

EXPERIMENT EN THEORIE OVER DE POPULATIEDYNAMICA EN PREDATIE VAN
SITOBION AVERNÆ OP WINTERARWE.

Doctoraalverslag entomologie en theoretische teeltkunde.
Landbouwhogeschool, Wageningen.

H.M. Vos.

Inhoud.

	blz.
Voorwoord	1
Samenvatting	2
1. Populatie-ontwikkeling van <i>Sitobion avenae</i> op wintertarwe in kassen en de invloed van kunstmatige predatie.	3
1.1. Inleiding	3
1.1.1. Bladluizen in graan, schade en biologie	3
1.1.2. Totstandkoming van het onderzoek en probleemstelling	4
1.1.3. Specifieke doelstelling en omschrijving van dit onderzoek	5
1.2. Materiaal en methode	7
1.2.1. De kasruimte	7
1.2.2. Het gewas	7
1.2.3. De bladluizen	7
1.2.3.1. De kweek	7
1.2.3.2. De infectie	8
1.2.3.3. De tellingen	8
1.2.4. Proefopzet voor predatie	9
1.3. Resultaten	10
1.3.1. De groei van de populatie	10
1.3.2. De predatie	13
1.4. Diskussie	15
1.5. Conclusies	17
Bijlagen	18
2. Invloed van predatie op de populatiedynamica van <i>Sitobion avenae</i> , een simulatiestudie	19
2.1. Inleiding en literatuuroverzicht	19
2.1.1. De koppeling van het luizenmodel aan het gewasgroei-model en simulatie van de gewas-ontwikkeling	19
2.1.2. Literatuur predator/prooi modellen	23
2.1.2.1. Klassieke modellen	23
2.1.2.2. Functionele responsmodellen	25
2.1.2.3. De modellen van Gilbert et al.	26
2.1.2.4. Het gebruik van relatieve predatiesnelheden	28

2.2.	Methode	blz. 29
2.2.1.	Het programma	29
2.2.2.	De introductie van de kunstmatige predatie	31
2.3.	Resultaten en discussie	32
2.3.1.	De populatiegroei	32
2.3.2.	De predatie	35
2.3.3.	Het relatief belang van intra- en inter- specifieke aantalsregulatie	37
2.4.	Conclusies	38
	Bijlagen (CSMP programma)	39
3.	Literatuur	42

Voorwoord.

Dit rapport is het resultaat van een onderzoek dat tot stand kwam door combinatie van een 6-maands vak entomologie en een 3-maands vak theoretische teeltkunde.

Hoofdstuk 1. behandelt het experimenteel gedeelte, hoofdstuk 2. het theoretisch gedeelte.

Mijn begeleiders (dr. ir. G.W. Ankersmit, vakgroep entomologie, en dr. ir. R. Rabbinge, vakgroep theoretische teeltkunde) wil ik hierbij hartelijk danken voor hun getoonde belangstelling en bereidheid tot commentaar. H. Dijkman dank ik voor zijn hulp bij het niet geringe telwerk.

H.M. Vos.

Wageningen, juni 1979.

Samenvatting.

Het experimentele gedeelte (1.) beschrijft de populatiedynamica van *Sitobion avenae* op wintertarwe in de kas. De groei van de populatie ging erg lang door, vergeleken met veldwaarnemingen.

Hiervoor waren drie factoren verantwoordelijk, nl.:

1. De gevleugelde bladluizen konden niet emigreren.
2. Het blad van de tarwe bleef erg lang groen in de kas.
3. Er waren geen predatoren.

De cijfers wijzen niet op een verschil in vermeerderingssnelheid op aar en blad. Wel was de $L1/4^{\circ}$ verhouding opvallend hoger op het blad dan op de aar. Dit hield waarschijnlijk verband met het feit dat de gevleugelden bij het landen de voorkeur vertonen voor het blad.

Het effect van de kunstmatige predatie die werd uitgevoerd, was te verwaarlozen.

Het theoretische gedeelte (2.) behandelt literatuur over de gewasontwikkeling en simulatie ervan. Dit is belangrijk omdat het van invloed is op de vleugelinductie bij de bladluizen, en waarschijnlijk ook op de reproductiecapaciteit. Daarnaast wordt een overzicht gegeven van predator/prooi modellen. Deze worden ingedeeld naar hun niveau van detail. De gesimuleerde populatiegroeisnelheid is te klein.

De meest waarschijnlijke oorzaak is de goede nutriëntenvoorziening van de luizen op de tarwe in de kas. De predatie kon hierdoor niet goed worden gesimuleerd. Wel kon worden aangetoond dat emigratie en re-immigratie van gevleugelden moet worden betrokken bij de vraagstelling, wat het belang is van de predator voor de populatiedynamica van de bladluizen.

Bij het vaststellen hiervan is vooral de zoeksnelheid en -efficiëntie van de predator een belangrijke onbekende.

1. Populatie-ontwikkeling van *Sitobion avenae* op wintertarwe in kassen en de invloed van kunstmatige predatie.

1.1. Inleiding.

1.1.1. Bladluizen in graan, schade en biologie.

In Nederland zijn drie soorten bladluizen van economisch belang in de graanteelt, nl. *Sitobion avenae*, *Metopolophium dirhodum* en *Rhopalosiphum padi*. Vooral de laatste decennia deed de schade die ze veroorzaakten zich sterker gevoelen. Het lijkt waarschijnlijk dat vooral de gewijzigde teeltmethoden (o.a. chemische bestrijding) hiervoor verantwoordelijk zijn. De aard en de mate van beschadiging van het graan hangen o.a. af van het tijdstip van kolonisatie, de plaats op de plant waar de bladluizen zich voeden, en van de dichtheid die bereikt wordt (Wratten, 1978). Aantasting van de aar bleek bij lagere dichtheden tot opbrengstverlies te leiden dan aantasting van het vlagblad (Vereyken, 1979). Gezien de duidelijke voorkeur van *S. avenae* voor de aar, die blijkt uit de verdeling van de luizen over de plant, is deze soort dus het meest schadelijk. Ze werd reeds in 1775 door Fabricius beschreven als *Aphis avenae*. Binnen de groep van de graanluizen zijn de belangrijkste kenmerken de lange zwarte siphonen en antennen. Behalve in de groene kleur, die algemeen is, komt ze ook voor in een rode (dit verslag) en een gele kleur (Ankersmit, mondelinge mededeling). *S. avenae* wordt beschouwd als monoecisch, over de plaats van overwintering en de voorwaarden voor overleving van de vrouwtjes in de winter is echter weinig bekend. In het voorjaar worden gevleugelden (alaten) geproduceerd, deze emigreren dan naar de granen. Zodra de aar tevoorschijn komt, vestigen de immigranten zich bij voorkeur hierop, en ook de ongevleugelden (apteren), die dan op het blad zitten, migreren naar de aar (Vereyken, 1979).

Na de vestiging in het gewas beginnen de luizen zich te vermenigvuldigen met een snelheid die vooral afhangt van de temperatuur. Bij een temperatuur boven 15° C. kan de populatie zich binnen drie dagen verdubbelen gedurende drie tot zes weken (Pak, 1977). Meestal in het melkrijke stadium bereikt de populatie een piek. Een heel belangrijk proces dat hierbij een rol speelt is de emigratie van alaten. Vereyken (1979) vond dat in het laboratorium de populatie zelfs tot de helft kon afnemen louter door deze emigratie. De factoren die verantwoordelijk zijn voor de inductie van vleugelvorming bij bladluizen zijn nog niet opgehelderd.

Crowding, temperatuur en conditie van de plant zijn belangrijke stimuli. De mate waarin bladluizen hierop reageren, is echter niet voor alle soorten gelijk (Dixon, 1973). *Rhopalosiphum padi* is b.v. erg gevoelig voor de fysiologische toestand van haar winterwaard; ook als er geen sprake is van crowding, beïnvloedt deze sterk de vleugelvorming. Bij *S. avenae* lijkt crowding de belangrijkste stimulus te zijn (Vereyken, 1979). Ik wijs verder nog op het werk van Heynen (1979) over dit onderwerp voor een overzicht.

Behalve vleugelinductie, gevolgd door emigratie, vond Vereyken (1979) ook, dat een toename in dichtheid tot gevolg had, dat de levensduur, het gewicht en de snelheid van vermeerdering afnamen.

De rol die natuurlijke vijanden spelen bij de ineenstorting van de populatie is minder duidelijk. Hagen & van de Bosch (1968) geven een overzicht van de natuurlijke vijanden van bladluizen. In Nederland spelen de larven van zweefvliegen (*Syrphidae*) in sommige jaren de belangrijkste rol als predator van bladluizen. Gaasvliegen (*Chrysopidae*) en lieveheersbeestjes (*Coccinellidae*) kunnen in aanzienlijke aantallen optreden, maar meestal is dit te laat voor het terugdringen van de populatie tot een niveau beneden schade drempel. Rautapää (1970) deed kooiproeven in Finland met *Chrysopa carnea* als predator van bladluizen op graan, en vond 50% reductie van de groei van een *R. padi* populatie, als de initiële predator/prooi verhouding 20/100 was. In Nederland spelen gaasvliegen in het graan, voor zover bekend, een ondergeschikte rol. Pak (1977) vond in het veld een predator/prooi verhouding, die opliep tot slechts 0,93 per 100. Nader onderzoek zal moeten uitwijzen wat de betekenis van *Chrysopidae* als predator in Nederland is.

Schimmelziekten onder de bladluizen, veroorzaakt door *Entomophthora* spp. kunnen een populatie volledig uitroeien, doch dit komt slecht incidenteel voor. Voor de ontwikkeling van *Entomophthora* spp. moet voldaan zijn aan een aantal eisen van klimatologische aard (vooral luchtvochtigheid is belangrijk). Over de betekenis van deze schimmels voor de regulatie van de luizenpopulatie is echter nog onvoldoende bekend.

1.1.2. Totstandkoming van het onderzoek en probleemstelling.

Deze studie past in de doelstellingen van de projectgroep "bladluizen in granen", die deel uitmaakt van de "werkgemeenschap geïntegreerde

bestrijding van plagen". Deze doelstellingen zijn:

1. Het vaststellen van verantwoorde schadedrempels, en de beheersing van de aantallen bladluizen in graan.
2. Het mogelijk maken van voorspellingen van de groei van de bladluispopulatie op korte en langere termijn.
3. Het ontwikkelen van een "Pest management"-systeem voor graanluizen.

Gegevens uit laboratoriumonderzoek, betreffende de ontwikkeling van de tarwe en de bladluis, werden gebruikt om een simulatie-model te bouwen van *S.avenae* in tarwe. Door het verrichten van tellingen in het veld (o.a. Jellema, 1975, Pak, 1977) kon dit model worden getoetst (Rabbinge et al., 1979). Als het model van de luizenpopulatie voldoende betrouwbaar is gebleken (door toetsing van de uitkomsten van veldgegevens), kan het worden gekoppeld aan een bestaand gewasgroeimodel (zie hoofdstuk 2.). Hierna kunnen dan voorspellingen worden gedaan over de schade die bladluizen in het gewas aanrichten. Vervolgens kunnen dan economische schadedrempels worden vastgesteld.

Door dit werk is een redelijk inzicht verkregen in de wijze waarop een bladluispopulatie in graan zich opbouwt. Dit kan beschreven worden als een exponentiële groei, die later geremd wordt, wat tenslotte resulteert in een afname van de populatie.

Het is met name het tweede gedeelte in het verloop van de plaag, nl. waarin remming van de groei optreedt, dat vragen openlaat.

De belangrijkste hiervan zijn:

- wat is het relatief belang van predatie, parasitering en epidemieën, veroorzaakt door *Entomophthora* spp. voor de teruggang van de populatie?
- welke rol speelt het groeistadium van het gewas, in hoeverre beïnvloedt dit de reproductiesnelheid en de vleugelinductie?

1.1.3. Specifieke doelstelling en omschrijving van dit onderzoek.

Met het hier beschreven onderzoek moesten aanvankelijk de volgende doelstellingen bereikt worden:

1. Meer inzicht krijgen in het belang van de predatie, om eventueel dit in het model nader te definieren.
2. Testen van het model, en in het bijzonder de predatiecomponent.

Om aan deze doelstellingen te voldoen werd gekozen voor een afgesloten kasruimte, om daarin het systeem wintertarwe met bladluizen te bestuderen en predatie uit te voeren.

Aanvankelijk lag het in de bedoeling, om in de kassen een aantal sluipwespem los te laten. Er was echter nog weinig ervaring met het kweken van deze dieren, en nadat er met moeite enkele buiten waren gevonden, gingen ze al spoedig dood. We besloten toen een modelproef uit te voeren, namelijk d.m.v. een kunstmatig uitgevoerde predatie. Deze proefopzet had de volgende voordelen:

1. Bij een kunstmatige predatie is de predatiesnelheid exact bekend, en daardoor gemakkelijk in het model te introduceren.
2. Immigratie van bladluizen en hun natuurlijke vijanden was uitgesloten.

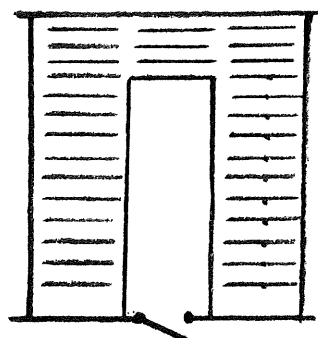
Een nadeel was dat een onbekend aantal alaten min of meer gedwongen was zich opnieuw in het gewas te vestigen en daar te reproduceren. Ook een nadeel was dat door de kunstmatige predatie geen simulatiestudie kon worden gemaakt van een natuurlijke predatie.

1.2. Materiaal en methode.

1.2.1. De kasruimte.

Ik had voor het experiment de beschikking over 6 aan elkaar grenzende kasjes, met elk een voor gewas beschikbaar oppervlak van $6,7 \text{ m}^2$. Deze ruimten werden continu geventileerd, en zoveel mogelijk op een temperatuur van 15° C . gehouden. Bij zonnig weer bleek de temperatuur echter al snel hoger op te lopen, de thermograaf registreerde een maximum van 25 à 30° C . in de middaguren. Voor een overzicht van de kas zie fig. 1.

fig. 1. Plattegrond van de kasruimte, de strepen stellen rijen van elk 9 tarweplanten voor.



1.2.2. Het gewas.

Eind januari werden wintertarweplanten, cv. Caribo, afkomstig uit het veld, uitgeplant in de kas (zie fig. 1.). De plantdichtheid was $44/\text{m}^2$. Door de suboptimale lichtvoorziening in de kas (van boven te weinig, van opzij teveel) en door het hoge stikstof-gehalte van de potgrond ($86,8 \text{ mg/liter}$) trad een sterke uitstoeling van de planten op. Dit werd enigszins binnen de perken gehouden door wekelijks de nieuwe jonge scheuten af te knippen. Hiermee werd het aantal halmen per plant op 3 gehouden. Dit had twee redenen. Ten eerste het voorkómen van een ongelijke leeftijd in het gewas, wat een verkeerd beeld zou geven van de groei van de bladluipopulatie. Ten tweede omdat een al te dicht gewas het tellen erg moeilijk maakt.

Voor de infectie met bladluizen wachtte ik tot de aar tevoorschijn kwam. Dit gebeurde tussen 10 en 17 april.

Belichting: de planten kregen 18 uur licht, 's avonds m.b.v. HPL kwiklampen.

1.2.3. De bladluizen.

1.2.3.1. De kweek.

De kweek van *Sitobion avenae* bestond uit het in leven houden van de luizen op jonge tarweplanjes, die regelmatig verversst werden.

Nu was het zaak ervoor te zorgen dat bij het in de aar komen van de tarwe, voldoende jonge alaten beschikbaar zouden zijn om hiermee een infectie van het gewas uit te voeren.

Hiervoor werd de volgende procedure gevolgd:

Uit de kweek werden regelmatig L4 larven met vleugelaanleg (alitifom) apart gezet in "Vereyken-kooitjes", om te reproduceren.

De nakomelingen ondergingen een crowdingprikkel, en werden als ze volwassen waren, met drie tegelijk in een kooitje gezet om te reproduceren. Zo werden steeds ruim voldoende alaten geproduceerd. Deze werden iedere dag verwijderd en apart gezet bij 13° C., klaar om te infekteren.

1.2.3.2. De infectie.

De infectie werd uitgevoerd op 13 april, en ging als volgt in zijn werk:

In elke kas werden 18 net - alate bladluizen op het vlagblad gezet van door loting aangewezen planten. Dit aantal komt overeen met 0,02 per halm. Dit aantal is tamelijk willekeurig gekozen. Een overweging is wel geweest dat dit aantal na de eerste immigratie in het veld werd gevonden, maar het is niet bekend hoeveel bladluizen reeds daarvoor aanwezig waren door overwintering.

Om te bewerkstelligen, dat de infectie zou aanslaan, werden de geïnfecteerde halmen gemerkt en de bladluizen in een kooitje gezet aan het blad, totdat de eerste nakomelingen waren geboren.

Op 26 april werd een bespuiting tegen meeldauw uitgevoerd. Helaas gingen daardoor ook een aantal bladluizen dood.

1.2.3.3. De tellingen.

Twee maal per week werd de populatie geteld. Hierbij werden alle stadia van de bladluizen onderscheiden.

De minimale steekproefgrootte werd vastgesteld volgens (1), (Southwood, 1966), de betrouwbaarheidsgrenzen volgens (2), zie aanhangsel.

$$N = \frac{s^2}{m^2 \times D^2} \quad (1)$$

$$b = \pm t \times s / \sqrt{n} \quad (2)$$

Hierin is: $\rightarrow s$ = de standaard-afwijking

$\rightarrow m$ = het gemiddelde

$\rightarrow D$ = 0,1 (de gewenste nauwkeurigheid)

$\rightarrow t$ = de waarde van de t-verdeling ($\gamma = 0.10$)

$\rightarrow n$ = de steekproefgrootte.

Door de geclusterde verdeling van de bladluizen ($s^2/g > 1$) bleek het meestal niet mogelijk te voldoen aan de vereiste steekproefgrootte, vooral in het begin. Bij de in het aanhangsel opgegeven onder- en bovengrenzen hoort een eenzijdige onbetrouwbaarheid van 5%.

1.2.4. Proefopzet voor predatie.

Er werd besloten drie behandelingen uit te voeren, elk in tweevoud. Voor predatie werd gekozen uit twee procedures nl.:

1. Predatie uitvoeren volgens een vaste verhouding, bv. in twee kassen 20% van de beesten weghalen, en in twee andere 50%.
2. Het hanteren van zoektijden.

Ik koos voor het laatste omdat het in de bedoeling lag alleen volwassen apteren te vangen. Dit was namelijk nogal arbeidsintensief (het zoeken en vangen van 1 prooi kostte gemiddeld 10 sec.), daardoor leek het zoeken volgens een vaste verhouding op den duur moeilijk vol te houden.

Binnen de vastgestelde zoektijden (30 min. in kas 5 en 6, 1 uur in kas 7 en 9) werd getracht zoveel mogelijk beesten te vangen. Hiervoor werden alleen de volwassen apteren uitgekozen, omdat die tenslotte de "motor" voor de populatiegroei waren. Deze handeling ging als volgt: Van te voren uitgelote planten werden afgezocht op apteren, deze werden met een pincet gevangen in een buisje gestopt en na afloop geteld. Hiermee werd begonnen op 19 mei, daarna werd de procedure nog zes maal herhaald.

Ik had aanvankelijk gedacht dat mijn vangst wel een "funktionele respons" zou vertonen, m.a.w. dat ik steeds meer zou vangen naarmate de populatie groeide. Later bleek echter al snel dat niet de luisdichtheid, maar de beschikbare vangtijd beperkend was voor de vangst, m.a.w. de "zoeksnelheid" was erg groot (zie tabel 6).

1.3. Resultaten.

1.3.1. De groei van de bladluispopulatie.

De resultaten van de tellingen staan weergegeven in het aanhangsel bij hoofdstuk 1. in grafiek- en in tabelvorm.

Ondanks de vertraging in de populatieopbouw, veroorzaakt door de meeldauwbespuiting (zie de grafieken) was in alle kassen sprake van een exponentiële groei, die tamelijk constant was tot ongeveer 15/5. Gemiddeld werd een relatieve groeisnelheid bereikt van $0,25 \text{ dag}^{-1}$ (zie tabel 1).

kas	dichtheid	L1/totaal	dichtheid	L1/totaal	RGR(dag^{-1})
	4/5		15/5		
5	0,26	0,58	3,48	0,30	0,23
6	0,34	0,29	3,67	0,28	0,22
7	0,47	0,23	4,00	0,34	0,19
8	0,09	0,61	1,82	0,28	0,27
9	0,10	0,70	3,38	0,33	0,32
10	0,10	0,50	2,07	0,42	0,29

tabel 1. De totale relatieve groeisnelheid (RGR) van de bladluispopulatie in de periode 4/5 tot 15/5 (zonder predatie).

Valkenberg (1977) vond in een vergelijkbare periode (wat het groeistadium van het gewas betreft) een relatieve groeisnelheid (RGR) van $0,19 \text{ dag}^{-1}$ (een gemiddelde van 3 kassen, berekend over 3 weken), Pak (1977) vond in het veld $0,23 \text{ dag}^{-1}$.

Vlak na de meeldauwbespuiting werden alleen nog bladluizen gevonden op de aar. Vereyken (1979) vond dat na infectie van het gewas de meeste bladluizen snel van het vlagblad naar de aar verhuizen. Er blijven weliswaar een aantal op het blad aanwezig, maar deze bleven in de minderheid. Pas in een later stadium nam het aantal op het blad iets toe (Pak, 1977).

In mijn experiment waren blijkbaar de overblijvende luizen op het blad meer getroffen door de bespuiting dan die op de aar.

Het onderscheid blad/aar werd gemaakt vanaf 18/5. Over de aantallen op het blad vóór die datum kan alleen met zekerheid worden gezegd dat er vlak na de meeldauwbespuiting geen werden aangetroffen. Op 18/5 zat in 5 van de 6 kassen meer dan de helft van de populatie op de aar,

daarom kunnen we stellen dat de cijfers van tabel 1. vnl. betrekking hebben op de aar.

Op 18/5 was in de tarwe stadium 11.2 aangebroken, het einde van het melkrijke stadium, waarop in het veld meestal de populatie-piek al voorbij is. Vanaf die datum begon op de aar een periode met een minder snelle vermenigvuldiging. Berekend over de periode 18/5 tot 1/6 vond ik een RGR in de beide controle-kassen van resp. 0,17 en 0,15 dag^{-1} . Daar stond tegenover een snelle vermeerdering op het blad vanaf 18/5 : in dezelfde kassen 0,27 dag^{-1} (zie tabel 2.)

behandeling	aavangsdichtheid 18/5		RGR (dag^{-1})	
	AAR	BLAD	AAR	BLAD
predatie 30 min	15,6	5,6	0,13	0,26
predatie 30 min	12,5	3,5	0,10	0,22
predatie 60 min	13,1	17,8	0,10	0,22
predatie 60 min	9,6	5,9	0,13	0,23
controle	5,6	3,1	0,17	0,27
controle	7,1	1,5	0,15	0,27

tabel 2. De reletieve groeisnelheid in de periode van predatie (18/5 - 1/6).

