 7. Ned. Ind. Natuurw. Congres, 1936.
  31. ———: Der Einfluss von *Ageniastis* sp. auf ihren Wirt, *Phyllocnistis citrella* Staint. unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen. Arch. Neerl. de Zool. I, 1935.
  32. ———: De plagen van de djeroekcultuur in Ned. Indië. Med. Inst. Plantenz. 86, 1935.
  33. ———: Die Eientwicklung der Mehlmotte, *Ephesia kühniella* Zell bei konstanten und schwankenden Temperaturen. Z. angew. Ent. XXII, 1935.
  34. ———: *Cryptorrhynchus gravis* F. und die Ursachen seiner Massenvermehrung in Java. Arch. Neerl. de Zool. II, 1935.
  35. Zwölfer, W.: Studien zur Oekologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne, *Lymantria monacha* L.Z. f. angew. Ent. XX, 1933.
  36. ———: Studien zur Oekologie und Epidemiologie der Insekten I. Z. angew. Ent. XVII, 1931.
  37. Besemer, A. F. H.: wordt gepubliceerd als Meded. Comité Best. Bestr. Insectenpl. in Bosschen.
  38. Westhoff, V.: wordt gepubliceerd als 37.