Een belangrijke bijzonderheid in de kas was de onnatuurlijke tarwe-ontwikkeling, nl. de bijna onbegrensde uitstoeling en het langdurig groen blijven van het blad. Dit zal de oorzaak zijn geweest van de ongewoon grote populatie-ontwikkeling op het blad. In tabel 3 zien we hoe het aandeel bladluizen op de aar steeds verder afnam na 18/5.

datum	groeist.gewas	% bladluizen op aar	gem. totale RGR in 1 week (dag^{-1})
18-5	11.1 - 11.2	74	0.21
22-5	11.2 - 11.3	58	0,20
25-5	11.2 - 11.3	62	0,21
29-5	11,3	34	0,19
1-6	11.3	40	0,16
5-6	11.3	25	

tabel 3. Het percentage *S.avenae* op de aar na het melkrijke stadium (gemiddelde controle-kassen).

Pak(1977) vond in het veld een afname van het percentage op de aar

van 92 tot 78% vanaf het vroegmelkrijpe stadium. Tabel 3. laat ook zien dat de totale RGR iets afneemt naarmate er relatief meer luizen op het blad zitten. Dit hoeft natuurlijk nog niets te zeggen over een mogelijk verschil tussen reproductievermogen op aar en blad. Een betere maat hiervoor lijkt de verhouding L1/apteer (zie tabel 4.).

groeistadium:		10.5.4				11.1		11.2			11.3		
datum:		27	4	8	11	15	18	22	25	29	1	5	
L1/apteer	AAR	4,0	4,4	7,6	5,0	4,3	6,0	4,9	5,6	2,5	4,0	3,4	
	BLAD						14,0	30	61	37	20	17	
L1/apteer + alaat	AAR	4,0	4,4	7,6	5,0	4,3	4,3	3,3	4,0	1,7	2,6	2,3	
	BLAD						12,3	14,2	16,8	9,4	7,8	4,8	

tabel 4. De verhouding tussen het aantal bladluizen in het L1-stadium en het aantal reproducerende vrouwtjes.(controle-kassen)

Wanneer we deze maat voor de reproductie op de aar vergelijken met de gegevens van Pak (1977) en Vereyken (1979), dan blijkt hiermee een goede overeenkomst: Pak vond een waarde van 6,19 toen de populatie-piek bijna bereikt was. Vereyken vond een waarde van 5,0 na de bloei in het veld. De cijfers voor het blad zijn opvallend hoog. Vereyken geeft hiervoor een waarde 3.3 in het veld. In de kas deden de alaten waarschijnlijk voor een groter gedeelte mee met de reproductie dan in het veld. Daarom voerde ik hiervoor een correctie in, door als maat te nemen L1/apteer + alaat (zie tabel 4.). Hoewel de verschillen tussen aar en blad, wat de reproductie betreft, dan geringer zijn, blijven ze significant. Waarschijnlijk heeft het gedrag van de alaten hier een rol gespeeld. In tabel 5. zijn daarom gegevens over de vleugelinductie verwerkt op aar en blad.

groeistadium:		11.1		11.2		11.3			
datum:		11	15	18	22	25	29	1	5
% alaat onder de adulten	AAR	4	5	30	30	30	37	33	34
	BLAD			75	43	72	75	57	63
% alatiform onder L4 larven	AAR	65	75	94	97	95	80	97	
	BLAD			22	93	68	69	97	

tabel 5. Het percentage alaten resp. alatiform onder de adulten resp. L4 Larven. (controle)

Er blijken op het blad steeds relatief meer alaten te zitten dan op de aar, terwijl er geen significant verschil is in vleugelinductie. Ook Vereyken (1979) vond dit niet. Dit suggereert dat de alaten bij voorkeur op het blad landen tijdens de reïmmigratie. Het is denkbaar dat in mijn experiment informatie over de vleugelinductie verborgen bleef, doordat de nakomelingen van de eerste gevleugelden, die op het blad landden, waarschijnlijk apteer waren (Johnson en Birks, 1960).

Om een relatie tussen de dichtheid en reproductie te vinden, mat ik voor alle kassen: de vermenigvuldiging in 7 dagen en de L1/apteer verhouding na 3 dagen, uitgaande van de dichtheid op 8/5 en op 15/5. Er bleek geen correlatie te zijn. Een moeilijkheid hierbij is, dat gerekend werd met gemiddelde aantallen, terwijl de bladluizen sterk geclusterd verdeeld zijn. Beter zou zijn de reproductie op één plant te volgen.

Bijzonderheden: vanaf ± half mei werden in 1 kas rode vormen van *S. avenae* gevonden. Deze gingen op sommige planten domineren, maar gingen niet of nauwelijks over tot vleugelvorming.

Verder bleken vanaf eind mei (plantstadium 11.3) de bladluizen duidelijk kleiner te zijn dan daarvoor.

Hoewel de toename van het aantal L4 (aptiform), dat gevonden werd gering was, bleef het aantal gevonden apteren stijgen. Blijkbaar trad een aanzienlijke veroudering op onder de apteren.

1.3.2. De predatie

De kunstmatig gevangen prooien werden geteld. In tabel 6 is een overzicht gegeven van de absolute en relatieve aantallen.

datum:	19 ^v	23	24	26	30	31	02
pred. 30 min	52	138	104	102	194	143	166
%	9	11	6	4	4	2	3
pred. 60 min	128	239	254	199	317	327	382
%	18	23	14	6	6	5	4

tabel 6. Overzicht van het gemiddeld aantal prooien per kas, met de percentages.

Er blijkt o.a. uit dat niet de dichtheid van de luizen, maar de beschikbare vangtijd bij deze predatie de beperkende faktor was. De zoeksnelheid

was zo hoog dat die alleen bij de laagste dichtheid op 19/5 beperkend was voor de vangst.

In tabel 2. werd reeds een overzicht gegeven van de groeisnelheid van de populatie. Hierbij werd de RGR als maat gebruikt. De waarde van deze maat is eigenlijk een eigenschap van de bladluis-soort, die afhangt van de temperatuur, en minder geschikt om te gebruiken als predatie optreedt. Kenmerk van de RGR is namelijk dat het niveau van de populatie geen rol speelt.

Beter zou zijn het effect van predatie op de absolute groei te meten, maar dan geldt natuurlijk als voorwaarde dat de aanvangsdichtheden gelijk zijn, en daaraan was niet voldaan bij het begin van de predatie. Daarom laat tabel 7. de vermenigvuldiging in 14 dagen zien, die men zou kunnen opvatten als absolute groei per bladluis, waarbij dan de aanvangsdichtheid vermeld moet worden.

behandeling	vermenigvuldiging		dichtheid op 18/5	
	AAR	BLAD	AAR	BLAD
predatie 30 min	6,4	36,9	15,6	5,6
predatie 30 min	4,15	22,5	12,5	3,5
predatie 60 min	4,12	29,9	13,1	17,8
predatie 60 min	6,3	25,0	9,6	5,9
controle	10,9	41,2	5,6	3,1
controle	8,0	45,7	7,1	1,5

tabel 7. De vermenigvuldiging van *S.avanae* in 14 dagen, in de periode van 18/5 tot 1/6, waarin predatie werd uitgevoerd.

Oppervlakkige beschouwing van deze cijfers leert het volgende:

1. Geen betrouwbaar verschil in effect tussen predatie-behandeling van 30 en 60 min.
2. In de controle-kassen is de vermenigvuldiging:
 - op het blad: anderhalf maal zo hoog als bij predatie
 - op de aar: bijna 2 x zo hoog als bij predatie.

Door variantie-analyse kwam echter vast te staan dat de verschillende behandelingen niet significant verschillen in uitkomst ($\gamma = 0,1, f_2^2 = 3,09$)

Variantie van de parallellen: 1,47

behandeling: 11,8

restvariantie: 3,82

1.4. Diskussie.

Vergelijking van de populatie-ontwikkeling op de aar met die op het blad suggereert in eerste instantie een groter reproductievermogen op het blad, geheel in strijd met de gegevens van Vereyken.

Nadere bestudering leert echter, dat deze conclusie niet mag worden getrokken. De populatie-ontwikkeling was ongeveer als volgt:

De reproductie, die in het begin nog vrijwel alleen op de aar geschiedde, verliep vanaf 27/4 met tamelijk constante snelheid, resulterend in een RGR van $0,25 \text{ dag}^{-1}$.

Dit ging door tot ongeveer 18/5, toen de tarwe melkrijp was, de RGR viel toen terug tot $0,16 \text{ dag}^{-1}$. De reproductie nam, getuige tabel 4, niet duidelijk af tot 25/5. Migratie van larven en opteren naar het blad lijkt onwaarschijnlijk, gezien hun passief gedrag. De oorzaak van de terugval moet daarom vooral gezocht worden in de emigratie van alaten vanaf de aar, voordat reproductie plaats vond. Na 25/5 nam de reproductie door apteren enigszins af, waarvoor de fysiologische toestand van de aar en/of de dichtheid van de luizen verantwoordelijk waren.

Vereyken (1979) vond, dat zonder natuurlijke vijanden, ook zonder invloed van de fysiologische toestand van de aar, de populatie gehalveerd kon worden door emigratie.

Hieraan kende hij dan ook een zekere soortspecifieke "survival value" toe.

In mijn experiment viel in de periode van melkrijpheid geen piek in de populatie op de aar, itt. de situatie in het veld (Pak, 1977, Vereyken, 1979). De dichtheid lag bij mij echter een faktor 100 lager dan die welke laatstgenoemde opgeven gedurende melkrijpheid. Misschien heeft een zeker dichtheidseffekt op reproductie, vleugelvorming en levensduur, zoals Vereyken (1979) vond, hier een rol gespeeld. De genoemde aanvangsdichtheid in mijn experiment lag eveneens een faktor 100 lager dan die welke Valkenburg (1977) vond op een vergelijkbaar tijdstip. Toch werd in een maand tijd een niveau bereikt van dezelfde orde van grootte als Valkenburg vond.

Een frappant verschijnsel was de hoge verhouding L1/reproducerende vrouwtjes op het blad (rond de 15), vergeleken met die op de aar (rond de 5), na 18/5. Het resultaat was een hogere RGR op het blad dan op de aar na 18/5.

De RGR op het blad ($0,27 \text{ dag}^{-1}$) was echter niet significant hoger dan in het begin werd gemeten op de aar ($0,25$), toen de L1/♀♀ verhouding ook al rond de 5 lag (zie tabel 4.).

Vereyken (1979) vond voor de laatste verhouding op blad en aar waarden van resp. 3,3 en 5,0, terwijl de groeisnelheid van de populatie op aar en blad in de betreffende periode hetzelfde was. Hij verklaarde dit door te veronderstellen dat de bladluizen op het blad voor een belangrijk deel afkomstig zijn van de aar, o.a. doordat sommige bladluizen van de aar afvielen.

Dit kan in de kas wel een rol hebben gespeeld, doch geeft geen verklaring voor de reproductie-verhoudingen, die immers voor aar en blad juist omgekeerd zijn.

De meest aannemelijke verklaring lijkt me gelegen in het gedrag van de alaten, die gedwongen werden opnieuw zich in het gewas te vestigen. De cijfers van tabel 5. suggereren dat ze dit bij voorkeur op het blad deden. Ook de gegevens van Vereyken (1979) maken reïmmigratie op het blad niet onwaarschijnlijk.

Het is denkbaar dat de alaten minder lang leefden dan de apteren en/of misschien weer weg vliegen nadat ze op het blad hadden gereproduceerd.

Een systematische fout in de schatting van het aantal L1 larven kan ook een rol hebben gespeeld. Gezien de grootte van het verschil in reproductie verhouding tussen aar en blad, lijkt het me echter dat hieraan niet een volledige verklaring kan worden ontleend.

Predatie.

Het feit, dat de predatie geen wiskundig betrouwbaar effect heeft opgeleverd, kan onder invloed staan van het loten van de experimentele eenheden (de kassen), omdat de beide controle-kassen bij de aanvang van de predatie duidelijk minder luizen bevatten dan de andere kassen. Daarom hadden de verschillende behandelingen beter kunnen worden toegewezen aan de kassen i.p. loting uit de voeren. Wiskundig kan effect van de aanvangsdichtheid op resultaat van predatie daardoor niet worden getoetst.

In de periode vóór predatie werd een effect van de dichtheid op de reproductie niet gevonden.

Het is echter denkbaar dat een dergelijk effect tijdens de predatie wel een rol heeft gespeeld, omdat de dichtheid toen hoger was.

In dat geval kan een geringe predatie, zoals ik die uitvoerde zijn gecompenseerd door een verhoogde reproductie.

1.5. Conclusies.

1. De uitgevoerde predatie heeft geen significante daling opgeleverd van de populatiegroei. Een effect van de geringe predatie werd mogelijk tenietgedaan door een dichtheidsafhankelijke toename van de reproductie.

Doordat de faktor arbeid beperkend was voor de predatie, en niet de dichtheid van de luizen, werd geen kunstmatige funktionele respons bereikt, en nam het % gevangen beesten af in de loop van het experiment.

Daardoor is vergelijking met een natuurlijke predatie moeilijk. Wordt de predatie uitgedrukt in een gemiddeld aantal per halm per dag, dan vinden we bij de hoogste predatie hiervoor een waarde van 0,14. Indien de veronderstelde funktionele respons van zweefvlieg-larven, zoals die in het simulatiemodel is verwerkt (dit verslag), op waarheid berust, dan is mijn predatie qua omvang, te vergelijken met die welke op 19/5 had kunnen worden uitgevoerd door zweefvlieg-larven met een dichtheid van 0,007 in kas 9. Een dergelijke dichtheid werd in het veld (Pak, 1977) ruim overschreden.

2. Dit experiment geeft geen steun aan de veronderstelling dat *S. avanae* op de aar tot 2 x zo snel vermenigvuldigt als op het blad (Vereyken, 1979). Het tegengestelde kan niet worden bewezen, gezien de afwijkende omstandigheden in de kas, m.n. het feit dat de gevleugelden niet weg konden. Deze vertoonden bij het landen de voorkeur voor het blad.

B I J L A G E N

- - - - -

bij hoofdstuk 1

- - -

G r a f i e k e n .

I, II & III : Gemiddeld aantal bladluizen per aar.

IV, V & VI : Gemiddeld aantal bladluizen per halm.

VII & VIII : Gemiddeld aantal bladluizen per halm op het blad.

B a s i s t e l l i n g e n .

IX & X : Totaal aantal luizen per halm.

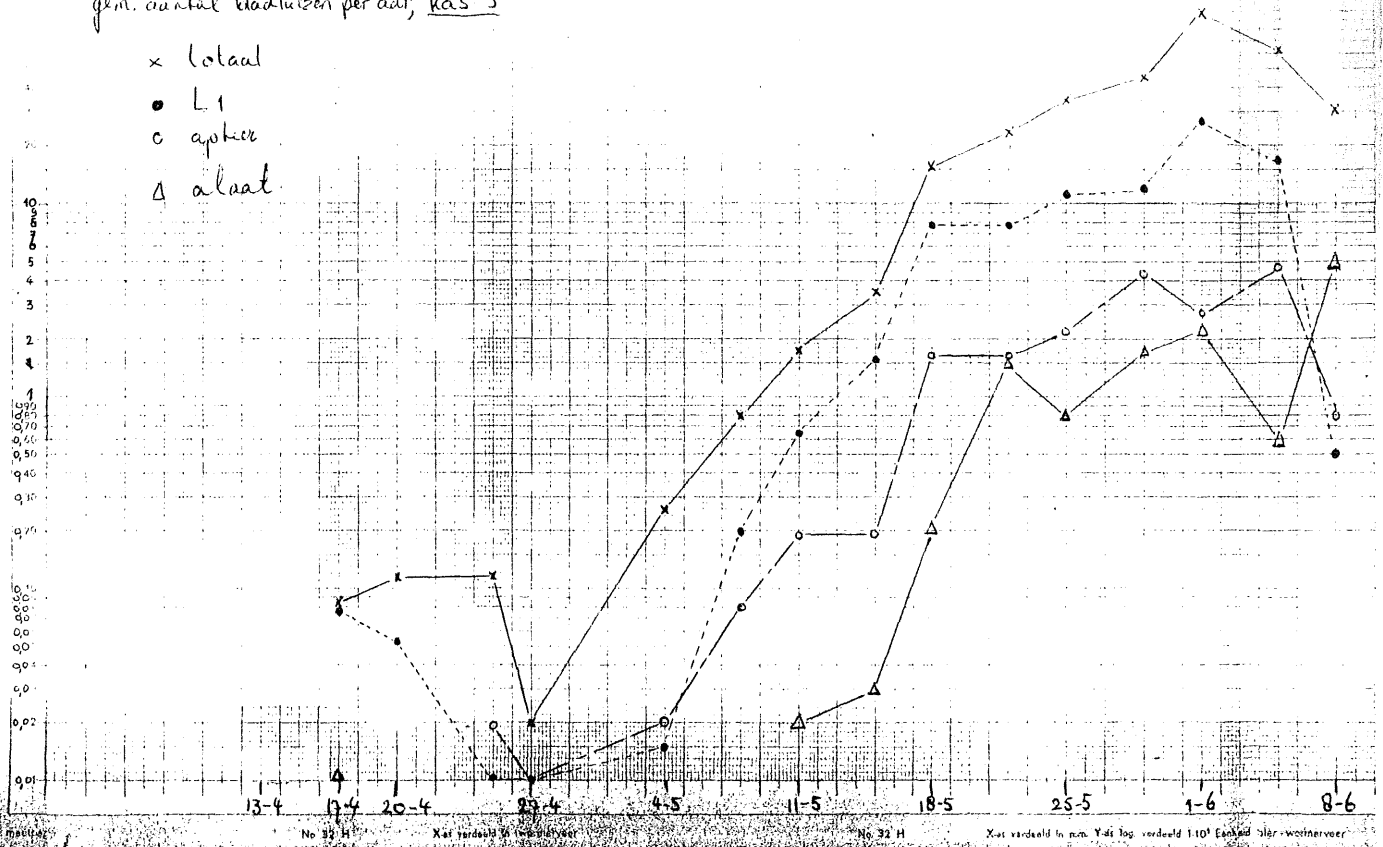
XI & XII : Aantal luizen per aar.
Aantal luizen op blad.

- - -

Bijlage I

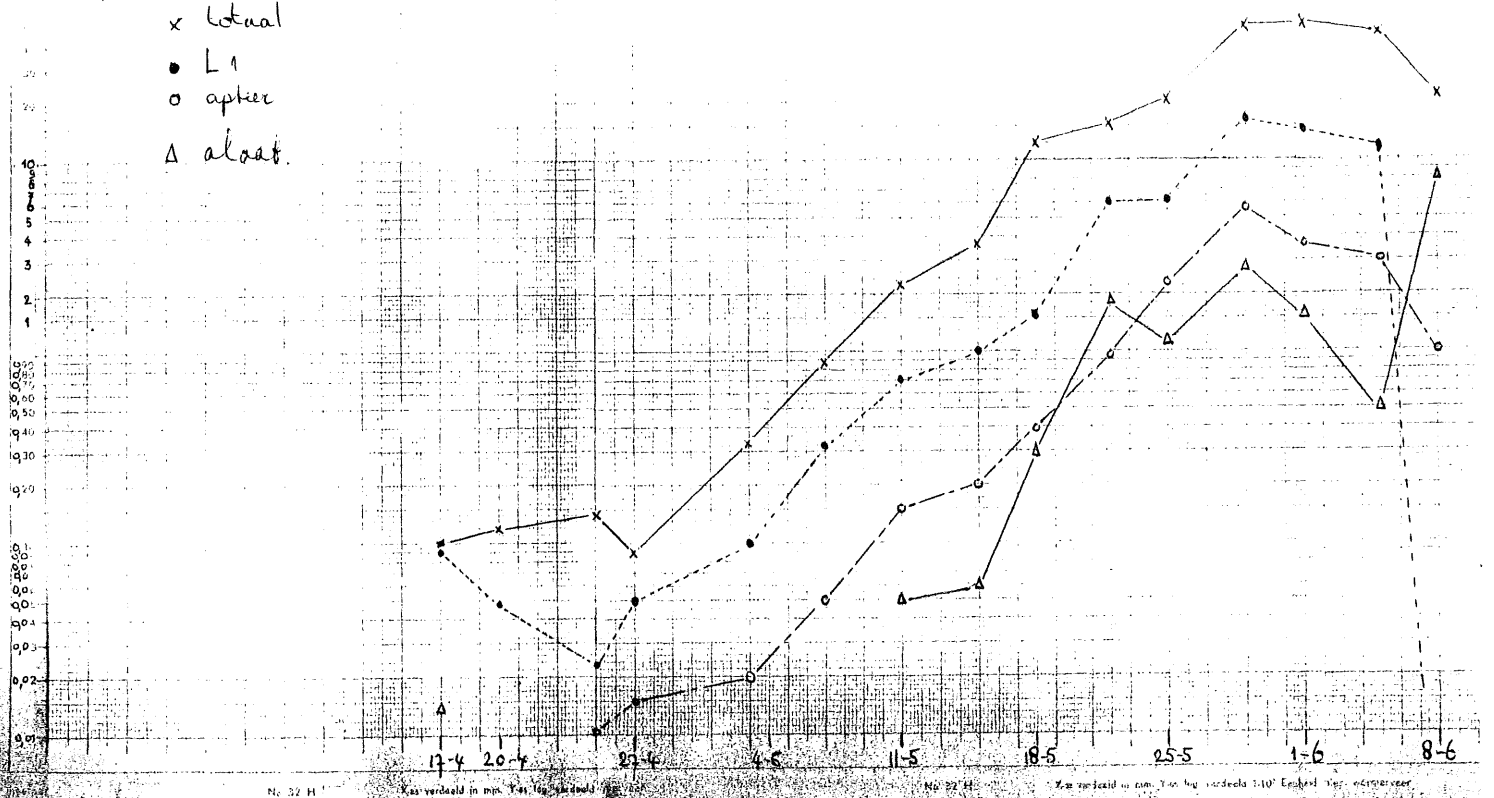
gem. aantal bladluizen per aar, kas 5

- x totaal
- L1
- o apter
- Δ alaat



gem. aantal bladluizen per aar, kas 6

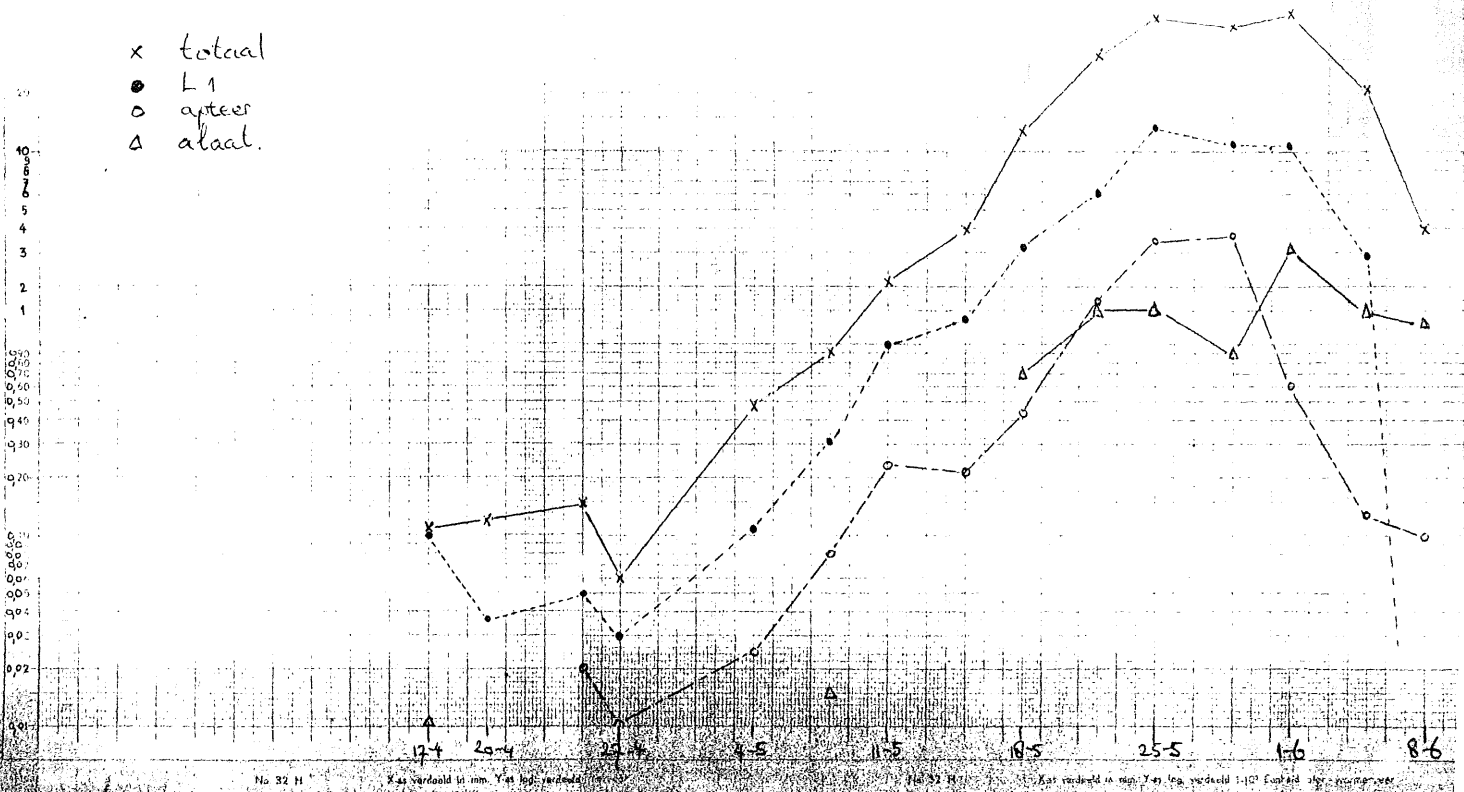
- x totaal
- L1
- o apter
- Δ alaat



Bijlage II

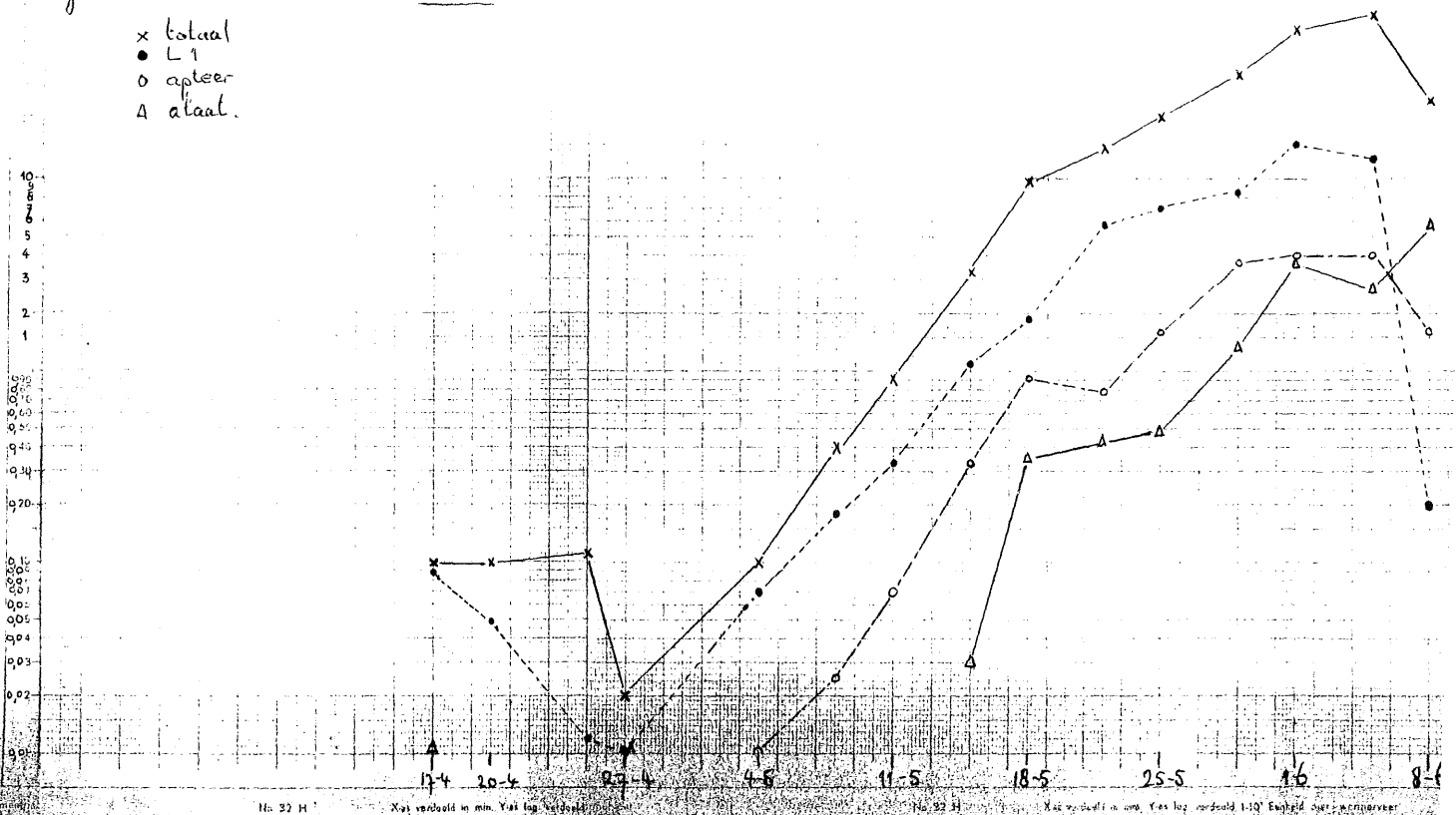
gem. aantal bladluizen per aar, kas 7

x totaal
● L1
○ apteer
△ alaal.



gem. aantal bladluizen per aar, kas 9

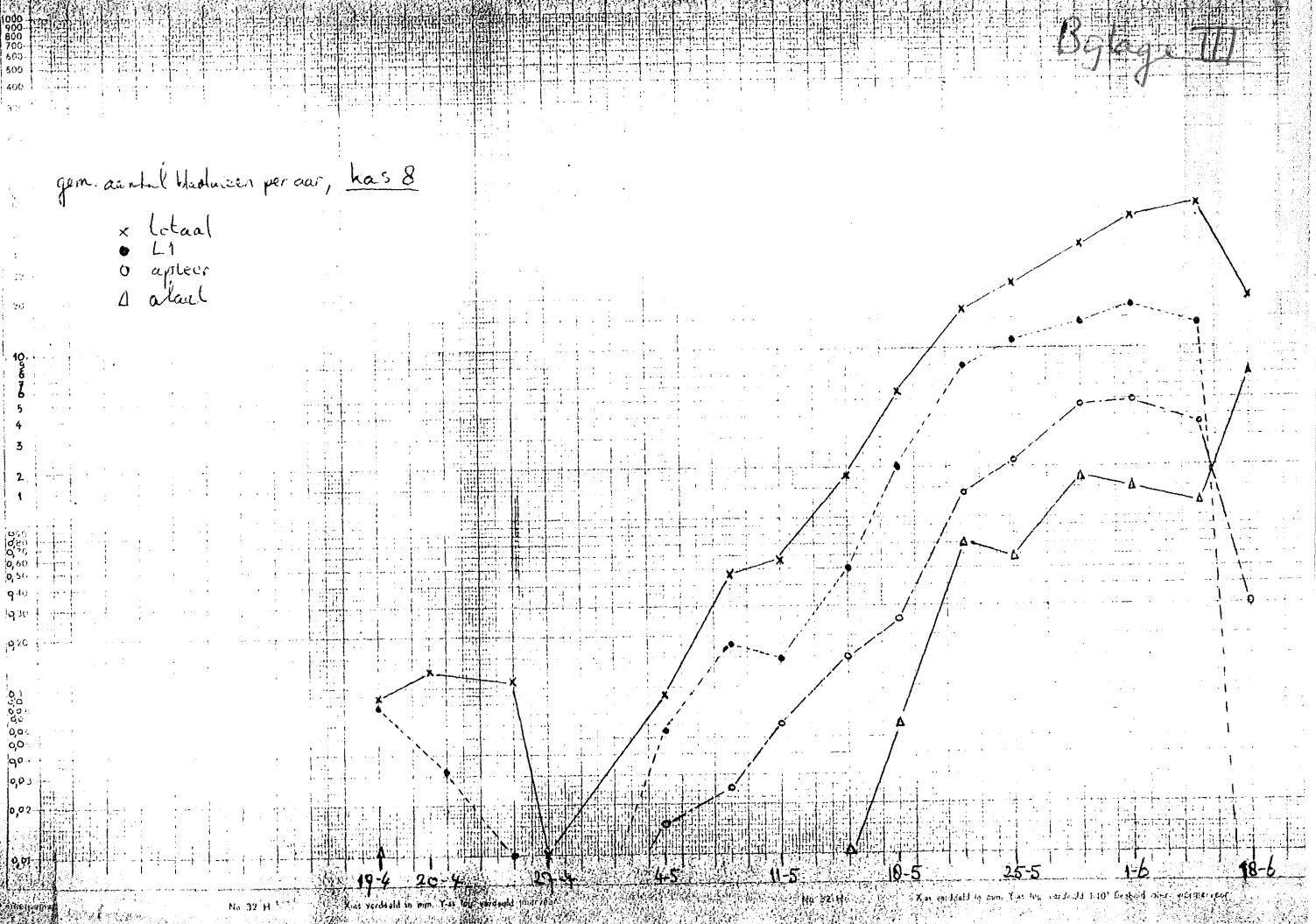
x totaal
● L1
○ apteer
△ alaal.



Bijlage III

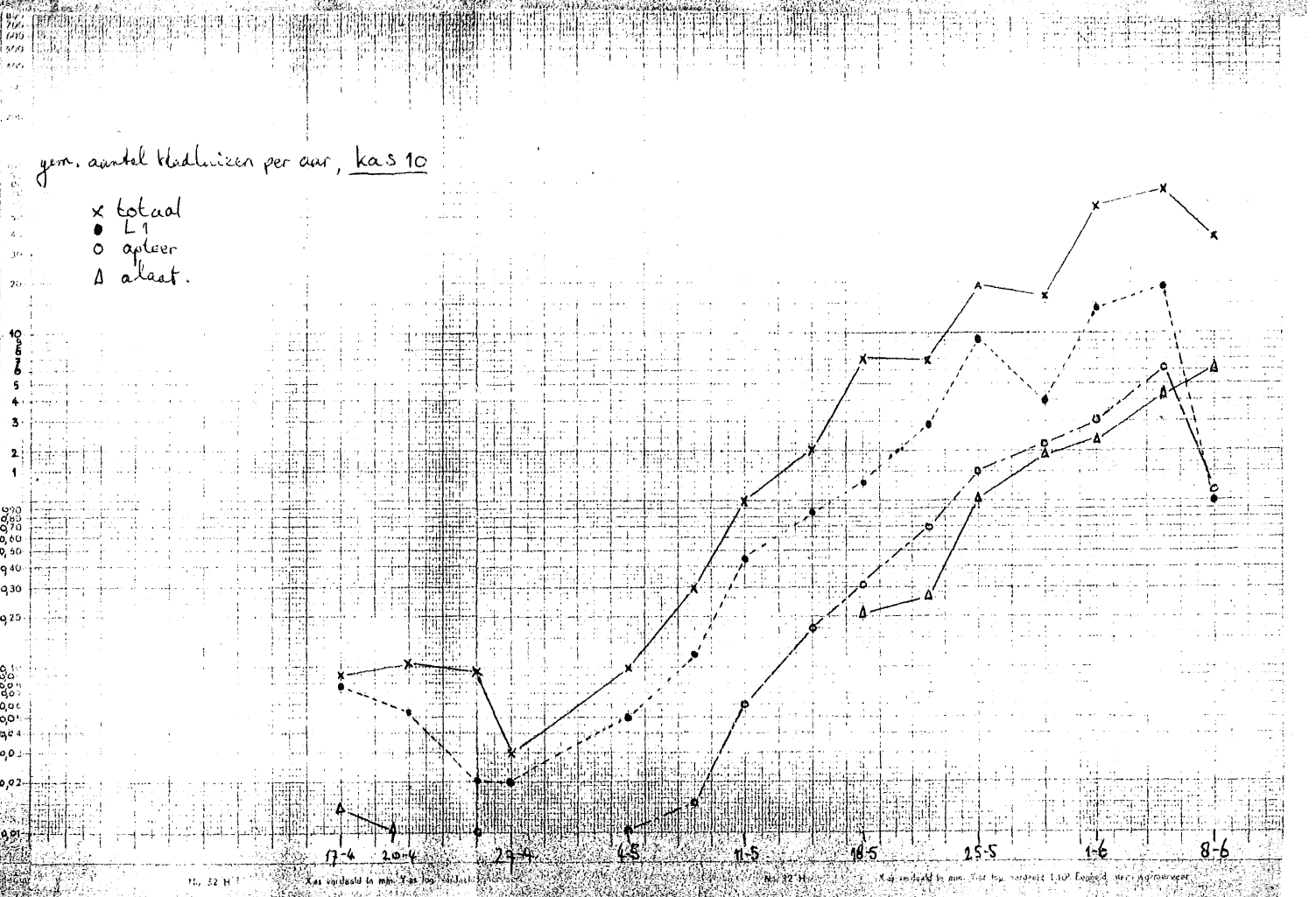
gem. aantal bladluizen per aar, kas 8

- x totaal
- L1
- apleer
- Δ afaat



gem. aantal bladluizen per aar, kas 10

- x totaal
- L1
- apleer
- Δ afaat.

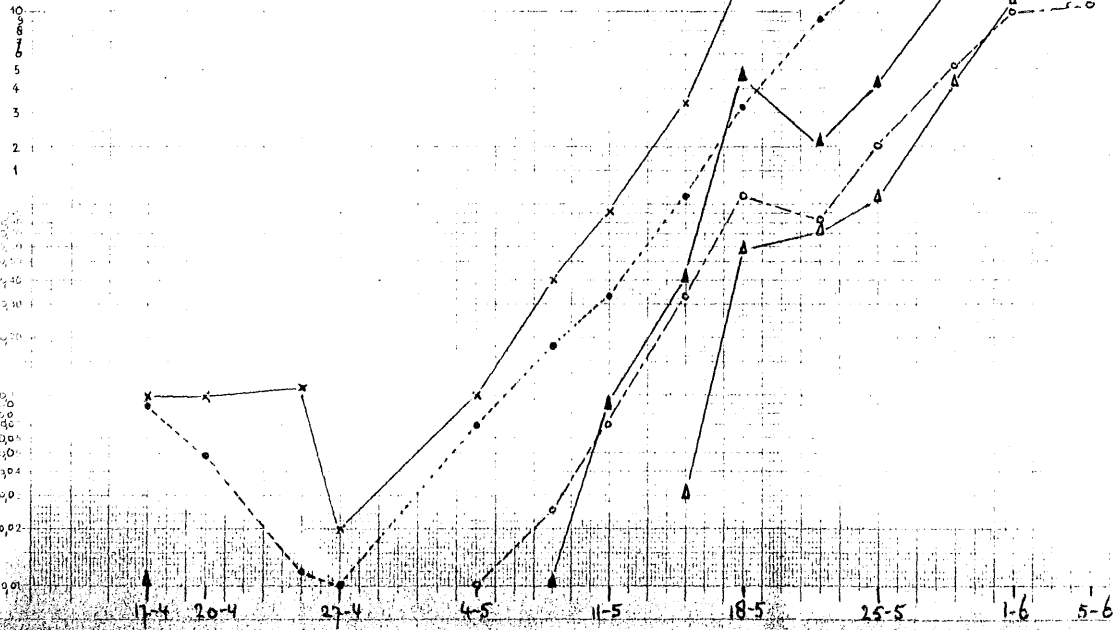


Bglage IV

kas 9.

gem. aantal bladluizen per halm

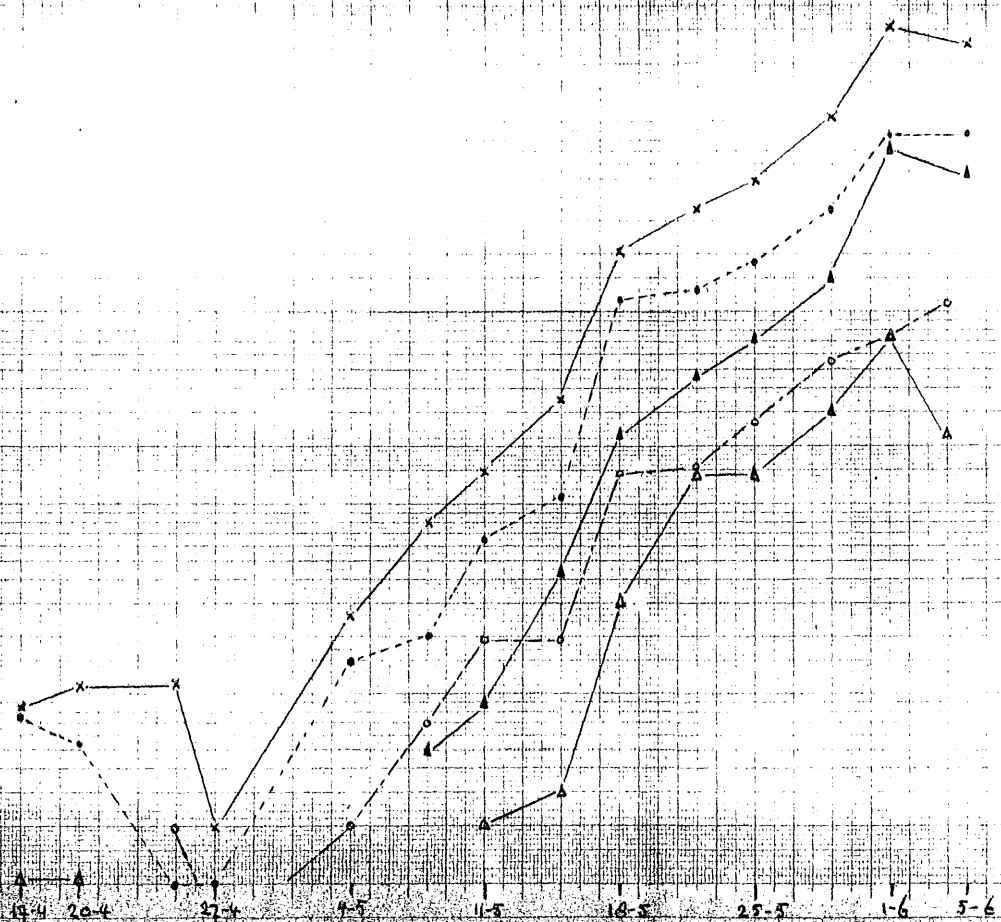
- x totaal
- L1
- o opleer
- Δ alaat
- ▲ alaat, L4.



kas 5

gem. aantal bladluizen per halm

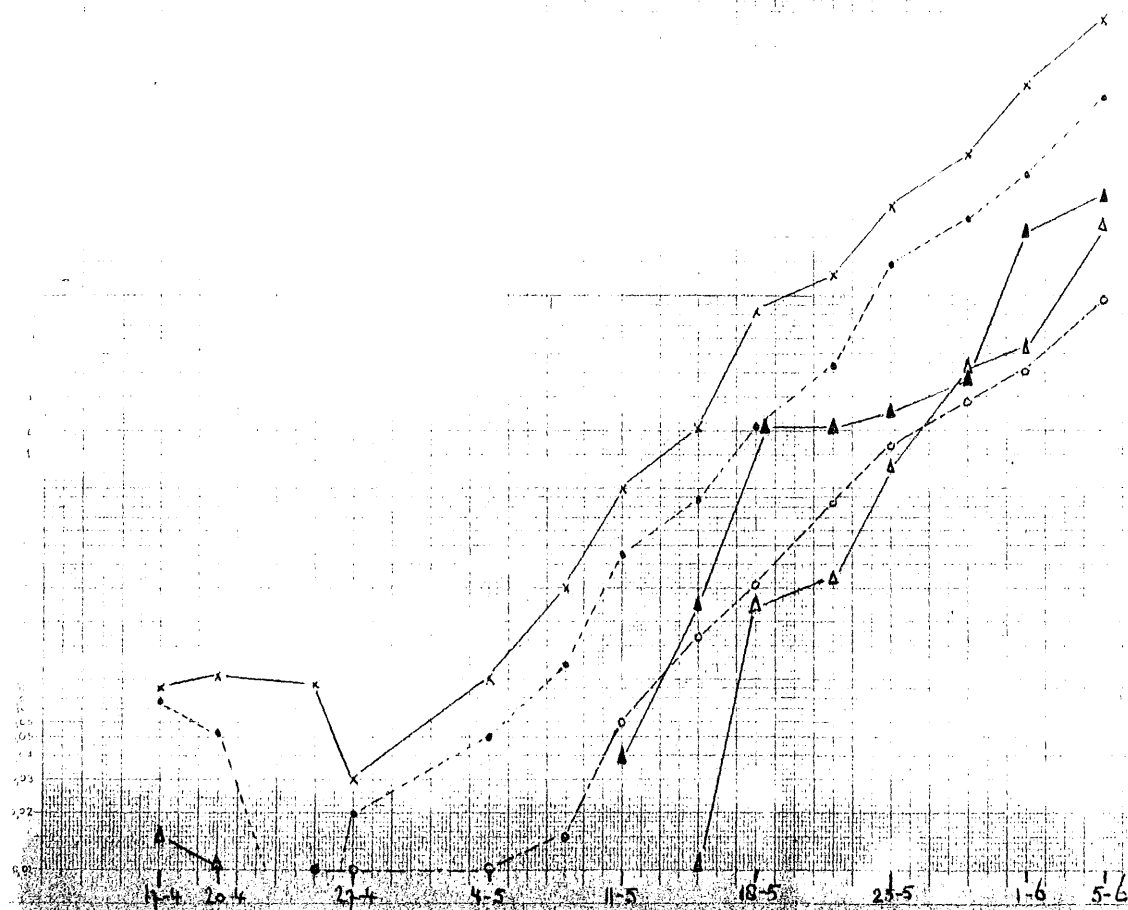
- x totaal
- L1
- o opleer
- Δ alaat
- ▲ alaat, L4



Bijlage II

kas 10
gem. aantal bladluizen per halm

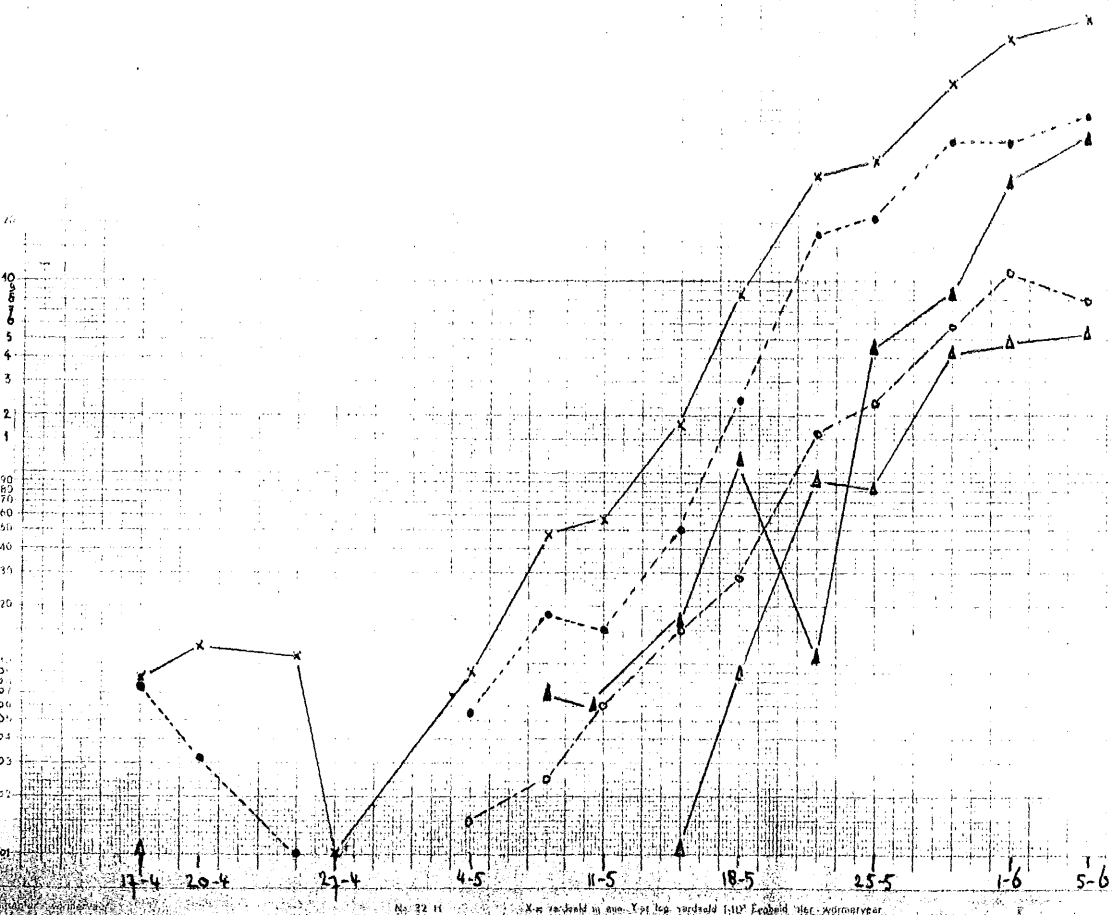
- x totaal
- L 1
- apleer
- △ albat
- ▲ alat. L 4



kas 8

gem. aantal bladluizen per halm

- x totaal
- L 1
- apleer
- △ albat
- ▲ alat. L 4



Bylage VI

kas 6

gem. aantal bladluizen per halm

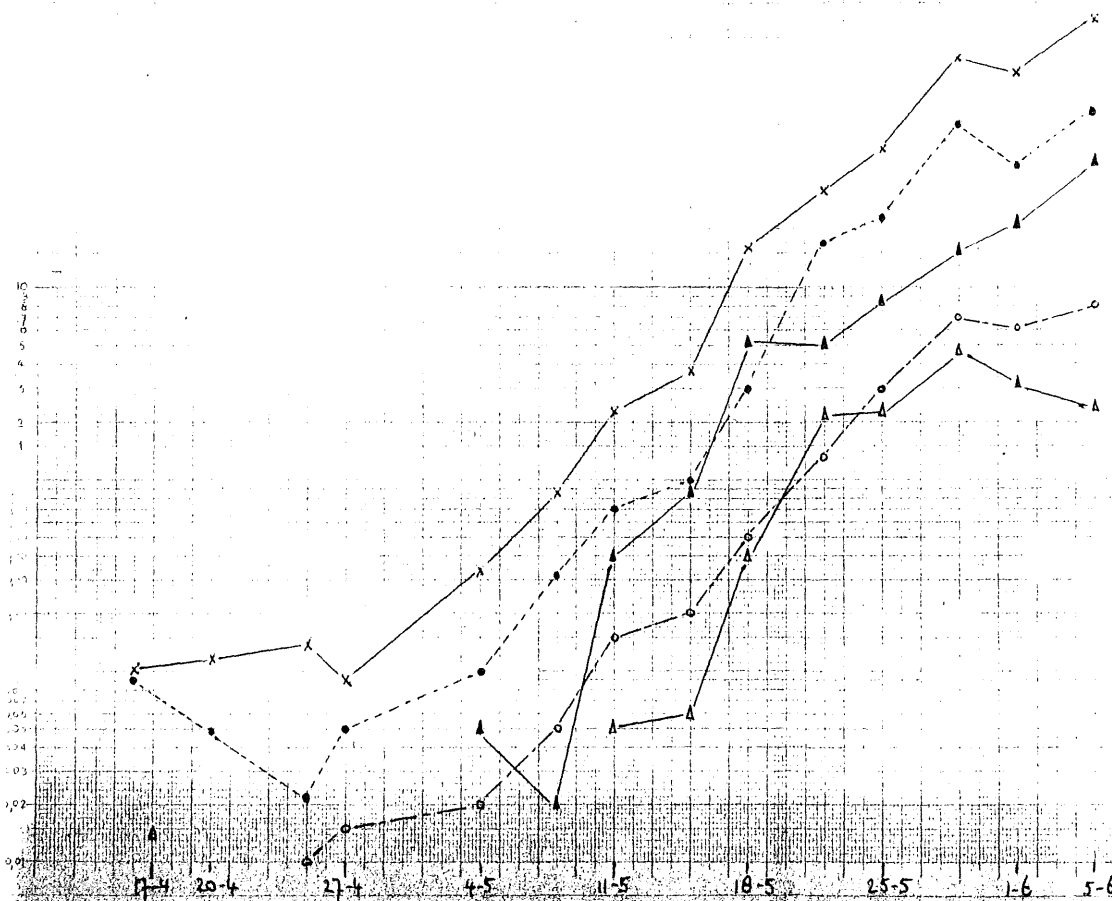
x totaal

● L1

○ apteer

△ alaat

▲ alaat. L4



kas 7

gem. aantal bladluizen per halm

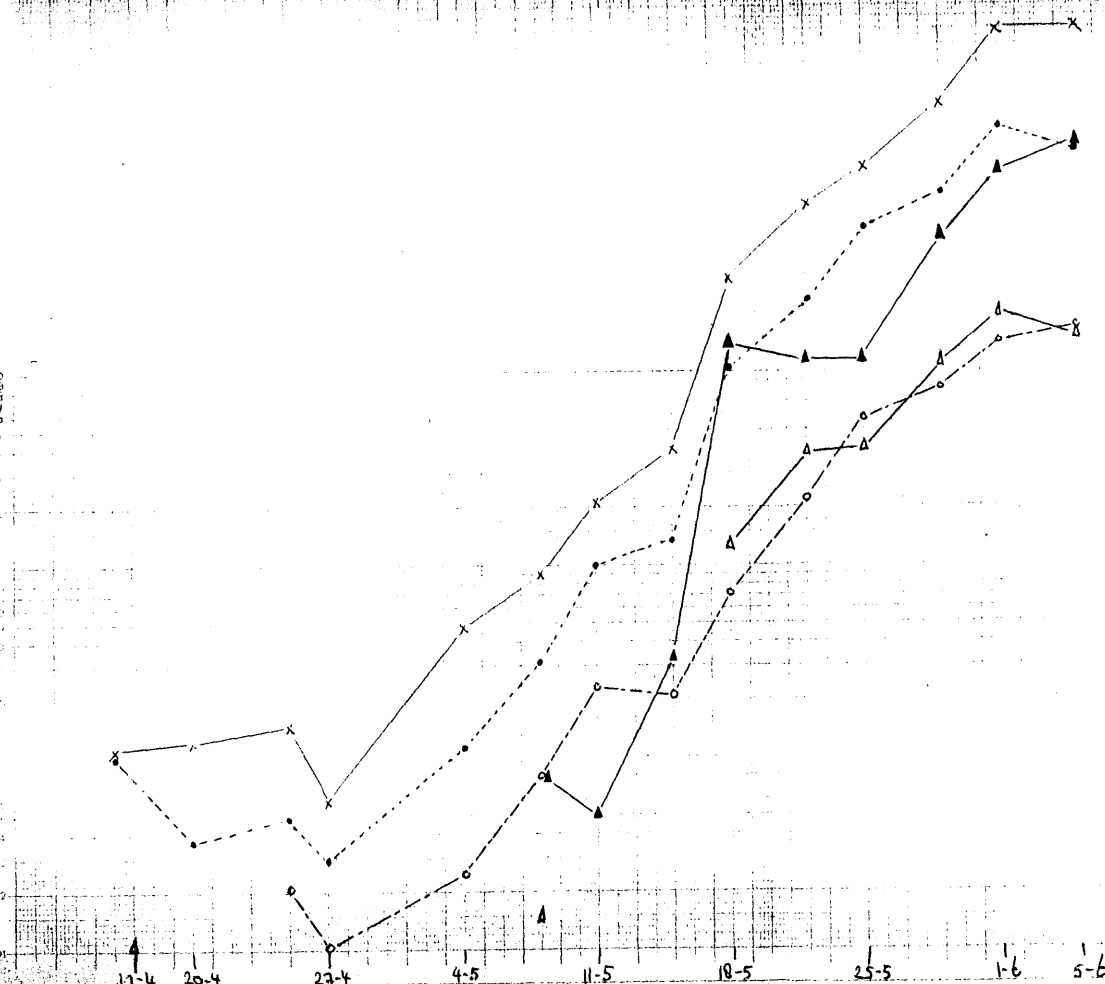
x totaal

● L1

○ apteer

△ alaat

▲ alaat. L4

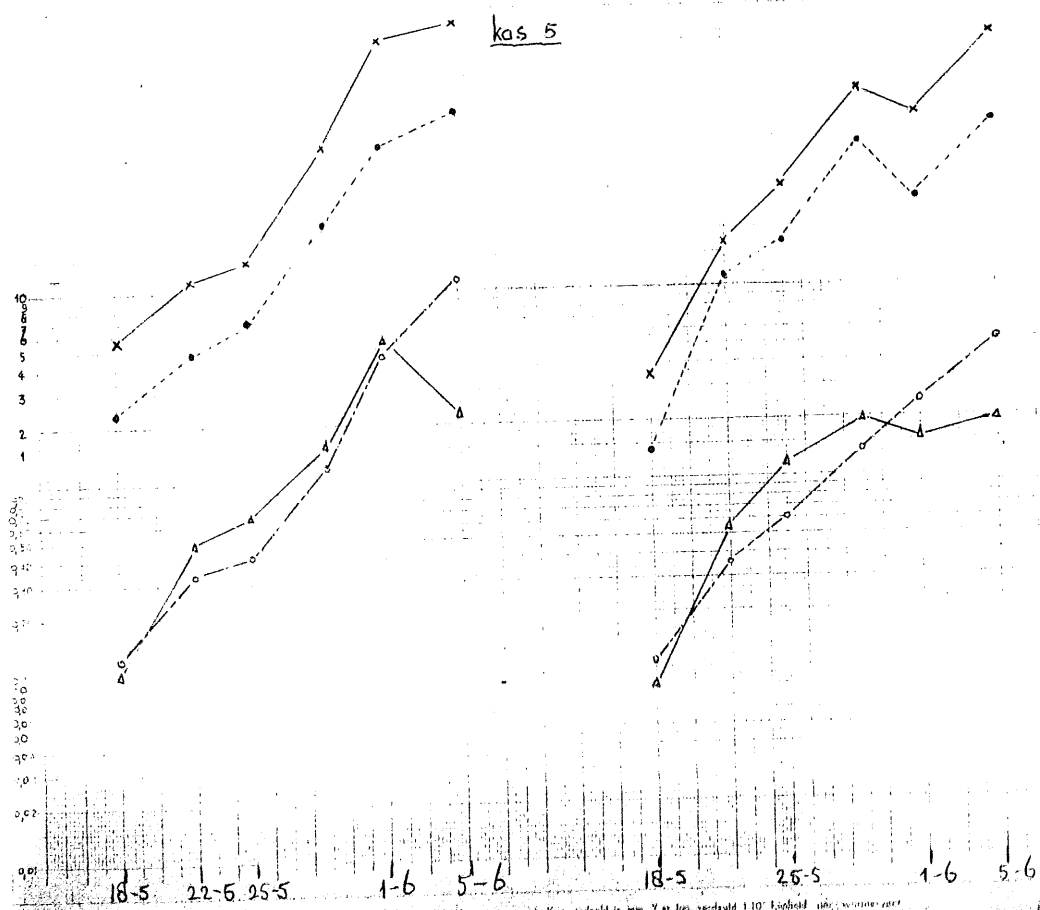


Bijlage VII

kas 5

gem. aantal bladluizen per halm,
op het blad

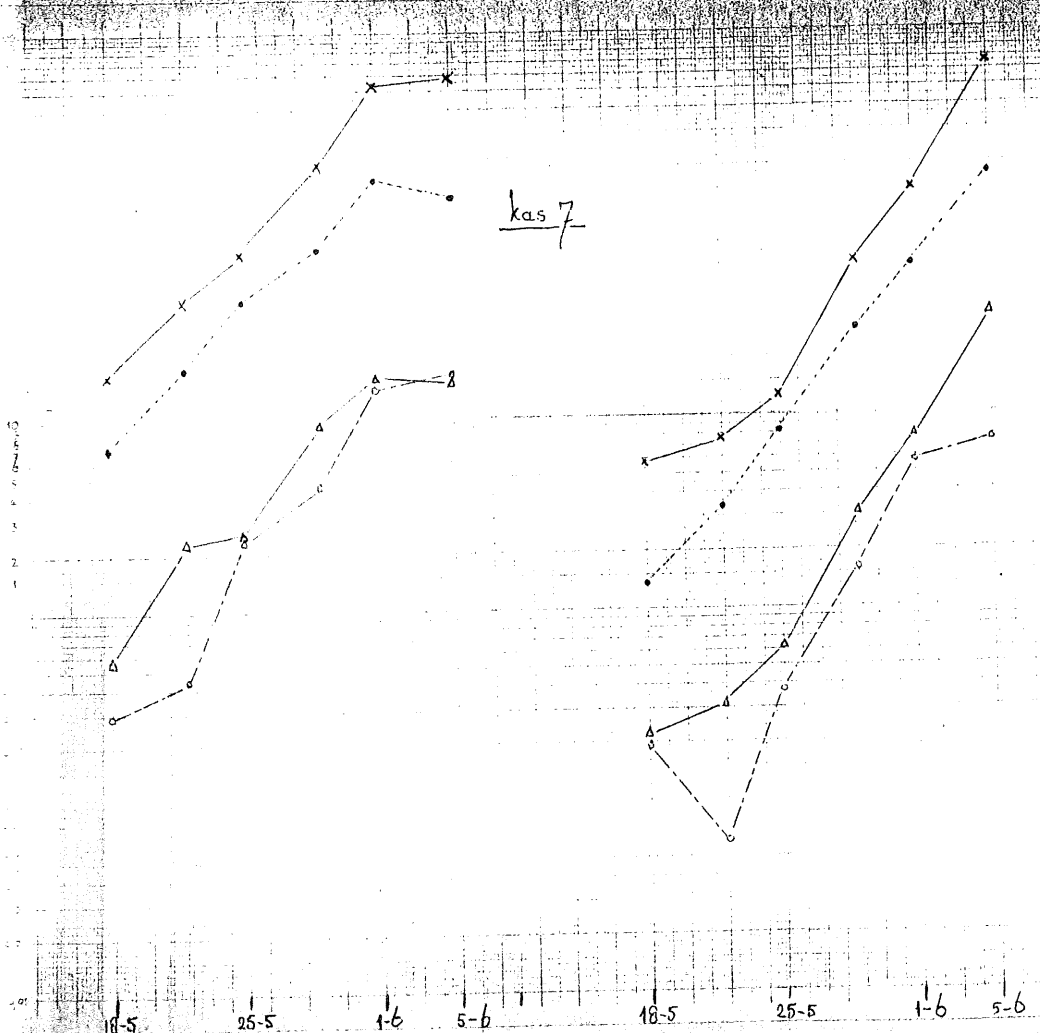
- x totaal
- L1
- o apteer
- Δ alaat



kas 6

gem. aantal bladluizen op het blad

- x totaal
- L1
- Δ alaat
- o apteer.

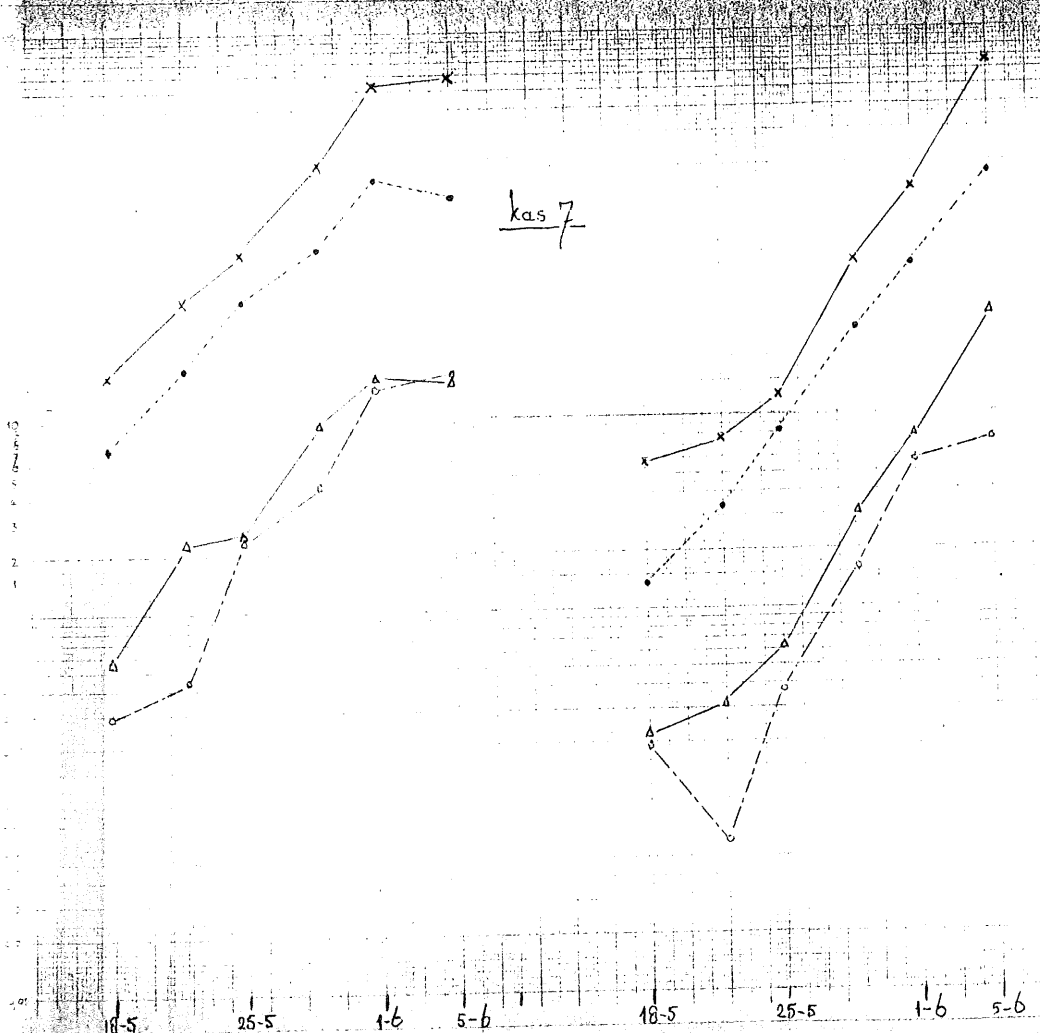


kas 7

kas 8

gem. aantal bladluizen op het blad

- x totaal
- L1
- Δ alaat
- o apteer.

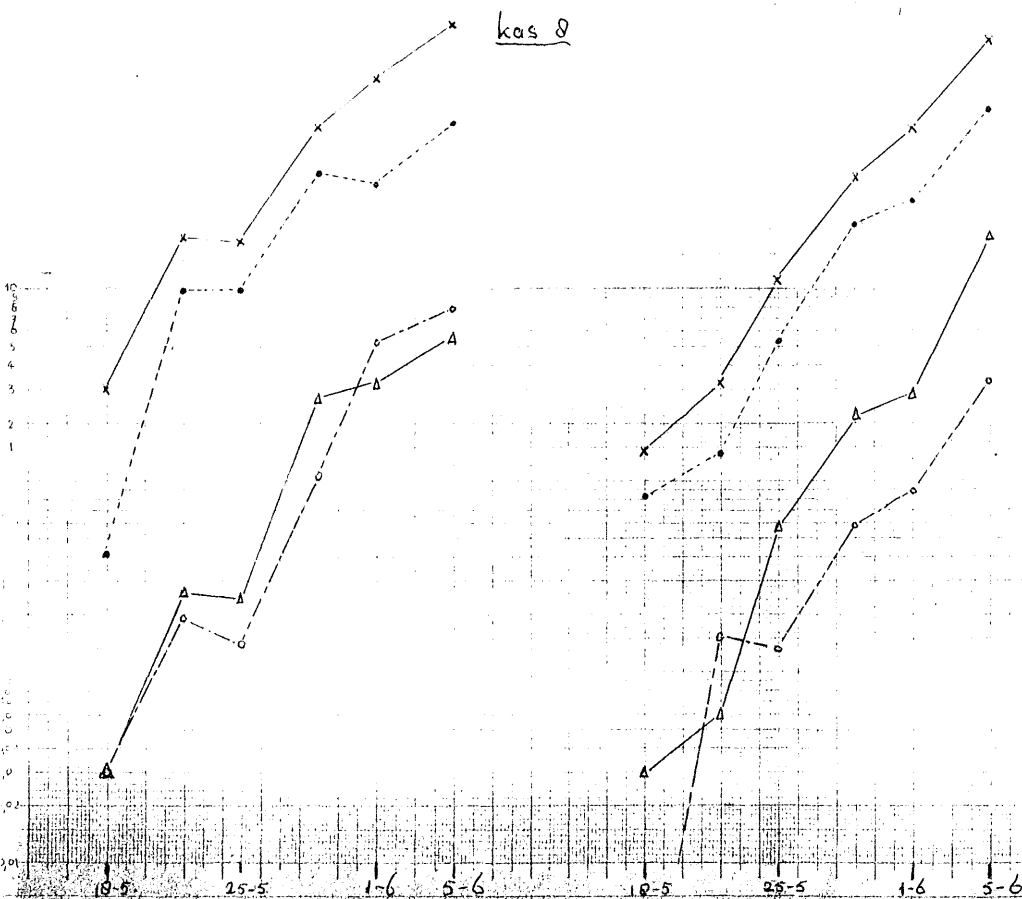


Bijlage VIII

kas 10

gem. aantal bladluizen per halm,
op het blad

- x totaal
- L. 1
- o apteer
- Δ aant.



No. 32 H

X is verdeeld in 100, Y is log. verdeeld 1:10° Eerste afn. - wormervuurt

No. 32 H

Y is verdeeld in 100, X is log. verdeeld 1:10° Eerste afn. - wormervuurt

Bijlage IX

groes stad.	10-10.5	10.5.2	10.5.4	10.5.4	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1-2	11.2	11.2	11.3	11.3	11.3-4
Datum:	17-4	20-4	25-4	27-4	4-5	8-5	11-5	15-5	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6
Apt			0,95	0,005	0,02	0,07	0,19	0,19	1,45	1,55	2,65	5,48	7,33	11,2
AL	0,5	0,33	0,17				0,02	0,13	0,31	1,52	1,47	3,05	7,67	2,31
LARW AptL4			0,78		0,03	0,04	0,10	0,07	0,27	0,66	0,82	1,48	2,33	3,5
LARW ALL4						0,05	0,09	0,46	2,31	4,74	7,29	15,14	73,59	54,5
L3		0,01	1,83		0,01	0,26	0,15	0,27	2,53	6,63	7,12	17,33	57,25	43,1
L2		2,56	1,67	0,005	0,05	0,19	0,29	0,31	4,17	7,59	11,35	28,72	71,42	54,3
L1	3,8	2,67	0,44	0,01	0,15	0,20	0,65	1,06	10,16	12,67	18,06	34,19	85,91	85,9
totaal	4,3	5,6	5,83	0,02	0,26	0,80	1,49	3,48	21,18	35,37	48,76	105,38	305,50	255
G totaal					3,25	9,34		7,17	23,37	25,09	27,87	45,73	1,08,1	
betr.bh.int.					0,39	1,12		1,17	4,16	8,22	11,76	17,17	55,60	
# geteld	18	18	18	200	200	200	200	100	78	27	17	21	12	13

totaal aent.
huizen per
haalm.

kas 5

Apt			0,5	0,015	0,02	0,05	0,15	0,20	0,50	1,30	2,96	7,00	6,13	8,08
AL	0,7	0,28	0,05				0,05	0,06	0,39	2,25	2,35	4,76	3,19	2,42
AptL4			2,78		0,005	0,05	0,09	0,01	0,25	0,21	1,30	5,06	1,26	-
ALL4					0,005	0,02	0,41	0,88	5,36	4,97	8,48	15,94	22,44	46,95
L3		0,22	1,33		0,06	0,18	0,45	0,60	2,95	2,64	5,30	17,76	24,07	42,08
L2		3,05	1,17	0,02	0,09	0,22	0,38	0,72	3,53	3,48	10,26	34,65	28,38	70,83
L1	4,4	2,34	1,17	0,05	0,10	0,32	0,71	1,00	3,00	17,39	23,00	71,35	43,06	81,67
totaal	5,1	5,9	7,00	0,09	0,34	0,87	2,24	3,67	15,97	32,24	53,65	156,53	130,51	252
G tot.					2,75	9,10	10,88	7,5	22,21	35,69	45,47	84,33	50,59	
betr.bh.int.					0,33	1,09		1,23	6,29	10,56	16,09	34,76	21,50	
# getelde h.	18	18	18	200	200	200	200	100	36	33	23	17	16	12

kas 6

Apt			1,05	0,01	0,025	0,08	0,23	0,21	0,72	2,16	5,69	8,15	14,33	17
AL	0,4	0,17	0,11			0,015			1,28	3,78	4,00	10,16	19,65	16
AptL4		0,39	1,45		0,05	0,08	0,12	0,09	0,33	0,56	0,54	1,71	0,64	
ALL4						0,08	0,05	0,33	10,43	11,27	11,77	49,24	110,24	150
L3		0,39	1,89	0,005	0,12	0,18	0,28	1,03	3,86	14,50	21,31	42,60	111,55	128
L2		3,33	0,5	0,015	0,17	0,19	0,45	0,99	3,91	13,78	23,92	55,86	147,00	146
L1	5,1	1,83	2,40	0,03	0,11	0,31	1,00	1,35	10,33	24,34	55,00	85,34	182,50	143
totaal	5,5	6,1	7,39	0,06	0,47	0,91	2,14	4,00	30,86	73,89	122,23	253,15	585,89	604
G tot.					6,08	4,95		10,7	36,61	45,64	40,64	72,19	325,76	
betr.bh.int.					0,73	0,59		1,76	13,58	18,29	19,04	35,41	166,58	
groes stad.	10.5.1	10.5.2	10.5.4	10.5.4	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1-2	11.1-3	11.2-3	11.3-4	11.3-4	11.4
h. geteld	18	18	18	200	200	200	200	100	21	18	13	12	11	9
Opn.	alleen in fektie - planten													

kas 7

geregiseerd	10-105	10.5.2	10.5.4	10.5.4	10.5.4	11.1	11.1	11.1	11.1-2	11.1-2	11.1-3	11.1-3	11.1-3	11.1-3
Datum	17-4	20-4	25-4	27-4	4-5	8-5	14-5	15-5	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6
Apt			-	0,005	0,01	0,025	0,07	0,33	1,11	0,84	2,00	5,28	9,67	10,75
AL	0,5	0,22	0,05					0,03	0,58	0,74	1,11	4,39	14,58	36,25
AptL4			1,61			0,01	0,05	0,14	0,41	0,40	0,30	2,17	2,92 2,92	1,50
ALL4						0,01	0,09	0,41	4,57	2,08	4,22	14,61	36,92	203,75
L3		0,05	2,67		0,01	0,10	0,15	0,55	3,47	4,50	6,15	16,61	33,08	118,13
L2		2,22	0,55		0,015	0,09	0,22	0,72	2,00	4,39	6,74	16,56	39,33	165,63
L1	4,4	2,44	0,61	0,01	0,07	0,18	0,33	1,12	3,22	9,14	15,26	37,00	73,25	186,88
totaal	4,9	4,9	5,5	0,02	0,10	0,41	0,92	3,38	15,47	21,97	33,19	96,61	206,75	722,88
Σ tot					0,84	2,34		9,42	26,44	19,31	23,29	38,10	82,21	
betr. bh. int.					0,10	0,20		1,09	7,49	5,47	7,61	15,27	40,97	
h. geteld	18	18	18	200	200	200	200	200	36	36	27	18	12	8

total aantal
heiden per haalm

kas 9

Bijlage X

Apt			-		0,015	0,025	0,05	0,15	0,28	1,60	2,28	5,73	10,10	7,85
AL	0,5	0,39	0,28					0,01	0,09	0,96	0,81	4,42	4,70	5,46
AptL4			2,67			0,03	0,01	0,08	0,20	0,11	0,33	2,58	1,50	0,69
ALL4						0,07	0,05	0,16	1,20	0,11	4,57	8,31	33,00	55,93
L3		0,22	2,40	0,005		0,09	0,17	0,45	2,06	4,48	5,52	12,00	39,80	32,69
L2		4,0	1,33		0,015	0,07	0,11	0,46	2,39	4,59	7,52	23,00	46,60	62,65
L1	3,8	1,61	0,55		0,055	0,18	0,15	0,51	2,42	17,52	21,00	54,16	52,10	73,08
totaal	4,3	6,2	5,5	0,005	0,09	0,47	0,50	1,82	8,52	35,37	42,05	110,16	187,80	237,39
Σ tot.					0,86	3,10		6,99	12,20	40,91	38,62	65,17	66,88	
betr. bh. int.					0,10	0,37		0,21	3,91	13,37	14,43	25,41	35,95	
h. geteld	18	18	18	200	200	200	200	200	36	27	21	19	10	13

kas 8

Apt			0,44	0,005	0,01	0,015	0,05	0,17	0,31	0,84	1,66	2,79	4,00	0,5
AL	0,7	0,45	0,17				0,005	0,005	0,25	0,33	1,60	4,16	5,14	23,0
AptL4			1,11			0,02	0,04	0,06	0,03	0,10	0,63	1,34	0,36	1,0
ALL4							0,04	0,25	2,00	2,08	2,50	3,94	21,93	33,9
L3		0,17	0,78		0,025	0,10	0,15	0,42	2,10	1,46	3,73	7,57	19,43	42,3
L2		1,95	1,28		0,02	0,05	0,25	0,30	1,57	1,14	4,72	9,18	35,21	53,8
L1	3,8	2,67	0,95	0,02	0,05	0,12	0,45	0,86	2,11	4,33	14,57	25,55	42,29	104,5
totaal	4,5	5,2	4,72	0,03	0,10	0,30	1,00	2,07	8,51	10,29	29,43	54,18	124,50	268,0
Σ tot.					1,05	1,85		5,45	11,74	14,92	21,2	50,4	48,4	
betr. bh. int.					0,13	0,22		0,59	3,00	3,05	0,27	1,28	0,57	
h. geteld	18	18	18	200	200	200	200	200	36	48	30	20	14	10
Opm.	alleen infectie-planten													

kas 10

18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	8-6	datum	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	8-6
1.33	1.22	2.24	4.29	2.83	4.69	0.8	apt	0.43	1.72	3.46	3.73	0.60	0.13	0.1
0.21	1.04	0.82	1.48	2.25	0.69	5.1	al	0.71	1.50	1.54	0.91	3.10	1.50	1.3
0.18	0.07	0.35	0.86	-	0.38	-	apt L4	0.33	8.44	-	0.64	-	-	-
1.09	3.26	6.47	9.90	25.42	16.77	14.5	al L4	5.29	8.44	7.77	9.91	10.60	6.63	1.4
1.71	4.30	5.24	7.00	17.58	9.62	6.1	L3	2.05	7.06	10.08	9.18	15.00	6.25	0.7
3.27	6.11	8.06	12.05	24.17	14.69	4.0	L2	1.05	7.78	13.00	11.36	14.00	2.50	0.6
7.81	7.78	11.18	11.86	27.08	17.08	2.5	L1	3.19	6.06	13.54	10.09	10.50	2.88	-
15.59	23.78	34.35	47.43	93.33	63.92	31.0	total	13.05	32.56	49.38	45.82	53.80	20.25	4.1

kas 5

kas 7

Bijlage XI

luizen per aar

kas 6

kas 9

18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	8-6	datum	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	8-6
0.39	0.94	2.35	5.65	3.69	3.08	1.0	apt	0.92	0.78	1.63	3.72	4.00	4.00	1.6
0.31	1.70	1.17	2.82	1.56	0.50	8.3	al	0.36	0.43	0.48	1.33	3.92	2.71	5.7
0.14	0.09	1.00	0.71	0.38	-	-	apt L4	0.19	0.11	0.26	0.50	0.25	-	0.2
4.58	3.58	1.74	6.00	10.31	7.83	9.1	al L4	2.81	0.94	2.74	6.33	14.27	20.71	13.4
2.64	1.61	2.35	7.35	8.63	9.75	3.5	L3	2.72	2.69	3.56	5.78	9.83	15.71	2.7
2.81	1.24	5.61	12.06	12.75	13.33	0.9	L2	0.72	3.72	4.93	8.28	12.92	15.71	2.0
1.61	6.00	6.26	16.00	14.56	12.25	-	L1	1.89	5.72	7.04	8.50	15.00	12.88	0.2
12.47	15.15	20.48	50.59	51.88	46.75	22.8	total	9.61	14.39	20.63	34.44	60.08	71.71	25.8

18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	datum	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6
0.12	0.33	0.41	1.19	4.50	11.23	apt	0.29	0.44	2.33	4.42	13.73	17
0.10	0.48	0.65	1.57	5.42	2.31	al	0.57	2.28	2.46	9.25	16.55	15
0.09	0.59	0.47	0.62	2.33	3.46	apt L4		0.56	0.54	1.17	0.64	
1.22	1.48	0.82	5.24	48.17	54.46	al L4	5.14	2.83	4.00	39.33	99.64	144
0.82	2.33	1.88	10.33	39.67	43.08	L3	1.81	7.44	11.23	33.42	96.55	122
0.90	1.48	3.29	16.67	47.25	54.31	L2	2.86	6.00	10.92	44.50	133.00	144
2.35	4.89	6.88	22.33	58.83	85.92	L1	7.14	18.28	41.96	75.25	172.00	140
5.59	11.59	14.41	57.95	206.17	264.77	total	17.81	41.33	72.85	207.33	532.09	584

kas 5

kas 7

Luizen op blad

kas 6

kas 9

18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	datum	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6
0.11	0.36	0.61	1.35	2.44	5.00	apt	0.19	0.06	0.37	1.56	5.67	7.25
0.08	0.55	1.17	1.94	1.63	1.92	al	0.22	0.31	0.63	3.06	7.67	33.88
0.11	0.12	0.30	4.35	0.88		apt L4	0.22	0.19	0.04	1.67	2.67	1.50
0.78	1.39	6.74	9.94	14.13	38.92	al L4	1.86	1.14	1.48	8.28	22.75	185.63
0.31	1.03	2.96	10.41	15.44	32.33	L3	0.75	1.81	2.59	10.83	23.25	104.38
0.72	2.24	4.65	22.59	15.63	57.50	L2	1.28	0.67	1.81	8.28	26.42	151.88
1.39	11.39	16.74	55.35	28.50	69.42	L1	1.33	3.42	8.22	28.50	58.28	175.63
3.50	17.09	33.17	105.94	78.63	205.08	total	5.86	7.58	12.56	62.17	146.67	660.13

Controle

kas 3

18-5	22-5	25-5	1-6	5-6	8-6	election	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6
0.25	1.41	2.414	4.68	3.62	0.3	apt	0.03	0.19	0.14	1.05	5.20	7.85
0.06	0.70	0.57	1.74	1.23	7.4	al	0.03	0.26	0.24	2.68	3.20	5.46
0.09	-	0.10	1.05	-	-	apt L4	0.11	0.11	0.25	1.53	1.20	0.69
1.17	3.56	3.38	4.42	35.08	10.4	al L4	0.03	2.56	1.19	3.89	24.40	55.93
0.89	1.67	3.67	4.84	11.15	2.0	L3	1.17	2.81	1.86	7.16	30.10	32.69
1.11	1.81	3.86	10.11	15.38	0.7	L2	1.28	2.78	3.67	12.89	27.60	62.69
2.00	7.81	11.05	14.42	13.85	-	L1	0.42	9.70	9.95	39.74	34.30	72.08
5.56	16.96	24.76	41.21	70.31	20.8	total	3.06	18.41	17.29	68.95	126.0	238.39

A A R

B L A D

kas 10

18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6	8-6	election	18-5	22-5	25-5	29-5	1-6	5-6
0.31	0.69	1.53	2.21	3.14	6.2	1.3	apt	-	0.15	0.13	0.58	0.86	3.3
0.22	0.27	1.03	1.95	2.36	4.4	6.2	al	0.03	0.06	0.57	2.21	2.79	18.6
0.03	0.04	0.13	0.74	6.21	-	-	apt L4	-	0.06	0.50	0.60	0.14	1.0
2.06	1.52	1.90	2.84	12.43	14.5	15.9	al L4	-	0.56	0.60	1.10	9.50	19.4
1.86	0.85	2.30	2.37	10.43	13.8	10.9	L3	0.33	0.60	1.43	5.20	9.00	28.5
1.39	0.60	2.57	2.53	14.79	14.5	2.7	L2	0.28	0.54	2.17	6.65	16.57	39.3
1.28	2.94	9.23	4.00	13.93	18.6	1.0	L1	0.83	1.40	5.33	21.55	28.36	85.9
7.14	6.92	18.70	16.63	57.29	72.0	38.0	total	1.47	3.38	10.73	37.75	67.21	196.0

2. Invloed van predatie op de populatiedynamica van *Sitobion avenae*, een simulatiestudie.

2.1. Inleiding en literatuuroverzicht.

2.1.1. De koppeling van het luizenmodel aan het gewasgroeimodel en simulatie van de gewasontwikkeling.

Het doel van het bladluizenmodel is een koppeling aan het gewasgroeimodel, teneinde voorspellingen te doen betreffende de schade die de luizen in het gewas aanrichten.

Bij bladluizen is zo'n koppeling vrij eenvoudig uit te voeren, doordat deze geen fotosynthetisch materiaal vreten, i.t.t. blad-etende insekten.

In een CSMP programma kan als volgt worden geformuleerd hoe de bladluizen assimilaten onttrekken aan de "poel" van reserves in de tarweplant :

$$RES = \text{INTGRL} (IRES, NFOT - RCRS \times RES - APHI)$$

$$APHI = APHID \times CONSR$$

Hierin is

RES = de poel van reserves.

CONSR = de zuign snelheid per luis in kg suikers per oppervlakte per tijdseenheid.

APHID = aantal luizen per oppervlakteëenheid.

NFOT = netto-fotosynthesesnelheid van het gewas.

RCRS = de relatieve consumptiesnelheid van de reserves.

Op een lager niveau in de hiërarchie van het gewas/luizenmodel vindt echter ook een terugkoppeling plaats. Het gewas beïnvloedt op haar beurt namelijk ook de fysiologische toestand van de luizen. In het model komt dit tot uiting doordat de vleugelinductie van de luizen mede afhankelijk wordt gemaakt van het ontwikkelingsstadium van de tarwe.

Op dit niveau hebben we te kampen met een tweetal problemen, n.l.:

1. Hoe moet de ontwikkeling van het gewas worden gesimuleerd?
2. Hoe ligt het verband tussen het ontwikkelings-stadium en de vleugelinductie bij de bladluizen?

Wat de eerste vraagstelling betreft, hierover is slechts een

schaarse hoeveelheid literatuur. Er wordt meer aandacht aan de groei besteedt (Evansetal, 1975), dan aan het veel moeilijker te vatten proces van ontwikkeling.

Een eenvoudige manier om de ontwikkelings-snelheid van een plant uit te drukken, is door gebruik te maken van de inverse van de duur van ontwikkeling.

Wanneer de temperatuur wordt geïntegreerd over de tijd, ontstaat een zgn. temperatuursom, die kan worden uitgedrukt in "graaddagen" (Boussingault, 1837) volgens: $\sum_{P}^{R} (T_m - d)$

waarin: P resp. R de dag van planten resp. rijping voorstelt,
 T_m de gemiddelde dagelijkse temperatuur,
 d een temperatuurdrempel waarbeneden de ontwikkeling stilstaat.

Deze eenvoudige regel kreeg een voorspellende waarde, enerzijds vanwege de praktische bruikbaarheid, anderzijds vanwege de relatie tussen temperatuur en ontwikkelingsduur die verschillende onderzoekers vonden.

Marcellos & Single (1972) testten een ontwikkelingsmodel voor tarwe uit met lineaire temperatuurafhankelijkheid, verkregen na lineaire regressie-analyse van laboratorium- uitkomsten.

zij vonden hiermee goede overeenstemming tussen de voorspelde en de waargenomen ontwikkelingsduur van tarwe na de bloei.

Dit werd echter op nogal groffe wijze uitgebeeld (fig. 2.).

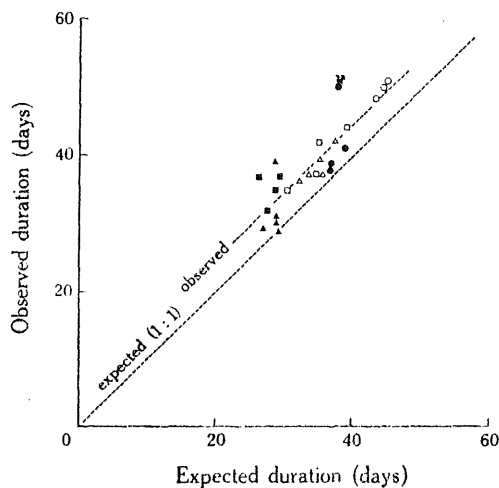


Fig. 2 -Relationship between observed and predicted durations of the post-anthesis phase for two wheat cultivars.

▲ ■ ● Festiguay. △ □ ○ Mexico 120.
 ▲ △ 1967. ■ □ 1968. ● ○ 1969.

Equation of observed regression line:
 $Y = 5.0 + 0.99X$ ($R^2 = 0.755^{**}$).

(Marcellos & Single, 1972)



Figure 1. Sonora 64 from experiment 1 grown in 4 weeks (upper part) and 11 weeks (lower part). From left to right the pots represent 24, 21, 18, 15, and 12°C.

fig. 3. De vegetatieve en generatieve ontwikkeling van tarwe, bij verschillende temperaturen (Kolderup, 1974).

Kolderup(1974) en Spiertz (1978) vonden dat de toename in ontwikkelingssnelheid binnen het traject 10 - 25^o C. gepaard ging met een tamelijk constante temperatuursom (fig. 3.).

Kolderup maakte geen onderscheid tussen de vegetatieve en generatieve fase bij het vaststellen van de ontwikkelingsduur. Alvorens de temperatuursomregel te gaan gebruiken, moeten een paar

dingen bedacht worden. Ten eerste, hoe vindt de reactie van de plant op de temperatuur plaats? Er zijn veel aanwijzingen (de Wit et al., 1970), dat dit een momentane reactie is. In dat geval kan het rekenen met een gemiddelde dagelijkse temperatuur een aanzienlijke fout opleveren, tenminste als de temperatuur-respons van de ontwikkelingssnelheid ook een niet-lineaire component bevat. In het algemeen is een dergelijke component bij planten wel aanwezig bij temperaturen boven de optimale. Dit pleit dus voor een kleinere tijdstap van temperatuur-integratie dan een dagelijkse.

Hiermee is al een tweede bedenking tegen de temperatuursom-regel genoemd, nl. de veronderstelling, dat de ontwikkelingssnelheid recht evenredig is met de temperatuur boven de drempelwaarde.

Robertson (1973) toonde aan dat bij tarwe een betere simulatie van de ontwikkeling werd verkregen door een niet - lineaire temperatuur-respons in te bouwen in het model.

Tevens onderscheidde hij verschillende stadia in zijn model, die door verschillende temperatuurresponsen waren gekenmerkt.

De beginpunten van deze stadia waren: 1. zaai, 2. opkomst, 3. eerste knoop zichtbaar, 4. in aar, 5. zacht deeg rijp.

Pak (1977) gebruikte gegevens van de Wit (1971) en Robertson (1968) om de ontwikkeling van de tarwe in zijn model te sturen d.m.v. een zgn. "forcing function". (Door interpolatie tussen opgegeven punten wordt de ontwikkelingssnelheid bij iedere willekeurige temperatuur berekend). Op deze wijze wordt recht gedaan aan de niet-lineaire temperatuur-respons.

Vergelijking van de gesimuleerde ontwikkelingssnelheid met de gevonden waarde in het veld leverde echter nog wel een verschil op: vóór de bloei een te lage, na de bloei een te hoge schatting van de ontwikkelingssnelheid.

Men kan op deze wijze van sturen van de ontwikkeling in het model tegenwerpen, dat het geen simulatie is, en dat de problematiek van de ontwikkelingsfysiologie ermee wordt omzeild. Daarop moet dan worden geantwoord dat de ontwikkeling van de plant slechts een onderdeel van het model is, waarop devraag van toepassing is: "Hoe weinig metingen zijn er nodig om te komen tot een redelijk eindresultaat van de simulatie?"

Vermeldenswaard is hier nog de benadering van Wang et al. (1977) en

Gutierrez et al. (1977). Zij gebruiken in hun modellen ook graaddagen om de leeftijd van het gewas bij te houden. In hun model wordt het gewas echter beschouwd als een populatie van bladeren, stengels, wortels en vruchten.

Vandeze populatie wordt een leeftijdsstructuur bijgehouden m.b.v. een demografisch model, dat oorspronkelijk in de dieroecologie toepassing vond (Streifer, 1975). Het model bestaat uit submodellen voor de vruchten, bladeren, etc., die worden beschreven met zgn. "balance equations" in de volgende vorm:

$$\frac{dS}{dt} + \frac{dS}{da} = -u_s \cdot S(t, a)$$

Hierin zijn t en a resp. tijd en leeftijd (in graaddagen), S is bijv. de totale hoeveelheid stengel op een bepaald moment, u_s is de relatieve sterfte-snelheid.

Deze benadering heeft tot gevolg dat de introductie van insecten kan worden beschreven met een predator - prooi model, waarin het gewas als prooi wordt beschouwd.

Wat betreft het verband tussen ontwikkelingsstadium van de plant en de vleugelinductie bij de luis, kan het volgende worden opgemerkt. In het model van Pak (1977), dat ook hier gebruikt wordt, werd op grond van veldgegevens een toenemend percentage alaten gevormd gedurende de ontwikkeling van de tarweplant, mede afhankelijk van de luisdichtheid (crowding).

Het is nog de vraag in hoeverre deze gegevens algemeen geldig zijn, en of het ontwikkelingsstadium een voldoende beslissend criterium is om er de vleugelinductie mee te simuleren.

2.1.2. Literatuur predator/prooi modellen.

2.1.2.1. Klassieke modellen.

De oudste predator/prooi modellen worden gekenmerkt door louter wiskundige formuleringen, waaraan nogal wat veronderstellingen ten grondslag liggen betreffende het gedrag van de beide soorten. Zo geldt bij de populatiegroeivergelijkingen van Volterra (1931), dat het effect van interacties tussen de soorten momentaan is. Deze vergelijkingen zijn van de volgende vorm:

$$\frac{dP}{dt} = (a - bR) P$$

$$\frac{dR}{dt} = (-C + eP) R$$

Hierin is P de prooi-, R de predatordichtheid.

In een natuurlijke populatie is het effect van interacties natuurlijk niet momentaan.

Thompson (1924) en Nicholson (1933) betrekken een nieuw onderdeel van het predatieproces in hun modellen, door holling (1966) beschreven als een "exploitatie-component".

Thompson's en Nicholson's modellen veronderstellen een "random" zoekgedrag van de predator. (Dit houdt verband met het feit dat deze modellen oorspronkelijk waren opgesteld voor parasieten.

Parasieten maken nl. meestal geen onderscheid tussen wel - en niet geparasiteerde gastheren). Dit heeft tot gevolg dat bij toename van de parasietdichtheid het percentage parasitering toeneemt met een snelheid, die evenredig is aan de dichtheid van de nog niet ontdekte prooi:

$$\frac{dP}{dR} = a (P_0 - P_1)$$

In geïntegreerde vorm wordt dit:

$$P_1 = P_0 (1 - e^{-aR})$$

Hierin is P_1 = het aantal geparasiteerde gastheren.

P_0 = de gastheerdichtheid

R = de predatordichtheid

a = een constante.

De biologische betekenis van de constante a moet gezocht worden in de effectiviteit waarmee de predator de prooi- resp. de gastheerdichtheid beïnvloedt. In het model van Thompson wordt deze bepaald door de eilegcapaciteit van de parasiet, of de "vraag" naar prooi, per tijdseenheid, van de predator.

Dit heeft echter tot gevolg dat, als de "vraag" heel groot is, de overlevingskans van de prooi in het model te klein is.

Dit komt doordat het aantal ontmoetingen tussen prooi en predator de poisson-verdeling volgt in het model. Deze kansverdeling gaat echter niet op als de predator/prooi verhouding groot is.

Alleen bij een lage predator/prooi verhouding kan het model van

Thompson worden gebruikt, zoals b.v. Hughes en Gilbert (1968) deden voor de koolbladluis.

In het model van Nicholson wordt de constante a bepaald door de zoek-snelheid van de predator ("area of discovery").

Deze "area of discovery" wordt constant verondersteld. Dit heeft tot gevolg dat bij lage predator/prooi verhouding de overleving van de prooi wordt onderschat, doordat de eivoorraad beperkend is, of doordat er dan veel tijd verloren gaat aan het eten van de prooi ("handling time").

De bruikbaarheid van deze eenvoudige wiskundige modellen van predator/prooi systemen ligt in het inzicht dat ze verschaffen over de betekenis van de dichtheden van de soorten. Door de gebrekkige en onjuiste veronderstellingen die er aan ten grondslag liggen, is de voorspellende waarde ervan echter gering.

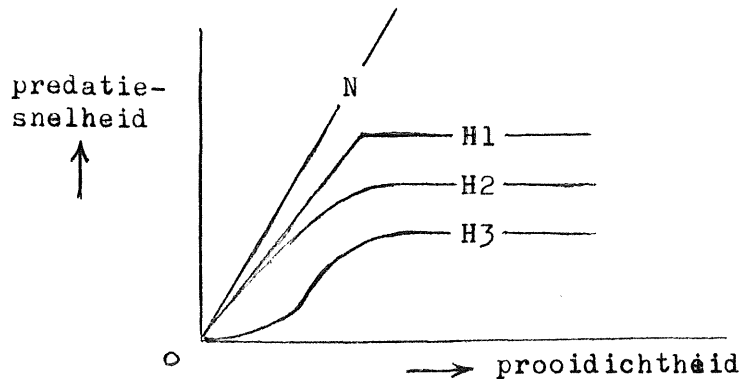
2.1.2.2. Functionele respons modellen.

Holling (1966) analyseerde het predatieproces nauwkeurig in een experiment. Hij onderscheidde verschillende componenten in dit proces, zoals de honger van de predator en de loopsnelheid van de prooi. Al deze componenten werden wiskundig beschreven en aaneengebouwd tot een model voor het gehele predatieproces. Als uitgangspunt hiervoor werd de reactie van een bidsprinkhaan op verschillende aantallen vliegen genomen. Met zijn gedetailleerde model kon Holling de functionele respons van de predator goed simuleren.

Hij onderscheidde drie typen responsiecurven (fig. 4). Hierin komt het belangrijke verschil met de theorie van Nicholson tot uiting, nl. het feit dat het vangen en eten van een prooi tijd kost.

Daardoor is de predatiesnelheid van de rover aan een maximum gebonden. Curve H2 in fig. 4 laat dit zien voor ongewervelde dieren, curve H3 voor zoogdieren (hierbij speelt een rol dat deze dieren niet aan één prooi-soort gebonden zijn, waardoor een leergedrag ontstaat). Curve H1 is vrijwel niet van toepassing. Deze geldt voor dieren die zich voeden door water te filtreren, zoals kreeftachtigen.

Fig. 4. Funktionele respons
volgens Nicholson (N) en
Holling (H). Zie tekst.



Fransz (1974) deed een soortgelijke studie aan een systeem van mijten en roofmijten. Een belangrijk verschil met de benadering van Holling ligt in de methode van simulatie. Holling berekende zoek-tijden, loopsnelheden etc. m.b.v. differentiaalvergelijkingen. Alle predatiecomponenten hangen echter af van toestandsvariabelen, die niet constant zijn, zoals de honger van de predator. Daardoor stuit de analytische oplossing van het model op moeilijkheden. Fransz loste dit op met een continue simulatietaal. Hiermee kan een continu proces in de tijd worden gevolgd d.m.v. numerieke integratie van alle snelheden. Deze snelheden worden gedurende slechts korte achtereenvolgende tijdsintervallen constant geacht en hangen af van de waarden die de toestandsvariabelen en sturende variabelen in die tijdsintervallen aannemen.

2.1.2.3. De modellen van Gilbert et al.

Gilbert et al. (1976) leggen in hun boek "ecological relationships" sterk de nadruk op het belang van veldwerk. Op Hollings werk hebben zij dan ook tegen, dat de vele er voor benodigde parameters in het veld niet kunnen worden geschat. Ze werken met een empirische formule, die onder alle willekeurige omstandigheden de overleving van de prooi uitrekent, zoals die in het veld wordt gemeten. In hun bladluizenmodel verwerken zij een numerieke respons van de predator door de dichtheid van de zweefvliegeieren evenredig te maken aan de bladluisdichtheid, zodanig, dat daarmee de dichtheid van de zweefvlieg-larven, die in het veld gevonden wordt, goed wordt beschreven. Frazer en Gilbert (1976) bestudeerden de predatie van *Acyrtosiphon pisum* door *Coccinella trifasciata*. Voor de simulatie ontwierpen zij een formule (Gutierrez en Wang, 1977), die ook door Wang et al. (1977) met succes gebruikt werd:

$$N_a = N_o \left(1 - e^{-(bTP/N_o)(1 - e^{-aN_o/b})} \right) / A$$

Hierin is N_a = de hoeveelheid prooiën gegeten op tijdstip t .

N_o = de hoeveelheid prooi aanwezig.

b = de "vraag snelheid" van de predator.

a = de zoeksnelheid van de predator.

P = het aantal predatoren.

A = het onderzochte gebied.

Dit is dus in feite een Thompson-model met een correctie voor lage prooidichtheid: Als $N_o \rightarrow 0$, dan blijft over: $N_a = N_o (1 - e^{-aTP})$, dus een Nicholson- Bailey model.

Op deze manier wordt uitdrukking gegeven aan het effect van honger bij de predator. De honger wordt in het model dus niet beschreven als individuele gedragscomponent, maar wordt "gemiddeld" over de populatie. Het resultaat is, dat het model goede voorspellingen doet, ook als er weinig prooi gevonden wordt.

In fig. 5 wordt dit duidelijk, als we in aanmerking nemen dat het model van Frazer en Gilbert (1976) het Nicholson-model benadert bij $N_o \rightarrow 0$.

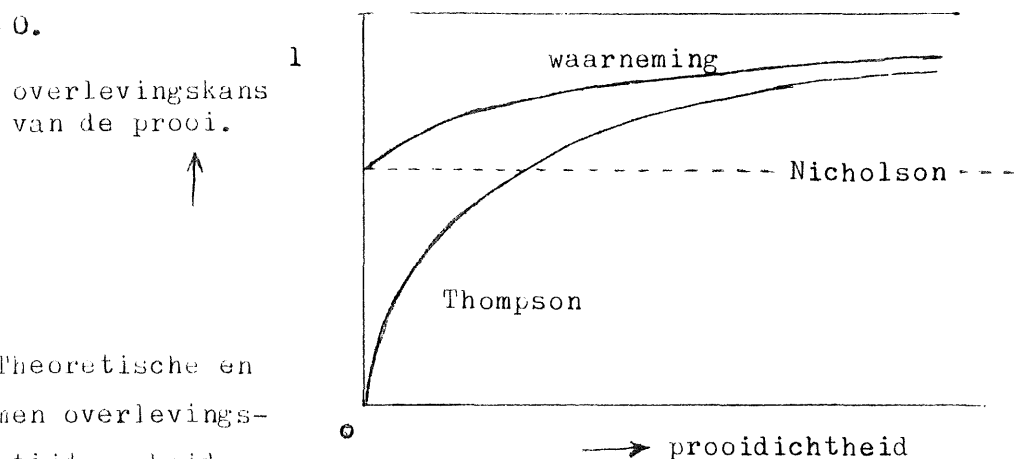


Fig. 5. Theoretische en waargenomen overlevingskans per tijdseenheid van de prooi. (Naar Gilbert et al., 1976).

Het voordeel van deze benadering is volgens Gutierrez en Wang (1977), dat de door hen gebruikte formule een hongercomponent bevat, en tevens een model is op populatieniveau. Er wordt zo een brug geslagen tussen het model van Holling en de modellen van Nicholson en Thompson.

Hiertegen kunnen echter twee belangrijke bezwaren genoemd worden. Ten eerste het feit dat de toestandsvariabelen niet constant zijn. (Hetzelfde probleem als in het model van Holling). Daardoor is een analytische oplossing van het model mogelijk uitvoerbaar.

Ten tweede het feit dat Gilbert et al. (1976) de veldsituatie als uitgangspunt nemen voor hun modellen, en hieruit alle parameters willen schatten, i.p.v. uit het lab. Hierdoor hebben hun modellen eerder een beschrijvende dan een voorspellende waarde.

2.1.2.4. Het gebruik van relatieve predatiesnelheden.

In het aanhangsel staat het COMP programma voor predatie op bladluizen. Hierin is een funktionele respons ingevoerd door een relatieve predatiesnelheid te veronderstellen, afhankelijk van de luisdichtheid. Een numerieke respons is aanwezig doordat de geboorte- en sterfsnelheid van de predator ook afhangt van de luisdichtheid. Deze benadering is, i.t.t. die van Holling (1966) en Frász (1974) zeer oppervlakkig, omdat het gedrag van de soorten er niet in verwerkt is, zoals loopsnelheid, verzadiging e.d. Het voordeel is de eenvoud en daardoor hanteerbaarheid. Nadelig echter is de tamelijk gebrekkige kennis over de predatoren. Een belangrijke onbekende hierbij is de zoek-efficientie. Het verdient daarom aanbeveling deze in een experiment te bestuderen.

2.2. Methode.

2.2.1. Het programma.

Het door Pak (1977) besproken en getoetste simulatieprogramma werd verbeterd en aangepast (zie aanhangsel). Het werd eerst omgezet in de modernere CSMP III taal. Daarna werd de nabootsing van de spreiding in de ontwikkelingsduur van de larven gewijzigd. De simulatie hiervan werd gedaan m.b.v. een Fortran subroutine (BOXCAR). Deze wijzigingen hadden tot gevolg, dat de computer geen raad wist met de algebraïsche "loop", die in het programma zit. Deze moeilijkheid kon tenslotte worden verholpen door een zgn. NOSORT onderdeel aan het programma toe te voegen (zie onder "DYNAMIC").

Aanpassingen moesten worden ingevoerd omdat de omstandigheden waaronder het experiment werd uitgevoerd, duidelijk afwijkend waren van veldomstandigheden. De afwijking betrof tenminste drie factoren.

1. Het gedrag van de alaten.

In het oorspronkelijke model werd ervan uitgegaan dat alle alaten na hun vervelling het systeem verlieten, zonder te reproduceren. In de kas konden de alaten echter niet ontsnappen. Ze waren gedwongen zich opnieuw in het gewas te vestigen en droegen zo waarschijnlijk bij tot de totale reproductie. Een goede kwantitatieve schatting hiervoor is echter niet mogelijk omdat onvoldoende bekend is over het gedrag van de alaten. Daarom werden twee simulaties uitgevoerd waarin de reproductiesnelheid van de alaten twee verschillende uiterste waarden aannamen. De eerste simulatie werd gedaan in navolging van Pak (1977). Hierbij werd verondersteld dat alle alaten het systeem verlieten zonder te reproduceren.

In de tweede simulatie werd het andere uiterste genomen, door te veronderstellen dat alle alaten zich opnieuw zouden vestigen in het gewas. Hun reproductiesnelheid werd in het model gelijkgesteld aan $\frac{2}{3}$ x die van de apteren (Naar gegevens van Wratten, 1977). Een onbekend aantal alaten vond echter de dood door 's avonds tegen de hete lampen in de kas te vliegen. Ook bleven grote aantallen boven in de kas rondvliegen vlak onder de ruiten.

2. De ontwikkeling van het gewas.

Bij het testen van het model van Pak was al gebleken dat de ontwikkeling van de generatieve fase van de tarwe langzamer ging dan volgens de simulatie.

Ook in de kas was dit het geval. Gezien de relatief hoge temperatuur in de kas verliep deze ontwikkeling zelfs vrij traag (bloei tot melkrijp: 30 dagen). Volgens Spiertz (1978) kan door het toedienen van stikstof de periode van korrelvulling bij graan worden verlengd. Dit komt doordat het fotosynthetiserend materiaal dan langer intact blijft.

Daar in het experiment het tarweblad opvallend lang groen bleef, wijst dit op een goede stikstofvoorziening. De potgrond waarin de tarwe was geplant, bevatte 86,8 mg. zuivere, vrij opneembare stikstof per liter. Dit kwam overeen met ca. 175 kg/ha, maar is moeilijk te vergelijken met de situatie in het veld om de volgende redenen.

- a. Tarwe in het veld wordt niet in potgrond geteeld en naast de gebruikelijke stikstofbemesting zal reeds een hoeveelheid stikstof in de bodem aanwezig zijn.
- b. Staan er in het veld meestal 400 - 700 halmen per m², in de kas stonden er slechts 150/m². Per plant was dus daardoor relatief meer N beschikbaar.
- c. Om redenen genoemd onder 1.2.2. werd het aantal halmen per plant in de kas kunstmatig op 3 gehouden. Het regelmatig wegknippen van de jonge scheuten, die als "sinks" fungeerden, zal de drie hoofdhalmen ten goede zijn gekomen.
Het is dus waarschijnlijk dat per halm meer stikstof beschikbaar was in de kas dan in het veld. In hoeverre stikstof bij de ontwikkeling van de graankorrel een rol speelt, is echter niet bekend.

Om een goede beschrijving te geven van de ontwikkeling van de tarwe werd het ontwikkelingsstadium in het model gebracht als sturende variabele.

3. De temperatuur.

In het oorspronkelijke model werd het temperatuurverloop beschreven met een functie waarvoor de dagelijkse minimum- en maximumveldtemperatuur als uitgangspunt dienden. Het verloop in de kas was echter afwijkend hiervan. Meestal werd 's morgens een breed dal in het temperatuurverloop geregistreerd, en 's middags een vrij smalle piek. Doordat dit echter niet alle dagen zo was, kon dit verloop niet goed met een functie beschreven worden. Daarom werd dit in het programma verwerkt, door voor elke dag een aantal gemeten

temperaturen op te geven. Interpolatie tussen de opgegeven waarden gaf een goede beschrijving van het waargenomen temperatuurverloop.

2.2.2. De introductie van de kunstmatige predatie in het programma.

De wijze waarop de predatie werd geprogrammeerd in CSMP is analoog aan de programmering van immigratie van alaten in het model (Dit laatste vond in de kas waarschijnlijk niet plaats).

De predatiesnelheid werd m.b.v. een zgn. IMPULS functie uitgedrukt in een momentaan verdwijnen van de onder 1.3.2. vermelde aantallen gevangen prooien (= ARTPRE, zie in het programma onder "natural enemies").

De werkwijze voor de kunstmatige predatie was zodanig, dat de monsternamen van apteren de leeftijdsverdeling van de populatie van apteren weerspiegelde (zie 1.2.4.). Dus gold voor de verschillende leeftijdsklassen een gelijke relatieve predatiesnelheid.

In het programma werd deze relatieve predatiesnelheid (= PRMO3) berekend door het totaal aantal gevangen prooien te delen door het totaal aantal aanwezige prooien (= PAF).

2.3. Resultaten en discussie.

2.3.1. De populatiegroei.

In de figuren 7 a en b en 8 a en b staan de simulatie-uitkomsten afgebeeld in grafiekvorm. Omdat de logaritmische schaalverdeling enigszins misleidend zou kunnen zijn worden in tabel 8 de populatiedichtheden op 1 juni gegeven. In deze tabel komt vooral het verschil tussen de gesimuleerde en de gemeten aantallen beter tot zijn recht: over het algemeen geeft de simulatie een te lage uitkomst.

behandeling	geteld	gesimuleerd	
		zonder al.	met al.
predatie 30 min	305	11	82
zonder predatie	156	25	99
predatie 60 min	207	0	58
zonder predatie	156	22	90

tabel 8. Aantal bladluizen per halm op 1 juni, volgens de telling en volgens de simulatie; al. betekent: bijdrage in reproductie door alaten.

Pak (1977) vond met hetzelfde model echter betere simulatie-uitkomsten, tabel 9 geeft hiervan een globale indruk.

	veld	kas
gem. max. temp.	17,3	25,2
gem. min. temp.	9,0	17,8
vermenigvuldiging in 30 d.	286	3286
idem, gesimuleerd	218	253
idem, met al.		1966

tabel 9. Overzicht van de gemeten en de gesimuleerde vermenigvuldigingssnelheid in 30 dagen in het veld (Pak, 1977) en in de kas. Aanvangsdichtheid: 0,22 luizen per halm.

aantal ruten
(log. schaal)

100

50

10

5

1,0

0,50

0,25

0,10

0,05

0,02

27-4

10.5.4

11.1

11-5

18-5

11.2

25-5

1-6

11.3

5-6

→ datum.

→ plant stadium.

fig. 7a.

gemiddeld aantal volwassen
opeten per halm in kas 5
(predatie 30 min.)

— werkelijk aantal.
- - - gesimuleerd,
met predatie.
... idem, zonder predatie.

① = met reprod. door alaten.
② = zonder " " " "

aantal/halm.
(log. schaal)

1000

500

100

50

10

5

1

0,10

0,05

0,02

27-4

10.5.4

11.1

11-5

18-5

11.2

25-5

1-6

11.3

5-6

→ datum

→ plant stadium.

fig. 7b.

totaal aantal bladluizen
per halm in kas 5
(predatie 30 min.)

— werk. aantal
- - - gesimuleerd, met predatie
... idem, zonder predatie

① met reproductie door alaten
② zonder " " " "

fig. 8a.

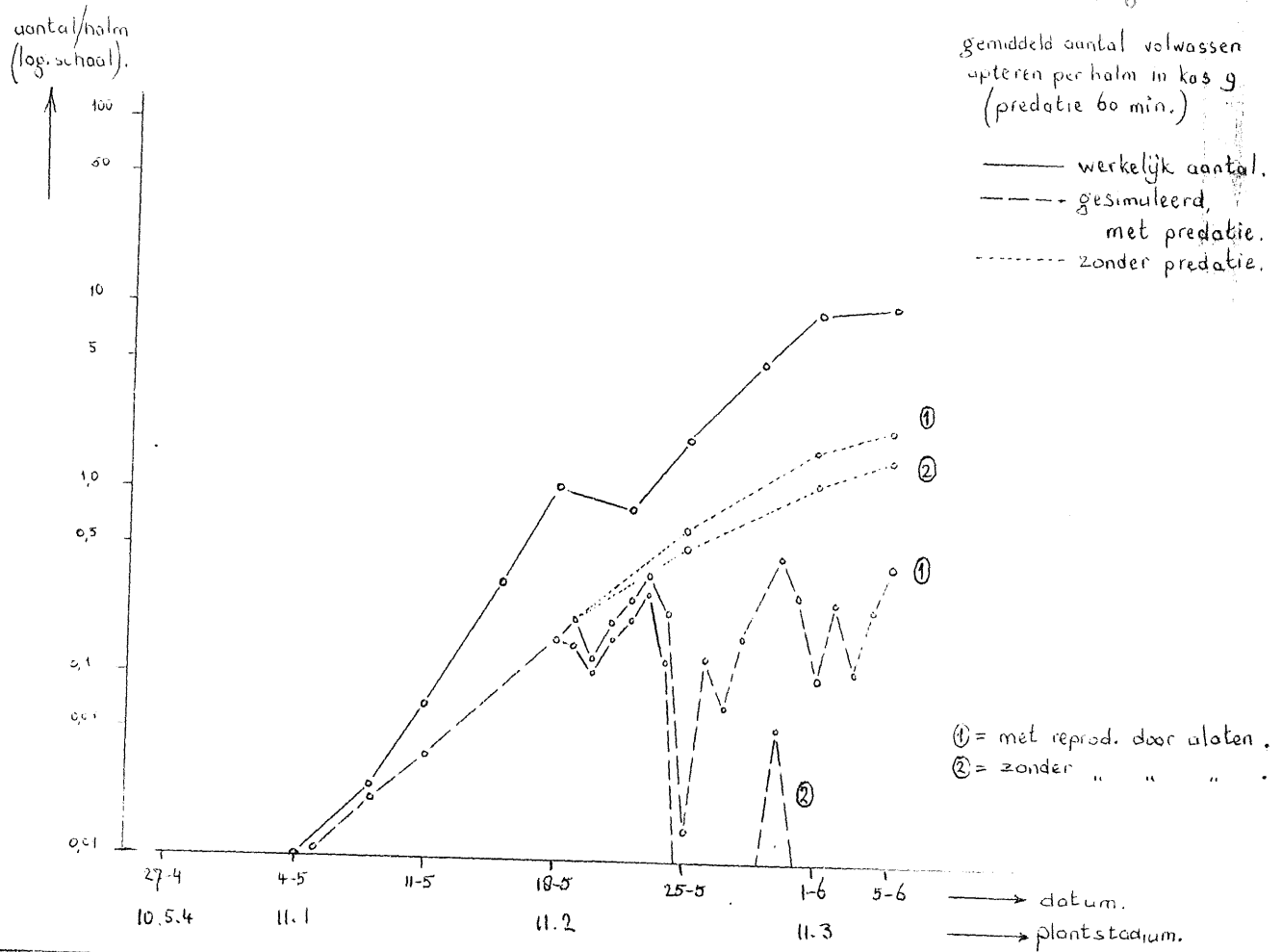
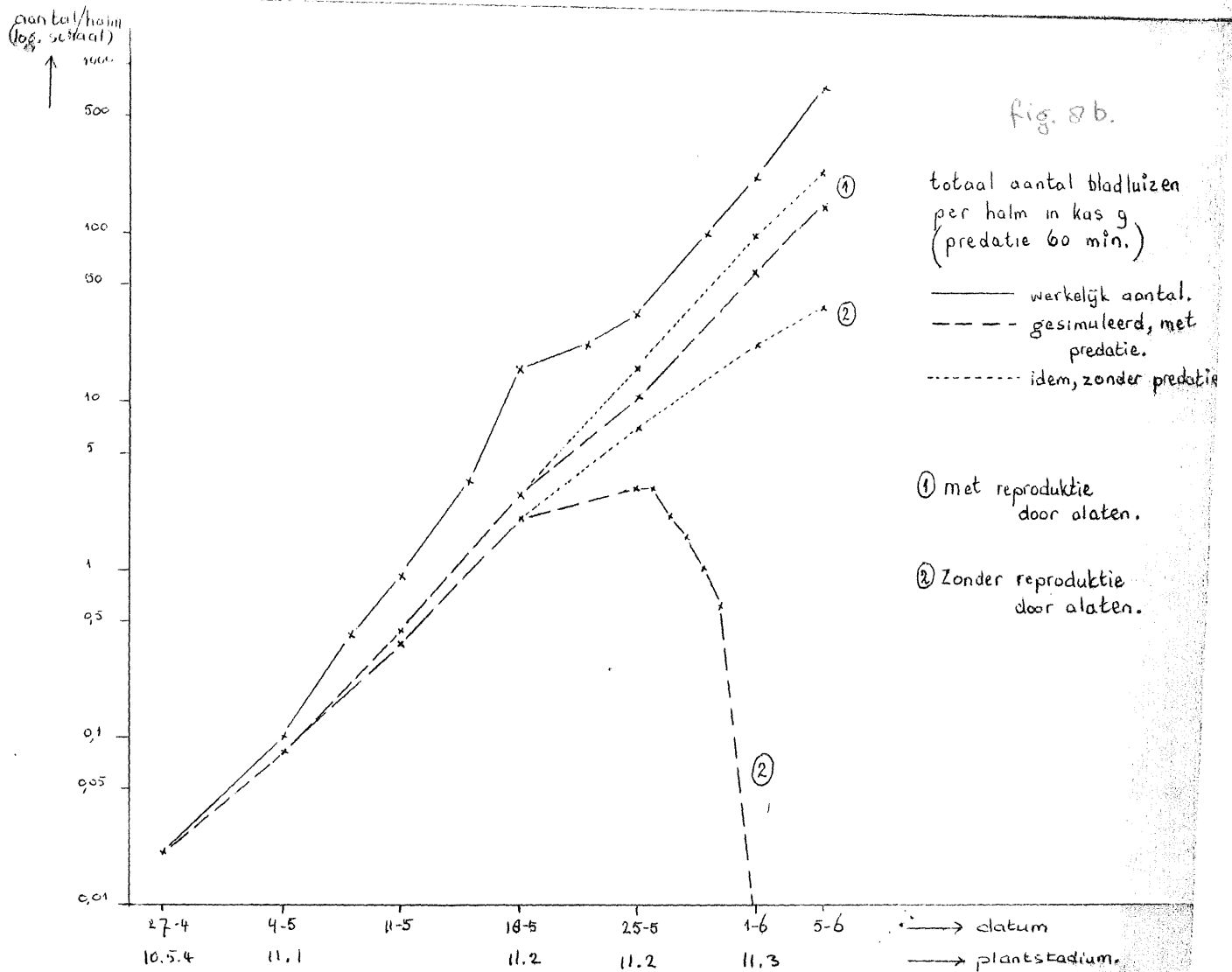


fig. 8b.



Bij een gevoeligheidsanalyse voor de temperatuur die Pak met het model uitvoerde, kwam naar voren, dat een stijging van de temperatuur met 5° tot gevolg had dat de vermenigvuldigingssnelheid in 30 dagen bijna 1,5 x zo hoog werd. Hierbij moet bedacht worden dat de reproductiesnelheid in het programma (zie onder "relative birth rates") boven de 25° snel naar nul daalt. Afgezien van de vraag of dit laatste juist is, kan het weinig invloed hebben gehad op de simulatie-uitkomsten, omdat in de kas de temperatuur niet of slechts gedurende korte dagelijkse perioden boven de 25° uitkwam. Het lijkt dus niet waarschijnlijk dat het effect van de hogere temperatuur in de kas op de reproductiesnelheid onderschat is door het model.

Er is echter nog een ander temperatuurseffect dat een rol kan hebben gespeeld, nl. het effect op de veroudering van de volwassen vrouwtjes. Tijdens het onderzoek was het opgevallen dat in het model van Pak (1977) de levensduur van de vrouwtjes wel erg lang was. Dean (1974a) geeft hiervoor lagere getallen op grond van laboratoriumonderzoek (zie tabel 10).

temp. ($^{\circ}$ C.)	Pak	Dean
10	75	17
15	82	22
20	55	22
25	45	19

Tabel 10. Ontwikkelingsduur in dagen van de volwassen vrouwtjes, zoals opgegeven in het model van Pak (1977) en volgens Dean (1974a).

In een simulatie werd daarom de invloed hiervan nagegaan op de groeisnelheid en de leeftijdsopbouw van de populatie. Hiervoor werden de getallen van tabel 10 gebruikt.

De invloed van de snellere ontwikkeling blijkt zeer groot te zijn, als verondersteld wordt dat de totale fecunditeit gelijk blijft (zie fig.9): in vijf weken wordt 50 x zoveel geproduceerd.

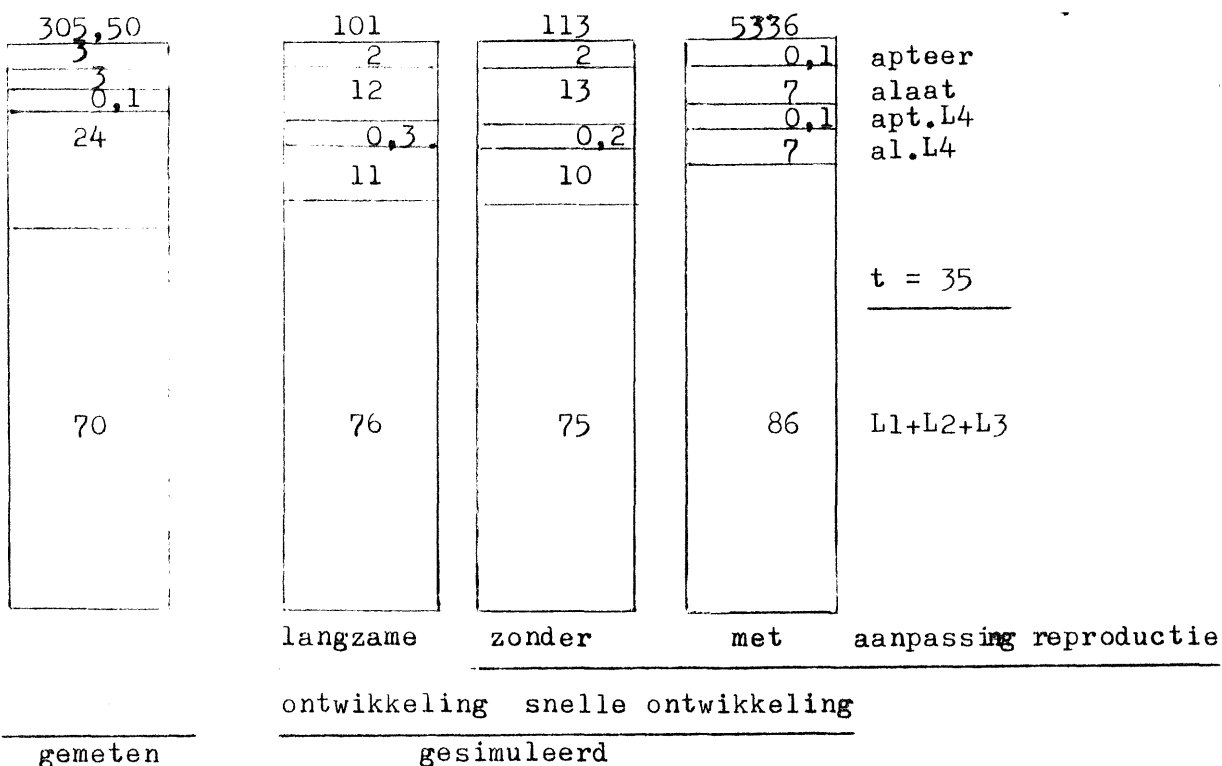
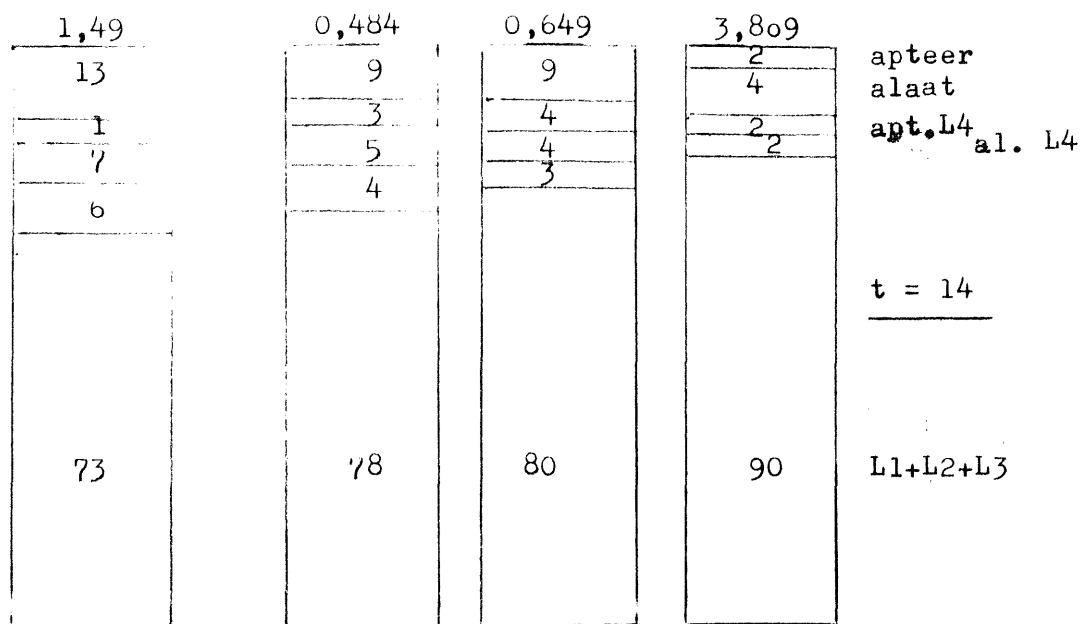


fig.9. Leeftijdsopbouw en groeisnelheid van de populatie bij een langzame en een snelle ontwikkeling van de volwassenen na 14 en na 35 dagen. Boven de diagrammen staat het totaal aantal luizen per halm, er in de percentages van de stadia.

Deze verhoogde produktie is het gevolg van een daling van de gemiddelde generatieduur (bij 20°C van 17,5 naar 11,9 dagen, berekend volgens Birch, 1948).

Deze generatieduur is zo belangrijk, dat ook bij verminderde fecunditeit (zie fig. 9, zonder aanpassing van de reproductie) toch nog een geringe voorsprong behouden wordt t.o.v. de populatie met een langere generatieduur. De werkelijke levensduur van de vrouwtjes in het experiment is helaas niet bekend. In het veld en in het lab kan dit aanzienlijk verschillen (Dean, 1974b, 1974c). Het blijft daarom onzeker of de simulatie van de veroudering van de vrouwtjes onjuist is geweest. Wel wordt duidelijk dat dit een belangrijke faktor is in het model.

Een tweede oorzaak van het verschil tussen de telling en de simulatie moet gezocht worden in de fysiologische toestand van de planten. In 1.2.1. werd uiteengezet waardoor de planten zolang groen bleven. Hierdoor kon de reproductie langer doorgaan dan gemiddeld in het veld. Gegevens van Vereyken (1979) bevestigen dit. Vereyken suggereert echter dat extra bemesting de vleugelvorming zou onderdrukken en dat de oorzaak is van de doorgaande populatiegroei. In de kas heeft dit een rol gespeeld doordat de bladluizen ook op het blad reproduceerden en dus meer ruimte per plant hadden. Daardoor werd het dichtheidseffekt op de vleugelinduktie uitgesteld. Het effect dat de goede stikstofvoorziening had op de levensduur van de vrouwtjes is echter onbekend.

2.3.2. De predatie.

Het effect van de predatie in het model hangt nauw samen met het gedrag van de alaten. Doen de alaten niet mee met de reproductie, dan blijkt de predatie van veel grotere betekenis dan wanneer de alaten wel mee doen (zie fig. 7 en 8 en tabel 8). Omgekeerd geldt dat, indien er geen predatie optreedt, het gedrag van de gevleugelden pas na ongeveer het melkrijke stadium van de tarwe van betekenis is. Bij deze simulatie is het uiteraard van groot belang geweest dat alleen volwassen apteren zijn weggenomen, wat in het veld niet zal gebeuren door predatoren. Er kan echter wel sprake zijn van een bepaalde voorkeur. Zo bleek b.v. *Aphelinus asychis*, parasiterend op *S. avenae*, een duidelijke voorkeur te bezitten voor de larvale stadia (Rautapää, 1972). Bij een studie over de relatie tussen *Aphidius*

smithi en Acythsiphon pisum bleek het geparasiteerde stadium van beslissende betekenis voor de groei van de bladluispopulatie (Campbell & Mackauer, 1975).

Tevens was het bij de simulatie van belang dat het totaal aantal bladluizen per halm steeds te laag was berekend. Daardoor is de relatieve predatiesnelheid te hoog uitgekomen. Uitgaande van de zoekefficiëntie en de vraatcapaciteit van Syrphus corollae larven (zoals die in het programma zijn verwerkt onder "functional response") kan de dichtheid van deze predator worden berekend, die nodig is voor de relatieve predatiesnelheid die de computer hanteerde voor b.v. kas 9 op 19-5. Dit kan door te stellen:

$$(MAXPRE / PRMX) \times SYRL = ARTPRE / PAF .$$

Hierin is : MAXPRE = de maximale vraatcapaciteit per S.corollae larve (100 volw.luizen/dag)

PRMX = de luisdichtheid waarbij deze bereikt kan worden (= 150 luizen per halm)

SYRL = de dichtheid van de S.corollae larven

ARTPRE = de snelheid van kunstmatige predatie (101 luizen in kas 9 op 19-5)

PAF = de dichtheid van de volwassen apteren op 19-5.

Voor SYRL vinden we dan: 0,9 larven per halm op 19-5. Een dergelijke dichtheid lijkt op zichzelf niet onmogelijk. (Pak vond maximaal 0,36, Rautapää(1976) 0,15 larven per halm). Echter de bijbehorende predator/prooi verhouding is 1/4 en dit lijkt wel erg hoog.

Pak vond maximaal 0,0061, Rautapää (1976) vond gedurende het gehele seizoen een vrij constante verhouding van $\pm 0,001$. Dean (1974a) vond een hoogste waarde van $\pm 0,1$. Deze waarden worden meestal bereikt pas na de piek van de bladluizenpopulatie.

Twee belangrijke parameters van de funktionele responscurve maken het moeilijk de kunstmatige predatie te vergelijken met een natuurlijke. Ten eerste de zoeksnelheid. Deze was in het experiment oneindig groot, waardoor de bladluisdichtheid geen rol speelde. Ten tweede de behandelingstijd per prooi, die zeer kort was, nl. 10 sec.. Een werkelijke predator is afhankelijk van de bladluisdichtheid, maar hier staat tegenover dat deze meestal ook een numerieke respons vertoont, iets dat bij de kunstmatige predatie niet optrad.

2.3.3. Het relatief belang van inter- en intraspecifieke aantalsregulatie.

Bij het vergelijken van de simulatieresultaten met de experimentele uitkomsten is het zinvol om onderscheid te maken tussen blad en aar. Eén van de conclusies van het experiment was nl. dat de alaten waarschijnlijk op het blad reïmmigreerden en daar deelnamen aan de totale reproductie. Op de aar was het effect van de predatie dan ook groter dan op het blad. Voorzover dit betrouwbaar was, bevestigt het de uitkomst van de simulatie, namelijk dat het gedrag van de alaten van essentieel belang kan zijn voor het effect van predatie. Opvallend is in dit verband de conclusie van Vereyken (1979) dat de vleugelinductie, gevolgd door emigratie, niet alleen de groei van de populatie remt maar zelfs kan leiden tot een populatie-afname van meer dan de helft. Betreffende de ineenstorting van de populatie suggereert hij dat dit vooral een onderdeel is van intraspecifieke aantalsregulatie, en dat de populatiepiek van natuurlijke vijanden ook veroorzaakt kan worden door de bladluispiek (omdat de eerste meestal na de tweede komt), i.p.v. andersom.

Heynen (1979) verwerkte de door Vereyken gevonden correlatie tussen vleugelinductie en dichtheid in het luizenmodel, maar kon er geen teruggang van de bladluisdichtheid mee verklaren.

Hiervoor is predatie nodig (Pak, 1977). In het veld kan emigratie belangrijk zijn (Adams en Drew, 1964), maar dan pas bij hoge dichtheden. Aangezien vleugelinductie, en daarmee ook emigratie, een dichtheidsafhankelijk verschijnsel is, moet ook de faktor natuurlijke vijanden betrokken worden bij het beoordelen van de rol die ze spelen in de aantalsregulatie. In het experiment vond een snelle afname van de dichtheid op de aar plaats bij alle behandelingen, toen er totaal 50 à 100 bladluizen per aar aanwezig waren.

Was de predatiesnelheid hoger geweest, dan waren de aantallen lager, maar tevens zou dan een geringer percentage emigreren in de erop volgende generatie.

Onafhankelijk van de predatie is echter de invloed van de plant op de reproductie en de levensduur van de luizen. Watt (1979) schreef het verloop van de populatie voor het grootste deel toe aan deze invloed. Ook in de kas zal dit een rol hebben gespeeld op de aar, want daar trad zonder predatie een snelle dichtheidsafname op.

In het model moet daarom de reproductiesnelheid en de sterftesnelheid mede afhankelijk worden gemaakt van het plantstadium.

2.4. Conclusies.

1. Door de van de veldsituatie afwijkende omstandigheden in de kas is het hierin uitgevoerde experiment geen goede toets voor de juistheid van het bladluizenmodel.
2. Eventueel volgende proefopzetten met hetzelfde doel moeten voldoen aan de volgende voorwaarden:
 - a. de alaten moeten het systeem kunnen verlaten.
 - b. het aantal halmen per m² moet overeenkomen met de veldsituatie.

Te denken valt aan een deel van een tarweveld. Dit zou dan zodanig van de buitenwereld moeten worden afgesloten dat wel emigratie van alaten, maar geen immigratie van predatoren plaats vindt. Of een systeem waarin wel immigratie van predatoren plaats vindt, maar waarin dit wordt geregistreerd.
3. De verouderingssnelheid van de vrouwtjes is een beslissende faktor voor de groeisnelheid van de populatie in het model, bij een gelijkblijvende totale fecunditeit per vrouwtje.
4. De reproductie- en sterftesnelheden van de luizen op de aar zijn tegen de tijd van het afrijpen sterk afhankelijk van het plantstadium. Daarom moet overwogen worden dit in het model te verwerken met het oog op simulaties van laat op gang komende bladluis-epidemieën.
5. Bij het vaststellen van het belang van de predatie voor het reguleren van de bladluisdichtheid moeten ook de factoren emigratie en reïmmigratie betrokken worden. Inzicht in de vleugelinductie is daarom belangrijk.

LISTING OF PROGRAM

***TITLE FORECASTING POPULATION GROWTH CEREAL APHIDS

***TITLE WAGENINGEN

FIXED C1,C2,INDEX

STOPPAGE Y(40)

INITIAL

DELX=1./DELT

PI=1.*ATAN(1.)

RAD=PI/180.

DLC=G=ANOP((LONG+360.)/15.,1.)

CSLT=COS(RAD*LAT)

SULT=SIN(RAD*LAT)

PARAM IGSTP=1.333

AFGEN GSTPT=10.,0.,60.,1.,90.,2.

PARAM LONG=-5.

PARAM RISEI=6.5

PARAM STAG=0.

PARAM IAF=0.005

PARAM ILARV=0.015

PARAM ILAPW=0.,ILARU=0.

PARAM ISYP=0.

PARAM STAS=12.

PARAM STIN1=7.,STIN2=12.,STIN3=15.,STIN4=20.,STIN5=23.

PARAM IMAF1=0.,IMAF2=0.,IMAF3=0.,IMAF4=0.,IMAF5=0.

PARAM LAT=52.

PARAM START=117.

PARAM CORMAX=0.

PARAM CORMIN=0.

DYNAMIC

NOSORT

INDEX=0

SORT

*CALCULATION TEMPERATURE

DAY=TIME+START

TEMP=AFGEN(TEMPT,DAY)

**CALCULATION ADULT FEMALES APTEROUS

PAF=SUM1(AF*1,10')

***AGE CLASSES OF ADULTS ***

AF*1,10'=INTGRL(0.,PAF*1,10')

RAF*1,10'=(PAF*1,10'-PAF*2,11'-FMOR*1,10')

*** RATE OF "INFLOW" IN ADULT PRODUCING STAGE ***

FAF1=PUSI*IAF*DELX+OUTLW+IMAF*DELX

PUSI=IMPULS(STAG,FINTIM)

FWF=OUTLW

*** DISPERSION IN PHYSIOLOGICAL AGE ***

FAF*2,11'=PUAF*(AF*1,10'*DELX-FMOR*1,10')*VV*1,10'

FMOR*1,10'=(AFGEN(DMFF*1,10',TEMP)+PRMO3)*AF*1,10'*SAF2

PUAF=INSH(GSAF=1.,0.,1.)

GSAF=INTGRL(0.,1./RTAF=PUAF*DELX)

RTAF=LOAF/10.

VV*1,10'=INSH(AF*1,10'-1.E-3,0.,1.)

LOAF=AFGEN(LOAFT,TEMP)*SAF1

AFMOR=SUM1(FMOR*1,10')

AFMORT=INTGRL(0.,AFMOR)

RRA*1,4'=AFGEN(RRAT*1,4',TEMP)*SAF31

RPA*5,7'=AFGEN(RRAT*5,7',TEMP)*SAF32

RPA*8,10'=AFGEN(RRAT*8,10',TEMP)*SAF33

*** CALCULATION WINGED FORMS ***

PWF=SUM1(WF*1,10')

FWF*2,11'=PUAF*(WF*1,10'*DELX-FMOR*1,10')*VV*1,10'

VV*1,10'=INSH(WF*1,10'-1.E-3,0.,1.)

FMOR*1,10'=FWF*1,10'*AFGEN(DMFF*1,10',TEMP)

WF*1,10'=INTGRL(0.,PWF*1,10')

RWF*1,10'=(FWF*1,10'-FWF*2,11'-FMOR*1,10')

RPM*1,10'=(0.67*RRA*1,10')

*** IMMIGRATION OF ALATOUS ON FIVE DIFFERENT DAYS ***

IMAF=SUMX(PMIN*1,5',IMAF*1,5')

PMIN*1,5'=IMPULS(STIN*1,5',FINTIM)

***CALCULATION LARVAE

PARAM C1=10,C2=5

LARV=INTGRL(ILARV,INLA-OUTLA-RML*LARV)

INLA=PUSI*ILARV*DELX+F1

*** ALATOUS CANNOT FLY AWAY FROM GREENHOUSE, SO

*** CONTRIBUTION TO LARVAE PRODUCTION IS ASSUMED ***

F1=SUMX(AF*1,10',PRA*1,10')+SUMX(WF*1,10',REW*1,10')

LARVW=INTGRL(ILARV,INLW-OUTLW-RMLW*LARVW)

LARVU=INTGRL(ILARV,INLU-OUTLU-RMLU*LARVU)

*** SIMULATION DISPERSION (SEE SUBROUTINE IN FORTRAN) ***

OUTLA,INHLA=BOXCAR(PDL,SDL,RML,INLA,C1)

OUTLW,INHLW=BOXCAR(RDLW,SDU,RMLW,INLW,C2)

OUTLU,INHLU=BOXCAR(RDLU,SDU,RMLU,INLU,C2)

INLU=ALA*OUTLA

INLU=AFT*OUTLA

RDL=1./LOL

RDLW=1./LOU

*** MORTALITY AND LIFETIMES ***

RML=(AFGEN(RMLT,TEMP)+PRMO1)*SAF11

RMLW=(AFGEN(RMLT,TEMP)+PRMO2)*SAF11

RMLU=(AFGEN(RMLT,TEMP)+PRMO4)*SAF11

LOL=AFGEN(LOLT,TEMP)*SAF7

LOU=AFGEN(LOUT,TEMP)*SAF5

SDL=AFGEN(SPLT,TEMP)*SAF6

SDU=AFGEN(SDUT,TEMP)*SAF4

LANOR=RML*LARV+RMLU*LARVU+RMLW*LARVW

LANORT=INTGRL(0.,LANOR)

***CALCULATION DEVELOPMENT STAGE PLANT AND WINGFORMATION

ALA=TWOVAR(VINGF,GSTP,DENS)

DENS=PAF+LARVW+LARVU

AFT=1.-ALA

GSTP=INTGRL(IGSTP,RDEPL)

ZASCL=AFGEN(ZASCLT,GSTP)

AFGEN ZASCLT=0.,10.,1.,60.,2.,20.
 PAF1K RDEPL=0.045
 RGRW2=AFGEN(RGEM2T,TEMP)*SAF9
 RGRW1=AFGEN(RGRW1T,TEMP)*SAF8

*** NATURAL ENEMIES ***

*****CALCULATION MORTALITY DUE TO PREDATION BY STYPHUS COROLLAE LARVAE ***

PRNO1=SYNL*PRPR1*SAF12
 PRNO2=SYNL*PRPR2*SAF13
 PRNO3=(ARCPPE/PAF)*DELX
 ARCPPE=KONS*COR
 COR=0.001145
 PRNO4=SYNL*PRPR4*SAF13

SIMULATION ARTIFICIAL PREDATION ADULT APTEROS

KONS=SUNX(PUPP1,7',CONS1,7')
 PUPP1,7'=IMPULS(SEEK1,7',FINISH)
 PARAM SEEK1=22.,SEEK2=26.,SEEK3=27.,SEEK4=29.....
 SEEK5=33.,SEEK6=34.,SEEK7=36.
 PARAM CONS1=0.,CONS2=0.,CONS3=0.,CONS4=0.,....
 CONS5=0.,CONS6=0.,CONS7=0.

*** FUNCTIONAL RESPONSE OF S. COROLLAE ***

RPR1=INSH(LARV-PRMX,200./PRMX,200./((NOT(LARV))+LARV))
 RPR2=INSH(LARV-PRMX,100./PRMX,100./((NOT(LARV))+LARV))
 RPR3=INSH(PAF-PRMX,100./PRMX,100./((NOT(PAF))+PAF))
 RPR4=INSH(LARV-PRMX,100./PRMX,100./((NOT(LARV))+LARV))
 PARAM PRMX=150.
 PRPR=INTGFL(0.,PRA)
 PRA=RPRL+RPLU+RPLM+PPAF
 RPAF=SUN1(RPAF,1,10')
 RPRL=PRNO1*LARV
 RPLU=PRNO2*LARV
 RPLM=PRNO4*LARV
 RPAF,1,10'=PRNO3*AF,1,10'

*** LIFE CYCLE OF S. COROLLAE (MORTALITY OF LARVAE ASSUMED ONLY) ***

SYRL=INTGFL(0.,PSYRL)
 SYRA=INTGFL(0.,PSYRA)
 SYRE=INTGFL(0.,PSYRE)
 SYRT=INTGFL(0.,PSYRT)
 RSYRP=SYRL*RPDL-SYRF*RPDP
 RSYRL=PUSS*ISYR*DELX+SYFE*RPDE-SYFL*RPDL-SYRL*RPML
 RSYRA=SYRP*PRDP-SYRA*PRDA
 RSYFE=PUSS*ISYR*DELX*1.+SEXSR*SYFA*RRPS-SYFE*RPDE
 RPDL=1./AFGEN(LOSIT,TEMP)*SAF14
 RPML=LIMIT(0.,1.,(20.-NAPH)/10.)*SAF15
 RPDP=1./AFGEN(LOSET,TEMP)*SAF16
 RPDE=1./AFGEN(LOSET,TEMP)*SAF17
 PRDA=1./AFGEN(LOSAT,TEMP)*SAF18
 SEXSR=AFGEN(SEXRT,TEMP)*SAF19

*** NUMERICAL RESPONSE OF S. COROLLAE ***

RRRS=AFGEN(RRST,TEMP)*LIMIT(0.,1.,(NAPH-10.)/10.)*SAF20
 PUSS=IMPULS(STAS,FINISH)

**** BIOLOGICAL DATA ****

***RELATIVE BIRTH RATES ***

AFGEN RPAT1=-5.,0.,10.,0.,15.,1.5,20.,1.03,25.,0.25,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT2=-5.,0.,10.,0.1,15.,2.2,20.,4.63,25.,2.7,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT3=-5.,0.,10.,1.7,15.,2.38,20.,2.88,25.,2.45,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT4=-5.,0.,10.,1.6,15.,1.78,20.,2.08,25.,1.35,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT5=-5.,0.,10.,0.95,15.,0.45,20.,0.7,25.,0.65,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT6=-5.,0.,10.,0.35,15.,0.05,20.,0.1,25.,0.15,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT7=-5.,0.,10.,0.05,15.,0.01,20.,0.01,25.,0.03,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT8=-5.,0.,10.,0.01,15.,0.,20.,0.,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT9=-5.,0.,10.,0.,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPAT10=-5.,0.,10.,0.,30.,0.,35.,0.
 AFGEN RPRST=0.,0.,15.,7.5,20.,12.,25.,30.,35.,30.

*** RELATIVE DEATH RATES ***

AFGEN DUFF1=-5.,0.,10.,0.002,15.,0.01,20.,0.01,25.,0.02,30.,0.08,35.,0.1
 AFGEN DUFF2=-5.,0.,10.,0.004,15.,0.017,20.,0.02,25.,0.06,30.,0.1,35.,0.2
 AFGEN DUFF3=-5.,0.,10.,0.014,15.,0.02,20.,0.07,25.,0.16,30.,0.146,35.,0.3
 AFGEN DUFF4=-5.,0.,10.,0.027,15.,0.046,20.,0.029,25.,0.038,30.,0.11,35.,0.22
 AFGEN DUFF5=-5.,0.,10.,0.047,15.,0.064,20.,0.058,25.,0.076,30.,0.46,35.,0.9
 AFGEN DUFF6=-5.,0.,10.,0.084,15.,0.079,20.,0.094,25.,0.131,30.,0.34,35.,0.7
 AFGEN DUFF8=-5.,0.,10.,0.146,15.,0.136,20.,0.228,25.,0.252,30.,0.81,35.,1.6
 AFGEN DUFF7=-5.,0.,10.,0.103,15.,0.10,20.,0.161,25.,0.169,30.,0.60,35.,1.2
 AFGEN DUFF9=-5.,0.,10.,0.185,15.,0.156,20.,0.252,25.,0.334,30.,0.65,35.,1.3
 AFGEN DUFF10=-5.,0.,10.,0.7,15.,0.7,20.,0.7,25.,0.7,30.,0.69,35.,1.4
 AFGEN RMLT=-5.,0.,10.,0.005,15.,0.0007,20.,0.0004,25.,0.0002,30.,0.0006,35.,0.05
 30.,0.05,35.,0.05

*** LONGEVITY TABLES ***

AFGEN LOFT=-5.,50.,0.,50.,10.,75.,15.,82.,20.,55.,....
 25.,45.,30.,15.,7,35.,5.
 AFGEN LOSIT=0.,60.,10.,20.,15.,15.,20.,10.,25.,7.,35.,7.
 AFGEN LOSET=0.,10.,10.,0.,15.,5.,20.,4.,25.,3.,35.,3.
 AFGEN LOSPT=0.,50.,10.,30.,15.,20.,20.,12.,25.,7.,30.,0.,35.,6.
 AFGEN LOSAT=0.,20.,15.,20.,20.,70.,25.,50.,30.,30.,35.,10.
 AFGEN LOBT=-5.,10.,10.,1.09,15.,2.76,20.,2.25,25.,2.02,27.5,2.35,35.,4.0
 AFGEN LOBT=-5.,0.,10.,11.36,15.,7.64,20.,5.84,25.,5.07,....
 27.5,6.09,35.,6.0

*** STAND. DEV. OF RESIDENCE TIME IN LARVAE BOXCAPTRAINS ***

AFGEN SDPT=-5.,0.5,10.,0.46,15.,0.42,20.,0.33,25.,0.50,27.5,0.42,35.,0.5
 AFGEN SDLT=-5.,1.,10.,3.46,15.,7.46,20.,1.0,25.,1.25,27.5,1.42,....
 35.,1.4

*** WINGFORMATION TABLES ***

FUNCTION WINGF,0.=0.,0.,1.3,0.,1.4,0.1,1.5,0.4,2.,1.
 FUNCTION WINGF,1.=0.,0.25,1.3,0.25,1.4,0.35,1.5,0.65,2.,1.
 FUNCTION WINGF,10.=0.,0.75,1.3,0.75,1.4,0.85,1.5,0.95,2.,1.
 FUNCTION WINGF,100.=0.,0.9,1.,0.9,1.5,0.95,2.,1.,2.1,1.
 FUNCTION WINGF,1000.=0.,0.9,1.,0.9,1.5,0.95,2.,1.

*** SEX RATIO OF S. COROLLAE ***

AFGEN SEXPT=-5.,0.7,15.,0.7,20.,0.5,25.,0.45,35.,0.45

*** DEVELOPMENT RATES OF WHEAT PLANT ***

AFGEN RGRW1T=-5.,0.,10.,0.07,17.,0.125,25.,0.17,32.,0.205,35.,0.22
 AFGEN RGRW2T=-5.,0.,10.,0.01,35.,0.035

*** TEMPERATURE DATA GREENHOUSES ***

AFGEN TEMPT=117.,20.,118.,20.,119.,17.,119.3,17.,119.6,29.,....
 119.8,21.,120.1,18.,120.4,18.,120.7,25.,121.2,17.,121.6,24.,....
 121.7,19.,122.,19.,122.25,17.,122.5,23.,122.6,19.,123.,19.,....
 123.25,17.,123.5,18.,124.1,17.,124.5,18.,125.,17.,125.5,22.,....

125.6,25.,125.75,19.,126.,19.,126.25,17.,126.5,18.,127.,18.,....
 127.3,25.,128.,17.,128.6,18.,128.75,21.,129.,17.,129.25,16.,....
 129.6,30.,129.8,22.,130.05,17.,130.35,17.,130.65,29.,131.05,18.,....
 131.4,18.,131.6,28.,131.75,20.,140.,20.,140.3,18.,140.6,20.,....
 140.7,26.,140.8,21.,141.1,18.,142.6,25.,143.4,17.,143.6,26.,....
 144.,20.,146.5,20.,146.6,27.,147.1,18.,147.3,18.,147.6,29.,....
 148.,20.,149.,20.,149.5,21.,149.6,29.,149.65,24.,150.,17.,....
 150.3,17.,150.7,24.,151.,18.,151.3,18.,151.6,25.,152.,18.,....
 152.3,18.,152.6,25.,153.,19.,153.35,17.,153.6,24.,154.,18.,....
 154.25,18.,154.6,24.,155.,20.,160.,20.

*****CALCULATION TOTAL NUMBER OF APHIDS

TOLORT=AFMORT+LALORT

NABT=BAF+PWF+LAPV+LARVW+LARVU

NAST=NAPH*NTIL

PARAM NTIL=131.20

PARAM GAF*1,20'=1.

PARAM GAF*31,33'=1.

PARAM SAFT=0.

LABEL GREENHOUSE NR.5, STARTING AT 27 APRIL 1978, NO PREDATION,NO CONTRIB. ALAT.

OUTPUT PAF,NAPH,PWF,PPED,ALA

PAGE PLOT=3,SYMBOL=(P,N,U)

TITLE FINISH=40.,DELT=.01,OUTDEL=1.,PPED=1.

HTINGP PLOT

END

PARAM CONS1=0.,CONS2=0.,CONS3=0.,CONS4=0.,....

CONS5=0.,CONS6=0.,CONS7=0.

PARAM ILAPV=.01,ILARW=0.,ILARU=0.,INF=.005

PARAM CONS1=101.,CONS2=213.,CONS3=257.,CONS4=188.,....

CONS5=307.,CONS6=335.,CONS7=345.

LABEL GREENHOUSE NR. 8, PREDATION 60 "IN".

OUTPUT PAF,NAPH,PWF,PPED,ALA

PAGE GROUP=3,MPLOT=3,SYMBOL=(P,N,U)

END

PARAM ILAPV=.01,ILARW=0.,ILARU=0.,INF=.005

PARAM CONS1=0.,CONS2=0.,CONS3=0.,CONS4=0.,....

CONS5=0.,CONS6=0.,CONS7=0.

LABEL GREENHOUSE NR. 9, WHEN NO PREDATION WOULD HAVE TAKEN PLACE

OUTPUT PAF,NAPH,PWF,PPED,ALA

PAGE GROUP=3,MPLOT=3,SYMBOL=(P,N,U)

END

STOP

SUBROUTINE BOXCAR(DE,SD,RN,FIN,N,

S OUT,TOTAL)

COMMON

C RESERVING F, I, J, PUSH, FLOW AND SYMBOLIC ARGUMENTS

IF (TIME.GT.0.) GO TO 1

Y(INDEX+1)=0.5

Y(INDEX+2)=0.

J=INDEX+2

DO 2 I=1,N

J=J+1

2 Y(J)=0.

C Y IS SET TO VALUE FOR NEXT TIME STEP

1 INDEX=INDEX+1

PUSH=1.

IF (Y(INDEX).LT.1.) PUSH=0.

F=AMAX1(N*DR*DELT,1.-N*(SD*DR)**2)

Y(INDEX)=Y(INDEX)+N*DR*DELT/F-PUSH

INDEX=INDEX+1

TOTAL=Y(INDEX)

FLOW=2.*TOTAL*(1.-RN*DELT)*N*DR/F

Y(INDEX)=TOTAL+(RN-TOTAL*RN-FLOW)*DELT

IF (Y(INDEX).GE.0.) GO TO 3

FLOW=FLOW+Y(INDEX)/DELT

Y(INDEX)=0.

3 PUSH=FLOW*(1./DELT-RN)*F

DO 4 I=1,N

INDEX=INDEX+1

OUT=Y(INDEX)*PUSH

TOTAL=TOTAL+Y(INDEX)

F=FLOW-Y(INDEX)*RN-OUT

IF (ABS(F).LT.1.E-35) GO TO 4

Y(INDEX)=Y(INDEX)+F*DELT

4 FLOW=OUT

RETURN

END

HTINGP

5. Literatuur.

- Adams, J.B. & Drew, M.E. 1964. Grain aphids in New Brunswick 1. Field developments on oats. *Can. J. Zool.* 42: 735-740.
- Birch, L.C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. anim. ecol.* 17: 15-26.
- Boussingault, J.J.B.D. 1837. *Économie rurale considérée dans ses rapports avec la chimie, la physique et la météorologie.* 1st ed. Paris. Cited by Abbe (1905), p.73.
- Campbell, A. & Mackauer, M. 1975. The effect of parasitism by *Aphidius smithi* on reproduction and population growth of the pea aphid. *Can. Ent.* 107: 919-926.
- Dean, G.J. 1974a. Effects of parasites and predators on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). *Bull. ent. Res.* 63: 411-422.
- Dean, G.J. 1974b. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). *Bull. ent. Res.* 63: 401-409.
- Dean, G.J. 1974c. The overwintering and abundance of cereal aphids. *Ann. Appl. Biol.* 76: 1-7.
- Dixon, A.F.G. 1973. Biology of aphids. 1973. The institute of Biology's Studies in Biology no.44.
- Evans, L.T. (Ed.) 1975. Crop physiology, some case histories. Cambridge University Press.
- Fransz, H.G. 1974. The functional response to prey density in an acarine system. Simulation monographs, Pudoc, Wageningen.
- Frazer, B.D. & Gilbert, N.E. 1976. Coccinellids and aphids: A qualitative study of the impact of adult lady birds (Coleoptera: Coccinellidae) preying on field populations of pea aphids (Homoptera: Aphididae), *J. Ent. Soc. B.C.* 73.
- Gilbert, N.E., Gutierrez, A.P., Frazer, B.D. & Jones, R.E. 1976. Ecological relationships, Freeman and Co., London.
- Gutierrez, A.P. & Wang, Y. 1977. Applied population ecology: Models for crop production and pest management. *Proc. conf. Pest Management (CP-77-6), I.I.A.S.A.*, 255-280.
- Hagen, K.S. & Bosch, R. van den. 1968. Impact of pathogens, parasites and predators on aphids. *Ann. Rev. Ent.* 13: 325-384.
- Heijnen, J.H. 1979. Doctoraalverslag entomologie. L.H. Wageningen.
- Hughes, R.D. & Gilbert, N. 1968. A model of an aphid population - a general statement. *J. anim. ecol.* 37: 553-563.
- Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Ent. Soc. Can.* 48: 3-86.
- Jellema, P. 1975 Doctoraalverslag entomology. L.H. Wageningen.

- Johnson, B. & Birks, P.R. 1960. Studies on wing polymorphism in aphids. I. The developmental process involved in the production of the different forms. *Ent. exp. appl.* 3: 327 - 339.
- Kolderup, F. 1974. Effects of temperature, photoperiod and light quantity on yield capacity of wheat. *Meld. Norg.landbrukshøgskole*, vol. 53, no. 36.
- Marcellos, H. & single, W.V. 1972. The influence of cultivar, temperature and photoperiod on post-flowering development of wheat. *Austral. J. Agric. Res.* 23: 533-540.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. anim. ecol.* 2: 131-178.
- Pak, G.A. 1977. Doctoraalverslag entomologie. L.H. Wageningen.
- Rabbinge, R., Ankersmit, G.W. & Pak, G.A. 1979. Cereal aphids, epidemiology and simulation on population development in winter wheat. *Neth. J. Plant Path.*
- Rautapää, J. 1972. Notes on the bionomics of *Aphelinus asychis*, a parasite of *Macrosiphum avenae* F. *Ann. Ent. Fenn.* 38: 176-179.
- Rautapää, J. 1976. Population dynamics of cereal aphids and method of predicting population trends. *Ann. Agric. Fenn.* 15: 272-293.
- Rautapää, J. 1977. Evaluation of predator-prey ratios using *Chrysopa*

- Wang, Y. et al. 1977. A population model for plant growth and development: coupling cotton-herbivore interaction. Can. Ent. 109: 1359-1374.
- Watt, A.D. 1979. The effect of cereal growth stages on the reproductive activity of *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Ann.appl. Biol. 91: 147-157.
- Wit, C.T. de, 1971. Algemene plantenteeltkunde I (collegedictaat). L.H. Wageningen.
- Wit, C.T. de, Brouwer, R. & Penning de Vries, F.W.T. 1970. The simulations of photosynthetic systems. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP Technical Meeting, Trebon, sept. 1969, 47-70.
- Wratten, S.D. 1977. Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Ann. Appl. Biol. 85 : 319-331.
- Wratten, S.D. 1978. Effects of feeding position of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on wheat yield and quality. Ann. Appl. Biol. 90 : 11-20.